



Pêches et Océans
Canada

Fisheries and Oceans
Canada

Sciences des écosystèmes
et des océans

Ecosystems and
Oceans Science

Secrétariat canadien des avis scientifiques (SCAS)

Document de recherche 2022/013

Région du Québec

Estimations préliminaires de consommation annuelle de capelan par la morue franche et le flétan du Groenland

Jordan Ouellette-Plante, Hugues P. Benoît, Stéphane Plourde et Denis Chabot

Pêches et Océans Canada
Institut Maurice-Lamontagne
850, route de la Mer
Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

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 des avis scientifiques
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, 2022
ISSN 2292-4272
ISBN 978-0-660-44199-3 N° cat. Fs70-5/2022-013F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Ouellette-Plante, J., Benoît, H.P., Plourde, S. et Chabot, D. 2022. Estimations préliminaires de consommation annuelle de capelan par la morue franche et le flétan du Groenland. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2022/013. iv + 50 p.

Also available in English :

Ouellette-Plante, J., Benoît, H.P., Plourde, S. and Chabot, D. 2022. Preliminary estimates of annual capelin consumption by Atlantic cod and Greenland halibut. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2022/013. iv + 48 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iv
1. INTRODUCTION	1
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	3
2.1. RÉCOLTE ET DESCRIPTIONS DES ESTOMACS UTILISÉS.....	3
2.2. PROPORTION DU CAPELAN DANS L'ALIMENTATION	4
2.3. INDICE DE CONSOMMATION.....	8
2.4. COMPARAISON DES RÉSULTATS OBTENUS.....	10
2.5. LONGUEURS DES CAPELAN INGÉRÉS	11
3. RÉSULTATS.....	11
4. DISCUSSION.....	12
5. REMERCIEMENTS.....	14
6. RÉFÉRENCES CITÉES.....	14
7. TABLEAUX.....	21
8. FIGURES.....	27

RÉSUMÉ

Dans le but d'obtenir un indice indépendant de la pêche couvrant une part considérable de l'aire du stock de capelan (*Mallotus* spp.) du golfe du Saint-Laurent (GSL, divisions l'OPANO 4RST), les contenus stomacaux de la morue franche (*Gadus morhua*) et du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) prélevés lors du relevé multispécifique estival du nord du GSL ont été investigués. En se basant sur une approche bioénergétique, il a été estimé que la consommation annuelle en capelan des deux prédateurs était toujours plus élevée que les débarquements commerciaux enregistrés pour le GSL. Ces résultats corroborent ceux issus de modèles écosystémiques publiés antérieurement. Toutes classes de longueur confondues, le pourcentage que représente le capelan dans le contenu stomacal moyen d'une morue franche montre des variations interannuelles plus prononcées que pour le flétan du Groenland. L'utilisation du capelan par le flétan du Groenland suivait mieux l'évolution du nombre moyen de capelan par trait obtenu lors des relevés multispécifiques du nord du GSL au cours des années pour lesquelles des estomacs étaient disponibles. Plusieurs sources d'incertitudes sont cependant soulevées quant aux données de contenus stomacaux utilisées et certains postulats utilisés dans la méthodologie, et la nécessité d'obtenir des échantillons à d'autres périodes de l'année est notamment avancée. Le capelan étant une des principales espèces fourrages du GSL, considérer les patrons populationnels de ses prédateurs, et ultimement évaluer leur consommation en capelan, seraient des éléments additionnels intéressants à intégrer dans l'évaluation de cette espèce.

1. INTRODUCTION

Aucun relevé scientifique visant à déterminer la distribution et l'abondance du stock de capelan (*Mallotus* spp.) du golfe du Saint-Laurent (GSL¹, divisions 4RST de l'OPANO²) n'a été réalisé depuis ceux de Bailey *et al.* (1977) effectués au milieu des années 1970. D'autres relevés ont pourtant été réalisés depuis, mais étaient soit exploratoires (Grégoire *et al.* 1999) ou visaient d'autres stades que celui d'adulte (Grégoire *et al.* 2005, 2006, 2008).

Les principaux indicateurs utilisés lors de l'évaluation du stock de capelan du GSL étaient en février 2013 (Grégoire *et al.* 2013) :

1. les débarquements commerciaux,
2. l'indice de performance de la pêche à la senne bourse sur la côte ouest de Terre-Neuve (division 4R de l'OPANO),
3. les longueurs moyennes, et
4. l'indice de dispersion provenant des relevés multispécifiques au chalut de fond.

Hormis le dernier indicateur dont il sera question plus loin, tous sont dépendants à la pêche commerciale. Or, cette dernière est essentiellement localisée sur la côte ouest de Terre-Neuve et peu d'information est donc disponible pour les autres divisions de ce stock, soit 4S et 4T (MPO 2015). De plus, il est bien connu que les indices dépendants de la pêche peuvent souvent être non-proportionnels à l'abondance et demeurer élevés même lorsque l'abondance diminue (Hilborn et Walters 1992).

Pour pallier ce manque de données indépendantes à la pêche commerciale, d'autres sources de données ont été utilisées au fil des années. Les relevés multispécifiques au chalut de fond menés par le ministère Pêches et Océans Canada (MPO) dans le sud (sGSL) et le nord du GSL (nGSL³) font partie de ces sources de données additionnelles. Réalisés annuellement aux mois d'août (nGSL) et septembre (sGSL), ces relevés visent principalement les poissons de fond, les crevettes et les macro-invertébrés benthiques. Les positions des traits de chalutage sont déterminées selon un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié où la zone d'étude est divisée en strates partageant certaines caractéristiques communes, telles la profondeur, les divisions de l'OPANO et le type de substrat (Figure 1a). Les rapports de Bourdages *et al.* (2020) et de Hurlbut et Clay (1990) peuvent être consultés quant aux détails des plans d'échantillonnage employés pour les relevés du nGSL et du sGSL, respectivement.

Ces deux relevés étaient utilisés pour produire un indice de dispersion (proportion de la zone des relevés occupée) du capelan dans le GSL par krigeage d'indicatrice (Grégoire *et al.* 2002), pour décrire les distributions d'abondance du capelan et pour faire des rapprochements entre le capelan et d'autres espèces capturées dans les relevés (Grégoire *et al.* 2012). À partir de l'évaluation de stock de janvier 2018, il a été décidé de ne plus utiliser l'indice de dispersion calculé d'après ces relevés multispécifiques puisque différents facteurs environnementaux (prédation, température de l'eau, profondeur chalutée et moment de la journée) pouvaient influencer l'indice au fil des années (MPO 2018). Cependant, avec la quasi-absence de données de pêche commerciale visant le capelan dans les divisions 4S et 4T du stock, il était

¹ Pour ce travail, le GSL comprendra également la portion estuarienne de la division OPANO 4T.

² Organisation des pêches de l'Atlantique nord-ouest.

³ Comprend également la portion estuarienne de la division OPANO 4T.

nécessaire d'envisager d'autres sources de données pour mieux comprendre la dynamique du stock sur l'ensemble de sa distribution dans le GSL.

Ainsi, en parallèle aux récents travaux de Chamberland *et al.* (2022) qui ont démontré qu'il pourrait être possible d'obtenir des indices d'abondance provenant des données des relevés au chalut de fond, nous avons exploré les données de contenus stomacaux prélevés lors du relevé multispécifique du nGSL en postulant que l'importance du capelan dans les contenus stomacaux des prédateurs investigués refléterait son abondance dans le milieu suivant une relation fonctionnelle linéaire.

Pour cette étude, nous avons comme objectif d'utiliser la morue franche (*Gadus morhua*) et le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) comme des échantillonneurs du milieu afin de décrire leurs variations interannuelles d'utilisation du capelan dans leur alimentation. Le choix s'est porté sur ces deux prédateurs, puisque :

1. Ils sont connus pour consommer beaucoup de capelan (Bowering et Lilly 1992; Savenkoff *et al.* 2004c; Ouellette-Plante *et al.* 2020). D'ailleurs, advenant une disponibilité accrue du capelan dans le système, autant la morue que le flétan du Groenland préféreront consommer le capelan avant toute autre proie (Lear 1970; Methven et Piatt 1989; Berard et Davoren 2020).
2. Ils sont distribués sur l'ensemble du nGSL (Bourdages *et al.* 2020), quoique dans des habitats différents, mais complémentaires.
3. Ils sont connus pour effectuer des migrations verticales dans la colonne d'eau dans le but de s'alimenter (Groot 1970; Vollen et Albert 2008; Espeland *et al.* 2010; Le Bris *et al.* 2013; Boje *et al.* 2014), augmentant ainsi la probabilité d'observer le capelan dans les contenus stomacaux.
4. La série temporelle disponible était longue pour ces deux espèces (1993–2020, Tableau 1).

L'utilisation de prédateurs comme échantillonneurs du milieu n'est pas nouvelle. Différentes études les employant ont d'ailleurs montré leur utilité pour :

1. Décrire les principales — voire seules — occurrences de certaines espèces (Templeman 1970).
2. Fournir des classes de tailles qui ne sont normalement pas échantillonnées (Gotshall 1969; Parsons *et al.* 1986). Par exemple, Parsons *et al.* (1986) a utilisé les contenus stomacaux de la morue franche afin d'obtenir des échantillons de crevettes nordiques (*Pandalus borealis*) juvéniles normalement absentes des échantillons provenant des relevés scientifiques habituels dans le but d'aider au développement d'une courbe de croissance.
3. Suivre les tendances d'abondance pour des proies difficilement échantillonnables (Mills *et al.* 2007; Deroba 2018; Eriksen *et al.* 2018).
4. Comparer la composition en âge et longueur entre des spécimens prédatés et ceux obtenus de l'échantillonnage commercial (Gotshall 1969; Sunada et Kelly 1981).
5. Évaluer les changements spatio-temporels de communautés benthiques (Frid et Hall 1999; Link 2004) et de certaines familles de crustacés difficilement échantillonnables (Lasley-Rasher *et al.* 2015).
6. Évaluer la distribution géographique des proies (Lilly et Parsons 1991; Hatch et Sanger 1992; Roseneau et Vernon Byrd 1997).

La morue franche (Parsons *et al.* 1986; Lilly et Parsons 1991; Fahrig *et al.* 1993; Link 2004; Lasley-Rasher *et al.* 2015; Deroba 2018; Eriksen *et al.* 2018) et le flétan du Groenland (Dwyer *et al.* 2010) sont d'ailleurs reconnus dans ce domaine.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. RÉCOLTE ET DESCRIPTIONS DES ESTOMACS UTILISÉS

Les détails relatifs à l'échantillonnage en mer des estomacs ainsi que de l'analyse en laboratoire peuvent être consultés dans Ouellette-Plante *et al.* (2020). Seulement les estomacs récoltés lors des relevés multispécifiques du nGSL ont été utilisés pour l'analyse. Les estomacs ne provenant pas de traits aléatoires réussis, de même que ceux dont les métadonnées associées n'ont pu être obtenues, n'ont pas été utilisés. Les proies enregistrées au stade de digestion⁴ 3, stade le plus élevé de digestion, n'ont pas été utilisées pour ce travail. Cette décision est basée sur la constatation que les habitudes des analystes de contenus stomacaux ont changé au cours de la période 1993–2020. En effet, les efforts d'identification semblaient moindres au cours des années 1990, où le matériel non-identifiable était surabondant, pour ensuite diminuer grandement depuis. De plus, conserver les occurrences de capelan saisies en stade 3, souvent engendrées par l'observation d'otolithes libres dans l'estomac, augmenterait la fréquence d'occurrence de cette proie, mais pourrait causer une sous-estimation de son importance réelle puisque la majeure partie de la proie ingérée, non-identifiable, aurait vraisemblablement été saisie comme étant du *poisson digéré*.

Depuis 1993, 16 769 estomacs de morue franche et 19 845 estomacs de flétan du Groenland ont été analysés (Tableau 1). Un peu plus de 4 % de ces estomacs contenaient du capelan. Aucun estomac des deux prédateurs n'a été récolté durant la période 2010–2014. Aucun estomac de flétan du Groenland n'a été récolté en 2000.

Une comparaison des fréquences de longueur des spécimens échantillonnés pour l'estomac par rapport à celles des poissons capturés d'après les données des relevés multispécifiques du nGSL montre que l'échantillonnage stratifié à la longueur utilisé pour la récolte des estomacs était efficace afin d'avoir des échantillons représentatifs, hormis dans le cas des petites morues (< 15-20 cm, Figures 2-3). Toutefois, la littérature montre que ces petites morues ne sont pas piscivores (Hanson 2011; Ouellette-Plante *et al.* 2020), et donc d'intérêt moindre pour le présent travail.

La distribution spatiale des estomacs récoltés s'étend sur l'ensemble de l'aire d'étude (Figures 4-5). De façon générale, l'utilisation des deux prédateurs permet d'avoir une couverture spatiale plus étendue, l'ajout des estomacs de flétan du Groenland augmentant la couverture du nGSL dans des zones où la seule utilisation des estomacs de morue franche aurait engendré un déficit en données, notamment dans les chenaux profonds et l'estuaire. En ventilant les données par année, on remarque toutefois que cette distribution des estomacs, découlant de celle des prédateurs, n'était pas toujours optimale, engendrant certaines années pour lesquelles l'importance du capelan dans l'alimentation des prédateurs de certaines régions du nGSL ne pouvait être estimée (Tableau 2). Par exemple, la majorité des estomacs de morue

⁴ Une proie non-digérée est entrée dans la base de données comme étant de stade 1 alors qu'une proie partiellement digérée est entrée en stade 2. Une proie très digérée ou partielle et tout autre matériel retrouvé sont entrés en stade 3 (Voir l'Annexe B de Ouellette-Plante *et al.* 2020).

franche provenait de la division 4R de l'OPANO au cours des années 1990, reflétant la distribution de ce prédateur à l'époque.

2.2. PROPORTION DU CAPELAN DANS L'ALIMENTATION

Une fois que la capture d'un trait de pêche aléatoire réussi⁵ était remontée à la surface, un tri par espèce était alors effectué. Chaque espèce était alors pesée et un échantillon était prélevé pour effectuer des mesures biologiques sur les poissons (ex. : longueur, masse, sexe, maturité, prélèvements tels qu'otolithes, estomacs, etc.). Pour une espèce donnée et advenant une distribution des longueurs avec plusieurs modes, la capture était alors triée en catégories⁶ où chacune d'elles était ensuite traitée séparément. Par exemple, si une capture de flétan du Groenland comportait une proportion élevée de petits individus, ceux-ci étaient alors séparés des autres et la capture de cette espèce était alors traitée en deux catégories (petits et gros). Puisqu'un échantillon est ensuite prélevé à chacune des catégories créées pour effectuer les mesures biologiques mentionnées ci-haut, procéder ainsi permet de s'assurer que certaines gammes de tailles moins fréquentes (ex. : des petits spécimens dilués dans une forte capture de gros spécimens) soient tout de même échantillonnées.

Dans cette étude, la proportion de capelan dans la nourriture ingérée par la population a été ajustée selon l'approche de Warren *et al.* (1994) qui tient compte du nombre de poissons (morues ou flétans du Groenland) estimé par strate du relevé et par classe de taille. Puisqu'une strate h ($h = 1, 2, \dots, H$) n'a pas été nécessairement échantillonnée à chacune des années g ($g = 1993, 1994, \dots, 2020$) pour lesquelles des estomacs étaient disponibles (Figure 6), il a été décidé d'enlever les échantillons d'estomacs des strates qui n'avaient pas été échantillonnées durant la majeure partie des périodes 1993–2009 et 2015–2020. Les strates de la division 3Pn (302 à 305) et celles ajoutées en 2008 dans l'estuaire (851 à 855) ont ainsi été écartées du jeu de données utilisé pour cette partie des analyses. Au final, les strates retenues pour l'analyse représentaient tout de même 94 % de l'aire échantillonnée au cours de la période 1993–2020.

Trois classes de longueur l ont été créées pour chacun des prédateurs p , soit :

$$l = \begin{cases} < 30, [30-55[\text{ et } \geq 55 \text{ cm, pour la morue franche} \\ < 20, [20-40[\text{ et } \geq 40 \text{ cm, pour le flétan du Groenland} \end{cases}$$

Ces valeurs sont les mêmes qu'utilisées dans Ouellette-Plante *et al.* (2020), et reflètent les changements dans l'apport alimentaire des grands groupes⁷ de proies à mesure que les prédateurs s'accroissent en longueur. La figure 7 montre que ces classes de longueur semblent également valables lorsque l'on considère seulement le capelan comme proie. Utiliser trois classes de longueur a également permis d'avoir des effectifs appréciables pour la plupart des combinaisons $g-h-p-l$ (Figures 8–13).

Afin de pouvoir utiliser l'approche de Warren *et al.* (1994), une première étape a été de calculer le nombre de spécimens de chaque prédateur p capturés par classe de longueur l dans les

⁵ Un trait de pêche est réussi lorsqu'aucun dommage n'est rapporté au chalut ou lorsque ceux-ci sont mineurs et n'ont pas engendré une capture biaisée.

⁶ Dans la base de données, le champ *catégorie* enregistre la ou les catégorie(s) associée(s) à la capture d'une espèce donnée : 0 (aucun tri, donc seulement 1 catégorie), 1 (petits spécimens), 2 (moyens spécimens) et 3 (gros spécimens). Pour certaines espèces, dont les sébastes (*Sebastes* spp.), trois catégories peuvent être rencontrées : petits, moyens et gros. De façon générale, aucun tri n'est effectué pour la majorité des espèces capturées.

⁷ Poissons, crabes, crevettes, zooplancton, autres invertébrés et proies non-identifiables.

traits de pêche aléatoires réussis des strates retenues. Puisqu'un changement de tandem navire–engin utilisé pour le relevé multispécifique du nGSL est intervenu en 2004, passant alors du tandem navire–engin NGCC⁸ *Alfred Needler*–URI à celui NGCC *Teleost*–Campelen, une correction des captures réalisées par le tandem navire–engin NGCC *Alfred Needler*–URI fut effectué selon la méthode décrite dans Bourdages *et al.* (2007) pour ramener les valeurs en équivalents NGCC *Teleost*–Campelen. Pour un trait t donné, le nombre standardisé en équivalents NGCC *Teleost*–Campelen de spécimens de catégorie o et longueur j (ex : $j = 10, 12, \dots, 90, J$. En cm.) capturés dans le trait était M_{toj} .

