



Pêches et Océans
Canada

Fisheries and Oceans
Canada

Sciences des écosystèmes
et des océans

Ecosystems and
Oceans Science

Secrétariat canadien de consultation scientifique (SCCS)

Document de recherche 2020/034

Région du Québec

Une approche mécanistique à la prédiction de l'habitat favorable à l'alimentation des femelles sexuellement matures de baleine noire de l'Atlantique Nord dans le golfe du Saint-Laurent

Katherine Gavrilchuk¹, Véronique Lesage¹, Sarah Fortune², Andrew W. Trites², and Stéphane Plourde¹

¹ Pêches et Océans Canada
850, route de la mer, Mont-Joli, QC, CAN
G5H 3Z4

² Université de la Colombie-Britannique
2202 Main Mall, Vancouver, BC, CAN
V6T 1Z4

Avant-propos

La présente série documente les fondements scientifiques des évaluations des ressources et des écosystèmes aquatiques du Canada. Elle traite des problèmes courants selon les échéanciers dictés. Les documents qu'elle contient ne doivent pas être considérés comme des énoncés définitifs sur les sujets traités, mais plutôt comme des rapports d'étape sur les études en cours.

Publié par :

Pêches et Océans Canada
Secrétariat canadien de consultation scientifique
200, rue Kent
Ottawa (Ontario) K1A 0E6

[http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/
csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca](http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca)



© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2020
ISSN 2292-4272

La présente publication doit être citée comme suit :

Gavrilchuk, K., Lesage, V., Fortune, S., Trites, A.W., et Plourde, S. 2020. Une approche mécanistique à la prédiction de l'habitat favorable à l'alimentation des femelles sexuellement matures de baleine noire de l'Atlantique Nord dans le golfe du Saint-Laurent. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/034. iv + 50 p.

Also available in English :

Gavrilchuk, K., Lesage, V., Fortune, S., Trites, A.W., and Plourde, S. 2020. A mechanistic approach to predicting suitable foraging habitat for reproductively mature North Atlantic right whales in the Gulf of St. Lawrence. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2020/034. iv + 47 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iv
INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES	2
COLLECTE DE DONNÉES	2
AIRE DE RÉPARTITION DES PROIES EN 2D	2
AIRE DE RÉPARTITION DES PROIES EN 3D	4
CHAMP ÉNERGÉTIQUE NET	4
MODÈLE BIOÉNERGÉTIQUE DE RECHERCHE DE NOURRITURE — GAINS ÉNERGÉTIQUES	4
MODÈLE BIOÉNERGÉTIQUE DE RECHERCHE DE NOURRITURE — DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES	5
Métabolisme de base	5
Métabolisme des déplacements et de recherche de nourriture	6
Métabolisme de la reproduction	9
HABITAT FAVORABLE À L'ALIMENTATION	9
RÉSULTATS	9
DISCUSSION	12
HABITAT FAVORABLE PERSISTANT DANS LE GSL	12
DISTRIBUTION VERTICALE DE L'HABITAT FAVORABLE	13
BIOÉNERGÉTIQUE	14
RÉFÉRENCES CITÉES	15
TABLEAUX	24
FIGURES	29

RÉSUMÉ

La baleine noire de l'Atlantique Nord (*Eubalaena glacialis*, BNAN) est un cétacé en danger de disparition faisant face à un déclin de sa population en raison d'activités anthropiques. Les changements climatiques peuvent nuire au rétablissement de la population en modifiant la distribution de ses proies de prédilection, les copépodes du genre *Calanus*. Le golfe du Saint-Laurent (GSL) dans l'est du Canada a été utilisé comme aire d'alimentation par une forte proportion de la population de BNAN au cours des dernières années (au moins depuis 2015). Compte tenu du besoin de mieux comprendre la manière dont les BNAN utilisent leur habitat contemporain et de proposer des mesures de rétablissement pour cette population, nous avons utilisé une approche mécanistique de modélisation pour prédire où se situent les aires leur offrant un potentiel alimentaire dans le GSL. Nous avons d'abord évalué les coûts énergétiques annuels globaux encourus par des femelles BNAN adultes se retrouvant dans l'un de trois stades reproducteurs, puis nous avons déterminé les densités de proies théoriques requises afin de soutenir leur demande énergétique. Nous avons utilisé une base de données échelonnée sur 12 ans qui décrit l'abondance et la distribution en trois dimensions des stades tardifs de copépodes du genre *Calanus* dans le GSL, couplée à un modèle bioénergétique de l'alimentation des BNAN afin d'identifier les aires potentiellement favorables à l'alimentation. Les résultats démontrent des variations interannuelles de la distribution spatiale et de la quantité d'habitat favorable, et une diminution de leur quantité selon que les femelles sont respectivement en repos, gestantes ou en lactation. Les densités de proies convenables à l'alimentation des BNAN ont été trouvées dans presque toutes les régions du GSL qui ont été inventoriées pour les copépodes, au cours d'une année ou d'une autre, mais avec une fréquence plus élevées dans le sud du GSL. Des cartes annuelles des habitats favorables à l'alimentation des BNAN ont été superposées pour identifier les régions qui démontraient une persistance temporelle; le sud du GSL (de la vallée de Shediac jusqu'aux Îles-de-la-Madeleine à l'est) montraient des densités de proies convenables pour l'alimentation des femelles des trois états reproducteurs durant la plupart (≥ 6) des années de la période d'étude. Dans le cas des femelles gestantes ou en repos, d'autres habitats potentiels pouvant être importants pour l'alimentation incluaient la région au large de la baie des Chaleurs ainsi que la marge sud du chenal Laurentien au nord des Îles-de-la-Madeleine. Ces résultats mettent en lumière les aires où les BNAN peuvent survenir sur la base de la modélisation de la valeur alimentaire des habitats, et soulignent le besoin d'effectuer des recensements de BNAN dans les régions extracôtière et sous-étudiées du GSL afin de mieux caractériser la présence de BNAN et les patrons d'utilisation de l'habitat.

INTRODUCTION

La baleine noire (*Eubalaena glacialis*) de l'Atlantique Nord (BNAN) est un mysticète (cétacé à fanons) en voie de disparition qui migre le long de la côte est du Canada et des États-Unis. Selon les estimations, la population de cette espèce comptait de 444 à 471 individus en 2015, dont environ 100 étaient des femelles ayant atteint la maturité sexuelle (Pace *et al.* 2017). L'effectif a probablement diminué depuis lors compte tenu du faible taux de natalité et du taux de mortalité élevé qui persistent et qui ont été documentés en 2017 (Pettis *et al.* 2018). La BNAN fréquente les eaux du Canada et du nord des États-Unis principalement pour se nourrir pendant les mois d'été. Elle gagne ensuite les eaux au large du sud-est des États-Unis pour se reproduire et mettre bas pendant les mois d'hiver (MPO 2014). La baleine noire se nourrit en grande partie d'espèces de copépodes calanoïdes, principalement de *Calanus finmarchicus*, de *Pseudocalanus* spp. et de *Centropages* spp. à leurs derniers stades de développement et possiblement de *C. glacialis* et de *C. hyperboreus*, dont des spécimens ont également été prélevés dans les aires d'alimentation de cette baleine (Kraus et Prescott 1982; Murison et Gaskin 1989). À l'occasion, elle s'alimente d'euphausiacés et de balanes au stade larvaire (Watkins et Schevill 1976; Murison et Gaskin 1989; Mayo et Marx 1990). La baleine noire peut être particulièrement vulnérable aux faibles densités de proies étant donné sa stratégie d'alimentation par filtration spécialisée qui dépend de l'environnement pour concentrer les proies en des couches compactes et rentables sur le plan énergétique (Michaud et Taggart 2011).

Au Canada, le bassin Grand Manan, dans la baie de Fundy, et le bassin Roseway, dans l'ouest du plateau néo-écossais, ont été désignés en tant que parties de l'habitat essentiel de la BNAN (Brown *et al.* 2009; MPO 2014). Cependant, depuis 2011, le nombre de baleines noires observées dans ces aires d'alimentation traditionnelles a diminué, ce qui a donné lieu à un effort international accru pour trouver d'autres aires d'alimentation (Kraus *et al.* 2016; Pettis et Hamilton 2016). Au cours des dernières décennies, la présence d'un petit nombre de baleines noires dans le golfe du Saint-Laurent (GSL) a été rapportée sur une base régulière. Les observations, qui étaient principalement opportunistes, ont eu lieu dans les eaux côtières, là où se déroulent la plupart des activités nautiques. En conséquence, on sait peu de choses sur la répartition saisonnière de la BNAN et sur son utilisation de l'habitat dans le GSL.

Dans une première tentative de recensement des aires d'alimentation susceptibles de convenir à la baleine noire dans le GSL et ailleurs dans l'est du Canada, on a appliqué les exigences bioénergétiques de base de la BNAN à une climatologie spatiale en 3D des copépodes du genre *Calanus* afin de préciser les aires d'alimentation identifiées strictement en fonction de la densité des proies (Plourde *et al.* 2019). Dans cette étude, nous avons poussé l'exercice un peu plus loin en l'intégrant dans une analyse tenant compte des variations interannuelles de l'aire de répartition des proies et des besoins énergétiques théoriques des BNAN femelles adultes dans l'un des trois états du cycle de reproduction dérivés de modèles bioénergétiques et biomécaniques complets et plus complexes. Ce type de modèle peut être utilisé pour prévoir les secteurs susceptibles d'intéresser un prédateur en quête de nourriture à partir de principes physiologiques et biomécaniques communs à tous les organismes (Sibly *et al.* 2012; Peterson *et al.* 2015). La mesure fondamentale utilisée dans ces modèles mécanistes est l'énergie (exprimée en Joules; J); l'énergie est considérée comme une « devise universelle » dans le domaine de l'écologie en raison de l'incidence directe qu'elle a sur la survie et la reproduction (Stephens et Krebs 1986; McNab 2002).

D'un point de vue réductionniste, la probabilité qu'un animal se nourrisse à un endroit donné illustre le compromis entre l'énergie dépensée et l'énergie gagnée, où l'on suppose que les animaux préfèrent les aliments ou les aires d'alimentation qui leur garantissent un gain

énergétique net à long terme permettant de maintenir les fonctions et les taux vitaux du cycle biologique (Hall *et al.* 1992; Olsson et Bolin 2014). Étant donné que l'état du cycle de reproduction a une incidence sur les besoins énergétiques (Sibly et Calow 1986), un habitat particulier peut ne pas convenir de manière égale à tous les individus d'une population. Pour en tenir compte, l'habitat favorable à l'alimentation dans le GSL a été modélisée pour des femelles adultes dans trois états du cycle de reproduction différents. Compte tenu de l'incertitude entourant les principales proies de la BNAN dans le GSL, l'effet qu'a la prédation de différentes espèces de copépodes du genre *Calanus* ou d'autres espèces de zooplancton sur l'habitat favorable a été examiné dans une étude distincte utilisant l'approche de modélisation bioénergétique présentée ici (Lehoux *et al.* 2020).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

COLLECTE DE DONNÉES

Depuis 1979, Pêches et Océans Canada recueille, à partir de navires, des données ponctuelles sur le zooplancton dans l'estuaire et dans le golfe du Saint-Laurent, ce qui constitue une base de données sur les proies offrant une vaste couverture spatiale et temporelle (Plourde *et al.* 2019). Pour la présente étude, nous avons sélectionné les années d'échantillonnage ayant la couverture spatiale la plus cohérente dans le GSL (de 2006 à 2017) au cours de la saison estivale. Les relevés du début de l'été (de juin au début de juillet) ont été effectués principalement dans le sud du GSL, selon un plan systématique, tandis que les relevés de la fin de l'été (de la fin juillet à septembre) ont couvert principalement le nord du GSL et ont été effectués selon un plan d'échantillonnage aléatoire (Figure 1).

La méthode utilisée pour l'échantillonnage intégré en fonction de la profondeur du zooplancton et la détermination de l'abondance (nombre d'individus par mètre carré) des trois espèces dominantes de copépodes du genre *Calanus* (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* et *C. hyperboreus*) est résumée dans Plourde *et al.* 2019; Sorochan *et al.* 2019). Pour cet exercice de modélisation, nous avons présumé que les BNAN se nourrissaient des trois espèces de copépodes du genre *Calanus* à des stades de développement avancés (C4 à C6), stades pour lesquels leurs fanons ont une efficacité de filtration maximale (Mayo *et al.* 2001). Nous avons regroupé ces stades et ces espèces pour obtenir une mesure globale de la biomasse et de la distribution des copépodes du genre *Calanus* dans le GSL à la manière de Plourde *et al.* (2019).

AIRE DE RÉPARTITION DES PROIES EN 2D

Une aire de répartition continue des proies a d'abord été générée à l'aide de l'inférence géostatistique bayésienne pour prévoir la biomasse des copépodes du genre *Calanus* intégrée en fonction de la profondeur (g en poids sec/m²) à des sites non échantillonnés du GSL au début et à la fin de l'été de chaque année (p. ex. Cosandey-Godin *et al.* 2014; Nikolioudakis *et al.* 2018). Nous avons utilisé des équations différentielles partielles stochastiques (EDPS) à domaine continu pour résoudre la structure de covariance des observations de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* (Lindgren *et al.* 2011) en utilisant le modèle [R-INLA](#).

Notre variable dépendante (biomasse des copépodes du genre *Calanus*) était continue-positive, avec un faible pourcentage (1 %) de zéros. Pour éviter de supprimer les données nulles, nous avons choisi d'ajouter une valeur négligeable (0,001) aux zéros et avons évalué la qualité de l'ajustement de trois distributions candidates (gamma, exponentielle et log-normale). Nous avons inclus des corrélats environnementaux potentiels statiques (bathymétrie et pente) et dynamiques (température à la surface de la mer) de l'abondance et de la distribution des

copépodes afin d'explorer leur utilité pour les prévisions. Les données de bathymétrie (m) et de pente (°) ont été tirées, pour chaque station d'échantillonnage du GSL, de la base de données satellitaire haute résolution [MARSPEC](#) (grille de 1 km²), qui utilise les données du World Ocean Atlas de la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) et les images satellitaires MODIS de la National Aeronautics and Space Administration (NASA). Les données quotidiennes de la température à la surface de la mer ont été extraites, via le serveur de données ERDDAP, de la base de données multiéchelle à ultra-haute résolution (MUR, 1 km²) SST Global (NASA JPL).

Nous laissons $y(s_i)$ désigner la réalisation du processus spatial $Y(\cdot)$, qui représente la biomasse moyenne des copépodes du genre *Calanus* mesurée à la station i au site s_i ,

$$y(s_i) = z(s_i)\beta + w(s_i) + \varepsilon(s_i)$$

où $z(s_i)$ est le vecteur des valeurs des covariables pour le site s_i , β est le vecteur des coefficients de régression, $w(s_i)$ est l'effet aléatoire spatial qui corrige l'autocorrélation spatiale dans les données et qui est représenté par un champ gaussien indexé en continu avec une structure de covariance de Matérn (Gaussian Markov Random Field; Lindgren *et al.* 2011) et $\varepsilon(\mathbf{s}_i) \sim N(0, \sigma^2_\varepsilon)$ est l'erreur de mesure non corrélée spatialement (Cameletti *et al.* 2013). Toutes les covariables ont été incluses en tant qu'effets lissés (variables) compte tenu des relations non linéaires observées avec la variable dépendante pendant l'exploration des données. Toutes les covariables ont été normalisées pour éviter les problèmes d'estimation numérique et pour faciliter l'interprétation des paramètres de régression. Le modèle a été exécuté pour chaque année et chaque saison (début, fin d'été) séparément afin d'établir des prévisions de l'aire de répartition de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* pour les douze années. Un cadre de modélisation spatio-temporelle pourrait également être utilisé avec cet ensemble de données si l'intérêt est de prévoir les aires de répartition de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* dans le futur, et ce, tout en tenant compte de l'autocorrélation temporelle de la série chronologique.

Selon le cadre du paradigme bayésien, les paramètres du modèle sont considérés comme des variables aléatoires et sont définis à l'aide de distributions de probabilité antérieures. Pour l'effet lissé (non linéaire) des covariables, nous avons attribué un modèle de marche aléatoire de premier ordre (Cosandey-Godin *et al.* 2014; Krainski *et al.* 2017) avec les distributions de probabilité *a priori* de complexité pénalisée recommandées par Simpson *et al.* (2017); où la probabilité que l'écart-type de l'*a priori* (σ) soit supérieur à 1 est de 0,05. Pour l'effet aléatoire spatial, nous établissons des *a priori* de complexité pénalisée pour la plage de corrélations spatiales r et l'écart-type σ de sorte que $P(r < 10) = 0,05$ et $P(\sigma > 3) = 0,05$ (Fuglstad *et al.* 2018).

Nous avons comparé divers modèles candidats (toutes les combinaisons de covariables additives) ajustés, avec et sans l'effet aléatoire spatial, en utilisant le critère d'information de déviance (Deviance Information Criterion, ou DIC; Spiegelhalter *et al.* 2002) et le critère d'information Watanabe-Akaike (Watanabe-Akaike Information Criterion, ou WAIC; Watanabe 2010), où plus la valeur de DIC ou de WAIC est faible, plus la qualité de l'ajustement est élevée. Deux autres méthodes de validation croisée ont été utilisées pour évaluer les performances prédictives des modèles candidats. Nous avons d'abord sélectionné au hasard 80 % des données pour l'estimation du modèle et 20 % pour la validation afin d'évaluer la qualité de la prévision de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* aux sites de validation en utilisant la corrélation entre la biomasse des copépodes du genre *Calanus* observée et prévue. Nous avons ensuite utilisé le diagnostic de validation croisée R-INLA intégré (l'ordonnée prédictive conditionnelle [conditional predictive ordinate, ou CPO], qui calcule un score d'erreur de prévision pour chaque observation. Pour résumer les valeurs de la CPO pour toutes les observations en une seule mesure, la somme de toutes les valeurs de log CPO a été calculée,

dans laquelle des valeurs plus élevées indiquent un meilleur pouvoir prévisionnel du modèle (Gneiting et Raftery 2007).

Le modèle final a été utilisé pour prévoir la biomasse des copépodes du genre *Calanus* intégrée en fonction de la profondeur sur une grille régulière de 10 x 10 km couvrant la zone d'étude au début de l'été (mi-juin) et à la fin de l'été (mi-août) pour chaque année de la période visée par l'étude. Nous avons étendu les prévisions jusqu'à une distance maximale de 30 km des sites d'échantillonnage pour réduire l'incertitude. Les valeurs de covariation aux sites de prévision ont été obtenues de la même manière que pour les données observées sur les copépodes du genre *Calanus*.

AIRE DE RÉPARTITION DES PROIES EN 3D

La distribution verticale saisonnière des copépodes *Calanus* dans l'Atlantique Nord-Ouest a été évaluée dans une étude antérieure à l'aide de données de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* stratifiées en fonction de la profondeur et d'une approche de modélisation additive généralisée (Krumhansl *et al.* 2018; Plourde *et al.* 2019). Les modèles qui en résultent prévoient la densité journalière moyenne de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* (g/m^3) à des intervalles de profondeur de 10 m depuis la surface jusqu'au fond. Compte tenu des données disponibles, ces modèles de distribution verticale ont été construits sur une base temporelle relativement grossière (résolution saisonnière et régionale), et ne saisissent donc pas la migration verticale diurne des copépodes du genre *Calanus* au début de l'été (Plourde *et al.* 2019). Nous avons appliqué les modèles de la distribution verticale des copépodes du genre *Calanus* à notre grille bidimensionnelle (2D) de 10 km² de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* prévue et intégrée en fonction de la profondeur pour produire une représentation tridimensionnelle (3D) de l'aire de répartition des proies.

CHAMP ÉNERGÉTIQUE NET

À partir de l'aire de répartition des proies en 3D, nous avons extrait deux paramètres pour le modèle bioénergétique de recherche de nourriture (décrit ci-dessous) — la densité de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* prévue dans des couches de profondeur de 10 m, et la profondeur de chaque couche ou la distance de transit depuis la surface de l'eau pour accéder aux proies. Le modèle bioénergétique de recherche de nourriture a ensuite été appliqué à l'aire de répartition des proies en 3D pour obtenir un champ énergétique net en 3D, où chaque site xyz (latitude-longitude-profondeur) s'est vu attribuer un indice énergétique net (E_{net}) selon un bilan énergétique théorique simple,

$$E_{net} = \frac{E_{in} - E_{out}}{E_{out}}$$

où E_{net} est la proportion de l'énergie gagnée (E_{in}) ou dépensée (E_{out}), par rapport à l'énergie dépensée (E_{out}). Une valeur E_{net} de zéro signifie que l'énergie gagnée est égale à l'énergie dépensée. Pour la présente étude, nous avons considéré $E_{net} = 0$ comme le seuil théorique minimum de recherche de nourriture. Tous les sites xyz avec des valeurs $E_{net} > 0$ ont été définis comme « aptes » à satisfaire aux besoins énergétiques quotidiens de la BNAN, selon les hypothèses de recherche de nourriture formulées ci-dessous. Les valeurs de certains paramètres du modèle sont résumées dans le tableau 1.

MODÈLE BIOÉNERGÉTIQUE DE RECHERCHE DE NOURRITURE — GAINS ÉNERGÉTIQUES

Les baleines noires se nourrissent par filtration, ce qui les oblige à filtrer passivement de grands volumes d'eau remplie de proies en nageant lentement vers l'avant, la bouche ouverte (Mayo et

Marx 1990). Le volume d'eau-proies filtré par unité de temps peut être utilisé pour estimer le taux de gain énergétique (E_{in}) en MJ/jour (Baumgartner et Mate 2003),

$$E_{in} = (A_m U_b T_b E_p D_p) \varepsilon_A$$

où A_m (m^2) est l'aire de l'ouverture de la bouche, U_b (m/s) est la vitesse de nage pour la recherche de nourriture, T_b (s/jour) est le temps consacré à l'ingestion des proies, E_p (MJ/g) est le contenu énergétique des proies, D_p est la densité des proies (g/m^3), et ε_A est l'efficacité d'assimilation alimentaire, ou le rapport entre l'énergie acquise après la digestion et l'énergie ingérée (Tableau 1).

MODÈLE BIOÉNERGÉTIQUE DE RECHERCHE DE NOURRITURE — DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES

Nous avons évalué le « coût de la vie » annuel d'une BNAN adulte non gestante, en gestation ou en lactation qui se nourrit en été, se reproduit ou met bas en hiver et migre à l'automne et au printemps. En utilisant la littérature disponible sur le bilan général des activités des BNAN, nous avons présumé ce qui suit : au cours de chaque saison, la proportion du temps consacré à trois activités principales (recherche de nourriture, déplacements et socialisation, repos) varie. La recherche de nourriture est l'activité dominante pendant l'été, les déplacements sont l'activité dominante pendant les migrations de l'automne et du printemps, et les déplacements et la socialisation sont les activités principales pendant l'hiver (voir le Tableau 2 et les références qui y figurent). Compte tenu de la variabilité des paramètres de nage et de la cinématique corporelle au cours de l'activité de socialisation ainsi que de l'incertitude quant à la façon de quantifier les dépenses énergétiques connexes, nous avons regroupé les comportements de déplacement et de socialisation en une seule catégorie et avons présumé que nos estimations du métabolisme des déplacements tenaient compte des deux comportements. Nous avons supposé que la recherche de nourriture était négligeable pendant la migration et le temps passé dans les aires d'hivernage (Winn *et al.* 1986). Les dépenses énergétiques quotidiennes qui en résultent (E_{out} , MJ/jour) ont été calculées pour chaque état du cycle de reproduction k (non gestante, en gestation ou en lactation) comme suit :

$$E_{out_k} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{a=1}^n T_{ai} \cdot M_a + E_{repro}}{T_f}$$

où i est la saison ($n = 4$; hiver, printemps, été, automne), a est le type d'activité ($n = 3$; recherche de nourriture, déplacements et socialisation, repos), T_{ai} est le nombre d'heures quotidiennes consacrées à l'activité a pendant la saison i , M_a est le coût énergétique propre à l'activité, E_{repro} est l'énergie requise pour la gestation ou la lactation par année, et T_f est le nombre de jours passés à chercher de la nourriture par année, déduit en fonction du temps de migration observé et de résidence dans les aires d'hivernage des BNAN (Tableau 2).

