



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 2022/047

Région du Golfe

**Effets de l'environnement sur la dynamique du recrutement et sur les
projections de la population de géniteurs de printemps du hareng de l'Atlantique
de la division 4TVn de l'OPANO**

François Turcotte

Pêches et Océans Canada
Centre des pêches du Golfe
343, avenue Université
Case postale 5030
Moncton, NB, E1C 9B6

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/index-fra.htm>
csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca



© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2022
ISSN 1919-4272
ISBN 978-0-660-44145-0 N° Cat. Fs70-5/2022-047F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Turcotte, F. 2022. Effets de l'environnement sur la dynamique du recrutement et sur les projections de la population de géniteurs de printemps du hareng de l'Atlantique de la division 4TVn de l'OPANO. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2022/047. iv + 27 p.

Also available in English:

Turcotte, F. 2022. Environmental effects on recruitment dynamics and population projections of NAFO Division 4TVn Spring Spawning Atlantic Herring. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2022/047. iv + 25 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
MÉTHODES.....	2
SÉRIE CHRONOLOGIQUE DES ESTIMATIONS DE LA POPULATION	2
CHANGEMENT DE RÉGIME.....	2
RELATION STOCK-RECRUTEMENT	3
EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE RECRUTEMENT.....	3
PROJECTIONS DE LA POPULATION	4
RÉSULTATS.....	5
SÉRIE CHRONOLOGIQUE DES ESTIMATIONS DE LA POPULATION.....	5
CHANGEMENT DE RÉGIME.....	5
RELATION STOCK-RECRUTEMENT	7
EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE RECRUTEMENT.....	9
PROJECTIONS DE LA POPULATION	13
DISCUSSION.....	15
SÉRIE CHRONOLOGIQUE DES ESTIMATIONS DE LA POPULATION.....	15
CHANGEMENT DE RÉGIME.....	16
RELATION STOCK-RECRUTEMENT	17
FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX DU RECRUTEMENT	18
PROJECTIONS DE LA POPULATION	19
CONCLUSION	21
REMERCIEMENTS	21
RÉFÉRENCES CITÉES	21
ANNEXE 1	24
ANNEXE 2	26

RÉSUMÉ

Ce document constitue une application de l'approche écosystémique pour la gestion des pêches, car on établit un lien entre la dynamique du recrutement du hareng et des facteurs environnementaux afin de mieux comprendre les mécanismes et les répercussions pour l'évaluation et la gestion. Dans une série chronologique d'analyse des estimations de la population, la biomasse du stock reproducteur de hareng était principalement contrôlée par le recrutement, et une biomasse importante du stock reproducteur n'a pas produit de valeurs élevées de recrutement. Une analyse de changement de régime a montré que la température de la surface de la mer dans toutes les régions du sud du golfe du Saint-Laurent et le recrutement du hareng reproducteur de printemps sont passés brusquement d'un régime d'eaux froides/recrutement élevé (1978 à 1991) à un régime d'eaux plus chaudes/recrutement faible (1992 à 2017) au début des années 1990. La relation stock-recrutement était bien ajustée à chacune des périodes du régime et le recrutement prévu pour une biomasse donnée du stock reproducteur est plus faible dans le régime récent que dans le régime de 1978 à 1991. Un modèle estimant le recrutement du hareng se reproduisant au printemps fondé sur des variables liées au zooplancton a permis de prédire les valeurs du recrutement avec un niveau de rendement suffisant pour que l'on puisse l'utiliser dans le processus d'évaluation du stock. L'effet de l'utilisation de différentes hypothèses au sujet du recrutement du hareng dans les projections de la population a été testé au moyen d'une étude par simulation. Dans ce cas, les extraits des deux meilleurs modèles (modèle des cinq dernières années et modèle du zooplancton) seraient les plus informatifs pour l'évaluation du hareng de printemps dans la division 4TVn de l'Organisation des pêches de l'Atlantique nord-ouest (OPANO).

INTRODUCTION

Une approche écosystémique pour la gestion des pêches requiert que les changements dans l'écosystème susceptibles d'avoir une incidence sur l'espèce pêchée entrent en ligne de compte dans les décisions. C'est le cas notamment des effets du climat, de l'habitat ainsi que des interactions du stock de poisson ciblé avec ses prédateurs, ses concurrents et ses proies (MPO 2009). Dans l'évaluation d'un stock, on détermine souvent les points de référence et l'état du stock en supposant des processus stationnaires de la population (croissance, recrutement, mortalité naturelle). Sous le régime des changements climatiques et de leurs effets sur les écosystèmes, cette hypothèse pourrait être contredite. La variabilité de la taille d'un stock de poisson résulte souvent d'une variation du recrutement (Fogarty *et al.* 1991), et les échecs du recrutement peuvent avoir des répercussions dramatiques sur les pêches (p. ex. Ljunggren *et al.* 2010, Whitmore *et al.* 2013). La compréhension des effets des variations environnementales sur le recrutement et leur intégration à l'évaluation et à la gestion d'un stock est alors une étape importante d'une approche écosystémique pour la gestion des pêches.