Par soucis de clarté et à moins d'avis contraire, les indices g (année) et p (prédateur) ne seront pas utilisés dans les prochaines équations. Les équations présentées seront donc pour un prédateur p et une année g donnés. Toutes longueurs j confondues, le nombre standardisé en équivalents NGCC *Teleost*–Campelen de spécimens échantillonnés (M_{to}) de catégorie o était au trait t :

$$M_{to} = \sum_j^J M_{toj} \quad (1)$$

Pour une classe de longueur l donnée, le nombre standardisé en équivalents NGCC *Teleost*–Campelen de spécimens échantillonnés (M_{tol}) de catégorie o était au trait t :

$$M_{tol} = \sum_{j \geq l_{min}}^{j < l_{max}} M_{toj} \quad (2)$$

où l_{min} et l_{max} sont respectivement les bornes inférieure et supérieure d'une classe de longueur l . Leur proportion (u_{tol}) dans l'échantillon était :

$$u_{tol} = \frac{M_{tol}}{M_{to}} \quad (3)$$

En plus de corriger pour les différences de capturabilité des tandems navire–engin, une standardisation additionnelle des données a dû être réalisée pour ramener l'aire chalutée de chaque trait à une aire standard a . En effet, pour chaque trait, la distance chalutée (b , en milles nautiques [MN]) et l'ouverture horizontale (d , en m) n'étaient pas nécessairement constantes entre les traits. Pour ce qui est de l'ouverture horizontale d , des valeurs propres à chaque tandem navire–engin ont été utilisées (Bourdages *et al.* 2007) :

$$d = \begin{cases} 13,41 \text{ m, avec le tandem navire–engin NGCC } \textit{Alfred Needler}\text{–URI} \\ 16,94 \text{ m, avec le tandem navire–engin NGCC } \textit{Teleost}\text{–Campelen} \end{cases}$$

Puisqu'il a été choisi pour ce travail de convertir les captures en équivalents NGCC *Teleost*–Campelen, l'aire standard a utilisée a été celle obtenue en multipliant la distance chalutée visée pour le tandem navire–engin NGCC *Teleost*–Campelen (0,75 MN⁹) par l'ouverture horizontale du chalut Campelen (16,94 m), soit 0,02353 km². Le nombre capturé de spécimens de classe

⁸ Navire de la Garde côtière canadienne.

⁹ Un trait standard pour le tandem navire–engin NGCC *Teleost*–Campelen dure 15 min et est effectué à 3 kt·h⁻¹, ce qui correspond à une distance chalutée de 0,75 MN.

de longueur l (M_{tl}), toutes catégories o confondues, en équivalents NGCC *Teleost*–Campelen et standardisée pour une surface a , était calculé ainsi :

$$M_{tl} = \sum_o \left(M_{tol} \cdot \frac{0,75}{b_t} \cdot \frac{16,94}{d} \cdot u_{tol} \cdot \frac{1}{f_{to}} \right) \quad (4)$$

où f_{to} est la fraction échantillonnée de la capture de catégorie o au trait t .

Pour les traits où aucune capture du prédateur p de classe de longueur l n'était rapportée, M_{tl} prenait alors la valeur 0. Dépendamment des protocoles de récolte d'estomacs utilisés à chaque année g lors des relevés multispécifiques du nGSL, il était possible d'observer trois types de traits de pêche aléatoires réussis :

1. des traits avec des captures et des estomacs prélevés,
2. des traits avec des captures, mais aucun estomac prélevé, et
3. des traits sans capture, et donc sans estomac prélevé.

Au niveau des strates, pour chaque combinaison $g-h-p-l$, il était possible de rencontrer ces combinaisons de types de trait :

1. exclusivement des 1,
2. exclusivement des 2,
3. exclusivement des 3,
4. une combinaison de 1 et de 2,
5. une combinaison de 1 et de 3,
6. une combinaison de 2 et de 3,
7. une combinaison de 1, de 2 et de 3.

Dans les situations où aucun estomac de classe de longueur l n'était récolté pour un trait alors qu'une capture pour cette classe de longueur était rapportée, Warren *et al.* (1994) suggèrent de laisser tomber le trait et d'effectuer les calculs au niveau de la strate d'après les autres traits non-problématiques. Or, cela s'avérait impossible pour les situations 2 et 6 où aucun estomac n'était disponible dans la strate pour inférer de l'importance du capelan dans les contenus stomacaux des prédateurs capturés (voir les cellules roses des figures 8 à 13). Pour pallier à ce manque de données, il a été décidé d'utiliser une recherche à trois niveaux pour trouver des estomacs à utiliser pour les combinaisons $g-h-p-l$ problématiques. Cette approche avait comme objectif d'utiliser des estomacs dont les contenus ressembleraient à ceux qui auraient été observés dans les combinaisons $g-h-p-l$ problématiques. Ces trois niveaux étaient :

1. les strates adjacentes (i.e. en contact direct avec la strate problématique) et partageant la même division OPANO (ex. : 4R) et classe de profondeur (ex. : 183-274 m),
2. les autres strates de même division OPANO et classe de profondeur,
3. tous les estomacs disponibles à l'année g .

Pour une combinaison $g-h-p-l$ problématique, la recherche d'estomacs s'arrêtait au 1^{er} niveau advenant des disponibilités en estomac(s). Si aucun estomac n'était disponible à ce niveau, la recherche se poursuivait au 2^e niveau avec les autres strates de même division et classe de profondeur, mais n'ayant pas un contact direct avec la strate problématique. Si aucun estomac n'était encore disponible, le 3^e et dernier niveau utilisait alors tous les estomacs disponibles

pour l'année g . Un exemple du processus est fourni à la figure 14. Des 179 combinaisons $g-h-p-l$ / problématiques pour la morue franche, les niveaux 1 à 3 ont été respectivement utilisés à 91, 50 et 38 occasions. Pour le flétan du Groenland, les niveaux 1 à 3 ont été respectivement utilisés à 294, 70 et 83 occasions.

Une fois des estomacs assignés à toutes les combinaisons $g-h-p-l$, le reste de la démarche suivait essentiellement celle décrite dans Warren *et al.* (1994). Statuons que k est l'identifiant d'un spécimen du prédateur p de classe de longueur l capturé au trait t de la strate h dont l'estomac a été prélevé (ex : $k = 1, 2, \dots, K$). Il était possible de calculer la moyenne au niveau du trait t , $\overline{y_{tl}}$, ainsi :

$$\overline{y_{tl}} = \frac{\sum_{k=1}^K y_k}{K} \quad (5)$$

où y_k est le contenu stomacal du spécimen k (en g), par exemple le contenu stomacal en capelan ou le contenu stomacal total.

Le contenu stomacal moyen au niveau de la strate (W_{hl}) était ensuite calculé en pondérant chaque trait t des T traits effectués à la strate h par sa valeur M_{ht} associée :

$$w_{hl} = \frac{\sum_{t=1}^T M_{ht} \cdot \overline{y_{tl}}}{\sum_{t=1}^T M_{ht}} \quad (6)$$

Pour combiner les strates, le nombre de poissons de classe de longueur l à la strate h (F_{hl}) de superficie A_h (km²) a tout d'abord été calculé :

$$F_{hl} = \left(\frac{\sum_{t=1}^T M_{ht}}{T \cdot a} \right) \cdot A_h \quad (7)$$

L'estimation du contenu stomacal total de tous les poissons de classe de longueur l (W_{hl}) à la strate h était :

$$W_{hl} = F_{hl} \cdot w_{hl} \quad (8)$$

Il était ensuite possible de combiner les valeurs de chacune des H strates pour déterminer le contenu total à l'échelle de l'aire d'étude pour une année g donnée :

$$W_l = \sum_{h=1}^H W_{hl} \quad (9)$$

Le calcul du nombre de poissons F_l de classe de longueur l à l'échelle de l'aire d'étude suivait une démarche similaire :

$$F_l = \sum_{h=1}^H F_{hl} \quad (10)$$

Enfin, le contenu moyen par estomac à l'échelle de l'aire d'étude (C_l) était :

$$C_l = \frac{W_l}{F_l} \quad (11)$$

Puisqu'il était difficile de départager les estomacs vides de ceux avec du contenu, mais sans capelan, les équations 5–11 ont été utilisées en boucles pour calculer deux valeurs :

- le contenu stomacal moyen en capelan, $C_{l,capelan}$, en g,
- le contenu stomacal moyen total, $C_{l,total}$, en g.

La proportion en capelan du contenu stomacal moyen d'un spécimen de classe de longueur / d'une année donnée à l'échelle de l'aire d'étude correspondait donc à :

$$S_l = \frac{C_{l,capelan}}{C_{l,total}} \quad (12)$$

2.3. INDICE DE CONSOMMATION

L'estimation annuelle de la consommation des deux prédateurs s'est basée sur l'approche présentée pour la morue franche dans Benoît et Rail (2016). Elle repose sur l'estimation de la consommation mensuelle totale (i.e. toutes proies confondues) du mois d'août, puisque c'est de façon générale la période couverte par le relevé multispécifique du nGSL pour laquelle on avait des estomacs disponibles. La consommation mensuelle au mois d'août d'un spécimen de classe de longueur q de 1 cm, c_q , a été calculé ainsi :

$$c_q = (30,42 \cdot 24) \cdot S_q \cdot R_q \quad (13)$$

où :

- 30,42 est le nombre moyen de jours dans un mois,
- 24 est le nombre d'heures dans une journée,
- S_q est le contenu stomacal moyen (g), toutes proies confondues, par classe de longueur q en août, et
- R_q est le taux d'évacuation gastrique par heure en août, qui varie en fonction de la température de l'eau i_q d'où les spécimens proviennent.

Pour calculer S_q , le contenu stomacal total moyen (w_q) par classe de longueur de 1 cm q a été estimé à l'aide d'un modèle non-linéaire, puisque les classes de longueur q n'étaient pas toutes retrouvées dans les données d'estomacs. Seules les classes de longueur q où l'effectif n était ≥ 5 estomacs et dont le contenu stomacal moyen était > 0 g ont été retenues. Les données de toutes les années ont été combinées pour cet exercice. Un modèle GAM (*generalized additive model*) du type $\text{gam}(\text{formula} = \ln[w_q] \sim s[q, \text{bs} = \text{cs}], \text{weights} = n)$ a été généré avec la librairie *mgcv* (Wood 2011) du logiciel libre R 4.1.1 (R Core Team 2021) pour prédire les valeurs S_q .

Le calcul du taux d'évacuation gastrique par heure s'est basé sur l'équation suivante :

$$R_q = 0,004 \cdot e^{0,115 \cdot i_q} \quad (14)$$

où 0,004 et 0,115 sont des constantes provenant des travaux de Durbin *et al.* (1983) et plus tard réutilisées par Overholtz *et al.* (2000) et Benoît et Rail (2016).

Pour chaque strate retenue, une valeur moyenne du nombre d'individus de classe de longueur q capturés dans un trait standard a été obtenue ($\overline{M_{htq}}$). Puisque certaines strates h n'ont pas toujours été échantillonnées avec ≥ 2 traits de pêche aléatoires réussis (Figure 6) au fil des années g , un modèle multiplicatif a été utilisé. Pour les combinaisons g - h problématiques, la valeur obtenue d'après le modèle multiplicatif a été utilisée, calculée à partir des données disponibles à l'année g et les trois précédentes (Bourdages *et al.* 2020). Pour chaque valeur de $\overline{M_{htq}}$, une température moyenne au fond i_{hq} (°C) a été déterminée. Pour ce faire, seulement les traits aléatoires réussis des strates conservées présentant une valeur de température ont été retenus. Pour chaque combinaison année–strate, une valeur moyenne de température a été obtenue. Un modèle multiplicatif a été utilisé pour fournir des valeurs aux combinaisons présentant < 2 traits avec une mesure de température. Finalement, la température moyenne rencontrée par les spécimens de classe de longueur q a été calculée ainsi :

$$i_q = \sum_h^H \left(\overline{M_{htq}} \cdot i_{hq} \cdot \frac{A_h}{\sum_h^H A_h} \right) \quad (15)$$

Les températures moyennes annuelles obtenues et utilisées dans les calculs de taux d'évacuation gastrique sont présentées à la Figure 15.

Puisque seulement des estomacs des relevés multispécifiques du nGSL étaient disponibles lors des analyses, et donc provenant essentiellement du mois d'août, il a été postulé que les contenus stomacaux de cette période de l'année étaient représentatifs de ce qui serait observé au cours du restant de l'année. Également, il a été postulé qu'autant la morue franche que le flétan du Groenland ne s'alimentaient pas trois mois par année. La consommation annuelle d'un spécimen C_q a donc été obtenue en multipliant par neuf la consommation mensuelle c_q . Cette décision s'appuie pour la morue franche sur les travaux de Turuk (1968), Tyler (1971), Fordham et Trippel (1999) et Schwalm et Chouinard (1999) qui ont montré que cette espèce ne s'alimentait que très peu à l'hiver dans l'Atlantique nord-ouest. Une intensité d'alimentation plus faible dans les mois d'hiver chez la morue franche est également observable d'après les données du programme des Pêches Sentinelles par engins fixes (Figure 16). Pour le flétan du Groenland, les travaux de Chumakov et Podrazhanskaya (1983, 1986) et de Rodríguez-Marín *et al.* (1995) ont montré que l'alimentation du flétan du Groenland s'échelonnait surtout durant la période été-automne.

Afin d'approximer une consommation annuelle totale estimée à l'échelle de l'aire d'étude et par classe de longueur q ($C_{q, tot}$), la valeur moyenne de $\overline{M_{tq}}$ a été calculée à l'échelle de l'aire d'étude :

$$\overline{M_{tq}} = \sum_h^H \left(\overline{M_{htq}} \cdot \frac{A_h}{\sum_h^H A_h} \right) \quad (16)$$

Pour approximer une correction pour la capturabilité du chalut (Q), les mêmes valeurs qu'employées par Savenkoff *et al.* (2005) et provenant des travaux de Harley *et al.* (2001) ont été utilisées, à savoir :

$$Q = \begin{cases} \frac{0,986 \cdot \exp(-4,43 + (0,109 \cdot q))}{1 + \exp(-4,43 + (0,109 \cdot q))} & \text{pour le flétan du Groenland} \\ \frac{0,949 \cdot \exp(-5,06 + (0,139 \cdot q))}{1 + \exp(-5,06 + (0,139 \cdot q))} & \text{pour la morue franche} \end{cases} \quad (17)$$

L'abondance des spécimens de classe de longueur q dans l'aire d'étude, F_q , pouvait ensuite être obtenue :

$$F_q = \overline{M_{tq}} \cdot Q \cdot \sum_h^H A_h / a \quad (18)$$

où $\sum_h^H A_h / a$ est le nombre d'unités chalutables standards de superficie a retrouvée dans l'aire d'étude. La consommation annuelle totale estimée à l'échelle de l'aire d'étude et par classe de longueur q ($C_{q,tot}$) a par la suite été obtenue en multipliant la consommation annuelle individuelle (C_q) par son abondance (F_q) dans l'aire d'étude :

$$C_{q,tot} = C_q \cdot F_q \quad (19)$$

Enfin, la consommation annuelle de capelan ($C_{capelan}$), toutes classes de longueur l confondues, a été calculée ainsi :

$$C_{capelan} = \sum_l^L \left(\sum_{q \geq l_{min}}^{q < l_{min}} C_{q,tot} \right) \cdot S_l \quad (20)$$

2.4. COMPARAISON DES RÉSULTATS OBTENUS

Afin de donner une perspective de la consommation du capelan dans le nGSL, les résultats obtenus ont été comparés avec les débarquements commerciaux de capelan des divisions 4RST de l'OPANO. Les données de débarquements ont été obtenues d'après les fichiers ZIFF (*Zonal Interchange File Format*, STACAC 1984), qui sont le résultat d'une uniformisation des données de pêche des différentes régions atlantiques du MPO.

Les résultats ont également été comparés avec ceux des modèles écosystémiques précédemment publiés pour le nGSL (Savenkoff *et al.* 2004a, 2005, 2009). Ces modèles d'équilibre de masse utilisaient les méthodes inverses pour estimer et représenter les flux de masse — ou d'énergie — à travers l'écosystème. En résumé, puisqu'il est trop ardu de réaliser des estimations directes des flux de masse dans un écosystème d'intérêt, il est alors postulé que ces flux s'équilibrent, c'est-à-dire que les extrants sont comblés par les intrants, d'où la méthode inverse (Vézina et Platt 1988). Par exemple, la consommation d'un prédateur doit être comblée par la production des proies si on présume que le cannibalisme est inexistant et que le système est à l'équilibre.

En compartimentant l'écosystème du nGSL en plusieurs *boîtes* correspondant à des espèces (ex. : morue franche, flétan du Groenland, etc.) ou des groupements fonctionnels (ex. : prédateurs pélagiques, prédateurs démersaux, etc.), Savenkoff *et al.* (2004b) ont obtenu une représentation de la chaîne trophique et donc des interactions potentielles des flux de matière. Cette compartimentation correspond à leur modèle. Différents modèles ont été développés pour le nGSL et couvraient des périodes spécifiques. Trois modèles chevauchaient la période traitée

dans cette étude (1993–2020) : 1994–1996 (Savenkoff *et al.* 2004a), 2000–2002 (Savenkoff *et al.* 2005) et 2003–2005 (Savenkoff *et al.* 2009). Ceux-ci couvraient le nGSL en excluant la zone infralittorale et fournissaient des valeurs fixes pour chaque période.

Dans chacun des rapports associés à ces modèles, des tableaux faisaient état de :

1. la contribution en masse du capelan ($\%_{\text{capelan}}$, en %) à l'alimentation des différentes *boîtes* retenues¹⁰ pour représenter la chaîne trophique du nGSL, et
2. la consommation annuelle totale par km² ($C_{p \text{ km}^2}$), toutes proies confondues, de ces *boîtes*.

Sachant que l'aire d'étude utilisée pour calculer la consommation totale annuelle était de 116 115,2 km², soit l'aire des strates retenues pour les analyses de contenus stomacaux, il était alors possible d'obtenir, pour chacun des compartiments investigués par ces différents modèles d'équilibre de masse, la consommation totale annuelle en capelan :

$$C_{gp, \text{capelan}} = \%_{\text{capelan}} \cdot C_{p \text{ km}^2} \cdot 116\ 115,2 \quad (21)$$

Pour chacune des périodes, il était alors possible de relativiser la consommation en capelan de la morue franche et du flétan du Groenland par rapport à celle globale issue de tous les prédateurs retenus dans les différents modèles d'équilibre de masse (colonne % conso. totale du Tableau 3).

2.5. LONGUEURS DES CAPELAN INGÉRÉS

Pour les capelans ingérés dont la peau et les nageoires étaient peu endommagées par le processus de digestion, la longueur à la fourche a parfois été enregistrée. Une analyse sommaire a été réalisée afin de comparer les longueurs sélectionnées par les deux prédateurs par rapport à celles disponibles d'après le relevé multispécifique du nGSL. Les longueurs de capelan jugées aberrantes, soit celles en dehors de trois fois l'étendue interquartile, ont été éliminées des analyses.