Métabolisme de base

Le taux métabolique de base (TMB) des mammifères marins est difficile à mesurer selon les normes de Kleiber (p. ex. s'assurer que les individus sont immobiles et thermoneutres) et est souvent appelé « taux métabolique au repos » (TMR). La relation allométrique du TMR suivante est propre aux mammifères marins (Williams et Maresh 2015) et est comparable à l'équation du TMB de Kleiber (1975) largement utilisée (95 % du TMB).

$$TMR = 581 \text{masse}^{0,68}$$

où la masse corporelle est exprimée en kg et le TMR, en kJ/j (converti en MJ). Une masse corporelle moyenne de 35 000 kg a été utilisée pour une BNAN d'une longueur de 14 m (Moore *et al.* 2005).

Métabolisme des déplacements et de recherche de nourriture

Le coût des déplacements et de recherche de nourriture a été estimé à l'aide de paramètres morphométriques et cinématiques publiés pour les BNAN (Baumgartner et Mate 2003; Nousek McGregor 2010; Nousek-McGregor *et al.* 2014; van der Hoop *et al.* 2013; van der Hoop *et al.* 2016). Quatre forces principales agissent sur les espèces pélagiques nageuses : le poids, la flottabilité, la propulsion (ou la poussée) et la traînée; où le poids contrebalance la flottabilité et la propulsion contrebalance la traînée (Tucker 1975; Schmidt-Nielsen 1997). La flottabilité varie en fonction de l'état corporel des individus, qui peut passer par des périodes de flottabilité plus élevée lors de l'accumulation de graisse et de flottabilité plus faible lors de la dégradation ou du catabolisme des graisses (Miller *et al.* 2012; Nousek-McGregor *et al.* 2014). Pour quantifier la flottabilité, il faut disposer de données sur le volume des graisses animales, la densité tissulaire et le volume des cavités remplies de gaz (Miller *et al.* 2004; Sato *et al.* 2010). Comme cette information n'était pas disponible, nous avons présumé que pour la baleine noire, qui affiche une flottabilité positive (Nowacek *et al.* 2001), l'énergie dépensée pour surmonter la flottabilité pendant la plongée était compensée par les économies d'énergie pendant la remontée (Hays *et al.* 2007); nous nous sommes donc concentrés sur les composantes de la propulsion et de la traînée du métabolisme des déplacements.

La force de propulsion (P_p , J/s) requise pour les déplacements et la recherche de nourriture a été calculée à l'aide d'équations physiques et biomécaniques standard qui peuvent être appliquées à n'importe quelle espèce ou corps en mouvement et multipliée par le temps estimé (s) consacré à chaque activité en une journée (Tableau 2) pour quantifier les coûts des activités quotidiennes (J/jour). La force de propulsion est fonction de la force de la traînée hydrodynamique (F_{drag} , N), de la vitesse de nage (U m/s) et de l'efficacité du transfert d'énergie - une combinaison de l'efficacité musculaire (ou métabolique) [η_m] et de l'efficacité propulsive (η_p). Les baleines noires modulent leur vitesse de nage en fonction de leur comportement, et ce même dans différentes phases d'une plongée pour la recherche de nourriture (descente, maintien au fond, remontée et récupération en surface). Ainsi, la valeur de P_p a été calculée séparément pour les déplacements et pour chaque phase de plongée pour la recherche de nourriture,

$$P_p = \frac{F_{drag}U}{\eta_m\eta_p}$$

où l'amplitude de la force de traînée (F_{drag}) est fonction de la vitesse de nage, de la forme du corps, des caractéristiques du milieu environnant, de la proximité de limites telles que l'interface air-eau et de la contribution relative des forces inertielles, visqueuses et gravitationnelles (Fish 1998). La valeur de F_{drag} sur une baleine noire en mouvement peut être calculée comme suit :

$$F_{drag} = \frac{1}{2}\rho C_D A U^2 g \lambda \gamma$$

où ρ est la densité du milieu environnant (eau de mer), C_D est le coefficient de traînée sans dimension et A est la surface totale mouillée (m^2), qui peut être estimée à l'aide d'une relation allométrique avec la masse corporelle (Tableau 1). La surface A a été augmentée de 5 % pour les femelles gestantes d'après des mesures photogrammétriques aériennes et des données sur l'épaisseur de la graisse (Nousek McGregor 2010). U est la vitesse de nage (m/s), g est la traînée attribuable aux appendices (nageoires), λ est le rapport de la traînée active/passive, et γ

est le facteur d'augmentation de la traînée des vagues de surface. Pour les deux derniers paramètres, l'oscillation du corps pendant la phase de propulsion active modifie le régime de l'hydrodynamique et de la traînée autour du corps en mouvement et est quantifiée à l'aide du rapport de traînée active/passive (λ). Il existe une incertitude quant à savoir si la nage active augmente ou diminue la traînée globale par rapport au glissement passif chez les animaux nageurs (Williams et Kooyman 1985; Fish *et al.* 1988; Fish 1993; Hind et Gurney 1997; Barrett *et al.* 1999; Borazjani et Sotiropoulos 2008). Étant donné l'absence de consensus pour cette valeur, nous supposons une valeur prudente de $\lambda = 1,0$, laquelle se compare aux études bioénergétiques antérieures menées sur les mammifères marins (Aoki *et al.* 2011; Miller *et al.* 2012b; Trassinelli 2016). La traînée des vagues de surface (γ) affecte les animaux nageant à la surface de l'eau ou à proximité de celle-ci (Vogel 1994) et diminue progressivement avec la profondeur, devenant négligeable ($\gamma = 1$) à des profondeurs de submersion supérieures à trois fois le diamètre corporel maximal (Hertel 1969). Étant donné l'incertitude concernant l'incidence qu'a la traînée des vagues de surface sur les dépenses énergétiques des BNAN, nous avons établi que $\gamma = 1$ pour ce modèle.

Le coefficient de traînée (C_D) de l'équation F_{drag} ci-dessus a été calculé en multipliant le coefficient de frottement cutané (première expression entre parenthèses ci-dessous) par les dimensions du corps, également connu sous le nom de « facteur de forme » (deuxième expression entre parenthèses; Phillips *et al.* 2017),

$$C_D = (\alpha \text{Re}^\beta) \cdot \left(1 + 1.5 \left(\frac{L}{d} \right)^{-\frac{3}{2}} + 7 \left(\frac{L}{d} \right)^{-3} \right)$$

où L est la longueur du corps, d est le diamètre corporel maximal et Re est le nombre de Reynolds (Reynolds 1883), qui décrit le régime d'écoulement autour d'un corps de longueur L se déplaçant à une vitesse U (m/s) dans un milieu de viscosité cinématique ν (Tableau 1),

$$\text{Re} = \frac{LU}{\nu}$$

Si le nombre de Reynolds est élevé ($> 5 \times 10^6$), ce qui est le cas pour les baleines noires étant donné leur taille corporelle et leur vitesse de nage habituelle, l'écoulement des fluides autour du corps passe de laminaire à turbulent, ce qui fait augmenter la valeur du coefficient de frottement cutané (Kline *et al.* 1967). Sous un régime d'écoulement turbulent, la composante liée au frottement cutané du coefficient de traînée (C_D) peut être calculée à l'aide de la constante $\alpha = 0,072$ et de l'exposant $\beta = -0,2$ (von Kármán et Millikan 1934).

La force de traînée agissant sur une BNAN en recherche de nourriture est plus importante que pendant les déplacements, car l'ouverture de la bouche pendant la recherche de nourriture expose une plus grande surface à l'écoulement de l'eau venant en sens inverse, ce qui ajoute une résistance au mouvement vers l'avant (Sanderson et Wassersug 1990; Potvin et Werth 2017). À une vitesse donnée, la recherche de nourriture augmente la traînée d'environ deux à trois fois par rapport aux déplacements des BNAN (Nousek McGregor 2010; Potvin et Werth 2017). La force de traînée F_{drag} a donc été multipliée par deux et par trois pour établir des valeurs estimatives faible et élevée de l'énergie dépensée pendant la recherche de nourriture.

La plupart des mammifères marins de plongée profonde adoptent une démarche natatoire intermittente, où les impulsions actives sont suivies de périodes de glissement passif; certaines espèces augmentent également le temps passé à glisser lorsqu'elles descendent à de plus grandes profondeurs (Williams *et al.* 2000). Pendant une plongée de recherche de nourriture, les BNAN se laissent glisser passivement pendant 36 % du temps de descente en moyenne (plage de 10 à 75 %), 30 % du temps de remontée (plage de 20 à 36 %) et 9 % du temps passé

au fond (plage de 6 à 12 %; Nowacek *et al.* 2001; Nousek McGregor 2010; Nousek-McGregor *et al.* 2014). La proportion du temps passé à se laisser glisser pendant la phase de récupération à la surface et pendant les déplacements n'est pas connue pour la BNAN, mais nous avons présumé un temps de glissement similaire à celui observé en natation horizontale pendant la phase passée au fond (9 %). Nous avons utilisé des temps de glissement moyens et avons maintenu la proportion de temps passé à se laisser glisser dans chaque phase constante avec la profondeur, car on ne sait pas comment les temps de glissement varient selon la profondeur de plongée des BNAN. Si la seule énergie dépensée lorsqu'une baleine se laisse glisser correspond au TMR, le coût total (J; converti en MJ) des déplacements par jour peut être estimé comme suit :

$$E_{\text{travel}} = P_{p_{\text{travel}}} \cdot t_{\text{travel}} \cdot (1 - t_{\text{glide}})$$

et le coût total (J; converti en MJ) de la recherche de nourriture par jour à la profondeur i est,

$$E_{\text{forage}_i} = \left[\sum_{j=1}^n P_{p_j} \cdot t_j \cdot (1 - t_{\text{glide}_j}) \right] \cdot n_{\text{dives}}$$

où j est l'une des quatre phases de la plongée, P_p est la force de propulsion (J/s) pendant la phase de plongée j , t_{travel} et t_j sont les temps (s) passés à se déplacer par jour ou en phase de plongée j par plongée, t_{glide} est la proportion du temps passé à se laisser glisser, et n_{dives} est le nombre maximal théorique de plongées par jour à une profondeur donnée si l'individu est en recherche de nourriture de 15 à 17 h par jour environ (Tableau 2), ce qui équivaldrait à des temps d'ingestion quotidiens d'environ 5 à 10 h par jour, selon l'état reproducteur, le temps de recherche de nourriture quotidien et la profondeur de recherche de nourriture. Nous obtenons ainsi la période d'ingestion quotidienne moyenne de 8,4 h par jour rapportée par des études de marquage des BNAN (Goodyear 1996).

Le temps passé (s) en phase de remontée et de descente a été calculé comme étant la distance parcourue (m), divisée par la vitesse de nage (m/s) pour chaque phase, où la distance parcourue est égale à la profondeur de plongée (m) corrigée en fonction du tangage moyen (θ). Lorsqu'elles plongent à la recherche de nourriture, les BNAN femelles adultes inclinent leur corps d'environ 69° à 78° par rapport à la surface de l'eau pendant la descente et d'environ 56° à 68° par rapport au fond de la mer lors de la remontée, en partie en fonction de leur état corporel (Nousek-McGregor *et al.* 2014). Nous avons utilisé des angles de descente et de remontée moyens de 74° et de 62°, respectivement, et calculé la distance parcourue pendant la phase de descente ou de remontée comme suit,

$$\sin\theta_{\text{descent or ascent}} = \frac{\text{Depth}}{\text{Distance}}$$

Le temps passé au fond (t_b) pour des profondeurs de plongée de 0 à 150 m a été calculé à l'aide de l'équation de Baumgartner *et al.* (2017), qui est dérivée d'études de marquage des BNAN,

$$t_b = 0.0704 \cdot \text{depth}$$

Nous avons présumé que le temps passé au fond à des profondeurs de plongée allant de 160 à 500 m était constant et égal au temps maximum passé au fond estimé à l'aide de l'équation précédente ($t = 636$ s). Le temps passé à la surface (t_s) a été exprimé en pourcentage du temps total passé en immersion (Dolphin 1987; Thompson et Fedak 2001) et s'est vu attribuer une valeur moyenne de 21,1 % et de 34,2 % pour les femelles non gestantes et en gestation/en lactation, respectivement (Baumgartner et Mate 2003).

Métabolisme de la reproduction

La période de gestation de la BNAN est d'environ douze mois (Knowlton *et al.* 1994). Pendant cette période, les femelles consacrent de l'énergie pour le développement des tissus fœtaux, utérins, placentaires et mammaires (Slijper 1966; Lockyer 1984). Après la mise bas, les mères ont besoin d'énergie pour produire du lait afin de nourrir leurs petits jusqu'au sevrage. L'énergie maternelle nécessaire à la gestation est corrélée de façon allométrique avec la masse corporelle du nouveau-né; cette relation a été utilisée dans plusieurs études sur l'énergie des cétacés (p. ex. Brodie 1975; Lockyer 1981, 2007; Fortune *et al.* 2013; New *et al.* 2013; Rechsteiner *et al.* 2013; Villegas-Amtmann *et al.* 2015),

$$H_g = 4400 \text{mass}_{\text{nb}}^{1.2}$$

où H_g est l'accroissement de chaleur en gestation (en kcal, convertis en MJ en utilisant 1 kcal = 0,004 184 MJ), et M_{nb} , la masse du nouveau-né (kg).

Les coûts énergétiques de la lactation constituent une combinaison du métabolisme de la mère et du baleineau (Lockyer 1981). La période d'allaitement chez les grands mysticètes est d'environ six à sept mois (Ofstedal 1997), et chez les BNAN, les mères et les baleineaux restent ensemble pendant 8 à 17 mois (Hamilton *et al.* 1995; Hamilton et Cooper 2010). Baumgartner et Mate (2003) rapportent que les baleineaux peuvent se nourrir de zooplancton à l'âge de huit mois. Nous avons estimé les coûts de la lactation en ajoutant les besoins énergétiques quotidiens moyens du baleineau (1767 MJ, ± 261 d'écart-type; Fortune *et al.* 2013) aux besoins énergétiques quotidiens d'une mère en lactation, ce qui donne une efficacité de transfert par le lait de 90 % (Lockyer 1981). Nous avons présumé que les mères comblaient 110 % des besoins énergétiques quotidiens du baleineau pendant les six premiers mois suivant sa naissance, puis qu'une baisse linéaire de la contribution énergétique (représentant la période de sevrage graduel) se produisant jusqu'à douze mois, moment auquel le baleineau est censé se nourrir seul (New *et al.* 2013).

HABITAT FAVORABLE À L'ALIMENTATION

Nous avons converti le champ énergétique net en 3D en une grille de l'habitat favorable à l'alimentation pour chaque année et état du cycle de reproduction ainsi que pour toutes les années combinées. Nous avons tout d'abord additionné le nombre de couches de profondeur avec des valeurs E_{net} supérieures à zéro (où zéro est défini comme étant l'équilibre énergétique) pour chaque cellule de la grille, puis divisé par le nombre total de couches de profondeur par cellule de la grille. Nous avons ainsi obtenu une mesure relative et pondérée de la valeur associée à la recherche de nourriture par cellule, une valeur de 1,0 signifiant que l'ensemble de la colonne d'eau devait afficher des densités de proies convenables. Nous avons ensuite produit des cartes composites en superposant les douze cartes de l'habitat favorable et en comptant le nombre d'années pendant lesquelles chaque cellule de 10 km² de la grille affichait une valeur positive pour la recherche de nourriture (comparable à Nelson *et al.* 2009). Nous avons ainsi obtenu des informations sur les secteurs du GSL qui présentaient un habitat favorable dans le temps. Voir le tableau 3 pour un aperçu de toutes les étapes de la méthode. Il convient de noter que, dans le présent document, l'expression « habitat favorable » renvoie à tout site xyz se trouvant dans le GSL et ayant une densité de proies qui dépasse les besoins énergétiques théoriques quotidiens des BNAN femelles adultes.

RÉSULTATS

Entre 2006 et 2017, l'abondance des copépodes du genre *Calanus* a fait l'objet d'un échantillonnage à 1 543 stations réparties dans l'estuaire et dans le golfe du Saint-Laurent

(échantillonnage en début de saison uniquement en 2016; Figure 1, Tableau 4). La biomasse des copépodes du genre *Calanus* intégrée en fonction de la profondeur (de CIV à CVI) a varié de 0 à 507,4 g en poids sec/m² (médiane de 2,5) et de 0 à 244,9 g en poids sec/m² (médiane de 20,4) au début et à la fin de l'été, respectivement. Les prévisions du modèle INLA de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* intégrée en fonction de la profondeur aux positions de la grille de 10 km² sont résumées dans le tableau 5 pour la période allant de 2006 à 2017. Le modèle de la distribution verticale a estimé la densité de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* dans les couches de 10 m de profondeur, depuis la surface jusqu'au fond marin, à des valeurs allant de 0 à 6,0 g en poids sec/m³ (médiane : 0,2, moyenne : 0,5, écart-type : 0,6) au début de l'été, et à des valeurs allant de 0 à 5,8 g en poids sec/m³ (médiane : 0,1, moyenne : 0,1, écart-type : 0,2) à la fin de l'été.

La distribution gamma a surpassé les distributions exponentielles et log-normale pour les données de début de saison; les trois distributions étaient comparables pour ce qui est de l'ajustement du modèle et de la performance prévisionnelle pour les données de fin de saison. La distribution gamma a été choisie pour effectuer la prévision avec le modèle le mieux ajusté, lequel comprenait les effets lissés additifs de la température à la surface de la mer, de la pente, de la bathymétrie et de l'effet aléatoire spatial. À l'aide des sous-ensembles de données d'estimation et de validation, les valeurs observées de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* intégrée en fonction de la profondeur ont été corrélées aux valeurs estimées avec un écart-type moyen de $0,61 \pm 0,11$ en début de saison et de $0,69 \pm 0,10$ en fin de saison. La pente et la température à la surface de la mer n'ont pas eu d'effet significatif sur la biomasse des copépodes du genre *Calanus* en début ou en fin de saison (les intervalles de confiance de 95 % chevauchaient zéro au cours de l'ensemble des années). La bathymétrie a eu peu d'effet sur les valeurs de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* en début de saison, et a eu un effet positif en fin de saison (Figures 2 et 3). Au cours de la période de douze ans couverte par l'étude, les valeurs de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* ont été corrélées spatialement jusqu'à une plage moyenne de 71 à 434 km (médiane : 219, moyenne : 202, écart-type : 106) en début de saison et de 53 à 1 642 km (médiane : 133, moyenne : 376, écart-type : 506) en fin de saison, ce qui révèle la forte variabilité interannuelle de la corrélation spatiale. La moyenne et l'écart-type de l'effet aléatoire spatial pour chaque année sont indiqués aux figures 4 et 5.

Les dépenses énergétiques annuelles (MJ/jour) estimées pour une BNAN femelle adulte de 14 m de longueur non gestante, en gestation ou en lactation sont résumées dans le tableau 6 et se comparent aux besoins énergétiques des BNAN estimés dans des études antérieures (Fortune *et al.* 2013 : 1 013–5 738 MJ/jour; Baumgartner et Mate 2003; 1 659 MJ/jour; et plus près de la plage inférieure des estimations de Kenney *et al.* de 1986 : 1 703–1 732 MJ/jour). Bien que les mâles adultes n'aient pas été inclus dans cette étude, ceux-ci exigent environ 6 % moins d'énergie (MJ/j) que les femelles adultes non gestantes en raison de différences au chapitre de la composition corporelle et des temps de résidence plus courts dans les aires de reproduction, ce qui peut permettre aux mâles de passer chaque année plus de jours dans les aires d'alimentation, ce qui réduit leurs besoins énergétiques quotidiens globaux (Fortune *et al.* 2013). La figure 6 montre le temps d'ingestion quotidien prévu (h), en supposant que les baleines noires passent de 15 à 17 heures par jour à s'alimenter pendant l'été à des profondeurs allant de 0 à 500 m ainsi que la densité minimale prévue des proies en fonction de la profondeur pour chaque état du cycle de reproduction. Les densités de proies requises pour assurer la production d'énergie quotidienne variaient de 0,62 à 2,67 (médiane de 1,34) g/m³ pour les femelles non gestantes, de 0,79 à 3,72 (médiane 1,80) g/m³ pour les femelles gestantes et de 1,82 à 8,48 (médiane 4,11) g/m³ pour les femelles en lactation. Les profondeurs associées aux valeurs maximales E_{net} ($\geq 98^{\text{e}}$ centile) pour les trois états du cycle de reproduction étaient de 50 m (médiane) au début de l'été et de 220 m à la fin de l'été. Ces

profondeurs coïncidaient avec des densités maximales de copépodes du genre *Calanus* (50 m au début de l'été et 230 m à la fin de l'été). Le pourcentage total des valeurs E_{net} supérieures à zéro dans l'aire de répartition des proies du genre *Calanus* en 3D était faible, allant de 1,0 à 6,5 % pour les femelles non gestantes, de 0,5 à 4,7 % pour les femelles gestantes et de 0,01 à 0,9 % pour les femelles en lactation.

L'habitat favorable à l'alimentation prévu pour les BNAN dans le GSL est présenté aux figures 7 à 15 pour les BNAN femelles adultes dans trois états de leur cycle de reproduction. Les figures 7 à 12 montrent l'habitat favorable prévu pour chaque année de la période visée par l'étude. Les figures 13 à 15 présentent des cartes composites de toutes les années regroupées montrant la persistance temporelle de l'habitat favorable ou le nombre d'années (de 0 à 12) où une cellule donnée de la grille avait au moins une couche de profondeur avec des densités de proies dépassant les besoins énergétiques quotidiens des BNAN femelles adultes. Voir la figure S1 pour les noms de lieux et la figure 1 pour la répartition spatiale de l'effort d'échantillonnage au cours de la période visée par l'étude, en tenant compte du biais dans l'effort temporel et spatial consenti dans le GSL au cours de la saison estivale.

L'habitat favorable à l'alimentation minimum prévu pour les BNAN non gestantes (Figure 7) se trouve principalement dans le sud du GSL au début de la série chronologique (2006-2009), où par la suite, l'habitat favorable est devenu de plus en plus clairsemé jusqu'en 2017. En 2015, les seules cellules de la grille présentant des densités de proies convenables se trouvaient dans le détroit de Belle Isle. L'habitat favorable maximal prévu pour les femelles non gestantes (Figure 8) a affiché un profil constant de densités de proies convenables dans le sud du GSL en 2006–2009, en 2011–2014, en 2016 et en 2017, bien que la configuration spatiale et l'ampleur diffèrent d'une année à l'autre. En 2010, les seules cellules de la grille affichant des densités de proies convenables pour les femelles non gestantes étaient sur le versant sud du chenal Laurentien, au nord du sud du GSL. L'habitat présentant des densités de proies convenables a varié dans l'espace et d'une année à l'autre dans le nord du GSL; par exemple, en 2008 et en 2009, des densités de proies convenables étaient réparties en tâches, de l'estuaire à l'île d'Anticosti, et à l'ouest de Terre-Neuve. En comparaison, 2007, 2013 et 2014 comptaient moins de cellules sur la grille montrant des densités de proies convenables, lesquelles étaient principalement dispersées le long de la rive nord du GSL (au nord de l'île d'Anticosti) et dans le nord-est du GSL, à l'ouest de Terre-Neuve-et-Labrador. Dans les conditions d'alimentation maximales des femelles non gestantes, plusieurs secteurs du sud du GSL ont connu des densités de proies convenables sur plusieurs années dans ≥ 50 % de la colonne d'eau; ces secteurs comprennent la baie des Chaleurs, la vallée de Shédiac et les eaux environnantes, le versant sud du chenal Laurentien, au nord du sud du GSL, les eaux au large de la péninsule gaspésienne et dans la région des îles de la Madeleine ainsi qu'au milieu du plateau madelinien.

Des profils similaires de répartition spatiale de l'habitat favorable ont été observés pour des femelles en gestation dans des conditions d'alimentation minimales et maximales (Figures 9 et 10). Les années 2010, 2013 et 2015-2017 ont présenté peu ou pas de densités de proies convenables à des conditions minimales, à l'exception de quelques cellules le long du versant sud du chenal Laurentien (2013, 2016) et dans le détroit de Belle Isle (2015).

Dans des conditions minimales, seules trois années (2006, 2007, 2011) ont connu des densités de proies convenables, bien qu'avec un nombre très faible de cellules, pour les femelles en lactation (Figure 11). L'habitat favorable maximal prévu pour les femelles en lactation était largement concentré dans le sud du GSL (2006–2009, 2011, 2012, 2014; Figure 12); alors que ≥ 50 % de la colonne d'eau présentait des densités de proies convenables dans la région de la vallée de Shédiac, dans la région des îles de la Madeleine, occasionnellement le long de la pointe nord-ouest de l'Île-du-Prince-Édouard et au sud de la baie de Miramichi. Les

années 2010 et 2015-2017 ont été relativement médiocres pour ce qui est de l'habitat favorable, même dans des conditions maximales pour les femelles en lactation.

Pour les femelles non gestantes, les cartes de la persistance temporelle indiquent que le sud du GSL est une vaste zone dans laquelle des densités de proies convenables ont été observées pendant six ans ou plus. Des secteurs ayant connu plus de dix années de densités de proies convenables ont été observés à l'entrée de la baie des Chaleurs et le long du versant sud du chenal Laurentien, au milieu du GSL (Figure 13). Des profils similaires ont été constatés pour les femelles en gestation (Figure 14) et pour les femelles en lactation (Figure 15), avec des conditions maximales pour la recherche de nourriture. Nous avons trouvé, au large de la région de la baie de Miramichi/vallée de Shédiac, des secteurs qui ont présenté pendant cinq à sept ans des densités de proies convenables pour les femelles en lactation; ces secteurs étaient répartis sur le plateau madelinien, en direction des îles de la Madeleine.

DISCUSSION

HABITAT FAVORABLE PERSISTANT DANS LE GSL

Nous avons utilisé une approche ascendante pour établir des prévisions sur la présence d'un habitat favorable à l'alimentation pour les BNAN, une espèce en voie de disparition, dans le golfe du Saint-Laurent sur une période de douze ans (de 2006 à 2017). D'après les besoins énergétiques théoriques des BNAN adultes non gestantes, en gestation ou en lactation, nous avons produit des prévisions sur la présence de densités convenables de copépodes du genre *Calanus*, principalement dans le sud du GSL. Ces résultats cadrent avec les prévisions émises à partir d'une climatologie spatiale en 3D de la carte de répartition des proies auxquelles des considérations bioénergétiques simples relatives à la BNAN ont été appliquées (Plourde *et al.* 2019). Notre étude a démontré que le nombre total de cellules de 10 km² de la grille affichant des densités de proies convenables et leur configuration spatiale variait d'une année à l'autre. Plusieurs secteurs reconnus comme étant un habitat potentiellement favorable à l'alimentation pour les BNAN femelles en raison de leur persistance temporelle (c.-à-d. affichant des densités de proies convenables sur ≥ 5 ans) ont également été recensées à l'aide de séries chronologiques plus courtes sur les densités et la distribution des copépodes du genre *Calanus* et l'approche bioénergétique plus simple (Plourde *et al.* 2019); certaines d'entre elles correspondaient également à des « zones d'importance écologique et biologique » (ZIEB) précédemment définies en raison de leur biodiversité, de leur productivité et de leur caractère unique (MPO 2007). Il s'agit notamment de l'ouest du Cap-Breton, du détroit de Northumberland (entre le Nouveau-Brunswick et l'Île-du-Prince-Édouard), le versant sud du chenal Laurentien et la côte sud-ouest du GSL. D'autres ZIEB reflétaient des zones où un habitat favorable à l'alimentation pour les BNAN était prévu pour un nombre d'années inférieur (< 5), y compris l'estuaire du Saint-Laurent, le détroit de Belle Isle, et les eaux situées au nord de l'île d'Anticosti et à l'ouest de Terre-Neuve.

La bathymétrie du sud du GSL est dominée par une large plate-forme peu profonde connue sous le nom de plateau madelinien, dont la profondeur varie de 60 à 80 m. Au nord de la région du sud du GSL, la bathymétrie se transforme brusquement en une vallée sous-marine escarpée (le chenal Laurentien), qui peut atteindre des profondeurs de 500 m, traversant le GSL depuis le détroit de Cabot jusqu'à l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Le versant sud du chenal Laurentien, situé au nord du plateau madelinien, est une importante aire d'alimentation, de migration et d'abri pour plusieurs espèces de poissons (p. ex. le hareng de l'Atlantique, le capelan, le lussion blanc, l'aiguillat commun, la goberge et le merlu argenté; MPO 2009). De grandes concentrations de phytoplancton et de zooplancton ont parfois été observées dans ce secteur, qui peut être un habitat d'hivernage important pour le zooplancton (MPO 2007; Lavoie

et al. 2007). Le fond marin moins profond du sud du GSL agit probablement comme une barrière physique limitant la distribution verticale des copépodes du genre *Calanus*, concentrant celui-ci près du fond marin (Kaartvedt 1996; Krumhansl *et al.* 2018). En fait, pour toute biomasse présente dans une colonne d'eau donnée (mg/m^2), la densité maximale de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* (mg/m^3 en couches de 10 m de profondeur) à une station à 60 m de profondeur (sud du GSL) serait de cinq à six fois supérieure à celle à une station à 300 m dans les profondeurs du chenal Laurentien (Plourde *et al.* 2019). La combinaison de couches de copépodes du genre *Calanus* compressées et d'une distance de plongée réduite pour accéder à ces couches peut constituer des conditions d'alimentation favorables pour les BNAN et pourrait expliquer la raison pour laquelle une si vaste portion du sud du GSL a affiché des densités de proies convenables pendant plusieurs années.

Certains des regroupements d'euphausiacés (krill) les plus denses du GSL ont également été observés dans des secteurs où nous avons prédit la présence d'un habitat favorable à l'alimentation pour la BNAN (Maps *et al.* 2015; Plourde *et al.* 2016). Maps *et al.* (2015) ont utilisé un vaste ensemble de données provenant de relevés hydroacoustiques sur le krill qu'ils ont couplé à un modèle de trajectoire dynamique des particules pour démontrer comment certains secteurs à mésoéchelle du GSL ont tendance à accumuler le krill pendant l'été. Ces secteurs comprennent l'estuaire maritime du Saint-Laurent, les eaux situées au sud de l'île d'Anticosti, le nord-est du GSL, là où les chenaux Esquiman et d'Anticosti bifurquent, ainsi que le long des limites des canaux profonds. Plus d'un tiers des regroupements de krill les plus importants se trouvent le long du plateau ouest de Terre-Neuve (Maps *et al.* 2015), un secteur où nous avons prédit des densités convenables de copépodes du genre *Calanus*. Cependant, une étude parallèle portant sur l'habitat favorable effectuée avec le même modèle bioénergétique pour les BNAN indique que les euphausiacés ne sont probablement pas une proie importante pour les BNAN dans le GSL étant donné la faible efficacité des BNAN à capturer ces proies particulières (Lehoux *et al.* 2020).

DISTRIBUTION VERTICALE DE L'HABITAT FAVORABLE

Des densités de proies convenables pour les BNAN ont été observées dans toute la colonne d'eau du GSL pendant la saison estivale; des densités maximales ont été trouvées à 50 m au début de l'été (principalement dans le sud du GSL) et à 230 m à la fin de l'été (principalement dans le nord du GSL). Des BNAN ont été observées en train de rechercher de la nourriture à différentes profondeurs; d'une alimentation en surface constatée souvent à la fin de l'hiver et au printemps à une alimentation plus en profondeur dans la colonne d'eau à l'été et à l'automne et parfois au fond de la mer. Baumgartner et Mate (2003) ainsi que Baumgartner *et al.* (2017) ont établi une corrélation positive entre la profondeur de plongée des BNAN et la profondeur où l'abondance du copépodite *C. finmarchicus* au stade 5 (C5) de développement est maximale dans le golfe du Maine et le sud-ouest du plateau néo-écossais au cours de l'été, lesquelles profondeurs coïncidaient souvent avec la profondeur de la couche mélangée du fond. Cette couche limite est créée par un courant de marée interagissant avec la topographie du fond marin pour engendrer une couche de fond turbulente et bien mélangée. Dans le golfe du Saint-Laurent, la colonne d'eau se compose de trois couches distinctes en été : la couche de surface, la couche intermédiaire froide (CIF) et la couche profonde. La CIF est formée par les eaux de surface froides en hiver qui descendent en profondeur au printemps et à l'été et est caractérisée par une épaisseur moyenne de 20 à 100 m et par une température inférieure à 1 °C (Gilbert et Pettigrew 1997; Galbraith *et al.* 2017). Les profondeurs auxquelles *C. finmarchicus* et *C. hyperboreus* en diapause atteignent des pics d'abondance dans le GSL se trouvent habituellement en dessous de la limite inférieure de la CIF (Krumhansl *et al.* 2018), dont la profondeur est fonction de la bathymétrie locale (Melle *et al.* 2014). Des probabilités d'abondance et d'occurrence élevées de copépodes du genre *Calanus* en diapause ont été

associées à des chenaux et à des bassins profonds du GSL (Albouy-Boyer *et al.* 2016), comme le chenal laurentien et le chenal Esquiman. Cependant, dans le sud du GSL, le choix d'un habitat plus profond par les copépodes du genre *Calanus* lorsqu'ils amorcent leur diapause est limité par la faible profondeur du fond marin, ce qui piège et concentre *C. finmarchicus* et *C. hyperboreus* dans des eaux moins profondes que la normale au cours de cette étape et les rend potentiellement plus accessibles aux BNAN dans ce secteur, qui comprend la vallée de Shédiac (Plourde *et al.* 2019). Les copépodes du genre *Calanus* en diapause sont présents dans un vaste éventail de températures, de salinités et de densités (Sameoto et Herman 1990; Kaartvedt 1996; Heath *et al.* 2004; Krumhansl *et al.* 2018); cependant, il semble préférer les profondeurs où les eaux sont plus froides et plus denses, les températures inférieures à 5 °C étant considérées comme optimales pour la diapause (Saumweber et Durbin 2006). Au printemps et au début de l'été, la profondeur à laquelle *C. finmarchicus* atteint son pic d'abondance est vraisemblablement variable étant donné qu'il entreprend des migrations verticales diurnes. L'augmentation de la résolution temporelle du plan d'échantillonnage du zooplancton stratifié en fonction de la profondeur permettrait une meilleure discrimination des profondeurs probablement ciblées par les BNAN en quête de nourriture dans le GSL au début de l'été.

BIOÉNERGÉTIQUE

Notre modèle bioénergétique a évalué la variation des gains et des dépenses énergétiques en fonction de la profondeur d'alimentation dans une aire de répartition des proies en 3D. Nous avons présumé que le gain d'énergie était tributaire du comportement et de la morphologie des prédateurs (temps de la journée consacré à la recherche de nourriture, la bouche ouverte) ainsi que de la valeur nutritionnelle et de la densité des proies. Nos estimations des densités minimales de proies nécessaires pour combler les dépenses énergétiques quotidiennes (médiane 1,3 g/m³ chez les BNAN non gestantes; 1,8 g/m³ chez les BNAN gestantes; 4,1 g/m³ chez les BNAN en lactation) étaient compatibles avec les densités minimales de proies enregistrées à proximité de BNAN à la recherche de nourriture dans d'autres aires d'alimentation (Tableau 7). Étant donné que les études antérieures faisaient souvent état de seuils de densité de proies sous la forme de nombre de copépodes ou d'organismes zooplanctoniques par m³, nous avons converti les valeurs publiées en g/m³ en utilisant une gamme de poids secs pour *C. finmarchicus* au stade C5 et *C. hyperboreus* au stade C4 (de 0,000 2 à 0,000 6 g; Davies *et al.* 2012). Nos estimations de densité minimale de proies sont plus proches de celles mesurées *in situ* lorsqu'un copépode pèse 0,000 6 g (Tableau 7). À l'avenir, il serait instructif de comparer la valeur énergétique des copépodes du genre *Calanus* dans le GSL (McKinstry *et al.* 2013) et, si possible, de prélever des individus des espèces de proies et de recueillir des données sur la densité près des BNAN en quête de nourriture.

Les gains en énergie et donc les besoins relatifs à la densité de proies sont également fonction du temps passé quotidiennement à la recherche de nourriture et du nombre de jours consacrés à cette activité en une année. Dans la présente étude, nous avons utilisé les valeurs publiées pour les temps quotidiens à la recherche de nourriture et les temps de résidence modélisés dans les aires de reproduction du sud-est des États-Unis par les BNAN femelles ainsi que les estimations publiées de la durée de migration pour déduire le nombre de jours passés dans les aires d'alimentation. Par rapport aux estimations antérieures des périodes minimales de résidence dans les aires de reproduction (Fortune *et al.* 2013), les temps de résidence moyens modélisés (Krzystan *et al.* 2018) étaient 1,7 fois plus élevés pour les femelles non gestantes (23,6 jours comparativement à 41,1 jours) et 1,9 fois plus élevés pour les femelles gestantes (en lactation) [46,3 jours comparativement à 87,5 jours]. Les deux catégories de femelles ont donc moins de jours à passer dans les aires d'alimentation, soit 17 jours de moins pour les femelles non gestantes et 41 jours de moins pour les femelles en lactation, si l'on utilise des

périodes de résidence modélisées. Ainsi, les exigences relatives à la densité des proies seraient environ 10 % plus élevées pour les baleines non gestantes et gestantes et 20 % plus élevées pour les femelles en lactation. En situation de stress alimentaire, les femelles peuvent choisir de prolonger leur séjour dans les aires d'alimentation pour chercher de la nourriture ou renoncer à migrer pour économiser de l'énergie. Une partie de la population peut s'adonner à la recherche de nourriture pendant toute l'année, même si la qualité et la disponibilité des proies varient probablement tout au long de l'année. Patrician *et al.* (2009) font état d'une BNAN ayant mis bas dans les eaux du nord-est des États-Unis, ce qui peut être une stratégie adaptative pour rester près des sources de nourriture tout au long de l'année. Si tel est le cas, il sera intéressant d'assurer un suivi de la présence, de la résidence et de l'utilisation de l'habitat dans les latitudes nordiques comme le GSL pendant la période hivernale.

Dans la présente étude, nous avons présumé que les BNAN étaient physiologiquement capables de s'alimenter à des profondeurs inférieures aux profondeurs d'alimentation maximales observées (env. 130 à 140 m; Nousek McGregor 2010; Baumgartner *et al.* 2017). La baleine boréale (*Balaena mysticetus*), qui présente des caractéristiques morphologiques et écologiques similaires à celles des baleines noires, a été observée en train d'effectuer des plongées en U (probablement en quête de nourriture) jusqu'à des profondeurs de 427 m et des plongées en V (probablement exploratoires) jusqu'à 582 m (Heide-Jørgensen *et al.* 2013). Nous pensons donc que notre hypothèse est plausible, même si de futures recherches sur le comportement de la BNAN pourraient avoir pour but de documenter les profondeurs moyennes et maximales des plongées dans le GSL ainsi que l'utilisation de la colonne d'eau tout au long de la saison. Ces recherches pourraient renforcer le modèle actuel et soutenir les efforts de conservation en permettant d'évaluer le risque de collision avec des navires et d'empêchement dans des engins de pêche de configurations diverses (Baumgartner *et al.* 2017; Brillant *et al.* 2017).

Alors que la température des océans continue d'augmenter, *C. finmarchicus* devrait se déplacer vers le nord (Grieve *et al.* 2017). Dans le golfe du Maine, la température à la surface de la mer a augmenté trois fois plus rapidement que la moyenne mondiale des océans (Pershing *et al.* 2015; Saba *et al.* 2015). On a constaté que *C. finmarchicus* se déplaçait constamment vers le nord dans les eaux de l'Atlantique Nord à raison d'environ 8 km par décennie (Chust *et al.* 2013); de multiples modèles des changements climatiques annoncent des déclin importants de cette espèce fourragère clé dans l'ouest de l'Atlantique Nord au cours des trois à quatre prochaines décennies (Reygondeau et Beaugrand 2010; Villarino *et al.* 2015; Grieve *et al.* 2017). Les aires d'alimentation des plus hautes latitudes, telles que le GSL, pourraient être de plus en plus fréquentées par les BNAN et d'autres prédateurs de copépodes.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Albouy-Boyer, S., Plourde, S., Pepin, P., Johnson, C.L., Lehoux, C., Galbraith, P.S., Hebert, D., Lazin, G., et Lafleur, C. 2016. Habitat modelling of key copepod species in the Northwest Atlantic Ocean based on the Atlantic Zone Monitoring Program. *J. Plank. Res.* **38**(3): 589–603.
- Alexander, D.E. 1990. Drag coefficients of swimming animals: effects of using different reference areas. *Biol. Bull.* **179**(2): 186–190.
- Aoki, K., Watanabe, Y.Y., Crocker, D.E., Robinson, P.W., Biuw, M., Costa, D.P., Miyazaki, N., Fedak, M.A., et Miller, P.J.O. 2011. Northern elephant seals adjust gliding and stroking patterns with changes in buoyancy: validation of at-sea metrics of body density. *J. Exp. Biol.* **214**(17): 2973–2987. doi:10.1242/jeb.055137.

-
- Barrett, D.S., Triantafyllou, M.S., Yue, D.K.P., Grosenbaugh, M.A., et Wolfgang, M.J. 1999. [Drag reduction in fish-like locomotion](#). J. Fluid Mech. **392**: 183–212.
- Baumgartner, M., et Mate, B. 2003. Summertime foraging ecology of North Atlantic right whales. Mar. Ecol. Prog. Ser. **264**: 123–135.
- Baumgartner, M., Wenzel, F., Lysiak, N., et Patrician, M. 2017. North Atlantic right whale foraging ecology and its role in human-caused mortality. Mar. Ecol. Prog. Ser. **581**: 165–181.
- Beardsley, R.C., Epstein, A.W., Chen, C., Wishner, K.F., Macaulay, M.C., et Kenney, R.D. 1996. [Spatial variability in zooplankton abundance near feeding right whales in the Great South Channel](#). Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. **43**(7): 1601–1625.
- Borazjani, I., et Sotiropoulos, F. 2008. Numerical investigation of the hydrodynamics of carangiform swimming in the transitional and inertial flow regimes. J. Exp. Biol. **211**(10): 1541–1558. doi:10.1242/jeb.015644.
- Brillant, S.W., Wimmer, T., Rangeley, R.W., et Taggart, C.T. 2017. [A timely opportunity to protect North Atlantic right whales in Canada](#). Mar. Policy **81**: 160–166.
- Brodie, P.F. 1975. Cetacean energetics, an overview of intraspecific size variation. Ecology **56**(1): 152–161.
- Brown, M.W., D. Fenton, K. Smedbol, C. Merriman, K. Robichaud-Leblanc et J.D. Conway. 2009. Programme de rétablissement de la baleine noire (*Eubalaena glacialis*) de l'Atlantique Nord dans les eaux canadiennes de l'Atlantique [Final]. Série de Programmes de rétablissement de la Loi sur les espèces en péril. Pêches et Océans Canada, Ottawa (Ontario). vi + 72 p.
- Cameletti, M., Lindgren, F., Simpson, D., et Håvard, R. 2013. Spatio-temporal modeling of particulate matter concentration through the SPDE approach. AStA Adv Stat Anal **97**: 109–131.
- Chust, G., Castellani, C., Licandro, P., Ibaibarraga, L., Sagarminaga, Y., et Irigoien, X. 2013. Are *Calanus* spp. shifting poleward in the North Atlantic? A habitat modelling approach. ICES J. Mar. Sci. **71**(2): 241–253.
- Cosandey-Godin, A., Krainiski, E.T., Worm, B., et Flemming, J.M. 2014. [Applying Bayesian spatiotemporal models to fisheries bycatch in the Canadian Arctic](#). Can. J. Fish. Aquat. Sci. **72**(2): 186–197.
- Davies, K.T., Ryan, A., et Taggart, C.T. 2012. Measured and inferred gross energy content in diapausing *Calanus* spp. in a Scotian shelf basin. J. Plank. Res. **34**(7): 614–625.
- Dolphin, W.F. 1987. Ventilation and dive patterns of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, on their Alaskan feeding grounds. Can. J. Zool. **65**(1): 83–90. doi:10.1139/z87-013.
- Firestone, J., Lyons, S.B., Wang, C., et Corbett, J.J. 2008. Statistical modeling of North Atlantic right whale migration along the mid-Atlantic region of the eastern seaboard of the United States. Biol. Conserv. **141**(1): 221–232.
- Fish, F.E. 1993. Power output and propulsive efficiency of swimming bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). J. Exp. Biol. **185**(1): 179–193.
- Fish, F. E. 1998. Comparative kinematics and hydrodynamics of odontocete cetaceans: morphological and ecological correlates with swimming performance. J. Exp. Biol. **201**(20): 2867–2877
-

-
- Fish, F.E., et Rohr, J. 1999. Review of dolphin hydrodynamics and swimming performance. US Navy SPAWAR Syst. Cent. Tech. Rep. **1801**: 193 pp.
- Fish, F.E., Innes, S., et Ronald, K. 1988. Kinematics and estimated thrust production of swimming harp and ringed seals. *J. Exp. Biol.* **137**(1): 157–173.
- Fortune, S., Trites, A., Perryman, W., Moore, M., Pettis, H., et Lynn, M. 2012. Growth and rapid early development of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*). *J. Mammal.* **93**(5): 1342–1354.
- Fortune, S., Trites, A., Mayo, C., Rosen, D., et Hamilton, P. 2013. Energetic requirements of North Atlantic right whales and the implications for species recovery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **478**: 253–272.
- Fuglstad, G.-A., Simpson, D., Lindgren, F., et Rue, H. 2018. Constructing priors that penalize the complexity of Gaussian Random Fields. *J. Am. Stat. Assoc.*: 1–8. doi:10.1080/01621459.2017.1415907.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Pettigrew, B., Lefavre, D., Brickman, D., Devine, L., et Lafleur, C. 2017. [Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2016](#). DFO Can. Sci. Advis. Secr. Res. Doc. 2017/044. v + 91 p.
- Gilbert, D., et Pettigrew, B. 1997. Interannual variability (1948–1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 57–67.
- Gneiting, T., et Raftery, A.E. 2007. Strictly proper scoring rules, prediction, and estimation. *J. Am. Stat. Assoc.* **102**(477): 359–378. doi:10.1198/016214506000001437.
- Goodyear, J.D. 1996. Significance of feeding habitats of North Atlantic right whales based on studies of diel behaviour, diving, food ingestion rates, and prey. PhD thesis. Guelph University.
- Grieve, B.D., Hare, J.A., et Saba, V.S. 2017. Projecting the effects of climate change on *Calanus finmarchicus* distribution within the U.S. Northeast Continental Shelf. *Sci. Rep.* **7**(1): 6264. doi:10.1038/s41598-017-06524-1.
- Hall, C.A.S., Stanford, J.A., et Hauer, F.R. 1992. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos* **65**(3): 377–390. doi:10.2307/3545553.
- Hamilton, P.K., et Cooper, L.A. 2010. Changes in North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) cow–calf association times and use of the calving ground: 1993–2005. *Mar. Mammal Sci.* **26**(4): 896–916. doi:10.1111/j.1748-7692.2010.00378.x.
- Hamilton, P.K., Marx, M.K., et Kraus, S.D. 1995. Weaning in North Atlantic right whales. *Mar. Mammal Sci.* **11**(3): 386–390.
- Hays, G., Marshall, G., et Seminoff, J. 2007. [Flipper beat frequency and amplitude changes in diving green turtles, *Chelonia mydas*](#). *Mar. Biol.* **150**(5): 1003–1009.
- Heath, M.R., Boyle, P.R., Gislason, A., Gurney, W.S.C., Hay, S.J., Head, E.J.H., Holmes, S., Ingvarsdóttir, A., Jónasdóttir, S.H., Lindeque, P., Pollard, R.T., Rasmussen, J., Richards, K., Richardson, K., Smerdon, G., et Speirs, D. 2004. Comparative ecology of over-wintering *Calanus finmarchicus* in the northern North Atlantic, and implications for life-cycle patterns. *ICES J. Mar. Sci.* **61**(4): 698–708.
- Heide-Jørgensen, M.P., Laidre, K.L., Nielsen, N.H., Hansen, R.G., et Røstad, A. 2013. [Winter and spring diving behavior of bowhead whales relative to prey](#). *Anim. Biotelemetry* **1**(1): 15.
-