3. RÉSULTATS

La consommation annuelle estimée en capelan au cours des années pour lesquelles des données de contenus stomacaux des deux prédateurs étaient disponibles était toujours plus élevée que les débarquements commerciaux engendrés dans les divisions 4RST de l'OPANO (Figure 17). Sachant qu'il y avait d'autres prédateurs du capelan dans l'écosystème (Tableau 3), les résultats suggèrent que la mortalité par la pêche (F) serait inférieure à la mortalité naturelle, voire même très inférieure. En effet, les modèles d'équilibre de masse montrent que la morue franche et le flétan du Groenland contribuaient en moyenne à ~ 19 % de la consommation annuelle totale de capelan selon les périodes investiguées (Tableau 3). Par ailleurs, les valeurs estimées de consommation annuelle par Savenkoff *et al.* sont nettement supérieures à celles calculées dans la présente étude (Figure 17).

Puisque la consommation annuelle des deux prédateurs est intimement liée à l'abondance des trois classes de longueur de chaque prédateur (Équation 20, Figure 18), il apparaît plus justifié d'utiliser seulement la proportion du capelan dans le contenu stomacal moyen (Figures 19–20). Un indice d'abondance est ensuite obtenu en pondérant les proportions attribuables au capelan par année et prédateur, selon l'abondance propre à chaque classe de

¹⁰ N.B. Le nombre de *boîtes* a varié entre les périodes, et donc les différents modèles.

longueur et mis en pourcentage, résultant en des pourcentages annuels moyens que représente le capelan dans le contenu stomacal moyen de chaque prédateur (Figure 21). En comparant ce nouvel indice avec celui des nombres moyens de capelan par trait du relevé multispécifique au chalut de fond du nGSL, on remarque toutefois qu'importe la période considérée pour la morue franche, la corrélation est toujours faible et non-significative (Figure 22). Pour le flétan du Groenland par contre, la corrélation s'est avérée pour la période 1993–2009 positive, d'intensité moyenne et significative. Pour les deux prédateurs, la période récente (2015–2020) montre des corrélations négatives, faibles et non-significatives. Les valeurs de la période récente engendrent de faibles corrélations positives lorsqu'utilisées dans la série complète (1993–2020).

La taille des capelans ingérés n'était pas influencée par la taille des flétans du Groenland, mais était faiblement corrélée à la taille des morues (Figure 23). Les capelans capturés lors des relevés multispécifiques du nGSL présentent une distribution des tailles similaire à celles observées d'après les capelans ingérés par le flétan du Groenland (Figure 24). Ceux ingérés par la morue franche semblent plus petits que ceux capturés lors des relevés.

4. DISCUSSION

L'utilisation de données de contenus stomacaux dans la présente étude a amené des résultats très intéressants. En effet, les résultats suggèrent que la mortalité par la pêche serait très inférieure à la mortalité naturelle, ce qui est corroboré par les travaux antérieurs de Savenkoff et collaborateurs dans le nGSL (2004a; 2005; 2009, Figure 17). Cependant, puisqu'autant ces travaux antérieurs que la présente étude ont utilisé les mêmes données de contenus stomacaux, il est à se questionner à savoir pourquoi une telle différence de consommation est observée. Différentes pistes d'explication pourraient s'avérer être dans les différences de méthodologie entre les 2 approches (Tableau 4).

En utilisant comme indice le pourcentage annuel moyen que représente le capelan dans le contenu stomacal moyen de chaque prédateur (Figure 21), on parvient pour le flétan du Groenland, du moins, à relativement bien suivre les variations de NUE (nombre par unité d'effort) obtenues lors des relevés multispécifiques du nGSL au cours la période 1993–2009. Pour la morue franche, cette relation est beaucoup moins claire et pourrait être causée par l'aspect plus opportuniste de son alimentation. Par ailleurs, il est à se demander si l'utilisation d'une gamme de taille plus réduite des prédateurs aiderait à raffiner l'indice produit. Par exemple, la figure 20 montre la gamme [20-40[cm du flétan du Groenland qui semble mieux suivre le patron de NUE montré à la figure 21. Néanmoins, il faut garder en tête que bien que l'indice d'abondance provenant du relevé soit maintenant considéré comme valide (Chamberland *et al.* 2022), il y a un niveau d'incertitude inhérent élevé à son utilisation.

D'autre part, plusieurs sources d'incertitudes restent à éclaircir. En effet, l'utilisation de données de contenus stomacaux amène son lot de défis, la première constatation étant que les proies ingérées sont plus ou moins facilement identifiables selon leur degré de digestion. Ainsi, au moment de l'analyse de certains estomacs, il est très probable que du capelan ait été enregistré comme du *poisson digéré* quand la digestion a fait disparaître les critères permettant son identification. Des occurrences additionnelles de capelan auront donc été très certainement ignorées au cours de la présente étude, sous-estimant potentiellement les résultats de consommation présentés.

Également, bien qu'une attention particulière ait été portée en mer pour ne sélectionner que des estomacs ne présentant pas de signes¹¹ de régurgitation ou d'ingestion de nourriture dans le chalut, il est possible que des estomacs vides aient été occasionnés par des processus autres que physiologiques ou comportementaux. Par exemple, Bernier et Chabot (2013) ont montré que les flétans du Groenland capturés à de plus grandes profondeurs avaient une probabilité accrue d'avoir des estomacs vides, potentiellement causée par la remontée en chalut, dont le changement rapide de profondeur (et donc de pression), engendrerait de la régurgitation.

Enfin, le postulat que les contenus stomacaux récoltés au mois d'août sont représentatifs de ce qui est observé le restant de l'année en est un point majeur. En effet, il a été montré dans d'autres travaux qu'autant l'intensité d'alimentation que l'importance de certaines proies changeaient avec les saisons et parfois même entre les années. Pour la région du nGSL, toutefois, les effectifs annuels d'estomacs en dehors de la période à laquelle est effectué le relevé multisécifique (août) sont très faibles et il est ainsi difficile d'ajuster la consommation saisonnière.

De fait, des différentes publications ayant décrit l'alimentation de la morue du nGSL (Minet et Perodou 1978; Fréchet *et al.* 1995, 2003, 2005; MPO 2004; Ouellette-Plante *et al.* 2020), trois présentaient des résultats d'autres mois de l'année, avec des effectifs en estomacs pour la plupart limités. La première étude, celle de Minet et Perodou (1978), présentait les résultats obtenus d'après 570 et 194 estomacs respectivement récoltés aux hivers 1975–1976 et à l'été 1975. Les auteurs mentionnaient qu'il y avait très peu de variation saisonnière dans l'alimentation de la morue et que celle-ci était similaire entre les divisions de l'OPANO en ce qui a trait aux espèces principales. Leurs résultats montraient le capelan comme étant la proie la plus importante autant l'été que l'hiver. Cette importance du capelan l'hiver n'a pas été observée plus tard suivant l'implantation du programme des Pêches Sentinelles à l'automne 1994. En effet, après avoir obtenu 689 estomacs de morue de novembre 1994 à janvier 1995, Fréchet *et al.* (1995) ont montré que les invertébrés contribuaient davantage à l'alimentation des morues (en % de la masse totale du contenu stomacal). Le hareng atlantique (*Clupea harengus*) était alors le poisson qui contribuait le plus (6,7 %), soit près de deux fois l'apport du capelan (3,05 %). Quant à la variation de l'intensité d'alimentation entre les mois de l'année, Fréchet *et al.* (2003) ont montré que celle-ci diminuait de juillet à août pour reprendre ensuite à l'automne. Cependant, les auteurs mentionnaient que les différents tandems navire–engin utilisés pour acquérir les estomacs auraient pu être un paramètre affectant le remplissage stomacal entre les mois. De ces travaux, on constate de grandes différences, et il est ardu de les expliquer puisque les estomacs récoltés n'ont pas nécessairement couvert les mêmes endroits et périodes, ni été échantillonnés au cours de missions comparables.

Quant au flétan du Groenland, les différents travaux sur l'alimentation du stock du GSL sont plus limités (Tremblay et Axelsen 1981; Morin *et al.* 1995; Morin et Bernier 2003; Bernier et Chabot 2013; Gauthier *et al.* 2020; Ouellette-Plante *et al.* 2020). Une revue de toutes les données disponibles pour le nGSL au moment de la publication est fournie dans Bernier et Chabot (2013), avec l'inclusion de données provenant d'autres missions que celle du relevé multisécifique estival du nGSL. Malheureusement, la couverture annuelle n'était pas totale, avec seulement 79 estomacs disponibles pour les mois de décembre à mars, période durant laquelle l'espèce est réputée se reproduire (Gauthier *et al.* 2020). Néanmoins, les auteurs ont observé que les flétans du Groenland > 30 cm avaient des indices de remplissage plus élevés au printemps, soit après la période de reproduction, que plus tard vers la fin de l'été.

¹¹ Un poisson dont l'estomac était flasque, évaginé, ou dont la bouche comportait de la nourriture n'était pas sélectionné pour la récolte d'estomacs.

Autant pour la morue franche que le flétan du Groenland, la couverture saisonnière actuelle des données de contenus stomacaux n'est pas idéale en termes d'effectifs, bien que ces deux espèces comptent parmi celles les plus échantillonnées pour des estomacs dans le nGSL. Utiliser les données de contenus stomacaux de stock avoisinants pourrait être à première vue une alternative intéressante. Toutefois, il ne faut pas oublier le caractère opportuniste des deux prédateurs, leurs patrons temporels et spatiaux d'alimentation pouvant varier selon la distribution et l'abondance des proies (Hovde *et al.* 2002). Un patron observé dans une autre région ne s'appliquera donc pas nécessairement à une autre. Par exemple, le hareng atlantique est historiquement fortement lié à la morue du sGSL (Schwalme et Chouinard 1999; divisions OPANO 4T et 4Vn [novembre à avril], Hanson et Chouinard 2002) alors que c'est le capelan qui représente la proie principale de la morue du nord (divisions OPANO 2J3KL, Lilly 1987).

Advenant la poursuite de travaux amenés à investiguer des stocks de poissons pélagiques par l'étude de contenus stomacaux de leurs prédateurs, des données extensives de contenus stomacaux propres à chaque stock seront requises afin de caractériser de façon fiable les changements saisonniers dans l'alimentation des prédateurs étudiés (Schwalme et Chouinard 1999). Un important effort devrait ainsi être porté à la récolte d'estomacs durant les mois d'hiver afin de raffiner nos connaissances sur les principaux prédateurs du GSL, permettant ensuite de mieux évaluer des espèces difficilement échantillonnables.

Le capelan étant une des principales espèces fourrages du GSL, son évaluation profiterait à davantage tenir compte de son importance dans l'environnement, et donc de considérer les patrons populationnels d'autres espèces y co-habitant, telles ses prédateurs (Winters 1975; Hjermann *et al.* 2004; Overholtz et Link 2006; Tyrrell *et al.* 2008)

5. REMERCIEMENTS

Des remerciements sont adressés à Hugo Bourdages et Caroline Lehoux, qui par leurs commentaires et suggestions, ont grandement contribué à améliorer le présent document.

6. RÉFÉRENCES CITÉES

- Bailey, R.F.J., Able, K.W., et Leggett, W.C. 1977. Seasonal and vertical distribution and growth of juvenile and adult capelin (*Mallotus villosus*) in the St. Lawrence Estuary and western Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Can.* 34(11) : 2015–2029.
- Benoît, H.P., et Rail, J.-F. 2016. [Principal predators and consumption of juvenile and adult Atlantic herring \(*Clupea harengus*\) in the southern Gulf of St. Lawrence](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/065 : viii + 42 p.
- Berard, M.T., et Davoren, G.K. 2020. Capelin (*Mallotus villosus*) availability influences the inshore summer diet of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in coastal Newfoundland. *Environ. Biol. Fishes* 103(6) : 771–782.
- Bernier, B., et Chabot, D. 2013. [Évaluation de l'état du stock de flétan du Groenland \(*Reinhardtius hippoglossoides*\) du golfe du Saint-Laurent \(4RST\) en 2010 et description de son régime alimentaire](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2012/140 : viii + 85 p.
- Boje, J., Neuenfeldt, S., Sparrevohn, C.R., Eigaard, O., et Behrens, J.W. 2014. Seasonal migration, vertical activity, and winter temperature experience of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in West Greenland waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 508 : 211–222.

-
- Bourdages, H., Savard, L., Archambault, D., et Valois, S. 2007. Résultats des expériences de pêche comparative d'août 2004 et 2005 dans le nord du golfe du Saint-Laurent, entre le *NGCC Alfred Needler* et le *NGCC Teleost*. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2750 : ix + 57 p.
- Bourdages, H., Brassard, C., Desgagnés, M., Galbraith, P., Gauthier, J., Nozères, C., Scallon-Chouinard, P.-M., et Senay, C. 2020. [Résultats préliminaires du relevé écosystémique d'août 2019 dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/009 : iv + 93 p.
- Bowering, W.R., et Lilly, G.R. 1992. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) off Southern Labrador and Northeastern Newfoundland (Northwest Atlantic) feed primarily on capelin (*Mallotus villosus*). Neth. J. Sea Res. 29(1) : 211–222.
- Chamberland, J.-M., Plourde, S. et Benoît, H. P. 2022. [Caractéristiques biologiques, facteurs affectant la capturabilité et indices d'abondances du capelan dans les relevés multi spécifiques au chalut de fond du sud et du nord du golfe du Saint-Laurent](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/077. iv + 47 p.
- Chumakov, A.K., et Podrazhanskaya, S.G. 1983. Feeding of Greenland halibut in the northwest Atlantic. NAFO SCR Doc. 83/IX/79 : 22 p.
- Chumakov, A.K., et Podrazhanskaya, S.G. 1986. Feeding of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic. NAFO Sci. Coun. Studies 10 : 47–52.
- Deroba, J.J. 2018. Sources of variation in stomach contents of predators of Atlantic herring in the Northwest Atlantic during 1973–2014. J. Appl. Ichthyol. 75(4) : 1439–1450.
- Durbin, E.G., Durbin, A.G., Langton, R.W., et Bowman, R.E. 1983. Stomach contents of silver hake, *Merluccius bilinearis*, and Atlantic cod, *Gadus morhua*, and estimation of their daily rations. Fish. Bull. 81(3) : 437–454.
- Dwyer, K.S., Buren, A., et Koen-Alonso, M. 2010. Greenland halibut diet in the Northwest Atlantic from 1978 to 2003 as an indicator of ecosystem change. J. Sea Res. 64(4) : 436–445.
- Eriksen, E., Bogstad, B., Dolgov, A., et Beck, I.M. 2018. Cod diet as an indicator of Ctenophora abundance dynamics in the Barents Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 591 : 87–100.
- Espeland, S.H., Thoresen, A.G., Olsen, E.M., Stige, L.C., Knutsen, H., Gjørseter, J., et Stenseth, N.C. 2010. Diel vertical migration patterns in juvenile cod from the Skagerrak coast. Mar. Ecol. Prog. Ser. 405 : 29–37.
- Fahrig, L., Lilly, G.R., et Miller, D.S. 1993. Predator stomachs as sampling tools for prey distribution: Atlantic cod (*Gadus morhua*) and capelin (*Mallotus villosus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50(7) : 1541–1547.
- Fordham, S.E., et Trippel, E.A. 1999. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning. J. Appl. Ichthyol. 15(1) : 1–9.
- Fréchet, A., Schwab, P., Lambert, Y., Chabot, D., Decker, D., Rowe, G., Nadeau, P., et Collier, F. 1995. [Les pêches sentinelles du stock de morue du nord du Golfe du Saint-Laurent \(3Pn, 4RS\) en 1994](#). MPO, Pêches de l'Atlantique Doc. Rech. 95/54 : 31 p.
-

-
- Fréchet, A., Gauthier, J., Schwab, P., Bourdages, H., Chabot, D., Collier, F., Grégoire, F., Lambert, Y., Moreault, G., Pageau, L., et Spingle, J. 2003. [L'état du stock de morue du Nord du golfe du Saint-Laurent \(3Pn, 4RS\) en 2002](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2003/065 : i + 25 p.
- Fréchet, A., Gauthier, J., Schwab, P., Pageau, L., Savenkoff, C., Castonguay, M., Chabot, D., Tournois, C., Lussier, J.-F., Spingle, J., et Collier, F. 2005. [L'état du stock de morue du nord du golfe du Saint-Laurent \(3Pn, 4RS\) en 2004](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2005/060 : i + 71 p.
- Frid, C.L.J., et Hall, S.J. 1999. Inferring changes in North Sea benthos from fish stomach analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 184 : 183–188.
- Gauthier, J., Marquis, M.-C., Bourdages, H., Ouellette-Plante, J., et Nozères, C. 2020. [L'état du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent \(4RST\) en 2018 : données de la pêche commerciale et des relevés de recherche](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/016 : v + 130 p.
- Gotshall, D.W. 1969. The use of predator food habits in estimating relative abundance of the ocean shrimp, *Pandalus jordani* Rathbun. *FAO Fish. Rep.* 57 : 667–685.
- Grégoire, F., Samson, Y., et Beaulieu, J.-L. 1999. [Résultats de la mission exploratoire d'hydroacoustique concernant le capelan \(*Mallotus villosus*\) de la côte ouest de Terre-Neuve](#). Secr. can. pour l'éval. des stocks, Doc. de rech. 1999/010 : 20 p.
- Grégoire, F., Bourdages, H., et Roy, J. 2002. Production d'un indice de dispersion pour le capelan (*Mallotus villosus* L.) de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent par le krigeage d'indicatrice. *Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat.* 2418 : vi + 21 p.
- Grégoire, F., Barry, W., Barry, J., Lefebvre, C., Lévesques, C., et Hudon, J. 2005. West coast of Newfoundland capelin (*Mallotus villosus* M.) and Atlantic herring (*Clupea harengus harengus* L.) larval survey, part 1: Description of the data collected in partnership with the industry (Barry Group) in July 2004. *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1168 : vi + 32 p.
- Grégoire, F., Barry, W., Barry, J., Lefebvre, L., Lévesques, C., et Hudon, J. 2006. West coast of Newfoundland capelin (*Mallotus villosus* M.) and Atlantic herring (*Clupea harengus harengus* L.) larval survey, part 3: Description of the data collected in partnership with the industry (Barry Group) in July 2005. *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1168(3) : vi + 32 p.
- Grégoire, F., Barry, W., Barry, J., Lévesques, C., Beaulieu, J.-L., et Gendron, M.-H. 2008. Westcoast of Newfoundland capelin (*Mallotus villosus* M.) and Atlantic herring (*Clupea harengus harengus* L.) larval survey, part 5: Description of the data collected in partnership with the industry (Barry Group) in July 2007. *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1205 : vi + 31 p.
- Grégoire, F., Bourdages, H., et Ouellet, J.-F. 2012. [Analyses des abondances de capelan \(*Mallotus villosus*\) des relevés multidisciplinaires de poissons de fond et de crevette réalisés dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent de 1990 à 2009](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2011/022 : 94 p.
- Grégoire, F., Girard, L., Beaulieu, J.-L., Lussier, J.-F., et Bruneau, B. 2013. [Le capelan \(*Mallotus villosus*\) de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent \(Divisions 4RST de l'OPANO\) en 2012](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2013/023 : vi + 91 p.
- Groot, S.J. de. 1970. Some notes on an ambivalent behaviour of the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.) Pisces: Pleuronectiformes. *J. Fish Biol.* 2(3) : 275–279.
-

-
- Hanson, J.M. 2011. Ontogenetic diet comparison of Atlantic cod and white hake occurring at historically low population abundances. *Trans. Am. Fish. Soc.* 140(4) : 1070–1077.
- Hanson, J.M., et Chouinard, G.A. 2002. Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence as an index of ecosystem change, 1959–2000. *J. Fish Biol.* 60(4) : 902–922.
- Harley, S.J., Myers, R., Barrowman, N., Bowen, K., et Amiro, R. 2001. [Estimation of research trawl survey catchability for biomass reconstruction of the eastern Scotian Shelf](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2001/084 : 54 p.
- Hatch, S.A., et Sanger, G.A. 1992. Puffins as samplers of juvenile pollock and other forage fish in the Gulf of Alaska. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 80 : 1–14.
- Hilborn, R., et Walters, C.J. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, New York, NY.
- Hjermann, D.O., Ottersen, G., et Stenseth, N.Chr. 2004. Competition among fishermen and fish causes the collapse of Barents Sea capelin. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101(32) : 11679–11684.
- Hovde, S.C., Albert, O.T., et Nilssen, E.M. 2002. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in diet of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *ICES J. Mar. Sci.* 59(2) : 421–437.
- Hurlbut, T., et Clay, D. 1990. *Protocols for Research Vessel Cruises within the Gulf Region (Demersal Fish) (1970–1987)*. Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2082 : 143 p.
- Lasley-Rasher, R.S., Brady, D.C., Smith, B.E., et Jumars, P.A. 2015. It takes guts to locate elusive crustacean prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 538 : 1–12.
- Le Bris, A., Fréchet, A., Galbraith, P.S., et Wroblewski, J.S. 2013. Evidence for alternative migratory behaviours in the northern Gulf of St Lawrence population of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES J. Mar. Sci.* 70(4) : 793–804.
- Lear, W.H. 1970. *The biology and fishery of the Greenland halibut (Reinhardtius hippoglossoides (Walbaum)) in the Newfoundland area*. mémoire de master, Memorial University.
- Lilly, G.R. 1987. Interactions between Atlantic cod (*Gadus morhua*) and capelin (*Mallotus villosus*) off Labrador and eastern Newfoundland: a review. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1567 : vii + 37 p.
- Lilly, G.R., et Parsons, D.G. 1991. Distributional patterns of the northern shrimp (*Pandalus borealis*) in the northwest Atlantic as inferred from stomach contents of cod (*Gadus morhua*). *ICES C.M. Document 1991/K* : 41 : 15 p.
- Link, J.S. 2004. Using fish stomachs as samplers of the benthos: integrating long-term and broad scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 269 : 265–275.
- Methven, D.A., et Piatt, J.F. 1989. Seasonal and annual variation in the diet of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to the abundance of capelin (*Mallotus villosus*) off eastern Newfoundland, Canada. *ICES J. Mar. Sci.* 45(2) : 223–225.
- Mills, K.L., Laidig, T., Ralston, S., et Sydeman, W.J. 2007. Diets of top predators indicate pelagic juvenile rockfish (*Sebastes* spp.) abundance in the California Current System. *Fish. Oceanogr.* 16(3) : 273–283.

-
- Minet, J.P., et Perodou, J.B. 1978. Predation of cod, *Gadus morhua*, on capelin, *Mallotus villosus*, off eastern Newfoundland and in the Gulf of St. Lawrence. ICNAF Res. Bull. 13 : 11–20.
- Morin, B., et Bernier, B. 2003. [Évaluation du flétan du Groenland \(*Reinhardtius hippoglossoides*\) du golfe du Saint-Laurent \(4RST\) en 2002](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2003/088 : i + 73 p.
- Morin, B., Bernier, B., Chabot, D., et Maguire, J.-J. 1995. [Évaluation et biologie du flétan du Groenland \(*Reinhardtius hippoglossoides*\) du golfe du Saint-Laurent \(4RST\) en 1994](#). MPO, pêche de l'Atlantique Doc. Rech. 95/59 : 47 p.
- MPO. 2004. [La morue du nord du golfe du Saint-Laurent \(3Pn, 4RS\) en 2003](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Rapp. sur l'état des stocks 2004/019.
- MPO. 2015. [Mise à jour des indicateurs de l'état du stock de capelan de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent \(divisions 4RST\) en 2014](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Rép. des Sci. 2015/032.
- MPO. 2018. [Évaluation du stock de capelan de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent \(Divisions 4RST\) en 2017](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2018/037.
- Ouellette-Plante, J., Chabot, D., Nozères, C., et Bourdages, H. 2020. Régimes alimentaires de poissons démersaux provenant des relevés écosystémiques du NGCC *Teleost* dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent, août 2015-2017. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 3383 : v + 124 p.
- Overholtz, W.J., et Link, J.S. 2006. Consumption impacts by marine mammals, fish, and seabirds on the Gulf of Maine–Georges Bank Atlantic herring (*Clupea harengus*) complex during the years 1977–2002. ICES J. Mar. Sci. 64(1) : 83–96.
- Overholtz, W.J., Link, J.S., et Suslowicz, L.E. 2000. Consumption of important pelagic fish and squid by predatory fish in the northeastern USA shelf ecosystem with some fishery comparisons. ICES J. Mar. Sci. 57(4) : 1147–1159.
- Parsons, D.G., Lilly, G.R., et Chaput, G.J. 1986. Age and growth of northern shrimp *Pandalus borealis* off northeastern Newfoundland and southern Labrador. Trans. Am. Fish. Soc. 115(6) : 872–881.
- R Core Team. 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rodríguez-Marín, E., Punzón, A., et Paz, J. 1995. Feeding patterns of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Flemish Pass (Northwest Atlantic). NAFO Sci. Coun. Studies 23 : 43–54.
- Roseneau, D.G., et Vernon Byrd, G. 1997. Using Pacific halibut to sample the availability of forage fishes to seabirds. *Dans* Forage fishes in marine ecosystems. Proceedings of the International Symposium on the Role of Forage Fishes in Marine Ecosystems. Alaska Sea Grant College Program Report No. 97-01. University of Alaska Fairbanks. p. 231–241.
- Savenkoff, C., Bourdages, H., Castonguay, M., Morissette, L., Chabot, D., et Hammill, M.O. 2004a. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the northern Gulf of St. Lawrence (mid-1990s). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2531 : vi + 93 p.

-
- Savenkoff, C., Castonguay, M., Vézina, A.F., Despatie, S.-P., Chabot, D., Morissette, L., et Hammill, M.O. 2004b. Inverse modelling of trophic flows through an entire ecosystem: the northern Gulf of St. Lawrence in the mid-1980s. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61(11) : 2194–2214.
- Savenkoff, C., Grégoire, F., et Chabot, D. 2004c. Main prey and predators of capelin (*Mallotus villosus*) in the northern and southern Gulf of St. Lawrence during the mid-1980s and mid-1990s. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2551 : vi + 30 p.
- Savenkoff, C., Castonguay, M., Méthot, R., Chabot, D., et Hammill, M.O. 2005. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the northern Gulf of St. Lawrence (2000–2002). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2588 : v + 91 p.
- Savenkoff, C., Valois, S., Chabot, D., et Hammill, M.O. 2009. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the northern Gulf of St. Lawrence (2003–2005). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2829 : vi+117 p.
- Schwalme, K., et Chouinard, G.A. 1999. Seasonal dynamics in feeding, organ weights, and reproductive maturation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St Lawrence. *ICES J. Mar. Sci.* 56(3) : 303–319.
- STACAC. 1984. Catch & effort computer file structure for zonal interchange - 1984. STACAC Standard Document 3 : 13 p.
- Sunada, J.S., et Kelly, P.R. 1981. The brown pelican as a sampling instrument of age group structure in the northern anchovy population. *CalCOFI Rep.* 22 : 65–68.
- Templeman, W. 1970. Distribution of *Anotopterus pharao* in the north Atlantic and comparison of specimens of *A. pharao* from the western north Atlantic with those from other areas. *J. Fish. Res. Board Can.* 27(3) : 499–512.
- Tremblay, C., et Axelsen, F. 1981. Biologie et pêche du flétan du Groenland *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) dans le golfe du Saint-Laurent. MAPAQ. Trav. Pêch. Qué. No 48.
- Turuk, T.N. 1968. Seasonal changes of cod feeding in the Labrador and Newfoundland area in 1964–1966. *Trudy Pinro* 23 : 370–382.
- Tyler, A.V. 1971. Monthly changes in stomach contents of demersal fishes in Passamaquoddy Bay, N. B. Fish. Res. Bd. Canada Tech. Rep. 288 : 118 p.
- Tyrrell, M.C., Link, J.S., Moustahfid, H., et Overholtz, W.J. 2008. Evaluating the effect of predation mortality on forage species population dynamics in the Northeast US continental shelf ecosystem using multispecies virtual population analysis. *ICES J. Mar. Sci.* 65(9) : 1689–1700.
- Vézina, A.F., et Platt, T. 1988. Food web dynamics in the oceans. I. Best-estimates of flow networks using inverse methods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42 : 269–287.
- Vollen, T., et Albert, O.T. 2008. Pelagic behavior of adult Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Fish. Bull.* 106(4) : 457–470.
- Warren, W.G., Lilly, G.R., et Shelton, P.A. 1994. Estimating the population mean stomach content weight of cod from a stratified-random trawl survey and length stratified stomach sampling. *ICES C.M. Document 1994/D* : 13.
- Winters, G.H. 1975. Review of capelin ecology and estimation of surplus yield from predator dynamics. *ICNAF Res. Doc.* 75/2 : 25 p.

Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Statist. Soc. B* 73(1) : 3–36.

7. TABLEAUX

Tableau 1. Inventaire des estomacs disponibles pour l'analyse, par espèce et année. Le nombre et le pourcentage d'estomacs contenant du capelan est également fourni. Aucun estomac n'était disponible pour la période 2010–2014. Aucun estomac de flétan du Groenland n'était disponible en 2000.

Année	Morue franche			Flétan du Groenland			Prédateurs combinés		
	Nb. total	Nb. avec	% avec	Nb. total	Nb. avec	% avec	Nb. total	Nb. avec	% avec
1993	277	72	26,0	503	40	8,0	780	112	14,4
1994	383	47	12,3	566	24	4,2	949	71	7,5
1995	282	15	5,3	1133	68	6,0	1415	83	5,9
1996	604	30	5,0	2202	117	5,3	2806	147	5,2
1997	653	42	6,4	1400	29	2,1	2053	71	3,5
1998	688	30	4,4	782	25	3,2	1470	55	3,7
1999	876	71	8,1	1559	27	1,7	2435	98	4,0
2000	869	23	2,6	0	0	-	869	23	2,6
2001	789	31	3,9	1176	23	2,0	1965	54	2,7
2002	390	8	2,1	852	17	2,0	1242	25	2,0
2003	793	24	3,0	876	17	1,9	1669	41	2,5
2004	1079	69	6,4	665	17	2,6	1744	86	4,9
2005	1342	66	4,9	927	10	1,1	2269	76	3,3
2006	1174	89	7,6	993	19	1,9	2167	108	5,0
2007	1060	41	3,9	1041	17	1,6	2101	58	2,8
2008	1364	100	7,3	1022	43	4,2	2386	143	6,0
2009	1001	54	5,4	818	32	3,9	1819	86	4,7
2015	1060	33	3,1	690	5	0,7	1750	38	2,2
2016	392	17	4,3	378	6	1,6	770	23	3,0
2017	552	18	3,3	386	8	2,1	938	26	2,8
2018	425	31	7,3	576	32	5,6	1001	63	6,3
2019	311	10	3,2	620	32	5,2	931	42	4,5
2020	405	5	1,2	680	7	1,0	1085	12	1,1
Total	16 769	926	5,5	19 845	615	3,1	36 614	1541	4,2

Tableau 2. Inventaire des estomacs disponibles pour l'analyse, par espèce, année et zone unitaire de l'OPANO. Voir la figure 1b pour la localisation des zones unitaires. On remarque que des zones unitaires en dehors de l'aire d'étude du relevé multispécifique (divisions 3Pn–4RST) sont montrées. Cela est dû à des stations qui étaient tout juste en dehors de l'aire d'étude selon leurs positions géographiques.

Morue Franche

Année	3Pn	4Ra	4Rb	4Rc	4Rd	4Si	4Ss	4Sv	4Sx	4Sy	4Sz	4Tf	4Tk	4To	4Tq	4Tn	4Tp	3Ka	4Vn
1993	19	66	40	27	14	10	3	5	41	24	13	1	1	10	3	-	-	-	-
1994	-	72	95	23	33	42	22	23	32	15	22	-	4	-	-	-	-	-	-
1995	13	14	53	70	55	6	28	8	5	16	13	-	-	1	-	-	-	-	-
1996	74	36	69	97	102	20	29	2	49	73	42	4	6	-	-	1	-	-	-
1997	82	80	136	134	59	9	24	50	44	14	-	-	18	-	-	3	-	-	-
1998	57	14	102	229	131	7	27	29	51	-	-	22	16	3	-	-	-	-	-
1999	47	112	195	160	172	31	72	23	36	13	-	7	7	1	-	-	-	-	-
2000	36	52	181	212	173	32	71	88	14	2	5	3	-	-	-	-	-	-	-
2001	75	157	260	192	49	8	18	4	1	-	7	18	-	-	-	-	-	-	-
2002	102	107	75	12	8	9	34	18	12	1	-	2	5	-	1	-	4	-	-
2003	26	62	270	111	48	19	113	77	28	8	-	31	-	-	-	-	-	-	-
2004	-	208	191	191	106	41	13	100	32	83	22	51	-	26	-	6	9	-	-
2005	-	222	231	243	226	49	130	113	69	32	15	9	2	1	-	-	-	-	-
2006	-	220	180	156	116	32	126	107	57	103	33	20	3	-	3	1	-	17	-
2007	-	126	95	175	88	58	122	150	78	74	6	52	-	2	15	19	-	-	-
2008	-	210	223	244	57	54	51	81	157	109	25	28	2	1	66	-	34	-	22
2009	-	78	193	188	59	79	83	78	72	55	-	29	5	1	43	-	38	-	-
2015	-	131	152	120	72	63	121	54	145	89	19	5	5	18	43	6	17	-	-
2016	-	40	60	43	10	38	43	21	33	20	16	9	-	13	24	-	22	-	-
2017	-	76	56	83	39	49	53	30	36	54	39	10	1	2	19	1	4	-	-
2018	-	53	62	62	28	23	31	38	31	39	24	17	5	1	4	-	7	-	-
2019	-	53	54	39	-	23	36	12	29	31	4	3	5	-	9	-	13	-	-
2020	-	96	62	79	41	20	15	14	12	51	6	1	-	-	8	-	-	-	-
Total	531	2285	3035	2890	1686	722	1265	1125	1064	906	311	322	85	80	238	37	148	17	22

Flétan du Groenland

Année	3Pn	4Ra	4Rb	4Rc	4Rd	4Si	4Ss	4Sv	4Sx	4Sy	4Sz	4Tf	4Tk	4To	4Tq	4Tn	4Tp	3Ka	4Vn
1993	2	2	9	7	13	64	70	15	50	5	45	13	18	71	59	9	51	-	-
1994	1	10	5	19	10	48	102	8	47	10	109	14	20	52	92	19	-	-	-
1995	1	-	44	16	2	104	68	53	157	48	103	20	47	179	168	-	123	-	-
1996	3	-	165	63	6	139	126	88	232	149	229	30	113	360	289	35	175	-	-

Année	3Pn	4Ra	4Rb	4Rc	4Rd	4Si	4Ss	4Sv	4Sx	4Sy	4Sz	4Tf	4Tk	4To	4Tq	4Tn	4Tp	3Ka	4Vn
1997	-	-	145	63	20	113	89	73	164	69	45	12	58	206	165	26	152	-	-
1998	-	-	68	30	12	81	32	46	136	-	49	22	33	96	90	3	84	-	-
1999	8	1	137	19	8	156	154	84	194	87	109	59	73	126	216	-	128	-	-
2001	15	-	202	57	3	33	180	53	13	16	120	50	78	123	131	-	102	-	-
2002	-	-	37	40	-	93	65	53	72	28	70	17	63	96	120	-	98	-	-
2003	23	-	121	36	42	48	93	34	65	35	87	44	37	42	86	25	58	-	-
2004	-	-	104	43	17	42	17	69	28	12	67	41	19	79	79	-	48	-	-
2005	-	3	175	65	21	44	133	49	58	34	67	63	60	55	54	-	46	-	-
2006	-	-	111	60	14	71	123	68	59	31	46	44	77	82	87	-	120	-	-
2007	-	-	84	55	16	65	115	51	92	27	60	78	55	104	140	-	99	-	-
2008	-	-	100	43	8	24	86	78	41	41	80	33	69	66	185	36	132	-	-
2009	-	-	82	61	13	30	79	63	60	23	25	18	91	60	142	-	71	-	-
2015	-	-	51	57	2	61	75	14	81	27	56	53	69	67	55	17	5	-	-
2016	-	-	9	27	8	40	41	6	30	17	39	15	18	40	49	-	39	-	-
2017	-	1	20	2	11	19	62	16	45	34	47	31	19	40	20	-	19	-	-
2018	-	-	59	10	9	47	53	28	53	44	58	27	40	49	57	-	42	-	-
2019	-	5	74	12	14	52	69	14	66	29	57	42	35	50	55	9	37	-	-
2020	-	8	75	22	12	56	87	37	37	53	66	38	56	58	61	-	14	-	-
Total	53	30	1877	807	261	1430	1919	1000	1780	819	1634	764	1148	2101	2400	179	1643	0	0

Tableau 3. Consommation annuelle totale du capelan estimée pour les prédateurs retenus dans différentes publications de Savenkoff et collaborateurs. Consulter la section 2.4 pour une description des colonnes.