-
- Hertel, H. 1969. Hydrodynamics of swimming and wave-riding dolphins. *In* The Biology of Marine Mammals. Edited by H.T. Andersen. Academic Press, New York, USA. pp. 31–63.
- Hind, A.T., et Gurney, W.S. 1997. The metabolic cost of swimming in marine homeotherms. *J. Exp. Biol.* **200**(3): 531–542.
- Kaartvedt, S. 1996. [Habitat preference during overwintering and timing of seasonal vertical migration of *Calanus finmarchicus*](#). *Ophelia* **44**(1–3): 145–156.
- Kaye, G.W.C., et Laby, T.H. 1995. Tables of Physical and Chemical Constants (16th edition 1995). 2.1.4 Hygrometry. Kaye and Laby Online. Version 1.0 (2005).
- Kenney, R. D., Hyman, M. A., Owen, R. E., Scott, G. P., et Winn, H. E. 1986. Estimation of prey densities required by western North Atlantic right whales. *Mar. Mamm. Sci.* **2**(1), 1–13.
- Kleiber, M. 1961. The fire of life. An introduction to animal energetics. Krieger Pub Co., New York, USA.
- Kleiber, M. 1975. [Metabolic turnover rate: A physiological meaning of the metabolic rate per unit body weight](#). *J. Theor. Biol.* **53**(1): 199–204.
- Kline, S.J., Reynolds, W.C., Schraub, F.A., et Runstadler, P.W. 1967. The structure of turbulent boundary layers. *J. Fluid Mech.* **30**(4): 741–773.
- Knowlton, A.R., Kraus, S.D., et Kenney, R.D. 1994. [Reproduction in North Atlantic right whales \(*Eubalaena glacialis*\)](#). *Can. J. Zool.* **72**(7): 1297–1305.
- Krainski, E.T., Lindgren, F., Simpson, D., et Havard, R. 2017. [The R-INLA tutorial on SPDE models](#).
- Kraus, S., et Prescott, J. 1982. The North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) in the Bay of Fundy, 1981, with notes on the distribution, abundance, biology and behavior. Final report to the U.S. Department of Commerce, National Marine Fisheries Service, and World Wildlife-US.
- Kraus, S., Kenney, R., Mayo, C., McLellan, W., Moore, M., et Nowacek, D. 2016. Recent scientific publications cast doubt on North Atlantic right whale future. *Front. Mar. Sci.* **3**: 137.
- Krumhansl, K.A., Head, E.J.H., Pepin, P., Plourde, S., Record, N.R., Runge, J.A., et Johnson, C.L. 2018. [Environmental drivers of vertical distribution in diapausing *Calanus copepods* in the Northwest Atlantic](#). *Prog. Oceanogr.* **162**: 202–222.
- Krzystan, A.M., Gowan, T.A., Kendall, W.L., Martin, J., Ortega-Ortiz, J.G., Jackson, K., Knowlton, A.R., Naessig, P., Zani, M., Schulte, D.W., et Taylor, C.R. 2018. Characterizing residence patterns of North Atlantic right whales in the southeastern USA with a multistate open robust design model. *Endanger. Species Res.* **36**: 279–295.
- Lavoie, D., Starr, M., Zakardjian, B., et Larouche, P. 2007. [Identification of ecologically and biologically significant areas \(EBSA\) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence: Primary production](#). DFO Can. Sci. Advis. Secr. Sci. Advis. Rep. 2007/079.
- Lehoux, C., Plourde S., et Lesage, V. 2020. Importance des espèces dominantes de zooplancton pour les habitats potentiels d'alimentation des baleines noires de l'Atlantique Nord dans le golfe du Saint Laurent : une approche bioénergétique. *Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech.* 2020/033. iv + 45 p.
- Lindgren, F., Håvard, R., et Lindström, J. 2011. [An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields: the stochastic partial differential equation approach](#). *J. R. Stat. Soc. B* **73**(4): 423–49.
-

-
- Lockyer, C. 1981. Estimation of the energy costs of growth, maintenance and reproduction in the female minke whale, (*Balaenoptera acutorostrata*), from the southern hemisphere. Reports Int. Whal. Comm. **31**: 337–343.
- Lockyer, C. 1984. Review of baleen whale (Mysticeti) reproduction and implications for management. Reports Int. Whal. Comm. **6**: 27–50.
- Lockyer, C. 2007. All creatures great and smaller: a study in cetacean life history energetics. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom **87**(4): 1035–1045.
- Maps, F., Plourde, S., McQuinn, I.H., St-Onge-Drouin, S., Lavoie, D., Chassé, J., et Lesage, V. 2015. [Linking acoustics and finite-time Lyapunov exponents reveals areas and mechanisms of krill aggregation within the Gulf of St. Lawrence, eastern Canada](#). Limnol. Oceanogr. **60**(6): 1965–1975. Wiley-Blackwell.
- Mayo, C.A., et Goldman, L. 1992. Right whale foraging and the plankton resources in Cape Cod and Massachusetts Bays. In The right whale in the western North Atlantic: a science and management workshop. Edited by J. Hain. pp. 43–44.
- Mayo, C.A., et Marx, M.K. 1990. [Surface foraging behaviour of the North Atlantic right whale, *Eubalaena glacialis*, and associated zooplankton characteristics](#). Can. J. Zool. **68**(10): 2214–2220. NRC Research Press.
- Mayo, C.A., Letcher, B.H., et Scott, S. 2001. Zooplankton filtering efficiency of the baleen of a North Atlantic right whale, *Eubalaena glacialis*. J. Cetacean Res. Manag. **3**: 245–250.
- McKinstry, C., Westgate, A., et Koopman, H. 2013. Annual variation in the nutritional value of Stage V *Calanus finmarchicus*: implications for right whales and other copepod predators. Endanger. Species Res. **20**(3): 195–204.
- McNab, B.K. 2002. The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics. Cornell University Press.
- Melle, W., Runge, J., Head, E., Plourde, S., Castellani, C., Licandro, P., Pierson, J., Jonasdottir, S., Johnson, C., Broms, C., Debes, H., Falkenhaus, T., Gaard, E., Gislason, A., Heath, M., Niehoff, B., Nielsen, T.G., Pepin, P., Stenevik, E.K., et Chust, G. 2014. [The North Atlantic Ocean as habitat for *Calanus finmarchicus*: Environmental factors and life history traits](#). Prog. Oceanogr. **129**: 244–284.
- Michaud, J., et Taggart, C.T. 2011. Spatial variation in right whale food, *Calanus finmarchicus*, in the Bay of Fundy. Endang Species Res **15**: 179–194.
- Miller, C., Best, P., Perryman, W., Baumgartner, M., et Moore, M. 2012a. Body shape changes associated with reproductive status, nutritive condition and growth in right whales *Eubalaena glacialis* and *E. australis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. **459**: 135–156.
- Miller, P.J.O., Johnson, M., Tyack, P., et Terray, E. 2004. Swimming gaits, passive drag and buoyancy of diving sperm whales *Physeter macrocephalus*. J. Exp. Biol. **207**(11): 1953–1967. doi: 10.1242/jeb.00993.
- Miller, P.J.O., Biuw, M., Watanabe, Y.Y., Thompson, D., et Fedak, M.A. 2012b. Sink fast and swim harder! Round-trip cost-of-transport for buoyant divers. J. Exp. Biol. **215**(20): 3622–3630. doi:10.1242/jeb.070128.
- Miller, P., Narazaki, T., Isojunno, S., Aoki, K., Smout, S., et Sato, K. 2016. Body density and diving gas volume of the northern bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*). J. Exp. Biol. **219**(16): 2458–2468.

-
- Moore, M., Knowlton, A., Kraus, S., McLellan, W., et Bonde, R. 2005. Morphometry, gross morphology and available histopathology in North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) mortalities (1970 to 2002). *J. Cetacean Res. Manag.* **6**(3): 199–214.
- MPO. 2007. [Zones d'importance écologique et biologique \(ZIEB\) de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent : identification et caractérisation.](#) Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2007/016.
- MPO. 2009. [Objectifs de conservation pour les Zones d'Importance Écologique et Biologique \(ZIEB\) de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent.](#) Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2009/049.
- MPO. 2014. Programme de rétablissement de la baleine noire (*Eubalaena glacialis*) de l'Atlantique Nord dans les eaux canadiennes de l'Atlantique [Final]. Série de Programmes de rétablissement de la Loi sur les espèces en péril. Pêches et Océans Canada, Ottawa (Ontario). xiii + 81 p.
- Murison, L.D., et Gaskin, D.E. 1989. [The distribution of right whales and zooplankton in the Bay of Fundy, Canada.](#) *Can. J. Zool.* **67**(6): 1411–1420.
- Nelson, T., Duffus, D., Robertson, C., Laberee, K., et Feyrer, L. 2009. Spatial-temporal analysis of marine wildlife. *J. Coast. Res.:* 1537–1541.
- New, L.F., Moretti, D.J., Hooker, S.K., Costa, D.P., et Simmons, S.E. 2013. [Using energetic models to investigate the survival and reproduction of Beaked Whales \(family Ziphiidae\).](#) *PLoS One* **8**(7).
- Nikolioudakis, N., Skaug, H., Olafsdottir, A., Jansen, T., Jacobsen, J., et Enberg, K. 2018. Drivers of the summer-distribution of Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the Nordic Seas from 2011 to 2017; a Bayesian hierarchical modelling approach. *ICES J. Mar. Sci.:* 1–19.
- Nousek McGregor, A.E. 2010. The cost of locomotion in North Atlantic right whales *Eubalaena glacialis*. PhD thesis. Duke University.
- Nousek-McGregor, A.E., Miller, C.A., Moore, M.J., et Nowacek, D.P. 2014. [Effects of body condition on buoyancy in endangered North Atlantic right whales.](#) *Physiol. Biochem. Zool.* **87**(1): 160–171.
- Nowacek, D.P., Johnson, M.P., Tyack, P.L., Shorter, K.A., McLellan, W.A., et Pabst, D.A. 2001. Buoyant balaenids: the ups and downs of buoyancy in right whales. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* **268**(1478): 1811–1816.
- Oftedal, O.T. 1997. [Lactation in whales and dolphins: evidence of divergence between baleen- and toothed-species.](#) *J. Mammary Gland Biol. Neoplasia* **2**(3): 205–230.
- Olsson, O., et Bolin, A. 2014. [A model for habitat selection and species distribution derived from central place foraging theory.](#) *Oecologia* **175**(2): 537–548.
- Pace, R.M., Corkeron, P.J., et Kraus, S.D. 2017. [State-space mark-recapture estimates reveal a recent decline in abundance of North Atlantic right whales.](#) *Ecol. Evol.* **7**(21): 8730–8741.
- Parks, S., Searby, A., Célérier, A., Johnson, M., Nowacek, D., et Tyack, P. 2011. Sound production behavior of individual North Atlantic right whales: implications for passive acoustic monitoring. *Endanger. Species Res.* **15**(1): 63–76.
-

-
- Patrician, M.R., Biedron, I.S., Esch, H.C., Wenzel, F.W., Cooper, L.A., Hamilton, P.K., Glass, A.H., et Baumgartner, M.F. 2009. Evidence of a North Atlantic right whale calf (*Eubalaena glacialis*) born in northeastern U.S. waters. *Mar. Mammal Sci.* **25**(2): 462–477. doi:10.1111/j.1748-7692.2008.00261.x.
- Pershing, A.J., Alexander, M.A., Hernandez, C.M., Kerr, L.A., Le Bris, A., Mills, K.E., Nye, J.A., Record, N.R., Scannell, H.A., Scott, J.D., Sherwood, G.D., et Thomas, A. 2015. Slow adaptation in the face of rapid warming leads to collapse of the Gulf of Maine cod fishery. *Science*. **350**(6262): 809–812.
- Peterson, A., Papeş, M., et Soberón, J. 2015. [Mechanistic and correlative models of ecological niches](#). *Eur. J. Ecol.* **1**(2): 28–38.
- Pettis, H., et Hamilton, P. 2016. North Atlantic Right Whale Consortium 2016 Annual Report Card. Report to the North Atlantic Right Whale Consortium.
- Pettis, H., Pace, R.M., Schick, R.S., et Hamilton, P.K. 2018. North Atlantic Right Whale Consortium 2017 Annual Report Card. Report to the North Atlantic Right Whale Consortium.
- Phillips, A.B., Haroutunian, M., Murphy, A.J., Boyd, S.W., Blake, J.I.R., et Griffiths, G. 2017. [Understanding the power requirements of autonomous underwater systems, Part I: An analytical model for optimum swimming speeds and cost of transport](#). *Ocean Eng.* **133**: 271–279.
- Plourde, S., Lehoux, C., McQuinn, I.H., et Lesage, V. 2016. [Describing krill distribution in the western North Atlantic using statistical habitat models](#). *DFO Can. Sci. Advis. Secr. Res. Doc.* 2016/111: v + 34 p.
- Plourde, S., Lehoux, C., Johnson, C.L., Perrin, G., et Lesage, V. 2019. [North Atlantic right whale \(*Eubalaena glacialis*\) and its food: \(I\) a spatial climatology of *Calanus* biomass and potential foraging habitats in Canadian waters](#). *J. Plank. Res.* **41**(5) 667-685.
- Potvin, J., et Werth, A.J. 2017. Oral cavity hydrodynamics and drag production in Balaenid whale suspension feeding. *PLoS One* **12**(4): e0175220.
- Rechsteiner, E.U., Rosen, D.A.S., et Trites, A.W. 2013. [Energy requirements of Pacific white-sided dolphins \(*Lagenorhynchus obliquidens*\) as predicted by a bioenergetic model](#). *J. Mammal.* **94**(4): 820–832.
- Reygondeau, G., et Beaugrand, G. 2010. [Future climate-driven shifts in distribution of *Calanus finmarchicus*](#). *Glob. Chang. Biol.* **17**(2): 756–766.
- Reynolds, O. 1883. XXIX. An experimental investigation of the circumstances which determine whether the motion of water shall be direct or sinuous, and of the law of resistance in parallel channels. *Philos. Trans. R. Soc. London* **174**: 935–982.
- Saba, V.S., Griffies, S.M., Anderson, W.G., Winton, M., Alexander, M.A., Delworth, T.L., Hare, J.A., Harrison, M.J., Rosati, A., Vecchi, G.A., et Zhang, R. 2015. [Enhanced warming of the Northwest Atlantic Ocean under climate change](#). *J. Geophys. Res. Ocean.* **121**(1): 118–132.
- Sameoto, D.D., et Herman, A.W. 1990. Life cycles and distribution of *Calanus finmarchicus* in deep basins on the Nova Scotia shelf and seasonal changes in *Calanus* spp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **66**: 225–237.
- Sanderson, S.L., et Wassersug, R. 1990. Suspension-feeding vertebrates. *Sci. Am.* **262**(3): 96–102.
-

-
- Sato, K., Shiomi, K., Watanabe, Y., Watanuki, Y., Takahashi, A., et Ponganis, P.J. 2010. Scaling of swim speed and stroke frequency in geometrically similar penguins: they swim optimally to minimize cost of transport. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**(1682): 707–714.
- Saumweber, W.J., et Durbin, E.G. 2006. [Estimating potential diapause duration in *Calanus finmarchicus*](#). *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **53**(23): 2597–2617.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 5th edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sibly, R.M., et Calow, P. 1986. *Physiological ecology of animals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Sibly, R.M., Grimm, V., Martin, B.T., Johnston, A.S.A., Kułakowska, K., Topping, C.J., Calow, P., Nabe-Nielsen, J., Thorbek, P., et DeAngelis, D.L. 2012. [Representing the acquisition and use of energy by individuals in agent-based models of animal populations](#). *Methods Ecol. Evol.* **4**(2): 151–161.
- Simpson, D., Rue, H., Riebler, A., Martins, T.G., and Sørbye, S.H. 2017. Penalising model component complexity: A principled, practical approach to constructing priors. *Stat. Sci.* **32**: 1–28
- Slijper, E.J. 1966. Functional morphology of the reproductive system in Cetacea. *In Whales, dolphins, and porpoises. Edited by K.S. Norris*. University of California Press. pp. 277–319.
- Sorochan, K. A., Plourde, S., Morse, R., Pepin, P., Runge, J., Thompson, C., et Johnson, C. L. 2019. North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) and its food: (II) interannual variations in biomass of *Calanus* spp. on northwest Atlantic shelves. *J. Plank. Res.*, **41**(5), 687-708.
- Spiegelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P., et van der Linde, A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat. Soc. Ser. B* **64**(4): 583–639.
- Stephens, D.W., et Krebs, J.R. 1986. [Foraging theory](#). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Swaim, Z., Westgate, A., Koopman, H., Rolland, R., et SD, K. 2009. [Metabolism of ingested lipids by North Atlantic right whales](#). *Endanger. Species Res.* **6**(3): 259–271.
- Thompson, D., et Fedak, M.A. 2001. [How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment](#). *Anim. Behav.* **61**(2): 287–296.
- Tomilin, A. 1967. *Mammals of the USSR and adjacent countries*. Vol. 9, Cetacea. Israel Program for Scientific Translations (translator), Jerusalem.
- Trassinelli, M. 2016. Energy cost and optimisation in breath-hold diving. *J. Theor. Biol.* **396**: 42–52. doi: 10.1016/j.jtbi.2016.02.009.
- Tucker, V. 1975. The energetic cost of moving about: walking and running are extremely inefficient forms of locomotion. Much greater efficiency is achieved by birds, fish-and bicyclists. *Am. Sci.* **63**(4): 413–419.
- van der Hoop, J., Moore, M., Fahlman, A., Bocconcelli, A., George, C., Jackson, K., Miller, C., Morin, D., Pitchford, T., Rowles, T., Smith, J., et Zoodsma, B. 2013. [Behavioral impacts of disentanglement of a right whale under sedation and the energetic cost of entanglement](#). *Mar. Mammal Sci.* **30**(1): 282–307.
- van der Hoop, J., Corkeron, P., et Moore, M. 2016. [Entanglement is a costly life-history stage in large whales](#). *Ecol. Evol.* **7**(1): 92–106.
-

-
- van der Hoop, J.M. Nowacek, D.P., Moore, M.J., et Triantafyllou, M.S. 2017. Swimming kinematics and efficiency of entangled North Atlantic right whales. *Endanger. Species Res.* **32**: 1–17.
- van der Hoop, J.M., Nousek-McGregor, A.E., Nowacek, D.P., Parks, S.E., Tyack, P., et Madsen, P.T. 2019. [Foraging rate of ram-filtering North Atlantic right whales](#). *Funct. Ecol.*
- Vermeulen, E., Cammareri, A., et Holsbeek, L. 2012. Alteration of southern right whale (*Eubalaena australis*) behaviour by human-induced disturbance in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquat. Mamm.* **38**(1): 56–64.
- Villarino, E., Chust, G., Licandro, P., Butenschön, M., Ibaibarriaga, L., Larrañaga, A., et Irigoien, X. 2015. Modelling the future biogeography of North Atlantic zooplankton communities in response to climate change. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **531**: 121–142.
- Villegas-Amtmann, S., Schwarz, L.K., Sumich, J.L., et Costa, D.P. 2015. [A bioenergetics model to evaluate demographic consequences of disturbance in marine mammals applied to gray whales](#). *Ecosphere* **6**(10): 1–19.
- Vogel, S. 1994. *Life in Moving Fluids; The Physical Biology of Flow*, 2nd ed. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- von Kármán, T., et Millikan, C.B. 1934. On the theory of laminar boundary layers involving separation. National Advisory Committee on Aeronautics, Washington, DC. **504**: 541–560.
- Watanabe, S. 2010. Asymptotic equivalence of Bayes cross validation and widely applicable information criterion in singular learning theory. *J. Mach. Learn. Res.* **11**(Dec): 3571–3594.
- Watkins, W.A., et Schevill, W.E. 1976. Right whale feeding and baleen rattle. *J. Mammal.* **57**(1): 58–66.
- Webb, P. 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. *Bull. Fish. Res. Board Canada* **190**: 1–159.
- Williams, T.M., et Kooyman, G.L. 1985. [Swimming performance and hydrodynamic characteristics of harbor seals *Phoca vitulina*](#). *Physiol. Zool.* **58**(5): 576–589.
- Williams, T., et Maresh, J. 2015. Exercise energetics. *In* *Marine Mammal Physiology: Requisites for Ocean Living*. Edited by M.A. Castellini and J.-A. Mellish. CRC Press Taylor and Francis Group, Boca Raton, FL. pp. 47–68.
- Williams, T., Davis, R., Fuiman, L., Francis, J., Le Boeuf, B.J., Horning, M., Calambokidis, J., et Croll, D. 2000. Sink or swim: strategies for cost-efficient diving by marine mammals. *Science*. **288**(5463): 133–136.
- Winn, H., Price, C., et Sorensen, P. 1986. The distributional biology of the right whale (*Eubalaena glacialis*) in the western North Atlantic. *Reports Int. Whal. Comm. Spec. Issue* 10: 129–138.
- Wishner, K.F., Schoenherr, J.R., Beardsley, R., et Chen, C. 1995. [Abundance, distribution and population structure of the copepod *Calanus finmarchicus* in a springtime right whale feeding area in the southwestern Gulf of Maine](#). *Cont. Shelf Res.* **15**(4): 475–507.
- Woodward, B.L., Winn, J.P., et Fish, F.E. 2006. [Morphological specializations of baleen whales associated with hydrodynamic performance and ecological niche](#). *J. Morphol.* **267**(11): 1284–1294.
-

TABLEAUX

Tableau 1. Liste des paramètres utilisés dans le modèle bioénergétique.