1994-1996 (Savenkoff et al. 2004a)

Prédateur	% _{capelan}	C_p km ² (t·km ⁻² ·an ⁻¹)	$C_{gp, capelan}$ (10 ³ t·an ⁻¹)	% conso. totale
Cétacés	56,8	1,514	99,9	32,0
Phoque du Groenland	43,0	1,046	52,2	16,7
Phoque à capuchon	0,5	0,056	0,0	0,0
Phoque gris	5,9	0,183	1,3	0,4
Phoque commun	7,0	0,024	0,2	0,1
Oiseaux marins	62,6	0,153	11,1	3,6
Grande morue franche (> 35 cm)	36,7	0,379	16,2	5,2
Petite morue franche (≤ 35 cm)	30,4	0,238	8,4	2,7
Grand flétan du Groenland (> 40 cm)	32,8	0,233	8,9	2,8
Petit flétan du Groenland (≤ 40 cm)	59,9	0,412	28,7	9,2
Plie canadienne	4,1	1,059	5,0	1,6
Plies	2,1	0,083	0,2	0,1
Raies	8,5	0,198	2,0	0,6
Sébastes	20,8	1,484	35,8	11,5
Grands démersaux	4,8	0,257	1,4	0,5
Petits démersaux	1,1	0,402	0,5	0,2
Capelan	1,6	15,486	28,8	9,2
Saïda	1,2	0,066	0,1	0,0
Grands pélagiques	6,1	0,042	0,3	0,1
Petits pélagiques piscivores	10,0	0,782	9,1	2,9
Petits pélagiques planctonophages	0,7	2,293	1,9	0,6
Total	-	-	311,9	-

2000-2002 (Savenkoff et al. 2005)

Prédateur	% _{capelan}	C_p km ² (t·km ⁻² ·an ⁻¹)	$C_{gp, capelan}$ (10 ³ t·an ⁻¹)	% conso. totale
Mysticètes	86,2	1,501	150,2	35,8
Odontocètes	18,0	0,338	7,1	1,7
Phoques du Groenland / à capuchon	51,0	1,299	76,9	18,3
Phoques gris / commun	16,2	0,298	5,6	1,3
Oiseaux marins	74,6	0,254	22,0	5,2
Grande morue franche (> 35 cm)	7,8	1,065	9,6	2,3
Petite morue franche (≤ 35 cm)	8,1	0,398	3,7	0,9
Grand flétan du Groenland (> 40 cm)	4,2	0,233	1,1	0,3
Petit flétan du Groenland (≤ 40 cm)	33,5	1,608	62,5	14,9
Plie canadienne	0,8	2,165	2,0	0,5
Plies	1,3	0,132	0,2	0,0
Raies	10,2	0,075	0,9	0,2
Sébastes	21,1	1,145	28,1	6,7
Grands démersaux	6,5	0,251	1,9	0,5
Petits démersaux	0,8	2,653	2,5	0,6
Capelan	0,8	22,010	20,4	4,9
Grands pélagiques	9,3	0,042	0,5	0,1

Prédateur	%capelan	$C_p \text{ km}^2 \text{ (t}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{an}^{-1})$	$C_{gp, \text{ capelan}} \text{ (10}^3\text{ t}\cdot\text{an}^{-1})$	% conso. totale
Petits pélagiques piscivores	17,2	1,088	21,7	5,2
Petits pélagiques planctonophages	1,1	2,499	3,2	0,8
Total	-	-	420,2	-

2003-2005 (Savenkoff et al. 2009)

Prédateur	%capelan	$C_p \text{ km}^2 \text{ (t}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{an}^{-1})$	$C_{gp, \text{ capelan}} \text{ (10}^3\text{ t}\cdot\text{an}^{-1})$	% conso. totale
Mysticètes	53,3	1,920	118,8	24,9
Odontocètes	18,5	0,421	9,0	1,9
Phoque du Groenland	39,1	1,644	74,6	15,7
Phoque à capuchon	3,4	0,084	0,3	0,1
Phoques gris / commun	34,6	0,407	16,4	3,4
Oiseaux marins	43,7	0,127	6,4	1,4
Grande morue franche (> 35 cm)	11,9	1,121	15,5	3,2
Petite morue franche (≤ 35 cm)	12,6	0,196	2,9	0,6
Grand flétan du Groenland (> 40 cm)	11,2	0,605	7,9	1,7
Petit flétan du Groenland (≤ 40 cm)	28,2	1,762	57,7	12,1
Plie canadienne	10,7	0,533	6,6	1,4
Plies	0,1	0,143	0,0	0,0
Raies	8,9	0,102	1,1	0,2
Sébastes	8,0	4,941	45,9	9,6
Grands démersaux	7,7	0,245	2,2	0,5
Petits démersaux	2,8	1,540	5,0	1,1
Capelan	1,6	35,118	65,2	13,7
Grands pélagiques	14,0	0,029	0,5	0,1
Petits pélagiques piscivores	14,0	2,141	34,8	7,3
Petits pélagiques planctonophages	0,8	6,315	5,9	1,2
Total	-	-	476,7	-

Tableau 4. Différents paramètres pouvant expliquer les différences observées dans les résultats des travaux de Savenkoff et al. et ceux de la présente étude.

Paramètre	Études de Savenkoff et al.	Cette étude
Classes de longueur	≤ ou > 35 cm pour la morue franche, ≤ ou > 40 cm pour le flétan du Groenland.	< 30, [30-55[and ≥ 55 cm pour la morue franche, < 20, [20-40[and ≥ 40 cm pour le flétan du Groenland.
Périodes	1994–1996, 2000–2002, 2003-2005.	Calculé annuellement.
Prédateurs	Calculé en biomasse.	Calculé en abondance.
Données d'estomacs	Combinées par période.	Traitées en tenant compte du plan d'échantillonnage. Les estomacs de certaines strates n'ont pas été utilisés.
Consommation	Calculé d'après des ratios Q/B (consommation / biomasse).	Calculé d'après une approche bioénergétique.

8. FIGURES

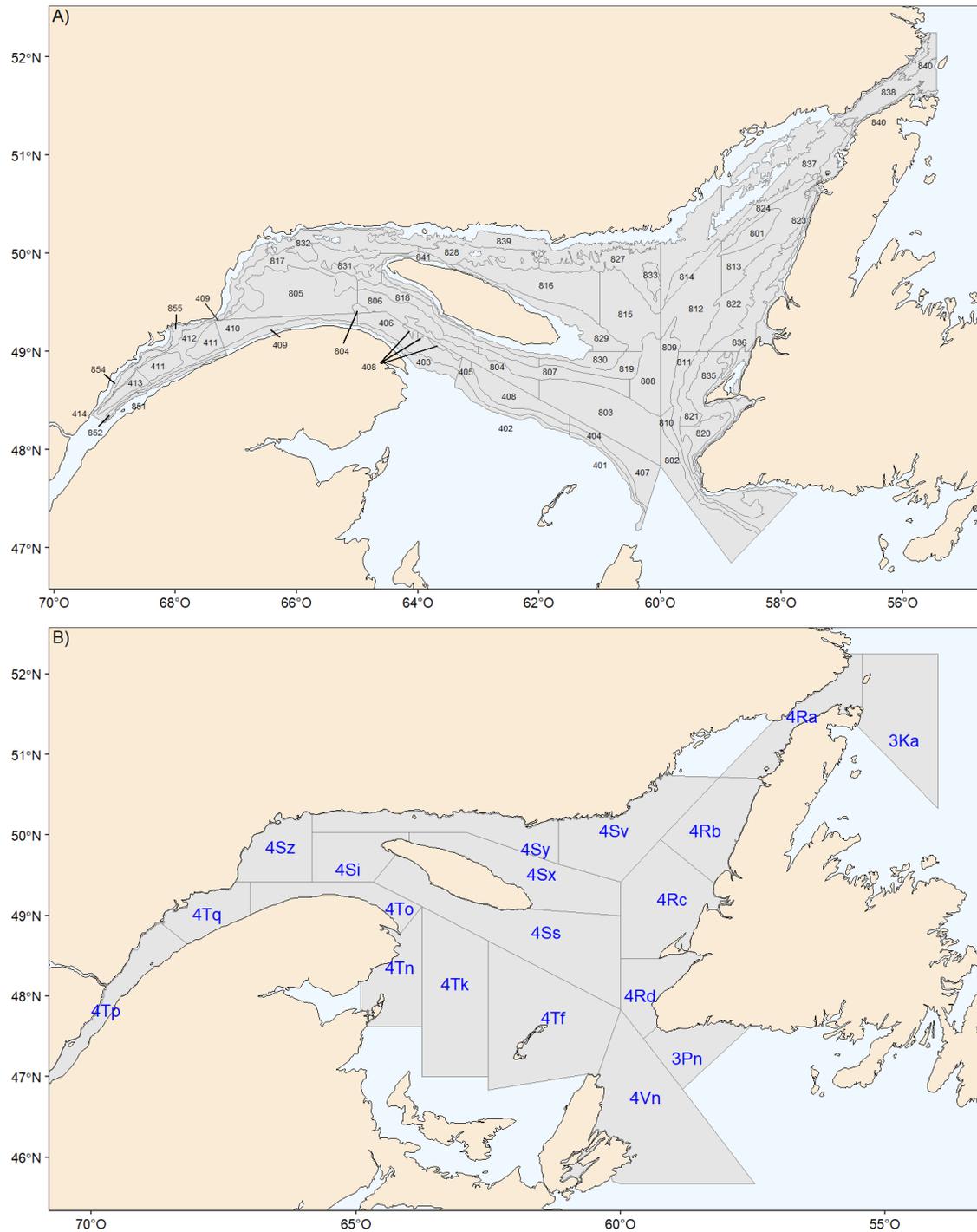


Figure 1. A) Stratification utilisée pour le relevé multispécifique estival du nGSL et B) zones unitaires de l'OPANO mentionnées dans le document.

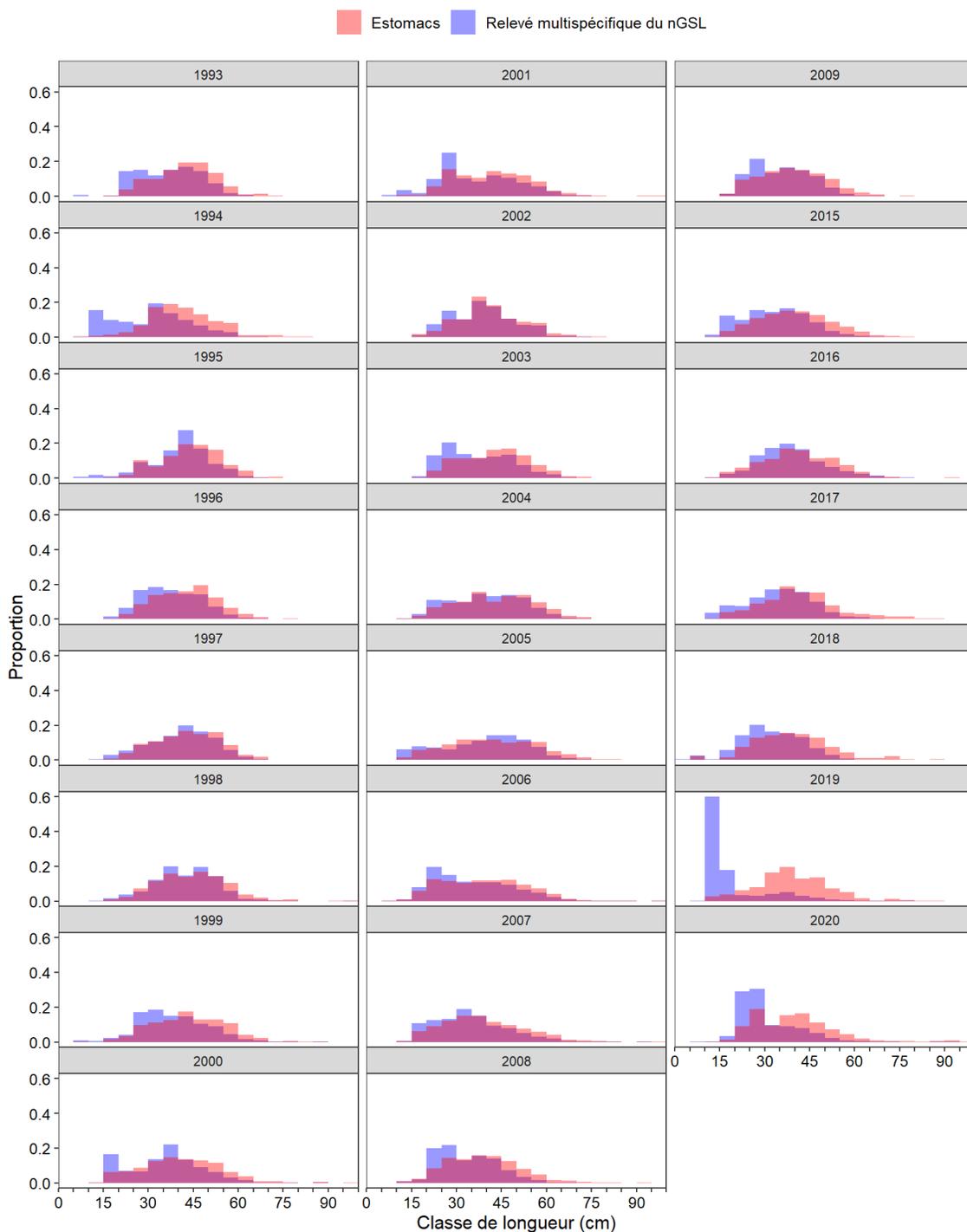


Figure 2. Fréquences de longueur annuelles de la morue franche par groupe de 5 cm de longueur, selon les données d'abondance du relevé multispécifique du nGSL et des estomacs. Seulement les années pour lesquelles des estomacs de morue franche sont disponibles sont montrées. L'axe des x est tronqué à 100 cm, puisque les captures de plus gros spécimens sont rares.

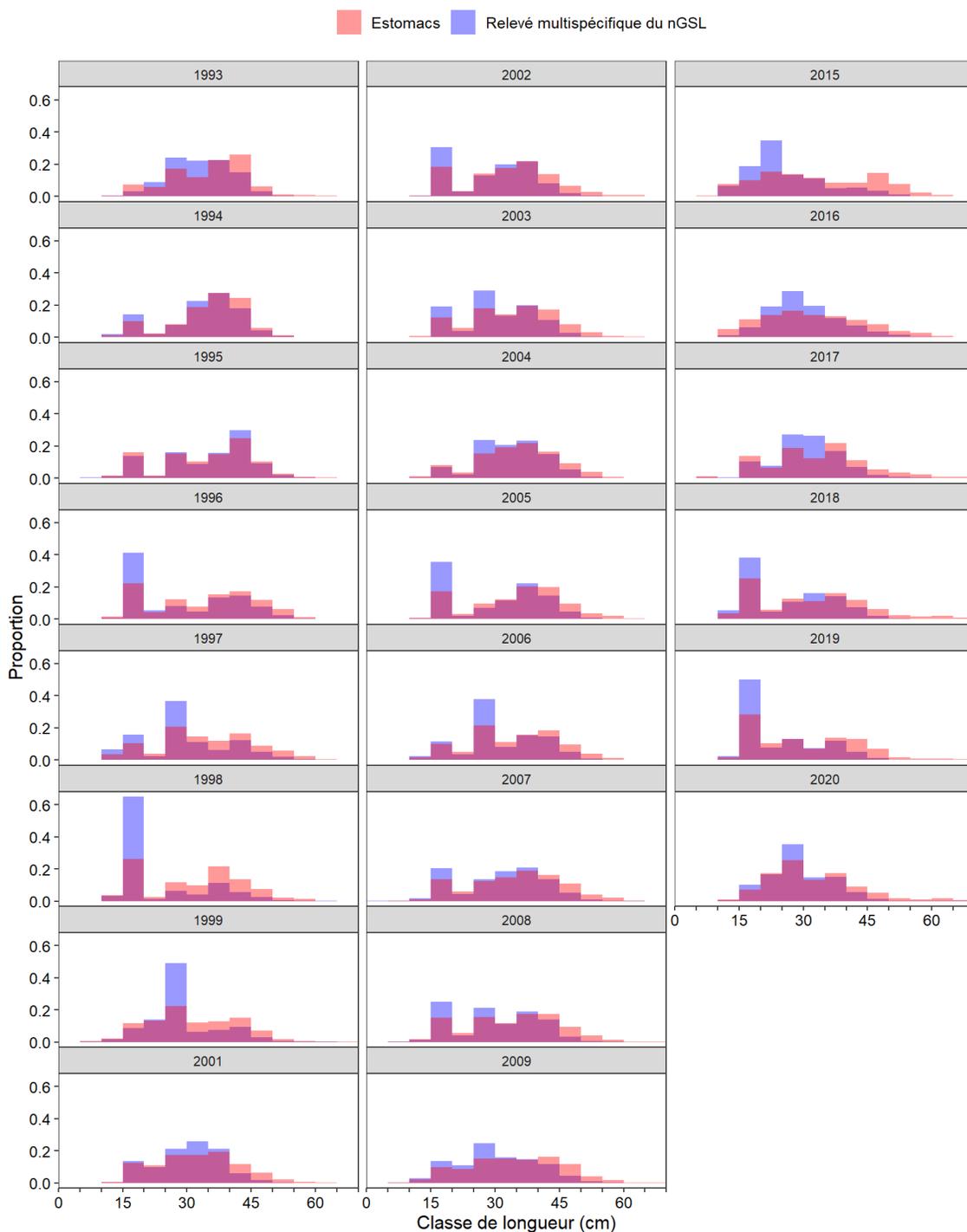


Figure 3. Fréquences de longueur annuelles du flétan du Groenland par groupe de 5 cm de longueur, selon les données d'abondance du relevé multispécifique du nGSL et des estomacs. Seulement les années pour lesquelles des estomacs de flétan du Groenland sont disponibles sont montrés. L'axe des x est tronqué à 70 cm, puisque les captures de plus gros spécimens sont rares.

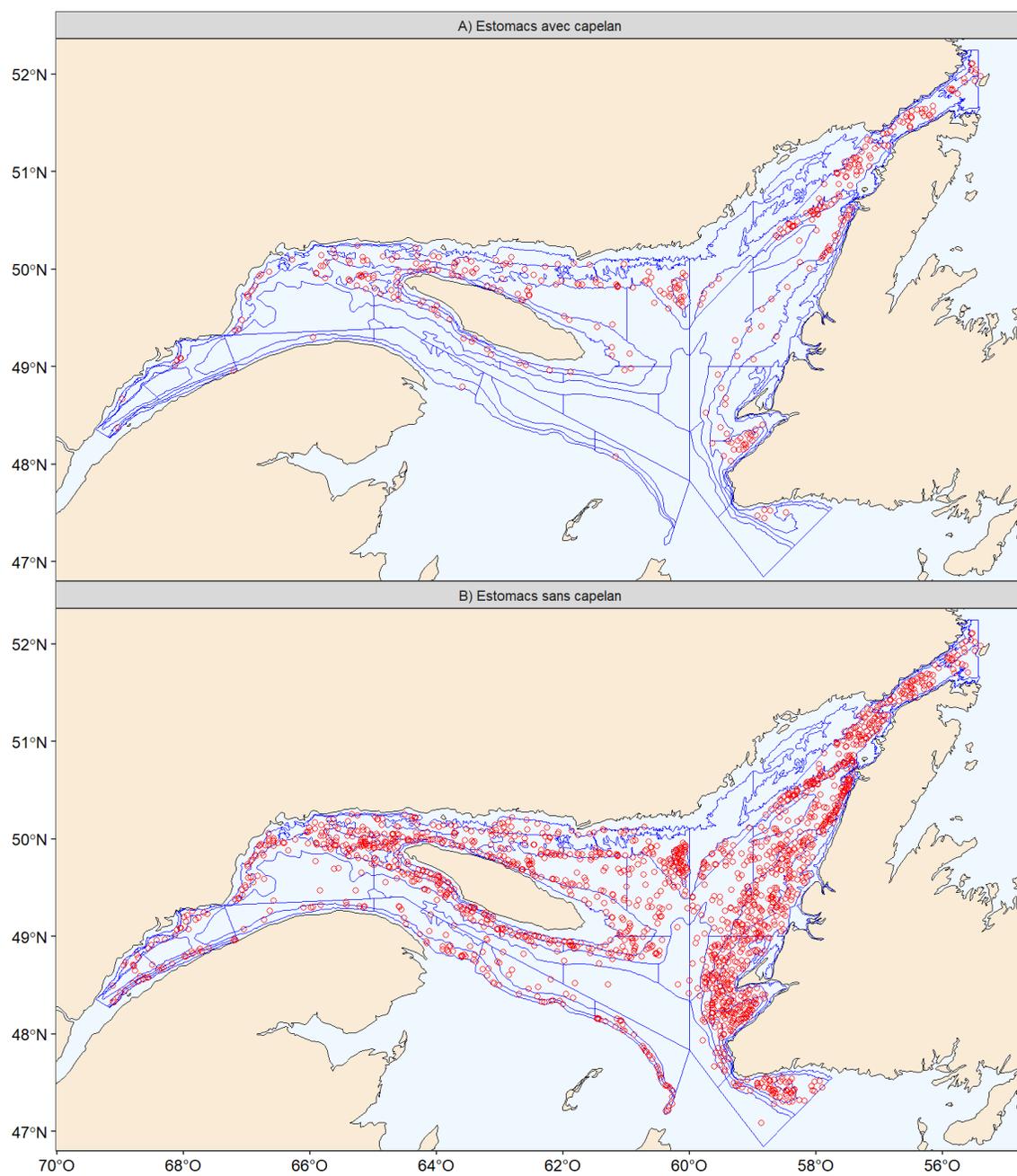


Figure 4. Provenance des estomacs de morue franche disponibles pour l'analyse A) avec et B) sans capelan, toutes années confondues. La stratification utilisée pour le relevé multispécifique du nGSL est montrée en bleu.

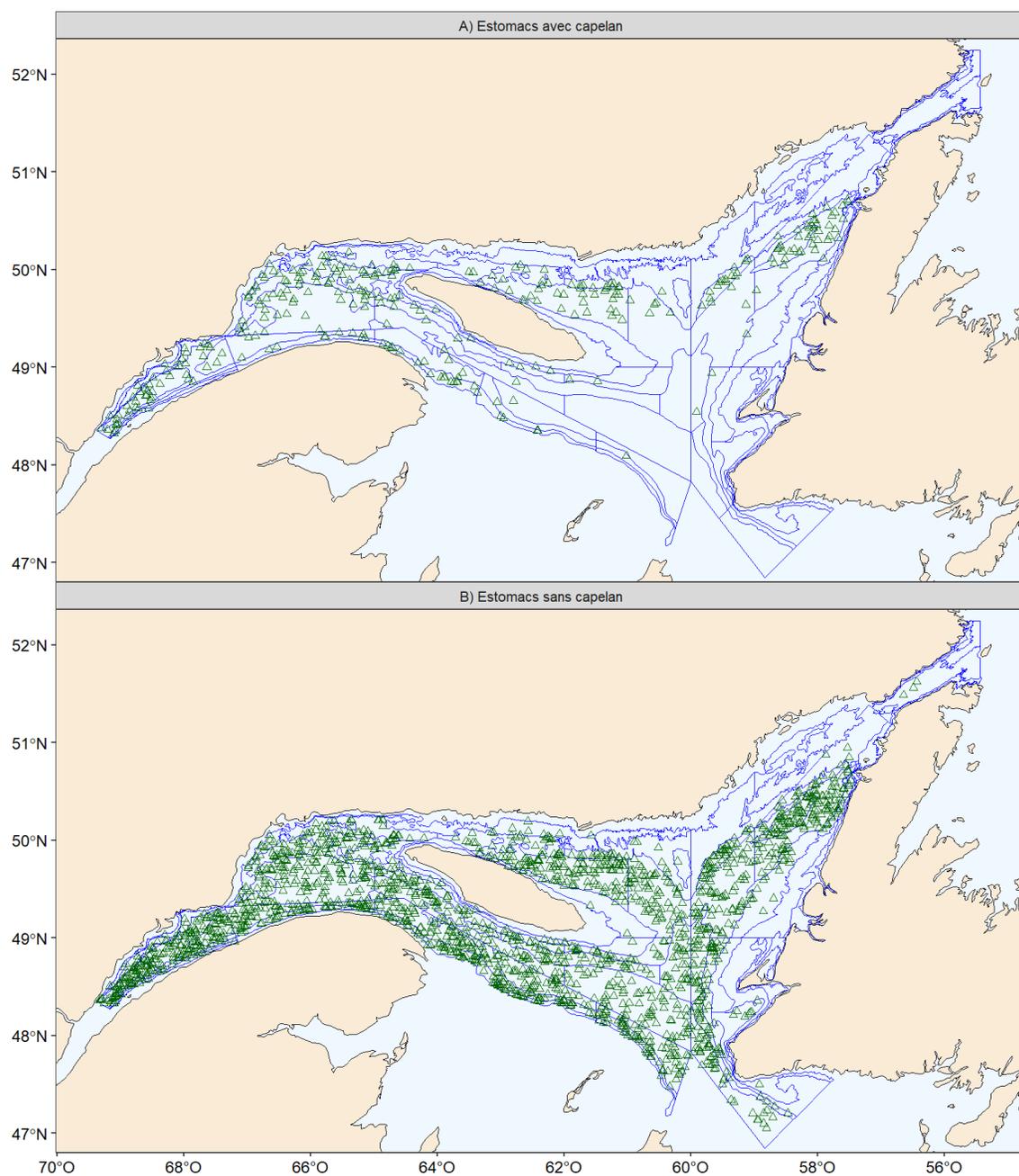


Figure 5. Provenance des estomacs de flétan du Groenland disponibles pour l'analyse A) avec et B) sans capelan, toutes années confondues. La stratification utilisée pour le relevé multispécifique du nGSL est montrée en bleu.

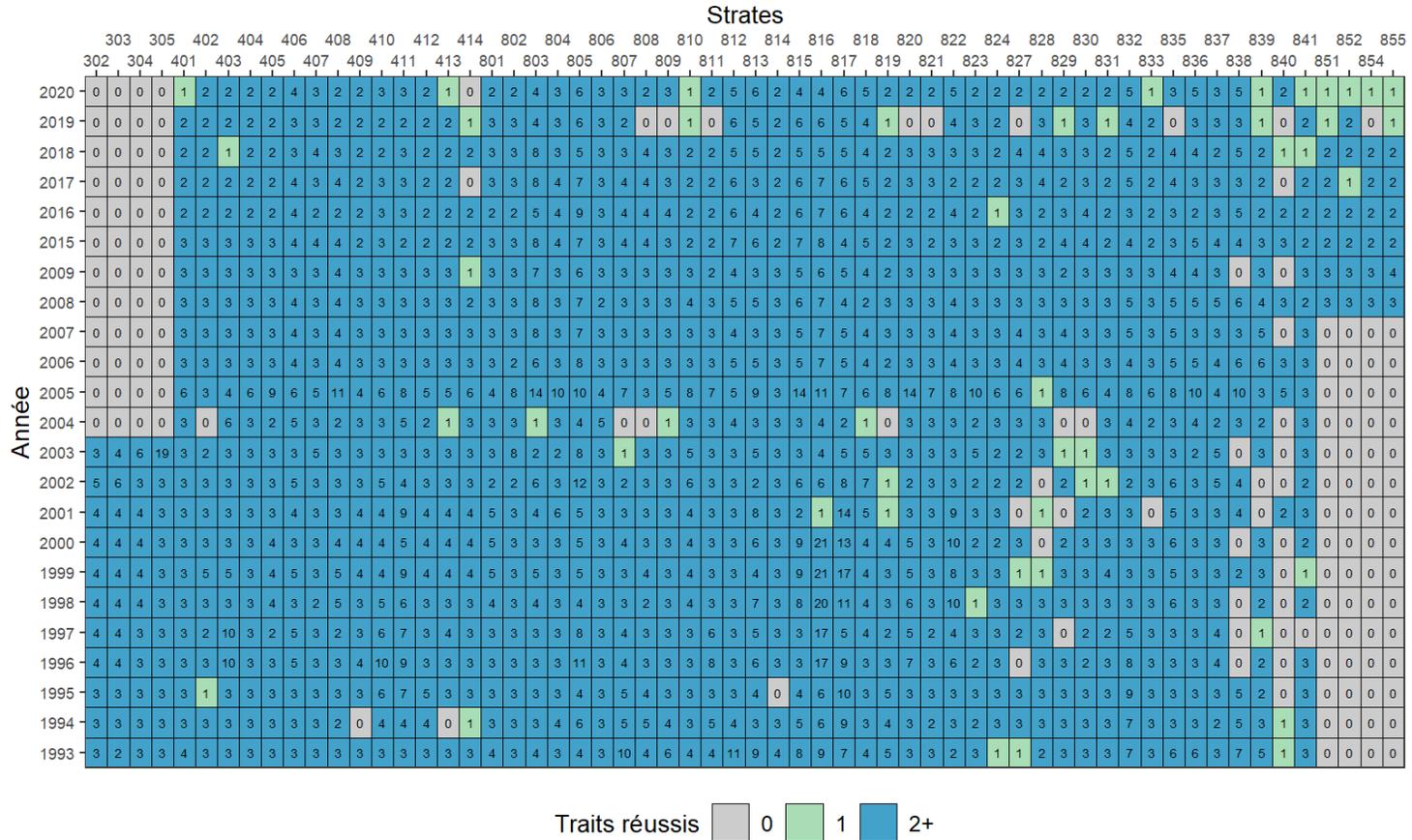


Figure 6. Strates échantillonnées pour les années où des estomacs de morue franche et/ou de flétan du Groenland sont disponibles dans le relevé multispécifique du nGSL. Aucun estomac des 2 espèces n'a été récolté de 2010 à 2014. La valeur dans chaque cellule correspond au nombre de traits aléatoires réussis. Les strates 302–305, 851–852, 854–855 n'ont pas été retenues pour les analyses.

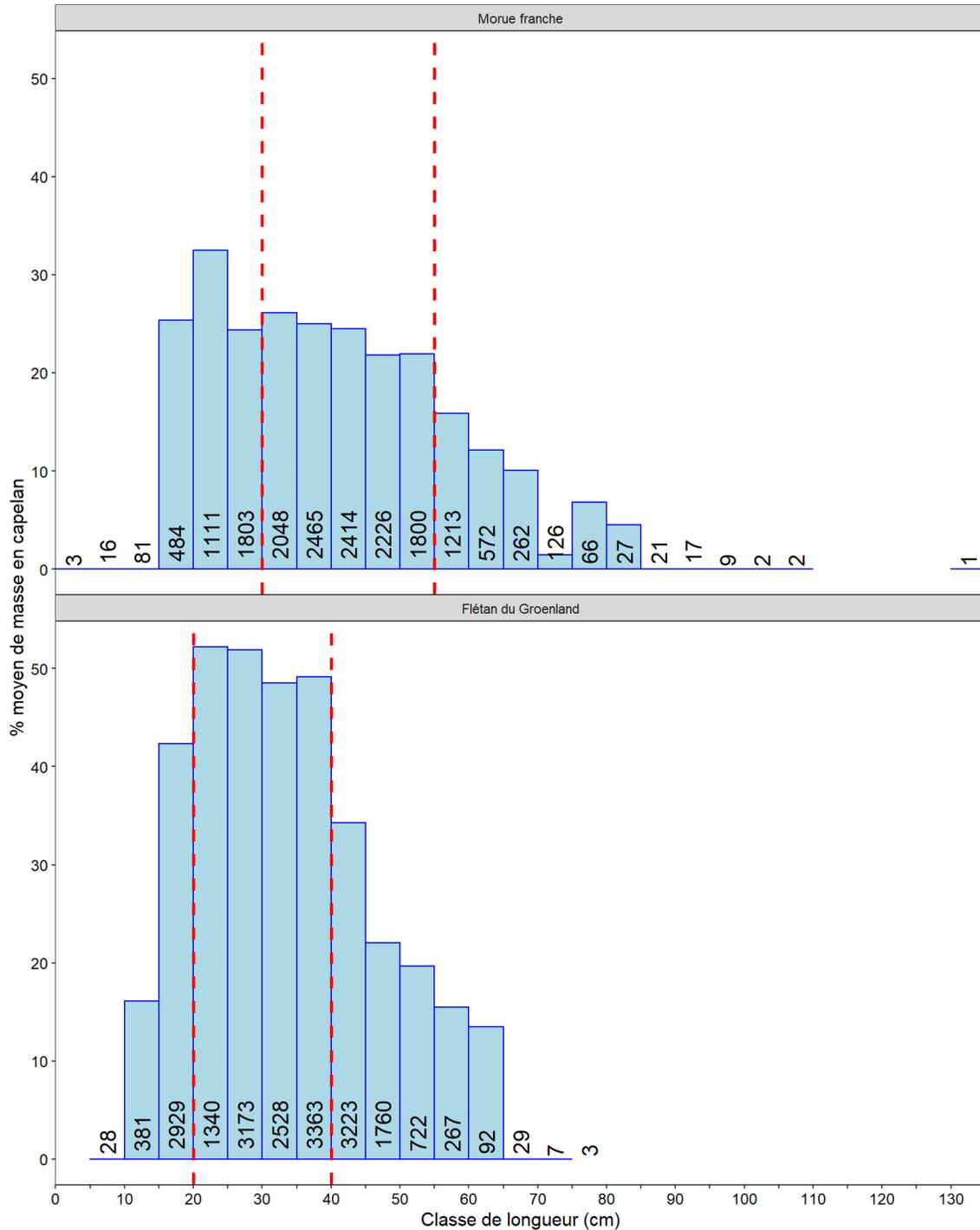


Figure 7. Pourcentage moyen du contenu stomacal total que représente le capelan dans les estomacs de morue franche et de flétan du Groenland prélevés au cours de la période 1993–2020, par classes de 5 cm de longueur. Les effectifs en estomacs sont montrés pour chaque classe de longueur. Les lignes pointillées verticales délimitent les 3 classes de longueurs utilisées par prédateur dans le calcul de la proportion moyenne que représente le capelan à l'échelle de l'aire d'étude.

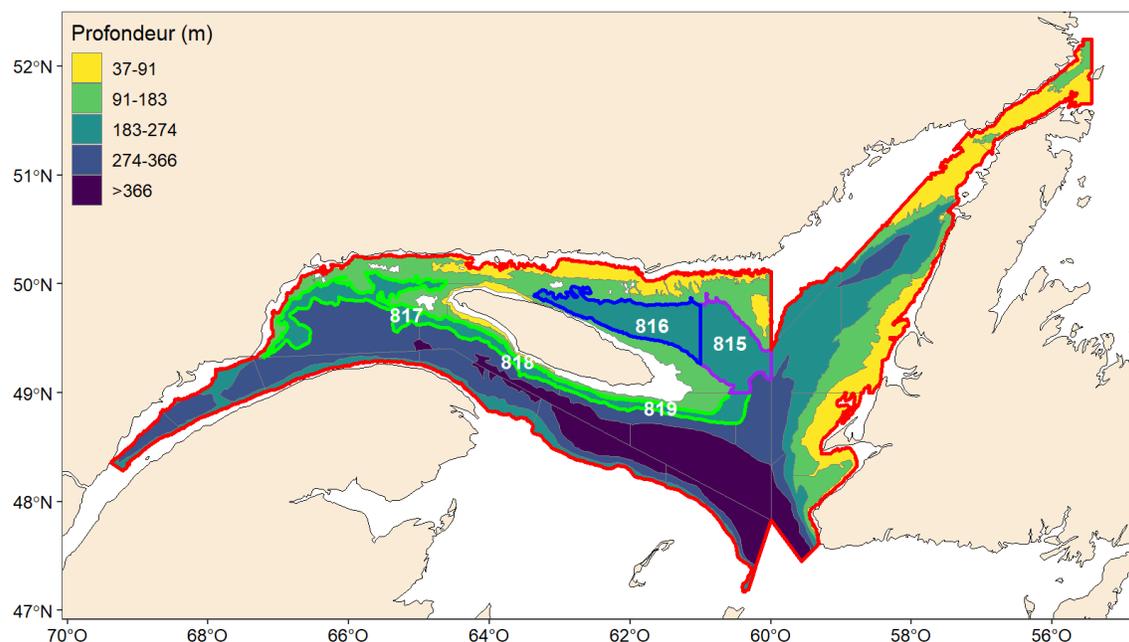


Figure 14. Strates retenues dans l'analyse. La couleur de remplissage correspond à la classe de profondeur associée à chaque strate. Un exemple où le régime alimentaire d'une cellule année–strate problématique est inféré d'après la recherche à trois niveaux est présenté. À la Figure 8, on constate que bien que des captures de morues < 30 cm soient rapportées en 2016 à la strate 816, aucun estomac de morue < 30 cm n'est disponible cette année-là pour caractériser leur régime alimentaire. Pour pallier à ce manque de données, une recherche initiale dans les strates adjacentes (i.e. qui touchent la strate problématique) de même division OPANO et classe de profondeur a été réalisée (ici seulement la strate 815, encadrée en mauve). Si des estomacs < 30 cm étaient disponibles dans cette strate en 2016, ils étaient alors utilisés pour inférer l'alimentation à la strate 816. Si aucun estomac de morue < 30 cm n'était disponible, les autres strates de même division OPANO et classe de profondeur étaient utilisées (les strates 817–819, encadrées en vert). Advenant qu'aucun estomac de morue < 30 cm n'était toujours disponible pour 2016, tous les estomacs de morues < 30 cm de l'aire d'étude retenue (contour rouge) en 2016 étaient alors utilisés.