Symbole	Paramètre (unité)	Valeur	Référence
α	Constante du coefficient de frottement cutané	0,072	Voir Méthodes
A	Surface totale mouillée (m ²)	0,08 masse ^{0,65}	Alexander (1990); Fish (1993)
A _m	Aire de l'ouverture de la bouche (m ²)	1,7; 1,9	van der Hoop <i>et al.</i> (2019)
β	Exposant du coefficient de frottement cutané	-0,2	Voir Méthodes
d	Diamètre du corps (m)	3,15	Nousek McGregor (2010)
D _p	Densité des proies (g m ⁻³)		La présente étude
E _p	Teneur en énergie des proies (MJ g ⁻¹)	0,0229; 0,0329	Davies <i>et al.</i> (2012)
ϵ_A	Efficacité de l'assimilation alimentaire	0,80; 0,92	Lockyer (1981); Swaim <i>et al.</i> (2009)
g	Traînée des appendices	1,3	Fish et Rohr (1999); van der Hoop (2013)
L	Longueur du corps des BNAN adultes (m)	14	Moore <i>et al.</i> (2005)
mass	Masse corporelle des BNAN adultes (kg)	35000	Moore <i>et al.</i> (2005)
mass _{nb}	Masse corporelle des nouveau-nés (kg)	790, 1412	Fortune <i>et al.</i> (2012)
η_m	Efficacité musculaire/métabolique	0,25	Kleiber (1961); Webb (1975)
η_p	Efficacité propulsive/impulsions	0,51	van der Hoop <i>et al.</i> (2017)
t _b	Temps au fond (temps passé à ingérer des proies; s)	≤150 m: 0,0704·profondeur > 150 m: 636	Baumgartner <i>et al.</i> (2017) Voir Méthodes
t _s	Temps en surface après la plongée (s)	Non gestantes : 0,211·temps total en profondeur; gestantes/en lactation : 0,342·temps total en profondeur	Baumgartner et Mate (2003)
t _{glide}	Proportion de temps passé à se laisser glisser	Surface/déplacement : 0,09 Remontée : 0,30; Descente : 0,36 Fond/recherche de nourriture : 0,09	Nowacek <i>et al.</i> (2001); Nousek McGregor (2010); Nousek McGregor <i>et al.</i> (2014)
U _b	Vitesse de nage en recherche de nourriture (m s ⁻¹)	1,0	Baumgartner et Mate (2003); Nousek McGregor (2010)
U _a , U _d	Vitesse de nage en remontée /descente (m s ⁻¹)	1,45	Baumgartner <i>et al.</i> (2017)
U _t	Vitesse de déplacement (m s ⁻¹)	2,0	Tomilin (1967) tel que cité dans Woodward <i>et al.</i> (2006); Goodyear (1996)
ν	Viscosité cinématique de l'eau de mer (m ² s ⁻¹)	1,83 x 10 ⁻⁶	Kaye et Laby (1995)
γ	Traînée des vagues de surface	1,0	Voir Méthodes
ρ	Densité de l'eau de mer (kg m ⁻³)	1028	Miller <i>et al.</i> (2016)
λ	Rapport de traînée actif/passif	1,0	Voir Méthodes
θ	Angle du corps pendant la plongée (°)	Remontée : 62 Descente : 74	Nousek-McGregor <i>et al.</i> (2014)

Tableau 2. Bilan des activités quotidiennes et saisonnières établi par déduction pour les baleines noires de l'Atlantique Nord femelle adultes. Il convient de noter que la durée des phases annuelles est la même pour les femelles non gestantes et les femelles gestantes. Les comportements de déplacement et de socialisation sont regroupés pour le calcul des dépenses énergétiques.

Phase annuelle	Durée de la phase par stade de reproduction (jour année ⁻¹)			Temps pour la recherche (h jour ⁻¹)	Temps de déplacement (h jour ⁻¹)	Temps de repos (h jour ⁻¹)
	Non gestante	Gestante	En lactation			
Recherche de nourriture en été	261,5–296,9	261,5–296,9	217,4–244,1	15,1 ⁴ –17,2 ⁵	6,2 ⁵ –8,3 ⁴	0,6 ^{4,5}
Migration automnale		21–24 ¹		0	20 ¹	4 ⁶
Reproduction en hiver	26,1–55,5 ²	26,1–55,5 ²	78,9–99,6 ²	0	19,9–21,4 ³	2,6–4,1 ³
Migration printanière		21–24 ¹		0	20 ¹	4 ⁶

¹ Firestone *et al.* (2008) : temps de déplacement moyen de 21 à 24 jours depuis Jacksonville, en Floride, jusqu'à la pointe de Long Island (env. 1 500 km); distance de migration vers le GSL d'env. 2 775 km depuis Jacksonville; ici, nous supposons que les BNAN commencent à se nourrir après avoir effectué une migration de 21 à 24 jours.

² Krzystan *et al.* (2018) : temps de résidence modélisés dans les aires de reproduction hivernales pour les BNAN qui ne mettent pas bas (non gestantes, gestantes) et qui mettent bas (en lactation).

³ Vermeulen *et al.* (2012) : établi par déduction à partir du bilan des activités de la baleine noire australe (*Eubalaena australis*) dans son aire de reproduction. Les déplacements (41 %) et la socialisation (42 %) sont regroupés et les activités de repos (11 %) et d'« autres » activités (6 %) sont regroupées. Nousek McGregor (2010) a constaté que des baleines noires marquées, présentes dans une aire de reproduction au large de la Floride, aux États-Unis, passaient 64,7 % de leur temps (174/269 plongées) probablement en déplacement (plongées plus profondes et plus longues) et 35,3 % (95/269) de leur temps à socialiser ou à se reposer (plongées moins profondes et plus courtes).

⁴ Goodyear (1996) : estimation du bilan moyen des activités quotidiennes à partir de données de marquage de BNAN présentes dans la baie de Fundy comme suit : recherche de nourriture (62,8 %; 15,07 h par jour), socialisation : (18,15 %), déplacements (15,8 %), repos (2,7 %; 0,65 h par jour), jeux (0,6 %). Pour ce modèle, nous avons combiné la socialisation, les déplacements et les jeux : 34,9 % (soit 8,38 h par jour).

⁵ Parks *et al.* (2011) : estimation du bilan moyen des activités quotidiennes à partir de données de marquage de BNAN présentes dans la baie de Fundy comme suit : recherche de nourriture (71,7 %; 17,2 h par jour), socialisation : (4,7 %), déplacements (21,3 %), repos (2,37 %; 0,57 h par jour). Pour ce modèle, nous avons combiné la socialisation et les déplacements : 26 % (soit 6,24 h par jour).

⁶ Hypothèse

Tableau 3. Méthodes résumées en cinq étapes.

Étape	Description	Approche
1	Représentation des observations aux points d'échantillonnage de la biomasse des copépodes du genre <i>Calanus</i> dans une aire de répartition continue des proies en 2D en tenant compte de l'autocorrélation spatiale	Modèle spatial hiérarchique bayésien
2	Projection d'une aire de répartition continue des proies sur une grille régulière de 10 km ² couvrant la zone à l'étude	Modèle spatial hiérarchique bayésien
3	Application du modèle de la distribution verticale des copépodes du genre <i>Calanus</i> pour transformer l'aire de répartition des proies en 2D en une aire en 3D	Modèle additif généralisé
4	Application d'un modèle bioénergétique des baleines noires en quête de nourriture pour transformer une aire de répartition des proies en 3D en un champ énergétique net en 3D	Modèle bioénergétique théorique du bilan temps-énergie
5	Conversion du champ énergétique net en une grille de l'habitat favorable à l'alimentation	Résumer la valeur relative de la recherche de nourriture de chaque cellule de la grille dans l'espace (zone à l'étude) et dans le temps (période d'étude de douze ans)

Tableau 4. Tailles des échantillons de biomasse des copépodes du genre *Calanus* intégrés en fonction de la profondeur (nombre de stations échantillonnées) de 2006 à 2017 pour les périodes du début de l'été (de juin au début juillet) et de la fin de l'été (de la fin de juillet à septembre).

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Début de l'été	64	67	51	60	65	66	66	65	67	59	65	65
Fin de l'été	90	98	80	89	74	77	82	56	76	35	NA	26
Total	154	165	131	149	139	143	148	121	143	94	65	91

Tableau 5. Résumé des prévisions de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* intégrée en fonction de la profondeur (g de poids sec/m²) pour le début et la fin de la saison 2006-2017 aux emplacements de la grille de 10 km² dans le golfe du Saint-Laurent.

Année	Été	Médiane	Moyenne	Écart-type	Min.	Max.
2006	Début	46,97	56,73	71,18	0,74	506,40
2007	Début	56,66	71,61	61,26	2,79	477,39
2008	Début	39,72	43,40	36,95	4,26	458,76
2009	Début	34,26	42,36	47,13	6,80	451,89
2010	Début	3,09	30,17	83,25	0,97	492,01
2011	Début	20,38	48,52	79,96	0,19	490,40
2012	Début	41,72	51,29	44,90	13,69	463,68
2013	Début	29,00	48,28	68,51	11,70	505,63
2014	Début	10,34	36,43	57,16	0,10	472,64
2015	Début	0,68	2,62	6,74	0,06	95,55
2016	Début	2,81	19,02	58,57	0,00	478,86
2017	Début	6,72	19,84	46,48	0,25	456,89
2006	Fin	7,70	22,33	25,35	0,64	102,60
2007	Fin	14,57	34,62	35,88	4,25	126,41
2008	Fin	12,49	43,72	53,99	1,15	242,85
2009	Fin	12,68	37,39	50,88	0,49	372,98
2010	Fin	2,09	13,80	21,09	0,64	94,46
2011	Fin	2,01	15,98	22,67	0,18	117,82
2012	Fin	3,09	18,39	23,32	0,85	113,06
2013	Fin	12,63	32,52	31,33	4,96	126,86
2014	Fin	14,69	25,72	23,98	1,06	120,04
2015	Fin	27,43	39,57	36,43	5,00	404,78
2017	Fin	9,52	15,79	11,26	3,95	41,87

Tableau 6. Dépenses énergétiques quotidiennes estimées (MJ/jour) pour une baleine noire de l'Atlantique Nord femelle adulte de 14 m non gestante, gestante ou en lactation.

État du cycle de reproduction	Min.	Médiane	Max.
Non gestante	1355	1533	1726
Gestante	1557	1855	2167
En lactation	3565	4233	4915

Tableau 7. Seuils minimaux de densité des proies mesurés autour de baleines noires de l'Atlantique Nord en quête de nourriture. Seuil de densité exprimé en g/m³ calculé en fonction du poids sec individuel d'un copépode de 0,000 2 g ou de 0,000 6 g (Davies et al. 2012). BdF : baie de Fundy, BCC : baie de Cape Cod, GdM : golfe du Maine, BR : bassin Roseway.

Référence	Lieu	Seuil de densité (copépodes ou organismes m ⁻³)	Seuil de densité (g m ⁻³)	Poids individuel du copépode (g)
Murison et Gaskin (1989)	BdF	820 cope.	0,2	0,0002
			0,5	0,0006
Mayo et Marx (1990)	BCC	1000 org.	0,2	0,0002
			0,6	0,0006
Mayo et Goldman (1992)	GdM	4000 cope.	0,8	0,0002
			2,4	0,0006
Wishner et al. (1995)	GdM	1023–9749 cope.	0,2–2,0	0,0002
			0,6–5,8	0,0006
Beardsley et al. (1996)	GdM	1500–4500 cope.	0,3–0,9	0,0002
			1,0–3,0	0,0006
Baumgartner et Mate (2003)	BdF et BR	3000 cope.	0,6	0,0002
			1,8	0,0006

FIGURES

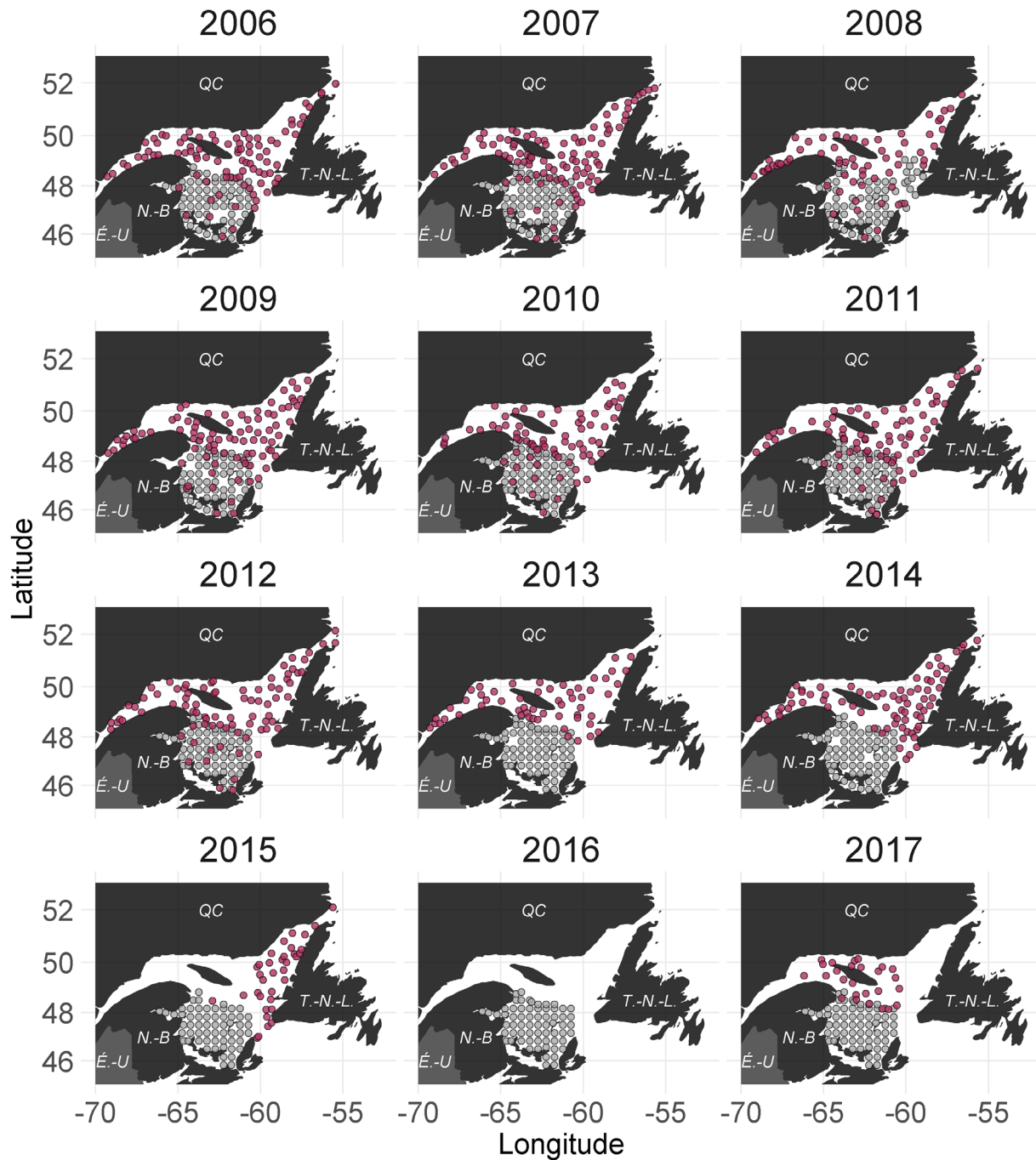


Figure 1. Sites d'échantillonnage des copépodes du genre *Calanus* dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, au Canada, de 2006 à 2017. Un échantillonnage a été effectué au début de l'été (juin-début juillet) dans le sud du golfe du Saint-Laurent (points gris) et à la fin de l'été (fin juillet-septembre) principalement dans le nord du golfe du Saint-Laurent (points marron). Il convient de noter que, pour 2016, seules les données du début de saison étaient disponibles.

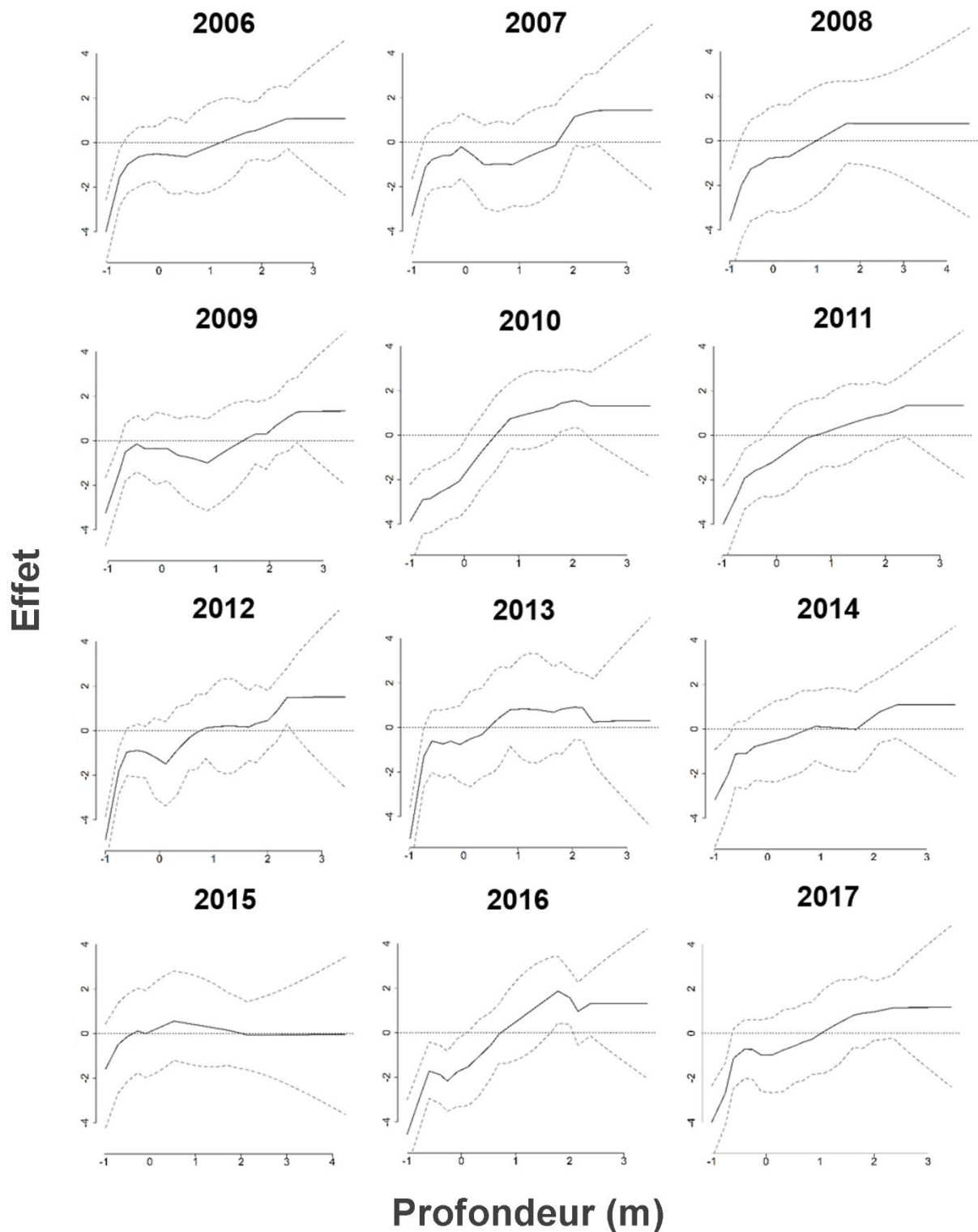


Figure 2. Moyenne et intervalles crédibles à 95 % de la distribution a posteriori de l'effet bathymétrique lissé sur la densité de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, au début de l'été (juin – début juillet), de 2006 à 2017. Les valeurs de profondeur sont normalisées et varient de 0 à 500 m.

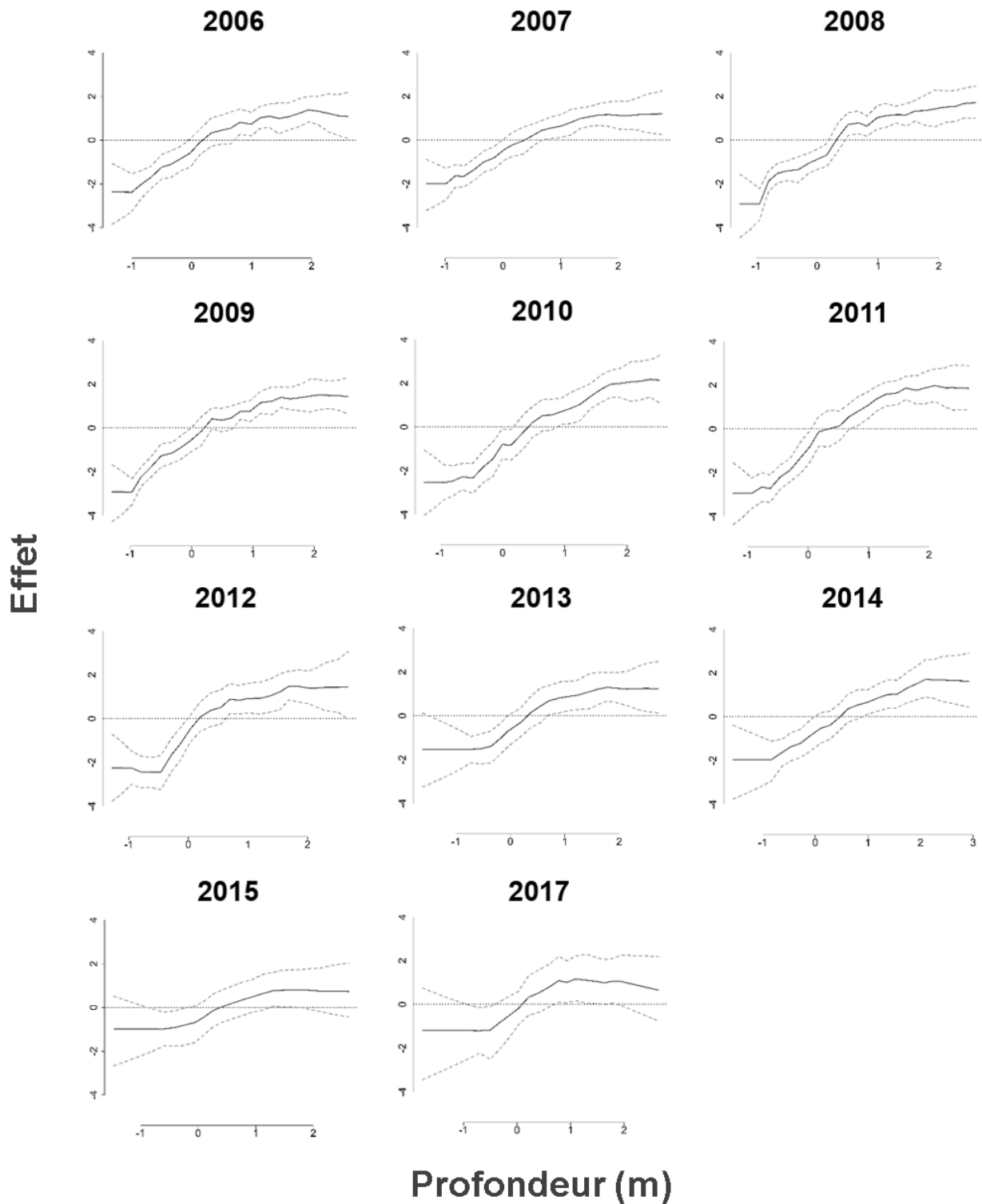


Figure 3. Moyenne et intervalles crédibles à 95 % de la distribution a posteriori de l'effet bathymétrique lissé sur la densité de la biomasse des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, à la fin de l'été (fin juillet – septembre), de 2006 à 2015 et en 2017. Les valeurs de profondeur sont normalisées et varient de 0 à 500 m.