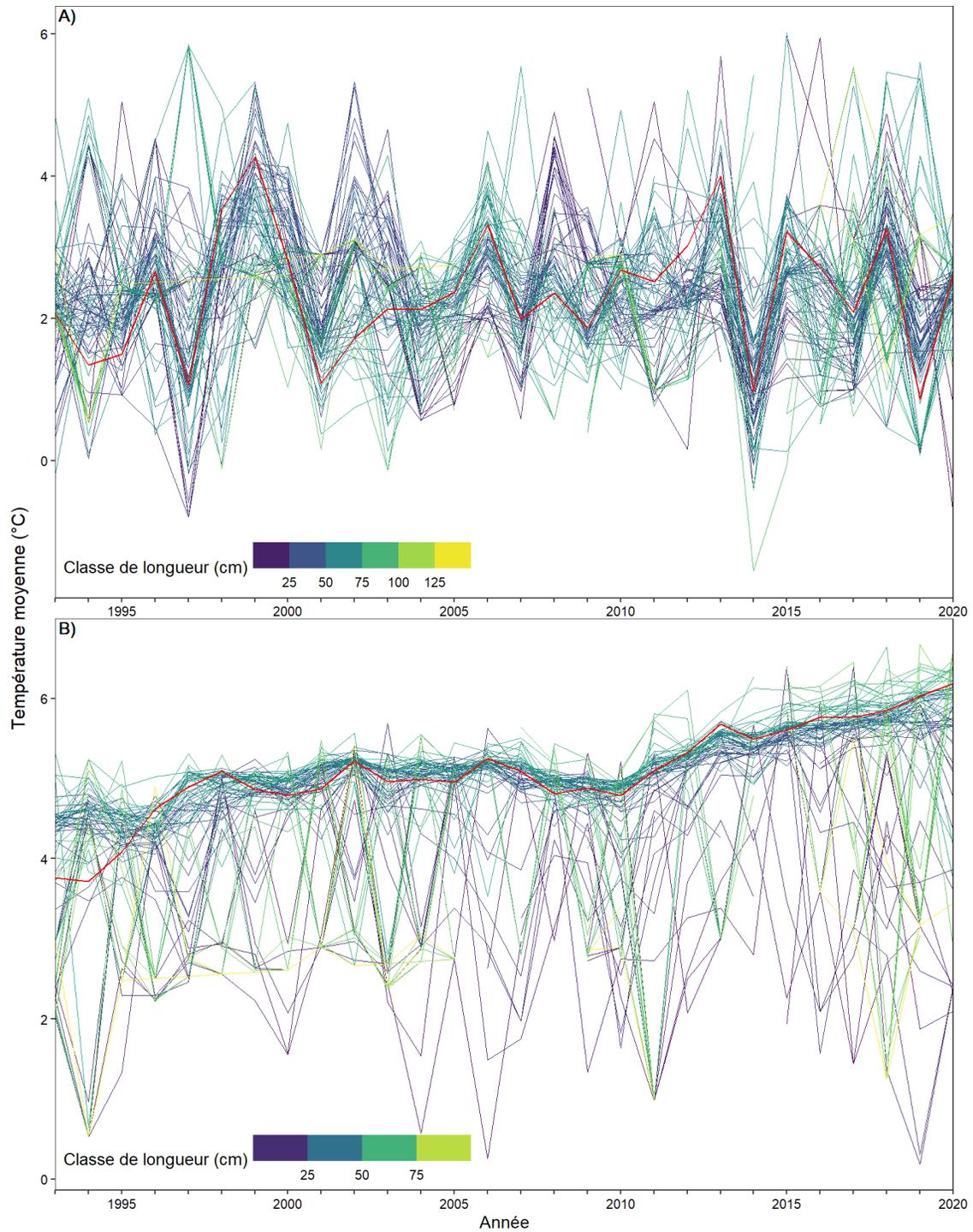


Figure 15. Température moyenne (°C) mesurée lors du chalutage par classe de 1 cm de longueur pour a) la morue franche et b) le flétan du Groenland à l'échelle de l'aire couverte par les strates retenues dans les analyses. Chaque ligne de couleur allant du mauve au jaune représente l'évolution des températures moyennes annuelles par classe de longueur de 1 cm. La ligne rouge représente l'évolution des températures moyennes pour les spécimens de a) 50,0 à 50,9 et b) 40,0 à 40,9 cm.

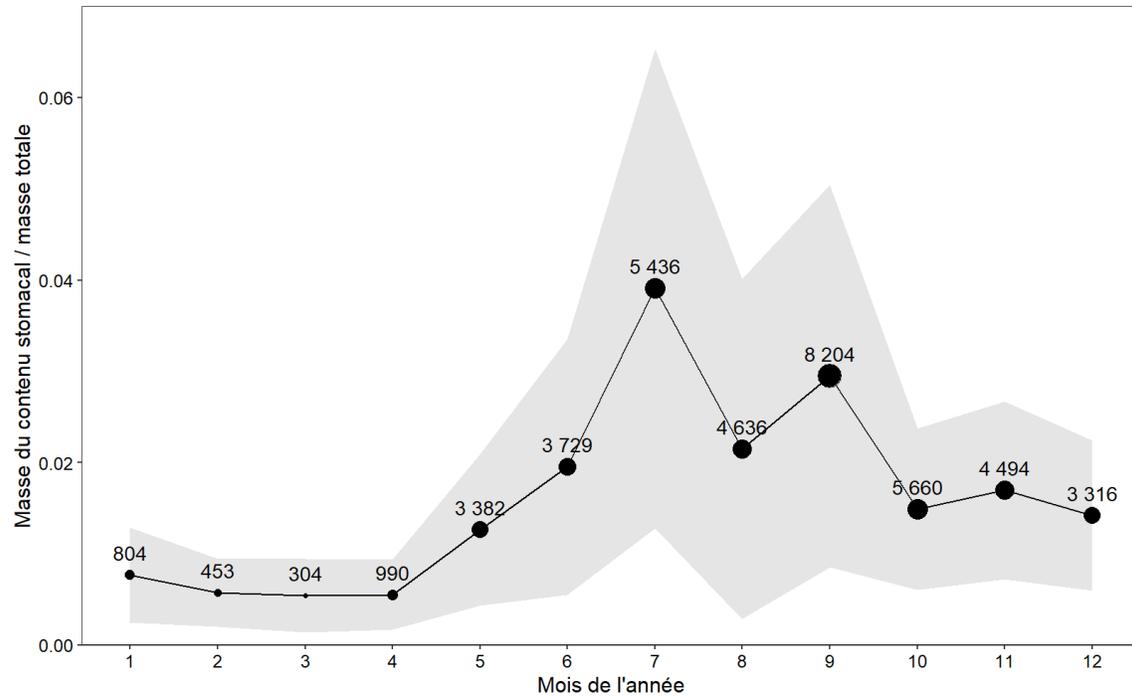


Figure 16. Proportion moyenne que représente le contenu stomacal de la morue franche sur sa masse totale, selon les mois de l'année. La zone ombragée s'étend à $\pm 0,5$ écart-type autour de la moyenne. Les effectifs mensuels sont fournis. Source des données : programme des Pêches Sentinelles par engins fixes.

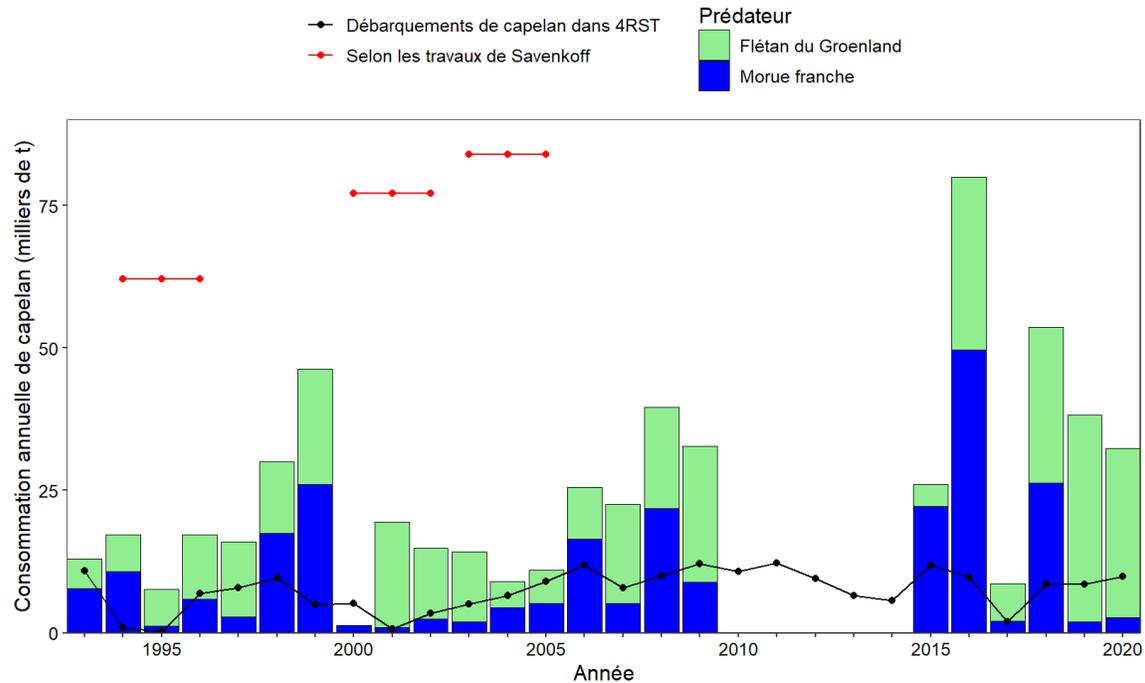


Figure 17. Consommation annuelle de capelan estimée pour le flétan du Groenland et la morue franche sur l'ensemble de l'aire d'étude retenue. Les débarquements de capelan dans les divisions 4RST de l'OPANO sont montrés, de même que les estimations de consommation des deux prédateurs provenant des travaux menés par Claude Savenkoff et collaborateurs pour différentes périodes (voir le tableau 3). Aucun estomac n'a été récolté au cours de la période 2010–2014 (deux prédateurs) et en 2000 (flétan du Groenland).

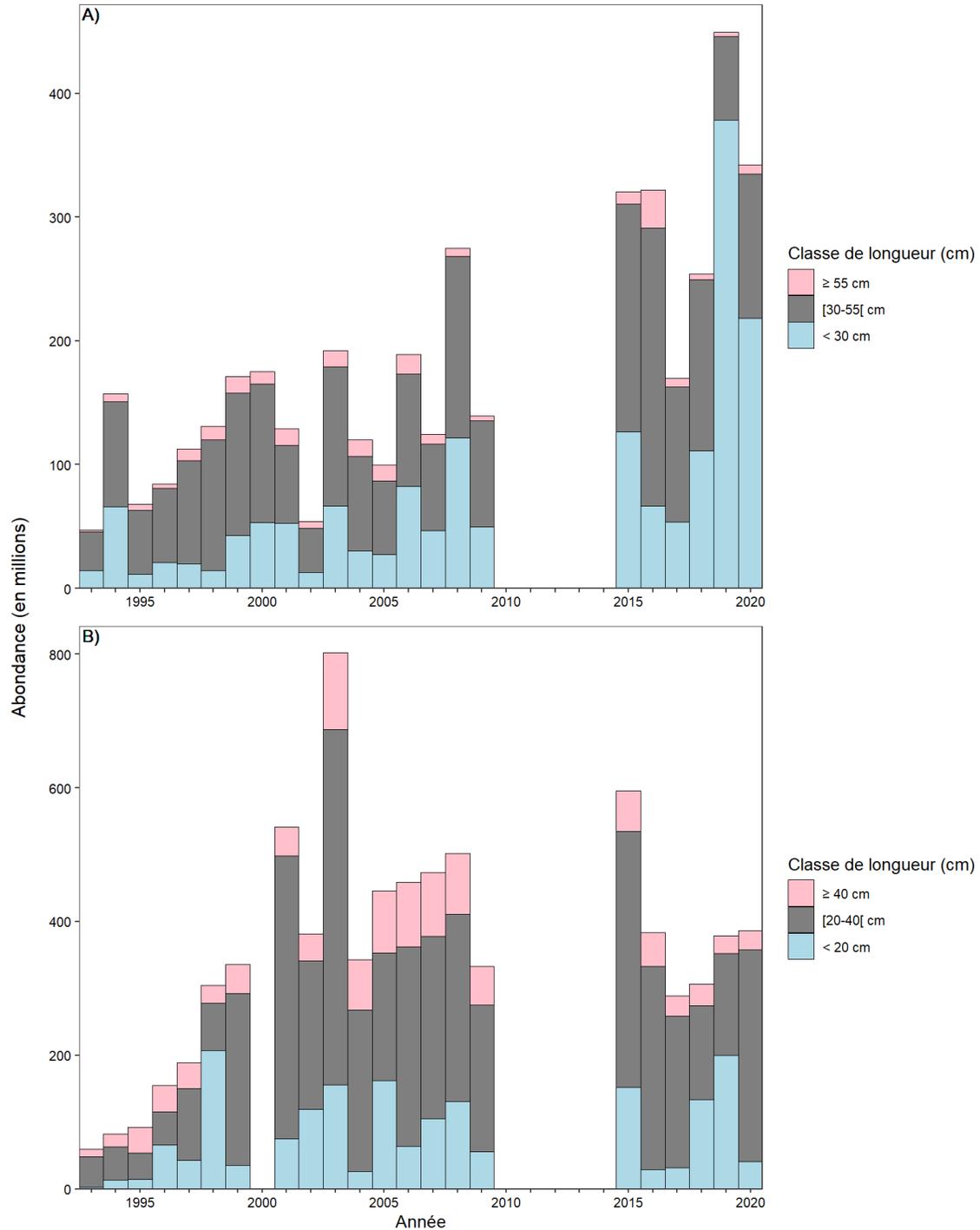


Figure 18. Abondance chalutable de a) la morue franche et b) du flétan du Groenland ventilée selon les trois classes de longueurs propres à chaque prédateur. Puisqu'aucun estomac n'a été récolté au cours de la période 2010–2014 (deux prédateurs) et en 2000 (flétan du Groenland), les abondances ne sont pas présentées.

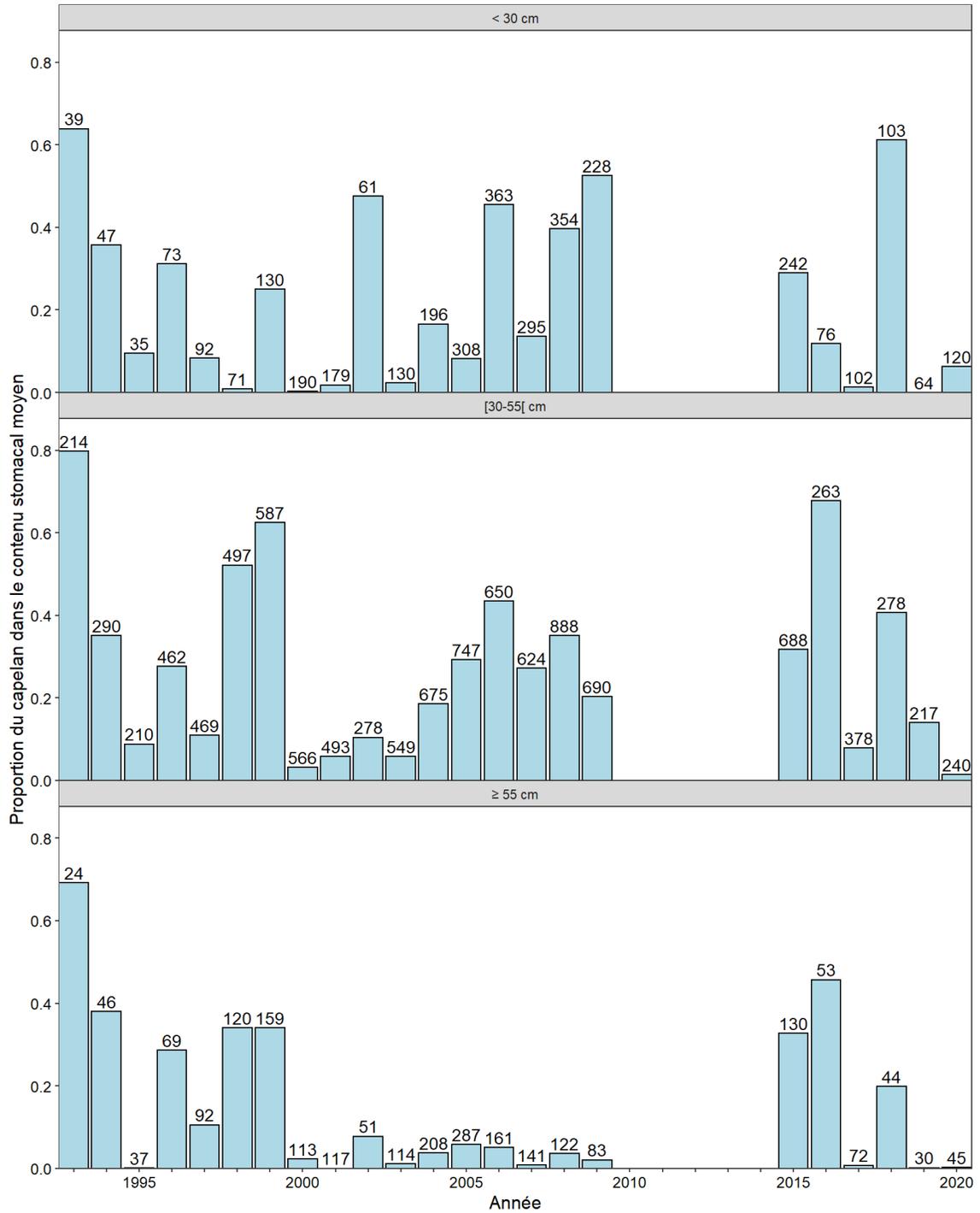


Figure 19. Proportion du capelan dans le contenu stomacal moyen de la morue franche pour chacune des trois classes de longueur retenues. Les valeurs au-dessus des barres représentent l'effectif utilisé en estomacs pour la méthode de Warren et al. (1994). Aucun estomac n'était disponible pour la période 2010–2014.