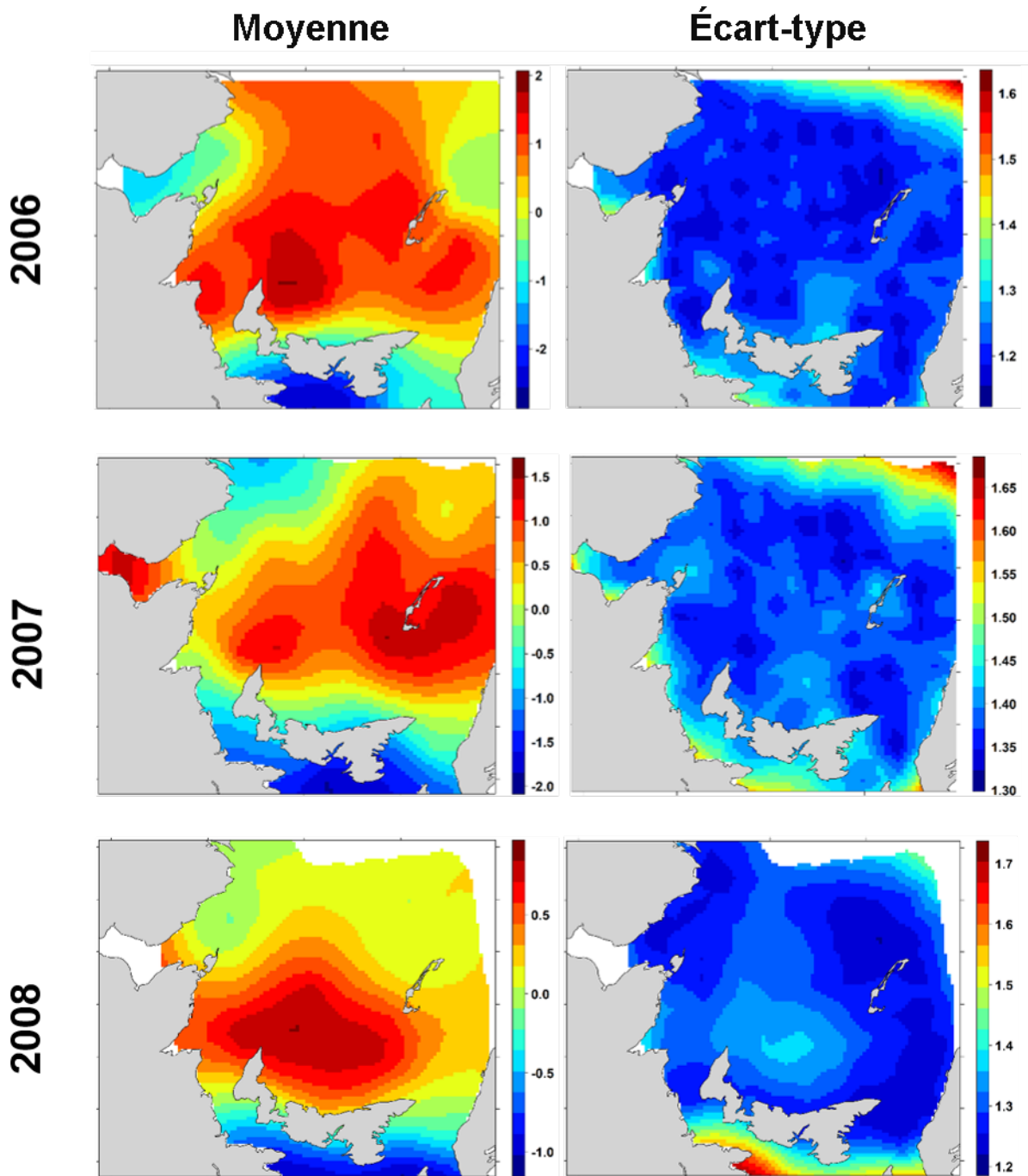


Figure 4. Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en début de saison (2006-2008). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

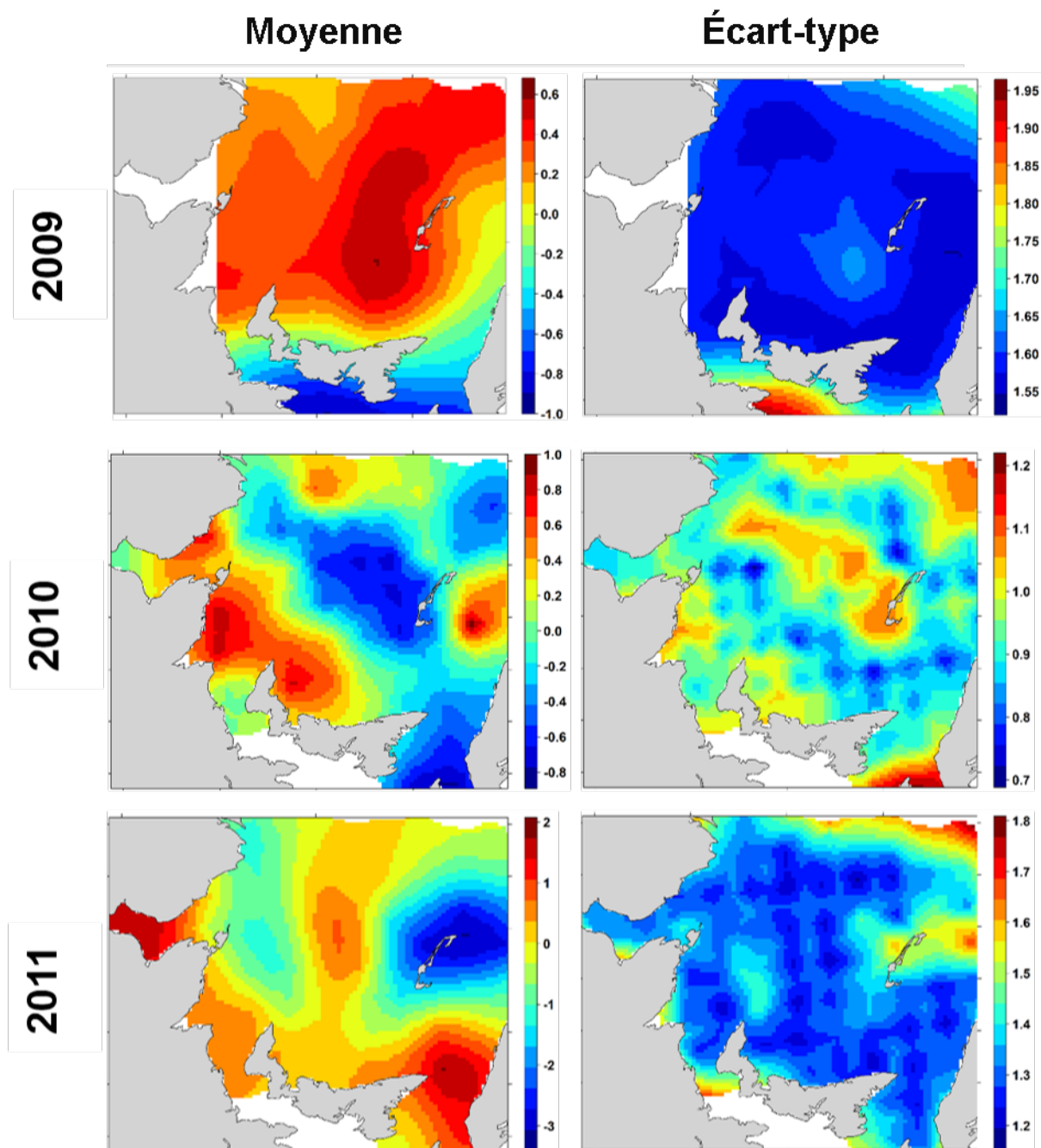


Figure 4 (suite). Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en début de saison (2009–2011). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

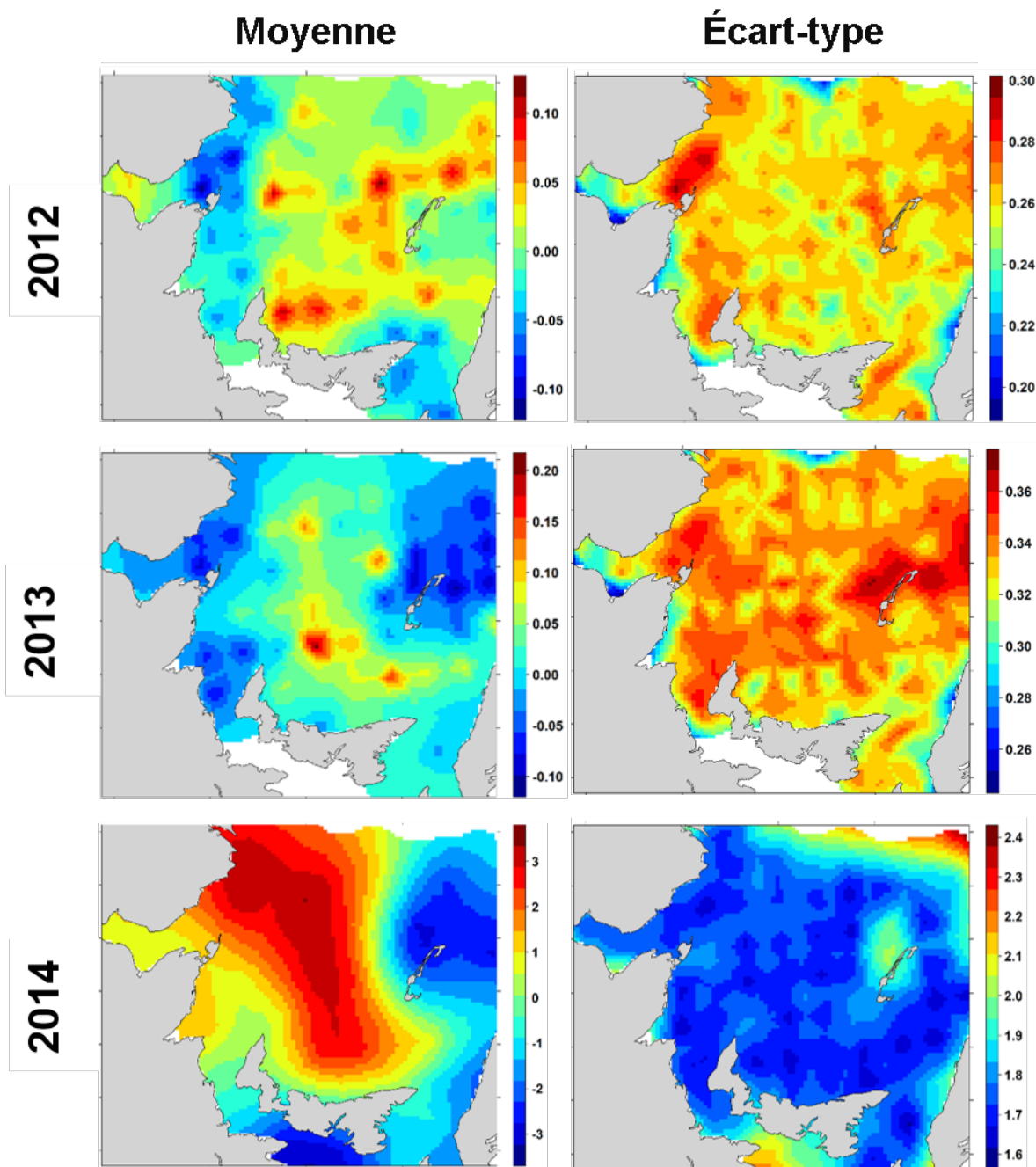


Figure 4 (suite). Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en début de saison (2012–2014). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

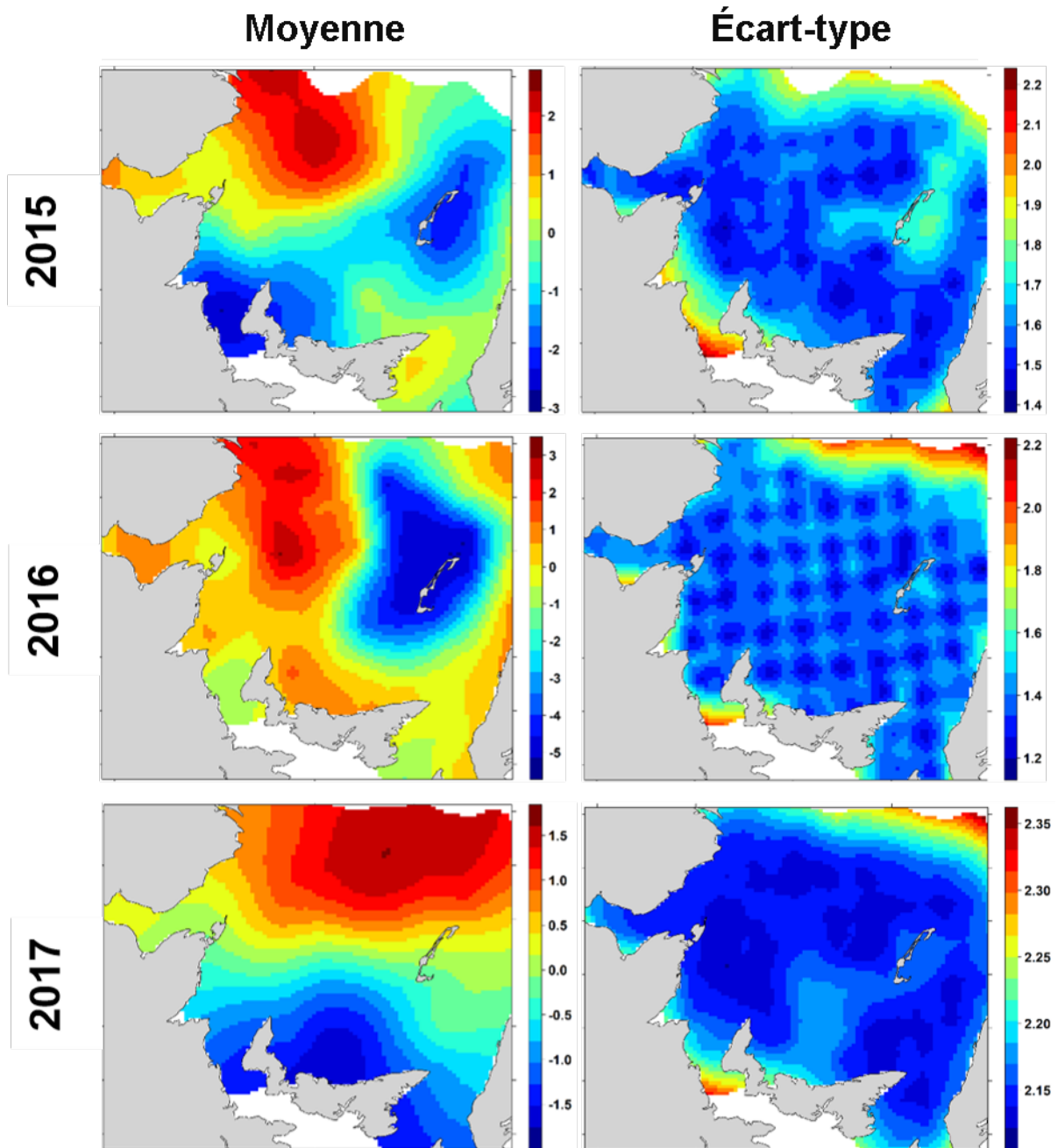


Figure 4 (suite). Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en début de saison (2015-2017). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

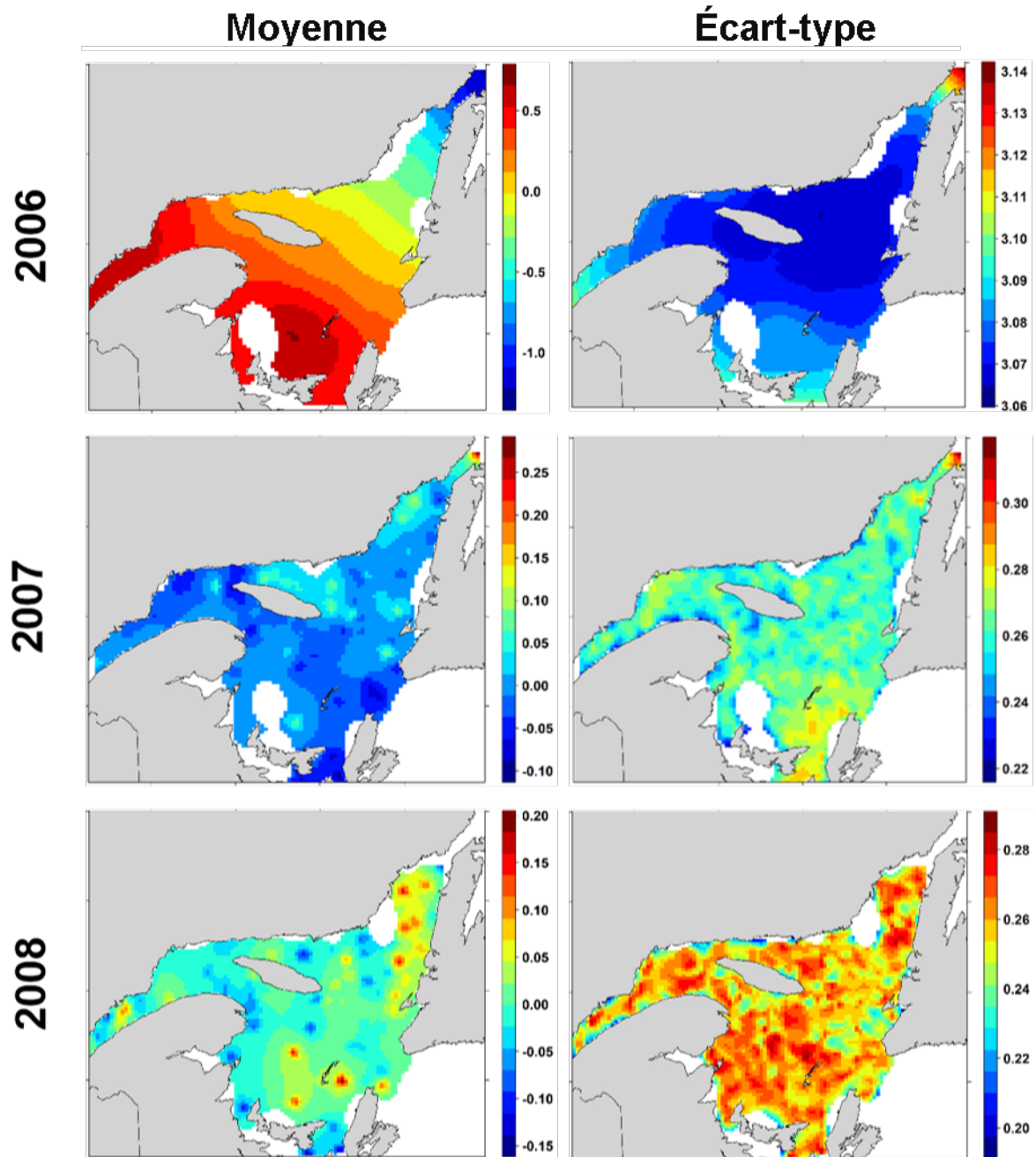


Figure 5. Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en fin de saison (2006-2008). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

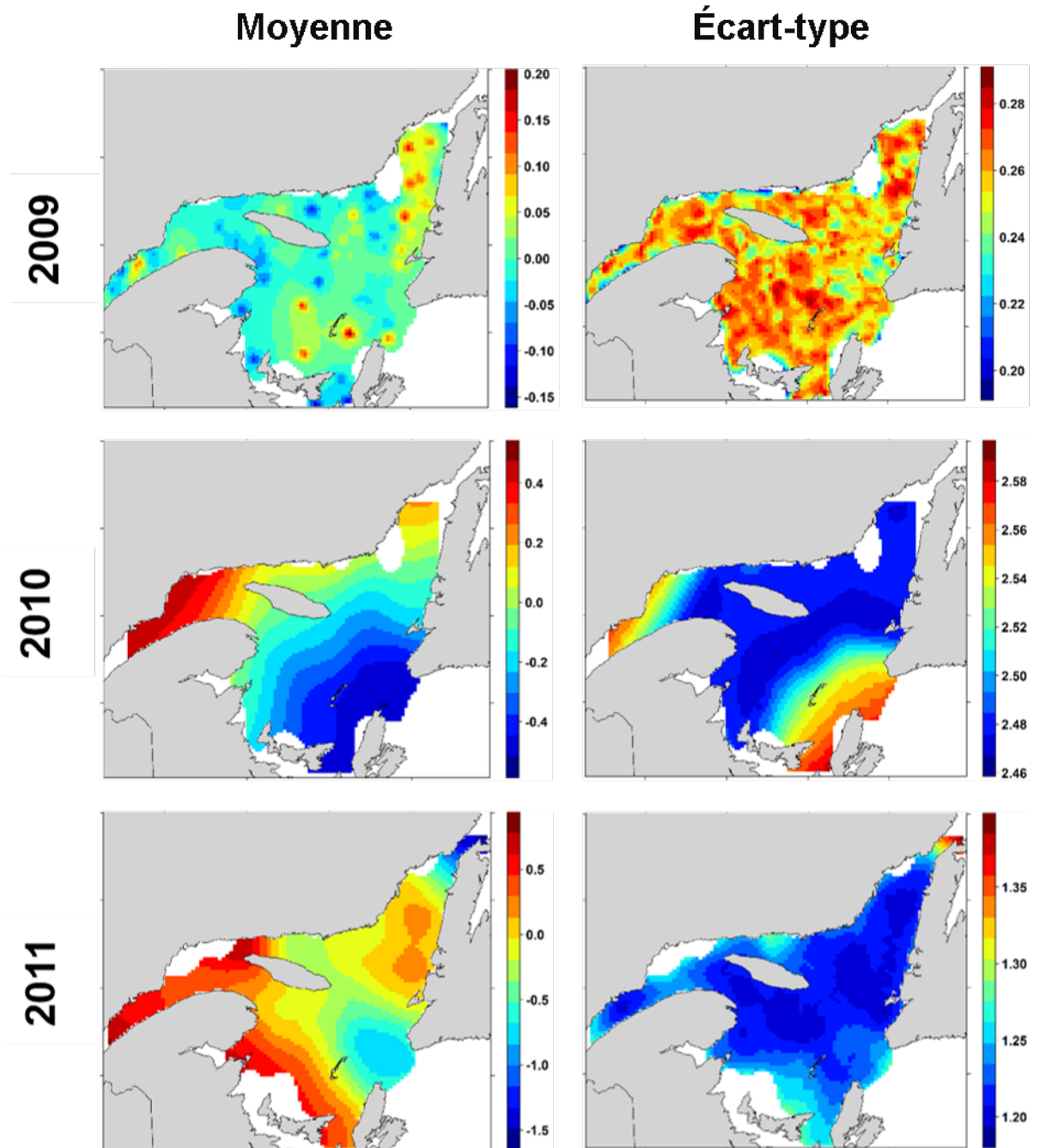


Figure 5 (suite). Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en fin de saison (2009–2011). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

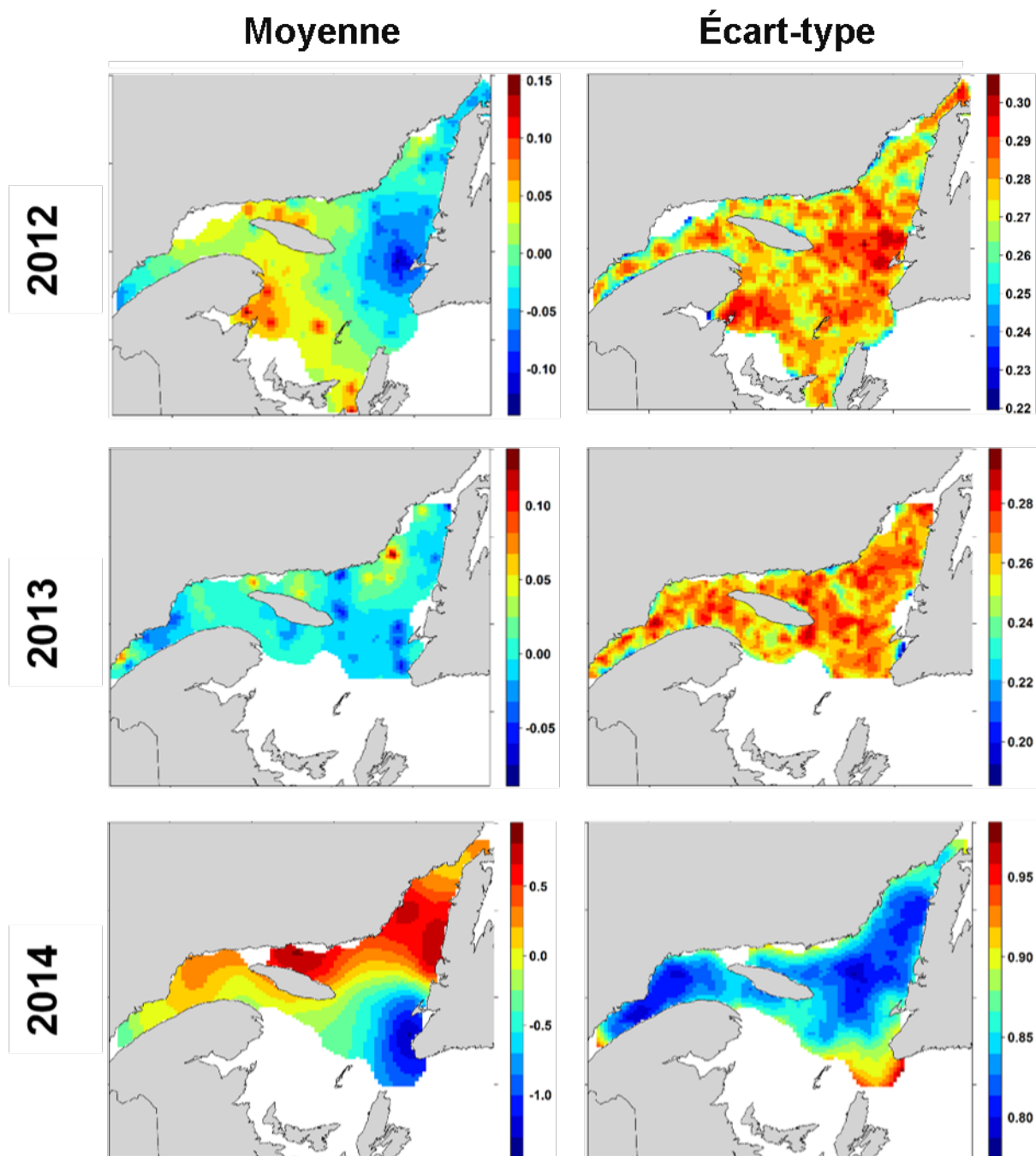


Figure 5 (suite). Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en fin de saison (2012–2014). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

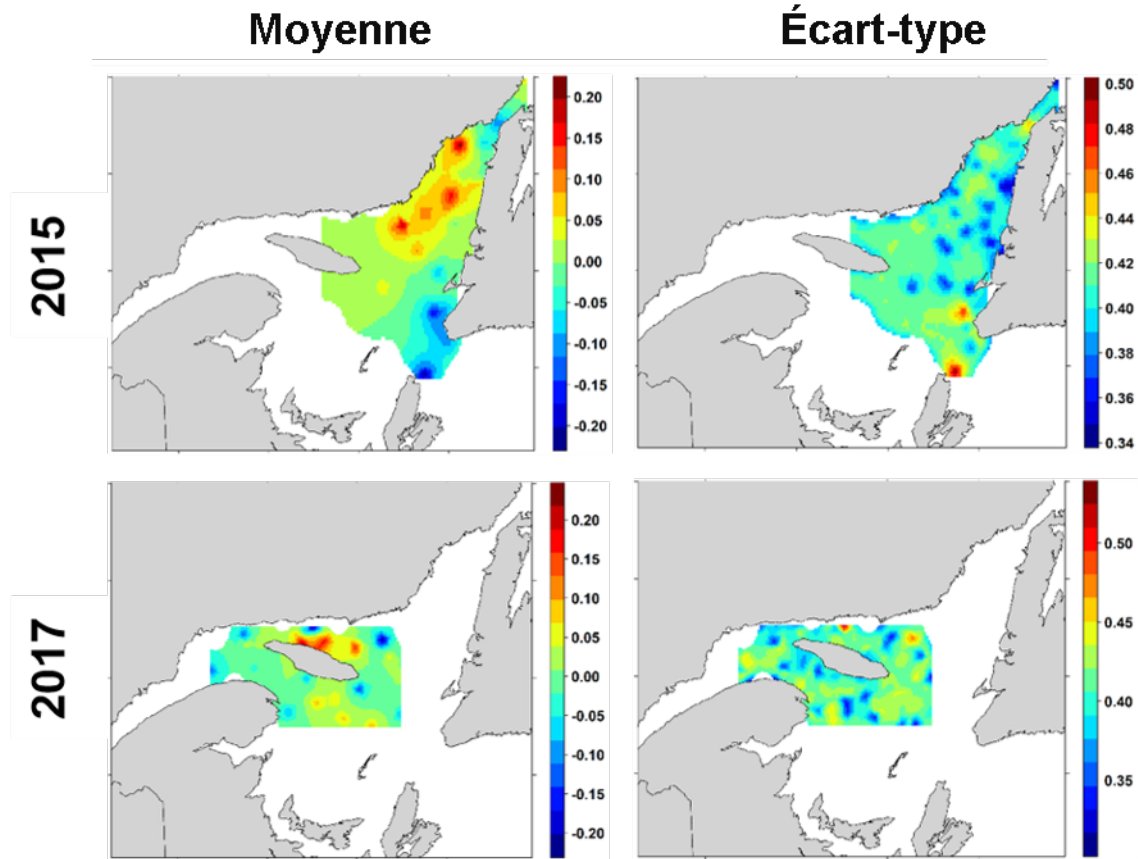


Figure 5 (suite). Moyenne et écart-type (ET) a posteriori de l'effet aléatoire spatial pour le modèle de prévision de l'abondance des copépodes du genre *Calanus* dans le golfe du Saint-Laurent, au Canada, en fin de saison (2015-2017). Voir les échelles de légende propres à l'année pour faciliter l'interprétation visuelle de l'effet spatial aléatoire pour chaque année.

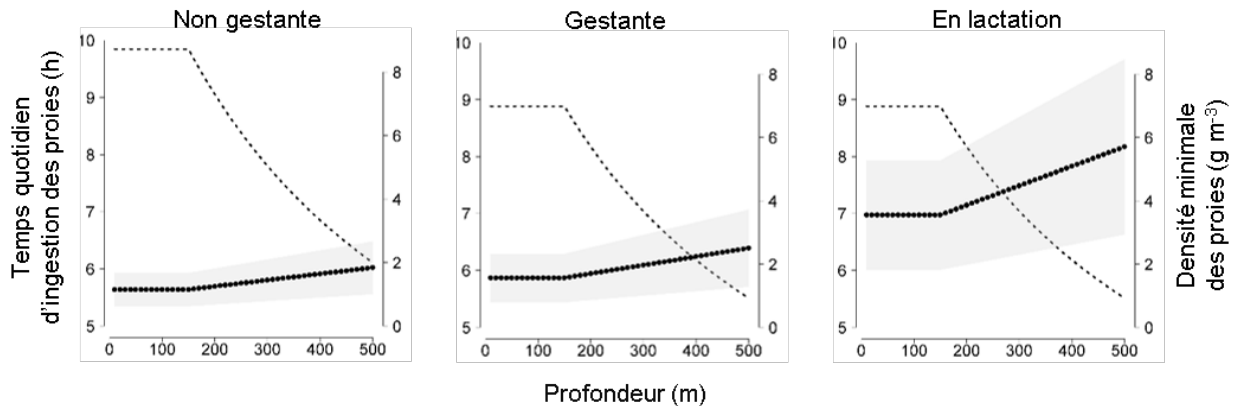


Figure 6. Temps hypothétique quotidien d'ingestion des proies (h; ligne pointillée) et densité minimale des proies (copépodes du genre *Calanus*) requise (g/m^3 ; cercles noirs remplis) pour des baleines noires de l'Atlantique Nord femelles non gestantes (à gauche), gestantes (au milieu) et en lactation (à droite) en fonction de la profondeur de recherche de nourriture (m). La densité minimale des proies est définie comme étant la densité requise pour équilibrer les dépenses énergétiques quotidiennes et est obtenue en calculant la valeur de D_p dans l'équation linéaire E_{in} (voir Méthodes). Les zones ombrées délimitent des estimations faibles et élevées des exigences minimales relatives à la densité des proies.

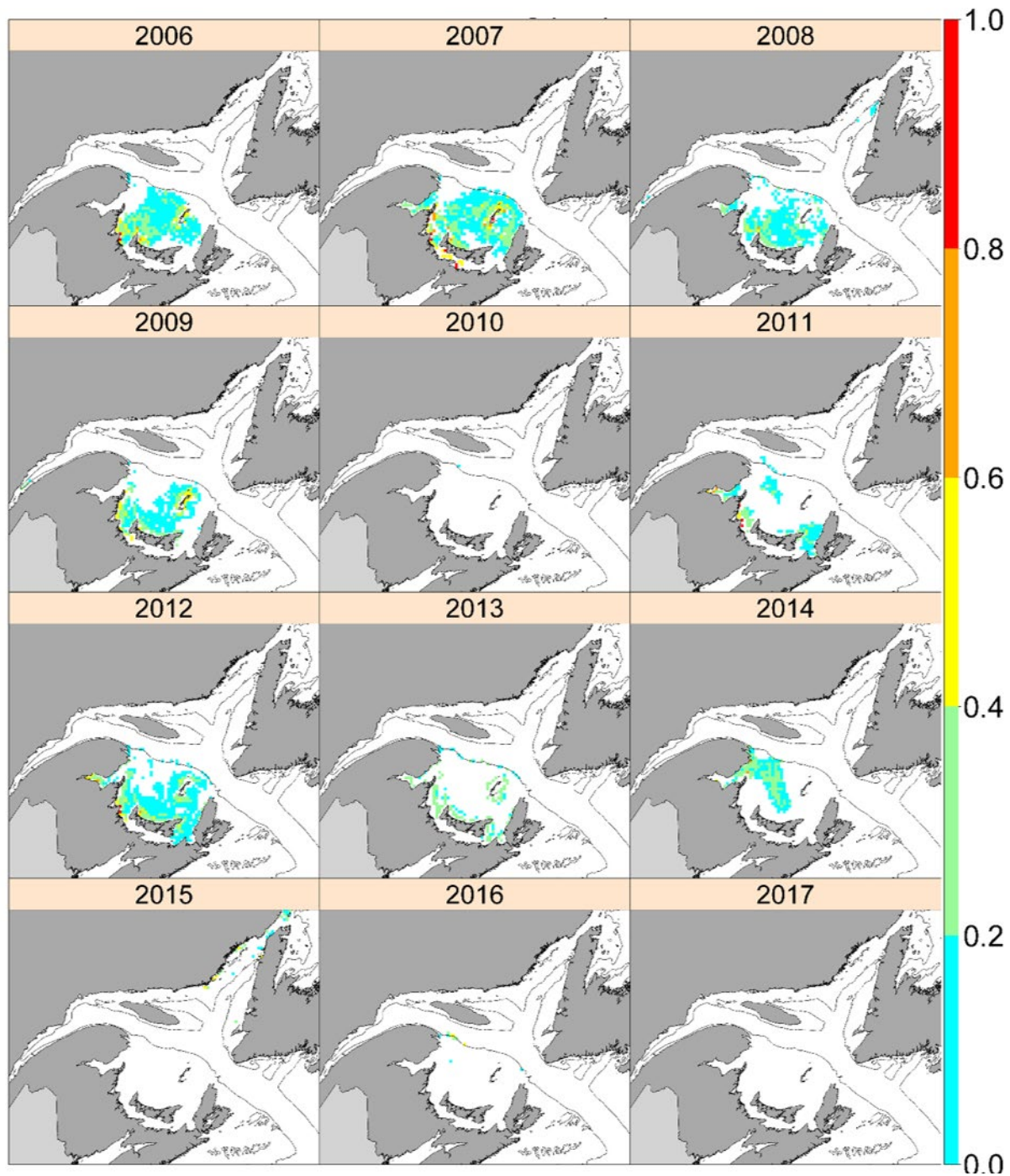


Figure 7. Habitat potentiel favorable à l'alimentation dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **non gestantes** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques « **minimales** » (voir Méthodes pour plus de détails). Les valeurs E_{net} sont normalisées (0 à 1) en divisant le nombre de couches de profondeur où $E_{net} > 0$ par le nombre total de couches de profondeur à chaque cellule de la grille. L'isobathe de 200 m est illustrée. Une valeur de 1,0 signifie que 100 % de la colonne d'eau à une cellule donnée devrait présenter une densité de proies convenable.

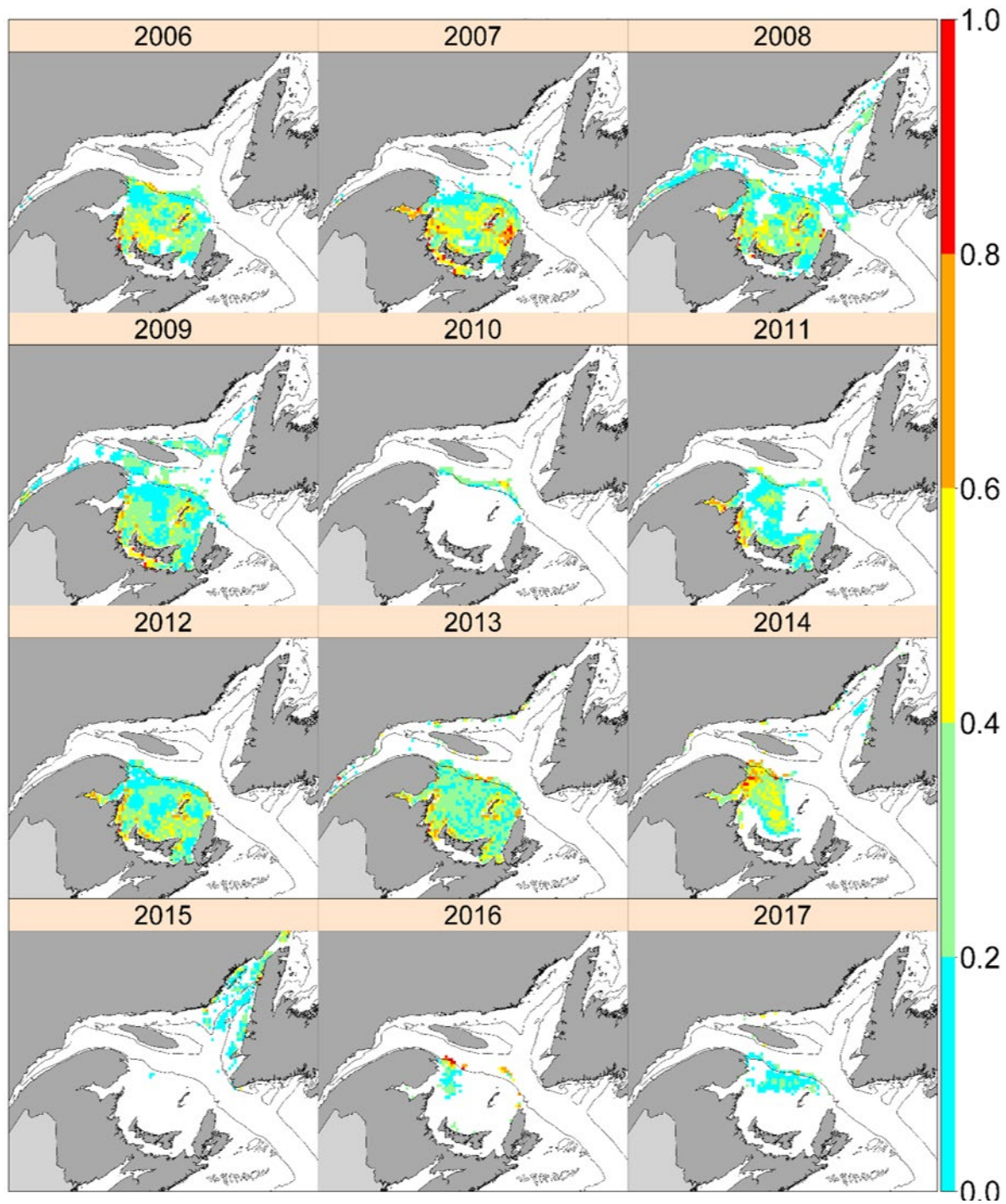


Figure 8. Habitat potentiel favorable à l'alimentation dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **non gestantes** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques « **maximales** » (voir Méthodes pour plus de détails). Les valeurs E_{net} sont normalisées (0 à 1) en divisant le nombre de couches de profondeur où $E_{net} > 0$ par le nombre total de couches de profondeur à chaque cellule de la grille. L'isobathe de 200 m est illustrée.

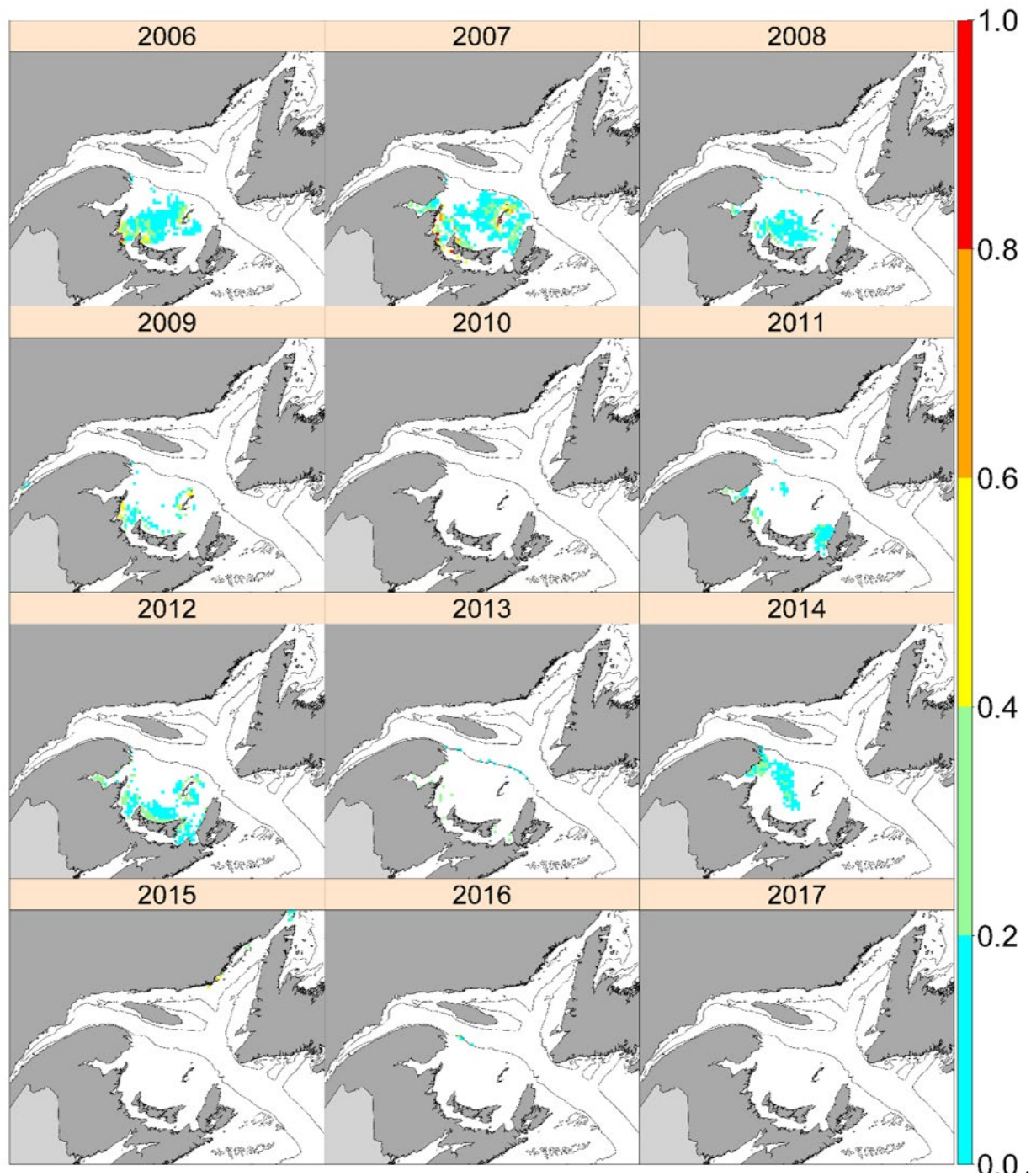


Figure 9. Habitat potentiel favorable à l'alimentation dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **gestantes** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques « **minimales** » (voir Méthodes pour plus de détails). Les valeurs E_{net} sont normalisées (0 à 1) en divisant le nombre de couches de profondeur où $E_{net} > 0$ par le nombre total de couches de profondeur à chaque cellule de la grille. L'isobathe de 200 m est illustrée.

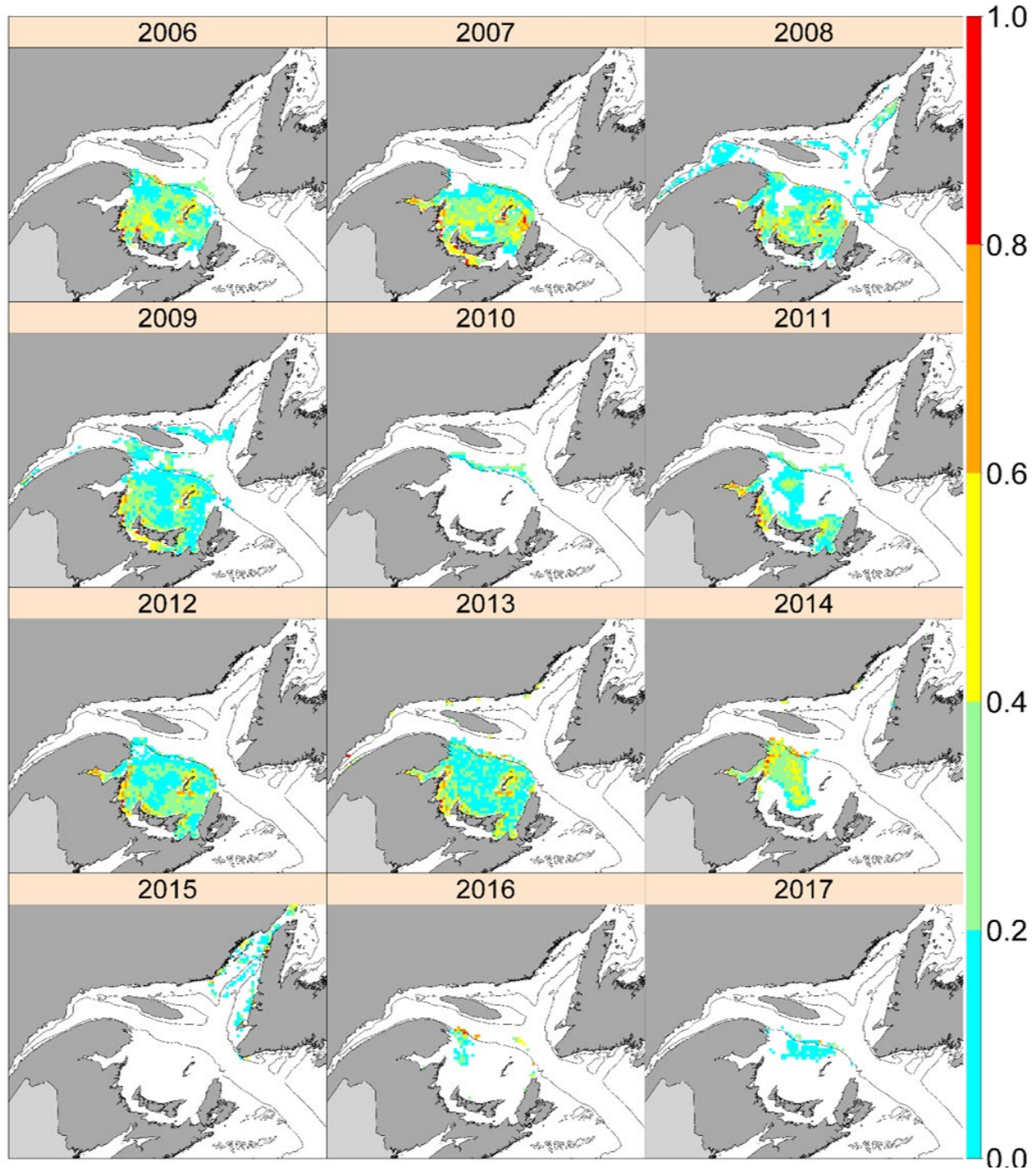


Figure 10. Habitat potentiel favorable à l'alimentation dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **gestantes** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques « **maximales** » (voir Méthodes pour plus de détails). Les valeurs E_{net} sont normalisées (0 à 1) en divisant le nombre de couches de profondeur où $E_{net} > 0$ par le nombre total de couches de profondeur à chaque cellule de la grille. L'isobathe de 200 m est illustrée.