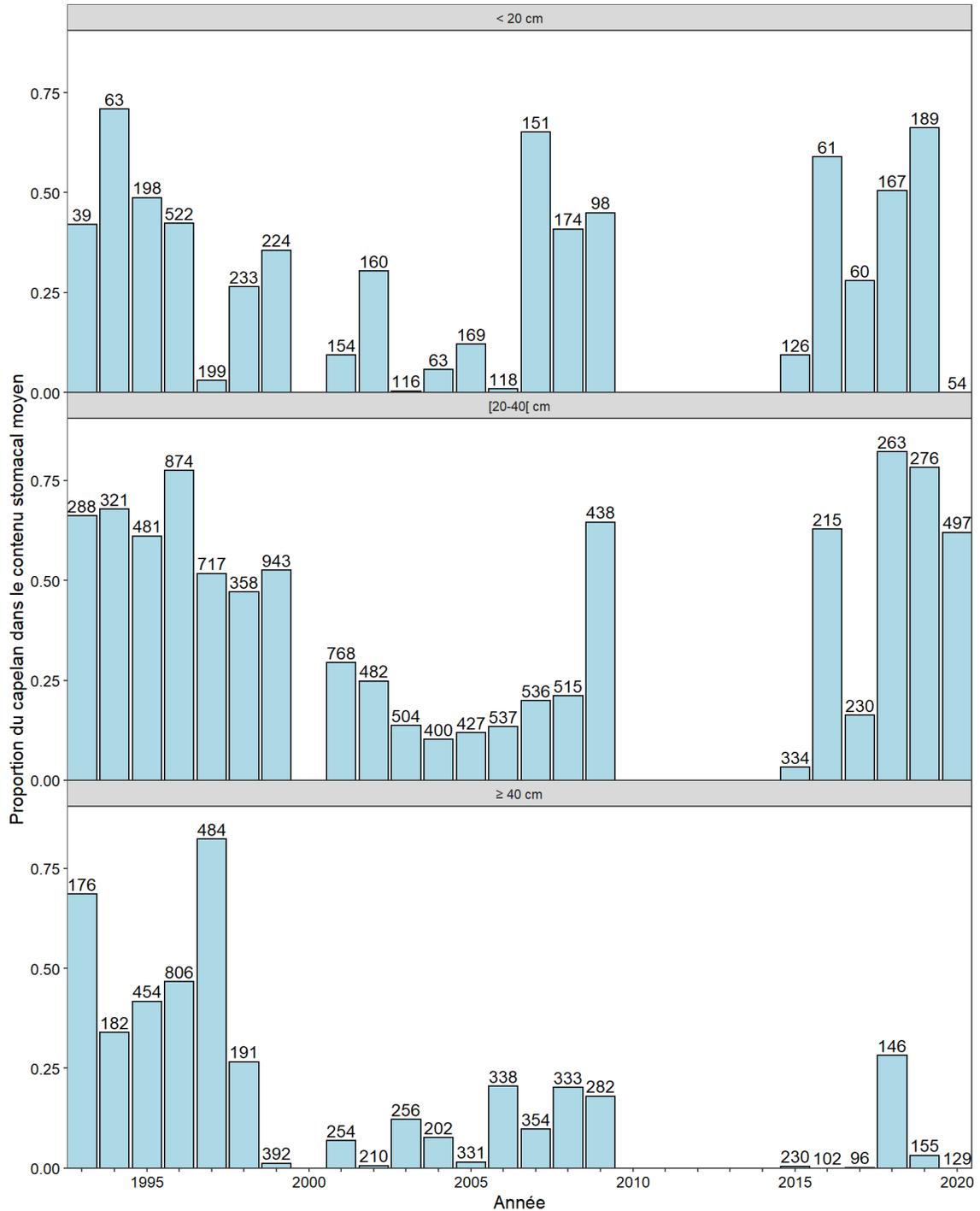


Figure 20. Proportion du capelan dans le contenu stomacal moyen du flétan du Groenland pour chacune des trois classes de longueur retenues. Les valeurs au-dessus des barres représentent l'effectif utilisé en estomacs pour la méthode de Warren et al. (1994). Aucun estomac n'était disponible pour l'année 2000 et la période 2010–2014.

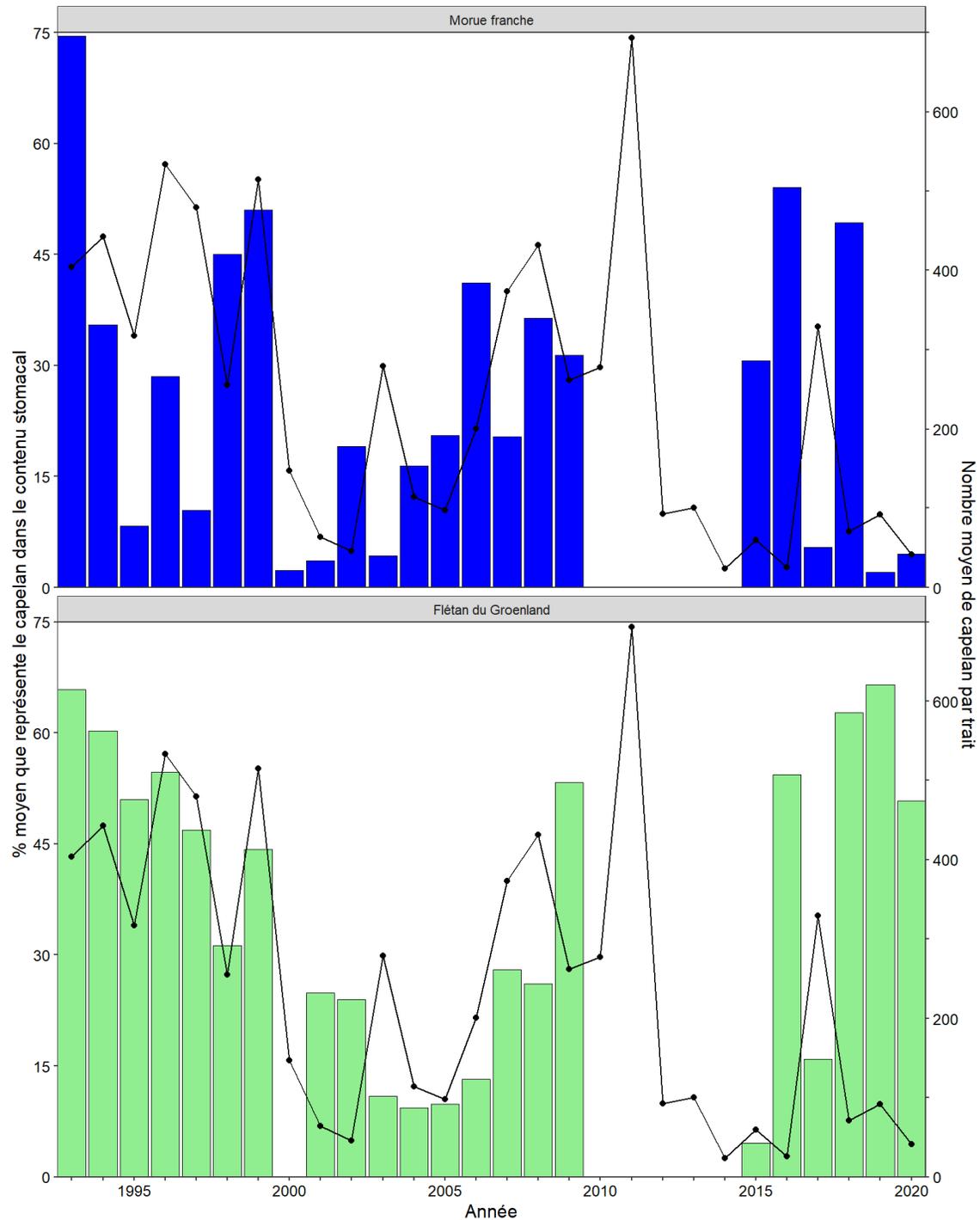


Figure 21. Pourcentage que représente le capelan dans le contenu stomacal moyen de la morue franche et du flétan du Groenland, toutes classes de longueur confondues. Aucun estomac n'a été récolté au cours de la période 2010–2014 (deux prédateurs) et en 2000 (flétan du Groenland). La ligne noire correspond au nombre moyen de capelan capturé par trait dans le relevé du nGSL.

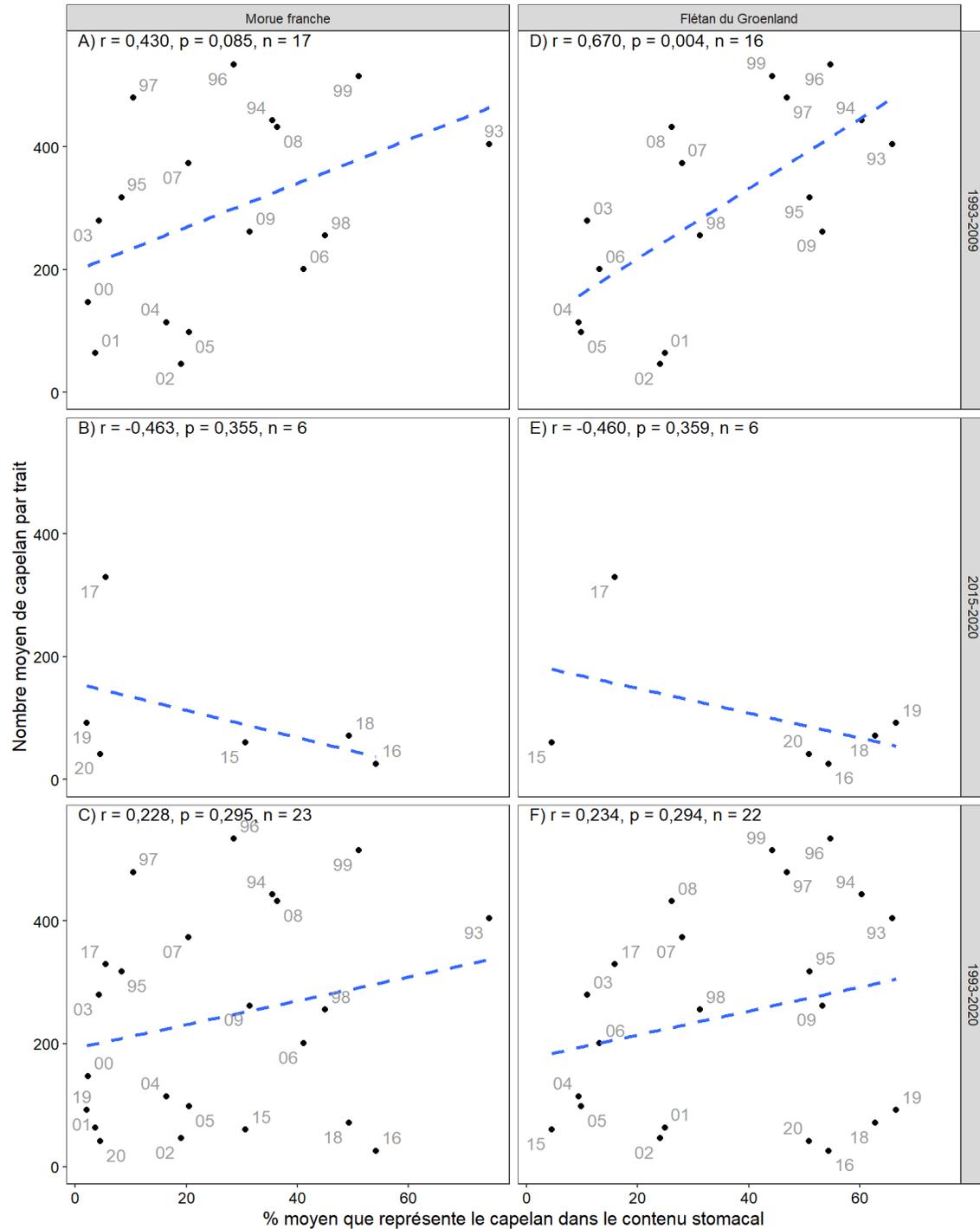


Figure 22. Relation entre le % moyen que représente le capelan dans le contenu stomacal d'un des deux prédateurs étudiés et le nombre moyen de capelan par trait obtenu au cours du relevé multispécifique au chalut de fond du nGSL, pour les périodes 1993–2009, 2015–2020 et 1993–2020 (série complète). Les deux derniers chiffres de l'année sont affichés pour chaque point. Le coefficient de corrélation (r), la probabilité (p) ainsi que l'effectif (n) sont fournis dans chaque panneau. Aucun estomac n'était disponible pour l'année 2000 (flétan du Groenland) et la période 2010–2014 (deux prédateurs). La ligne hachurée bleue de chaque panneau montre la régression linéaire simple.

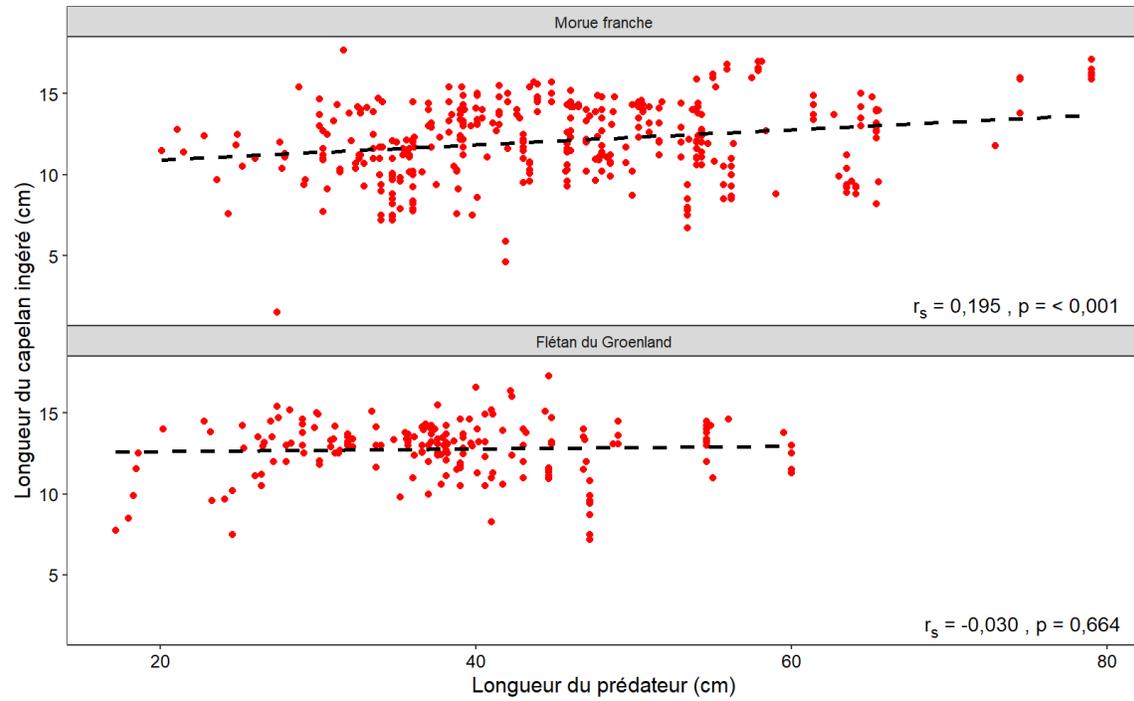


Figure 23. Relation entre la taille du prédateur et celle du capelan ingéré. Pour chaque prédateur, la valeur du coefficient de corrélation de Spearman (r_s) est fournie de même que la probabilité (p) associée.

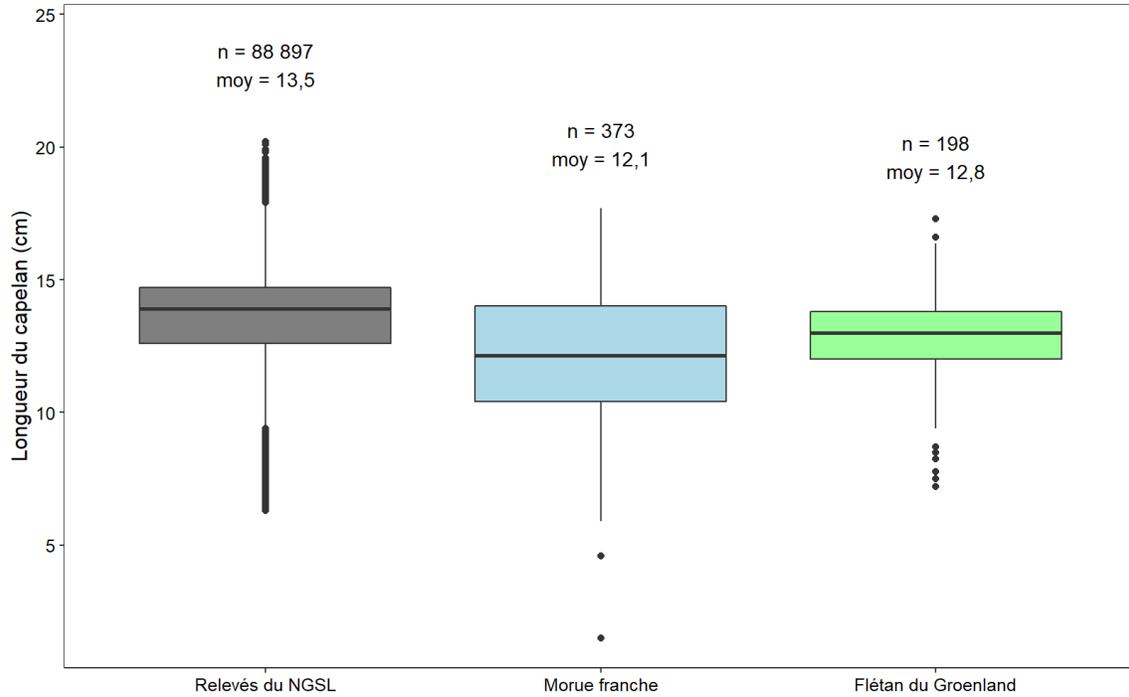


Figure 24. Graphiques à boîtes et moustaches montrant les longueurs des capelans ingérés par prédateur et selon les captures réalisées au cours du relevé multispécifique du nGSL des années pour lesquelles des estomacs des deux prédateurs sont disponibles. Les lignes horizontales inférieures, médianes et supérieures des boîtes à moustaches représentent respectivement les 25^e, 50^e (médiane) et 75^e percentiles. La moustache supérieure s'étend de la boîte jusqu'à la valeur la plus élevée ne dépassant pas 1,5 fois l'étendue interquartile. La moustache inférieure suit le même principe, mais avec les valeurs les moins élevées. Le nombre de capelans mesurés ainsi que la longueur moyenne sont fournis.