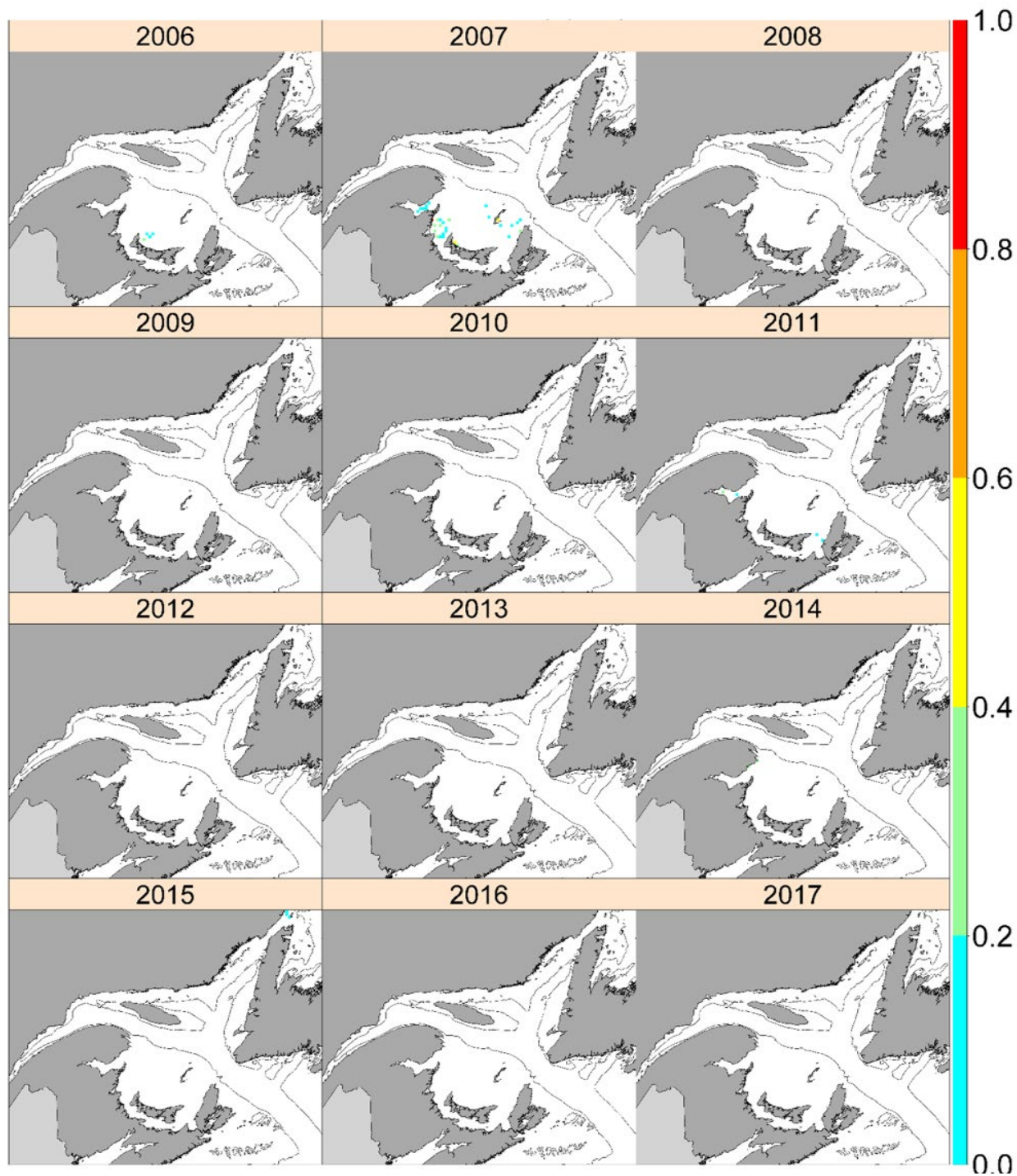


Figure 11. Habitat potentiel favorable à l'alimentation dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **en lactation** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques « **minimales** » (voir Méthodes pour plus de détails). Les valeurs E_{net} sont normalisées (0 à 1) en divisant le nombre de couches de profondeur où $E_{net} > 0$ par le nombre total de couches de profondeur à chaque cellule de la grille.

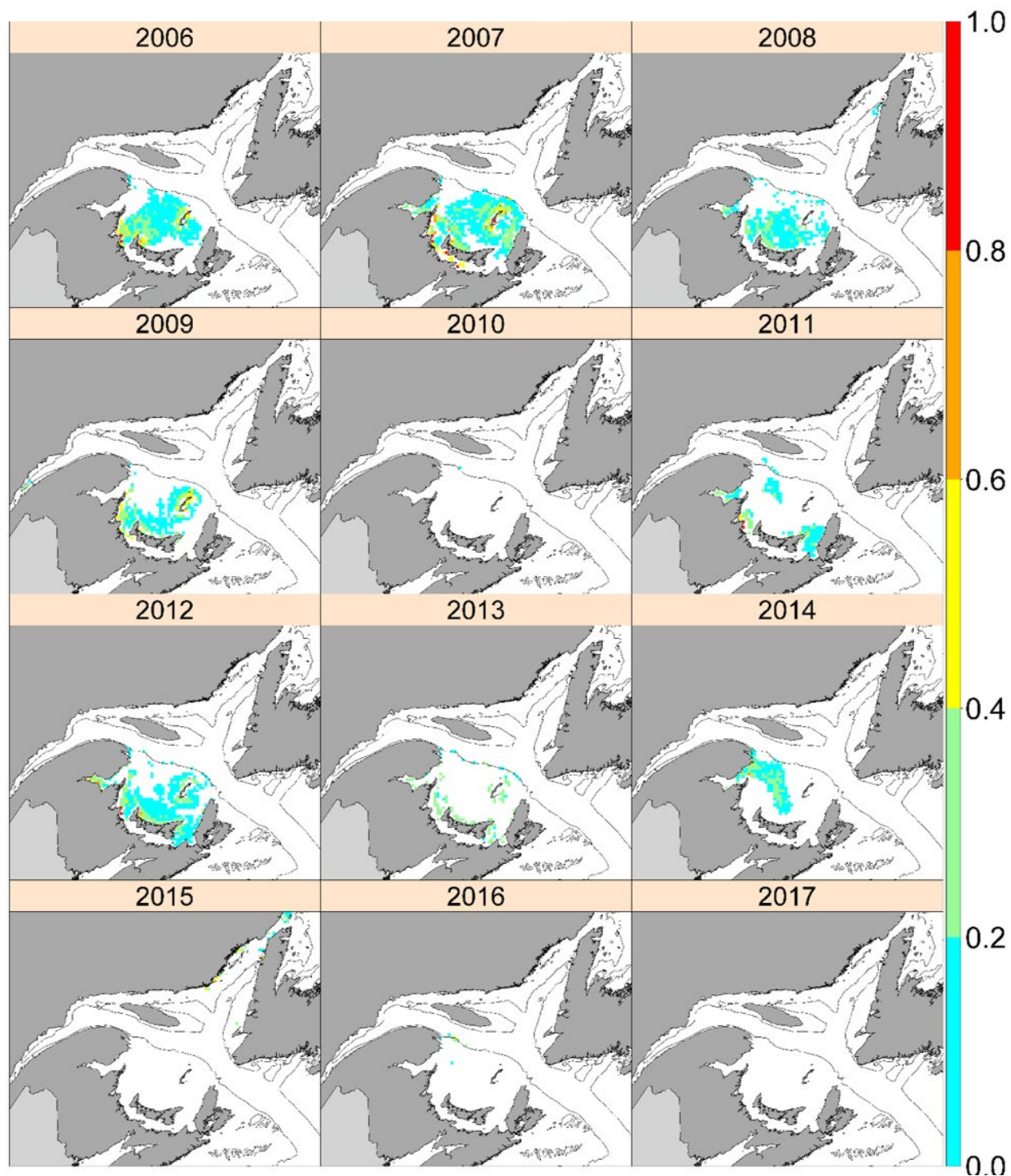


Figure 12. Habitat potentiel favorable à l'alimentation dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **en lactation** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques « **maximales** » (voir Méthodes pour plus de détails). Les valeurs *E_{net}* sont normalisées (0 à 1) en divisant le nombre de couches de profondeur où *E_{net}* > 0 par le nombre total de couches de profondeur à chaque cellule de la grille.

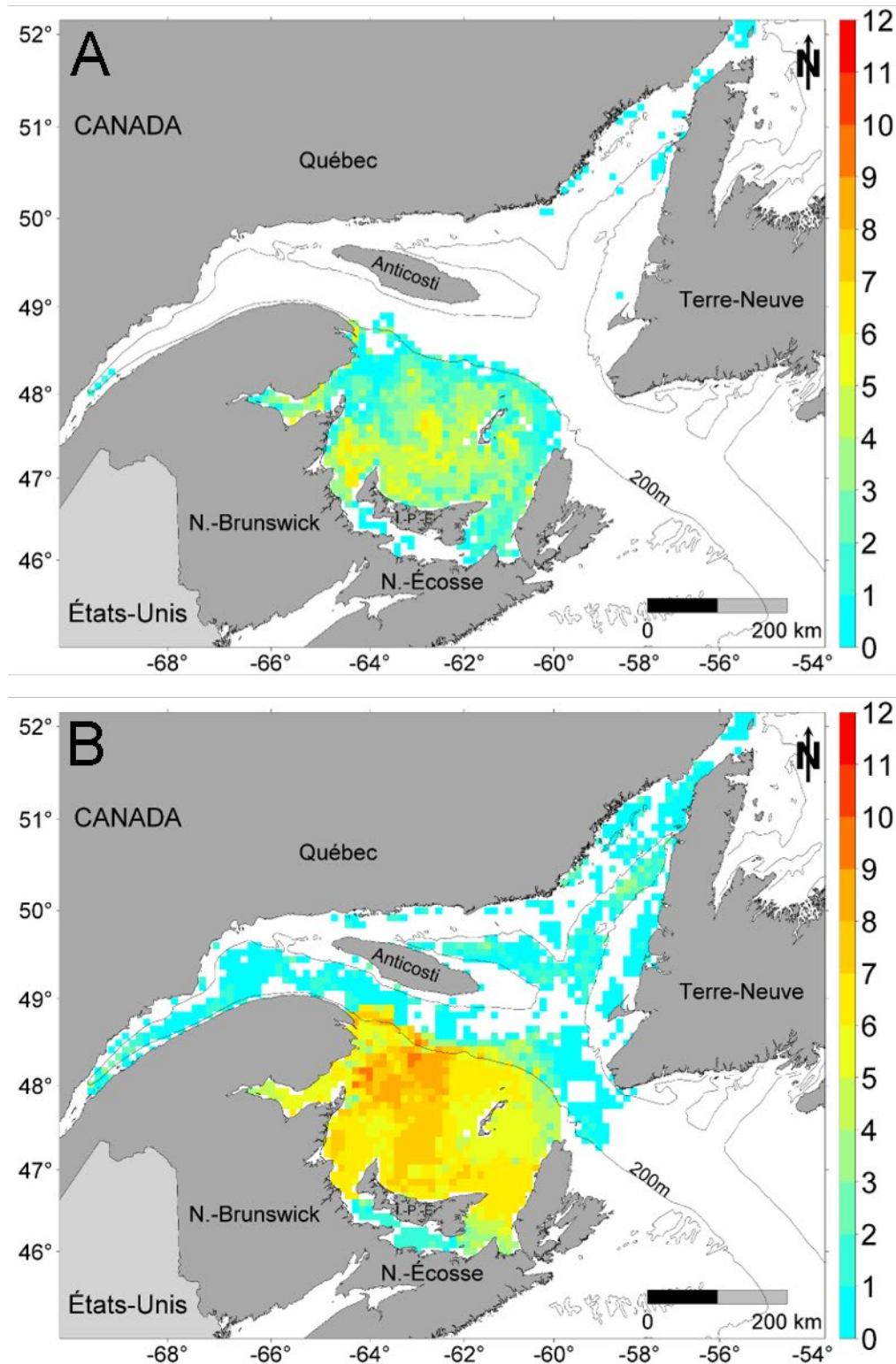


Figure 13. Habitat favorable à l'alimentation persistant dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **non gestantes** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques minimales (A) et maximales (B) (voir Méthodes pour plus de détails). L'échelle montre le nombre d'années pendant lesquelles une cellule donnée de la grille a présenté au moins une couche de profondeur ayant une densité de proies convenable.

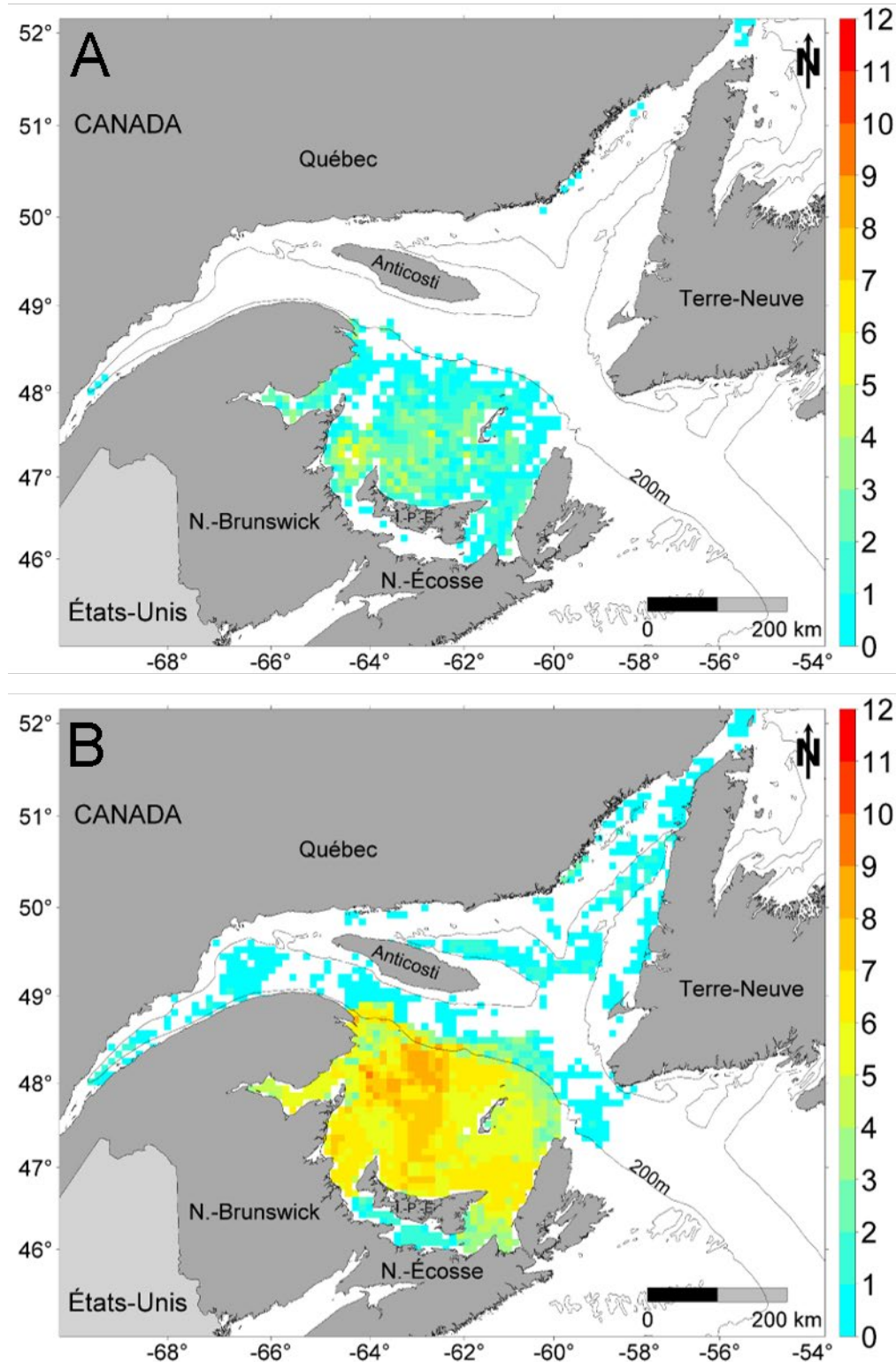


Figure 14. Habitat favorable à l'alimentation persistant dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **gestantes** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques minimales (A) et maximales (B) (voir Méthodes pour plus de détails). L'échelle montre le nombre d'années pendant lesquelles une cellule donnée de la grille a présenté au moins une couche de profondeur ayant une densité de proies convenable.

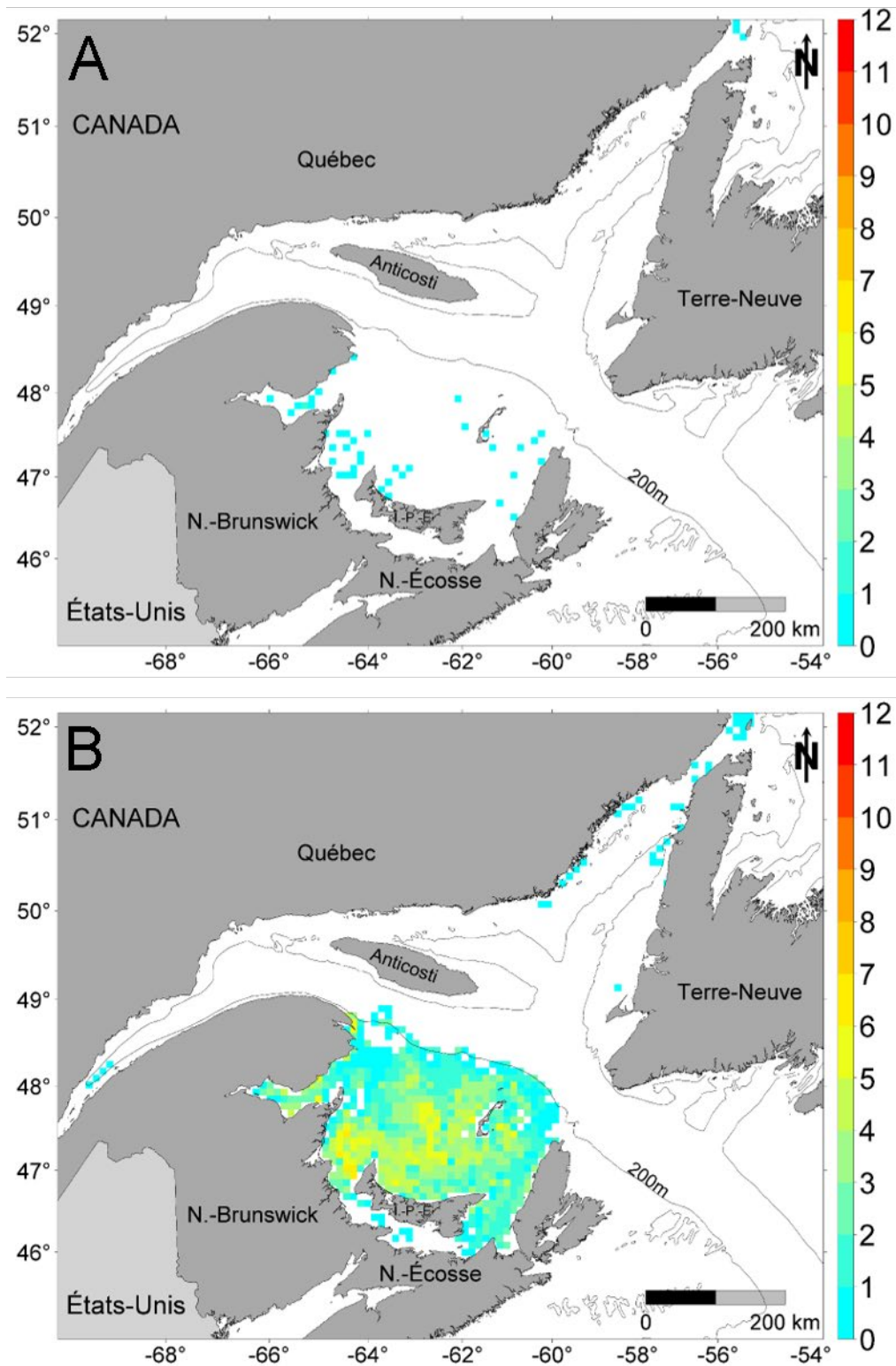


Figure 15. Habitat favorable à l'alimentation persistant dans le golfe du Saint-Laurent de juin à septembre 2006–2017 pour des baleines noires de l'Atlantique Nord **en lactation** dans des conditions de gains et de dépenses énergétiques minimales (A) et maximales (B) (voir Méthodes pour plus de détails). L'échelle montre le nombre d'années pendant lesquelles une cellule donnée de la grille a présenté au moins une couche de profondeur ayant une densité de proies convenable.

ANNEXE

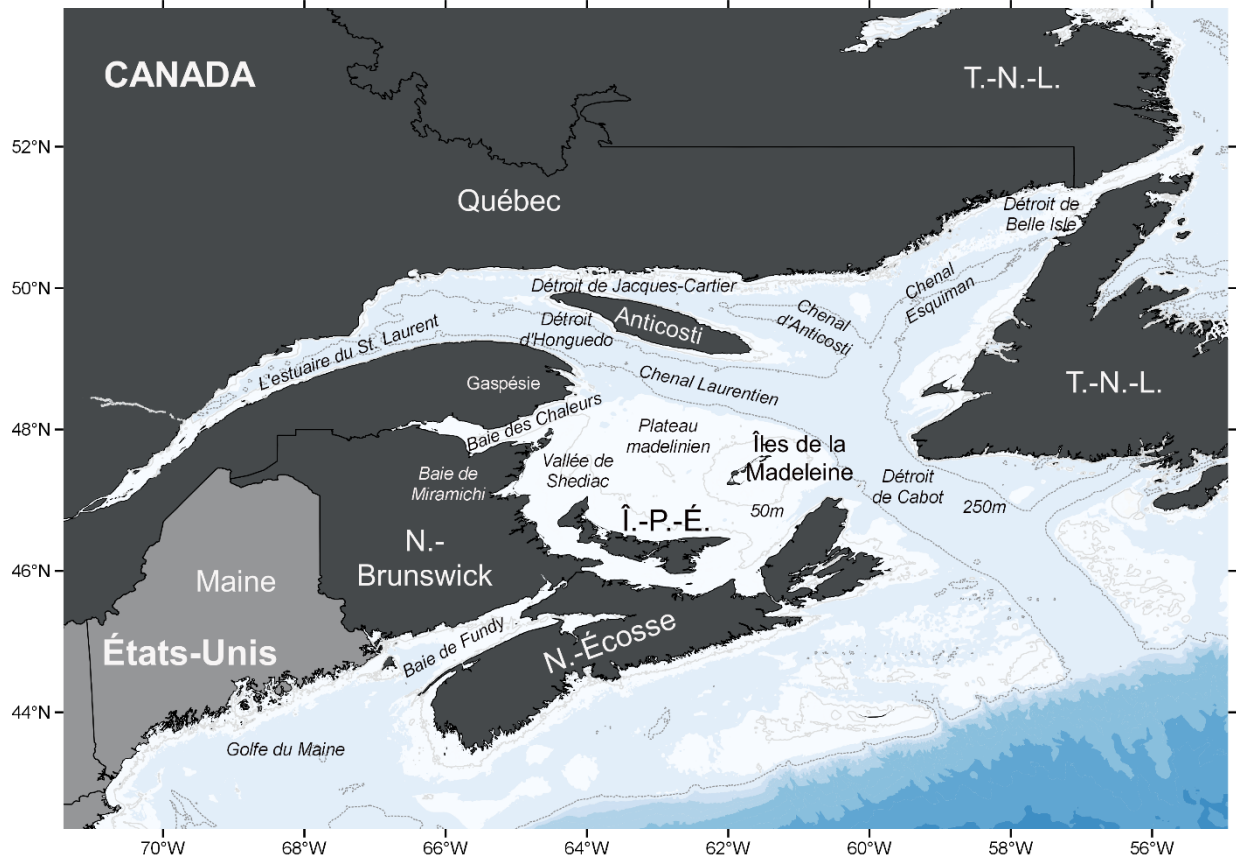


Figure S1. Carte de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent au Canada.