Dans la division 4T et la sous-division 4Vn de l'Organisation des pêches de l'Atlantique nord-ouest (OPANO) (ci-après appelées « divisions 4TVn »), le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) se reproduisant au printemps (ci-après appelé « hareng ») se trouve dans la zone critique selon l'approche de précaution depuis 2002 et un plan de rétablissement est requis en vertu de la *Loi sur les pêches* modernisée du Canada. Une mortalité naturelle élevée, la diminution du poids selon l'âge, la mortalité par la pêche et le faible recrutement sont des facteurs qui entravent le rétablissement du stock. Une étude antérieure des facteurs environnementaux liés au recrutement du hareng de printemps dans les divisions 4TVn a révélé qu'un recrutement élevé était associé à des eaux de surface froides, à de longues périodes de glace de mer et à une abondance élevée de copépodes des eaux froides de l'Arctique, alors qu'une baisse du recrutement était associée au passage de la communauté zooplanctonique à des espèces adaptées à des eaux plus chaudes (davantage de petits copépodes et moins de copépodes des eaux froides de l'Arctique; Brosset *et al.* 2018). Toutefois, cette analyse a été effectuée en utilisant les axes d'une analyse en composantes principales sur une matrice écosystémique comme variables dans les modèles additifs généralisés, ce qui a rendu les liens directs entre certaines variables et le recrutement difficiles à opérationnaliser dans le contexte de l'évaluation du stock. Une autre raison de revoir la relation est que Brosset *et al.* 2018 ont utilisé les sorties du modèle d'analyse de population virtuelle (VPA) du hareng pour les valeurs du recrutement, tandis que pour l'évaluation du stock de hareng des divisions 4TVn, on utilise maintenant un modèle statistique des prises selon l'âge (SCA) estimant la mortalité naturelle variable dans le temps, qui génère des estimations différentes du recrutement.

Le présent document constitue une application de l'approche écosystémique pour la gestion des pêches, car on établit un lien entre la dynamique du recrutement du hareng et des facteurs environnementaux afin de mieux comprendre les mécanismes et les répercussions pour l'évaluation et la gestion, de manière à opérationnaliser ces relations dans le processus d'évaluation du stock. Les principaux objectifs sont les suivants : 1) décrire les données et la relation stock-recrutement; 2) évaluer s'il y a eu des changements de régime dans le recrutement du hareng et dans le golfe du Saint-Laurent (GSL); 3) élaborer un modèle prédictif du nombre de recrues en fonction des effets de facteurs environnementaux; 4) comparer l'effet de diverses hypothèses concernant le recrutement du hareng sur la taille du stock simulée dans les projections de la population.

MÉTHODES

SÉRIE CHRONOLOGIQUE DES ESTIMATIONS DE LA POPULATION

Les données sur la biomasse du stock reproducteur (BSR; âges 4+) et le recrutement (nombre de poissons d'âge 2) pour les années 1978 à 2019 ont été tirées du modèle de population utilisé dans l'évaluation de 2020 (Turcotte *et al.* 2021). Le nombre de poissons d'âge 2 a été décalé de deux ans (jusqu'à l'année de la cohorte) pour attribuer le recrutement à la biomasse du stock reproducteur qui l'a produit. La corrélation croisée des deux séries univariées (recrutement et BSR) a ensuite été évaluée pour déterminer quelle quantité influence l'autre dans la dynamique du recrutement (Szuwalski *et al.* 2019).

CHANGEMENT DE RÉGIME

Une méthode couramment utilisée pour détecter les changements dans les systèmes marins est l'analyse de test-t séquentielle des changements de régime (STARS, Rodionov 2004, 2005; Stirnimann *et al.* 2019). En bref, on calcule un indice de changement de régime pour accepter ou rejeter l'hypothèse d'un changement de régime à chaque observation, en déterminant si les valeurs suivantes sont sensiblement différentes de la moyenne du régime précédent (Stirnimann *et al.* 2019). Afin d'évaluer si un changement de régime dans le recrutement du hareng a accompagné un changement des conditions environnementales globales dans le GSL, on a effectué l'analyse du changement de régime sur deux séries chronologiques : 1) sur la série chronologique du recrutement du hareng et 2) sur la série chronologique de la température de la surface de la mer (TSM) dans le golfe.

Pour évaluer si et quand un changement de régime s'est produit dans la série chronologique sur le recrutement du hareng, on a utilisé la méthode STARS avec une durée limite de 12 ans et un niveau de signification de $p = 0,05$. La durée limite est la période mobile dans laquelle l'algorithme STARS calcule la probabilité d'un changement de régime et détermine la durée minimale des régimes dont l'ampleur reste intacte (Stirnimann *et al.* 2019). Cette durée limite a été appliquée parce que des régimes d'une douzaine d'années ont été déterminés dans une région avoisinante (le golfe du Maine; Perretti *et al.* 2017). Des durées limite de 10 à 15 ans ont été testées et ont produits des résultats similaires.

Pour évaluer si et quand un changement de régime s'est produit dans la série chronologique de TSM dans le GSL, le progiciel GSLEA en R (Duplisea *et al.* 2020) a servi à obtenir des données sur la TSM entre 1982 et 2021 (données tirées de Galbraith *et al.* 2021) pour chaque région de l'approche écosystémique (Figure 1). L'algorithme STARS a permis de déterminer les changements de régime dans les données sur la TSM dans le GSL avec une durée limite de 12 ans.

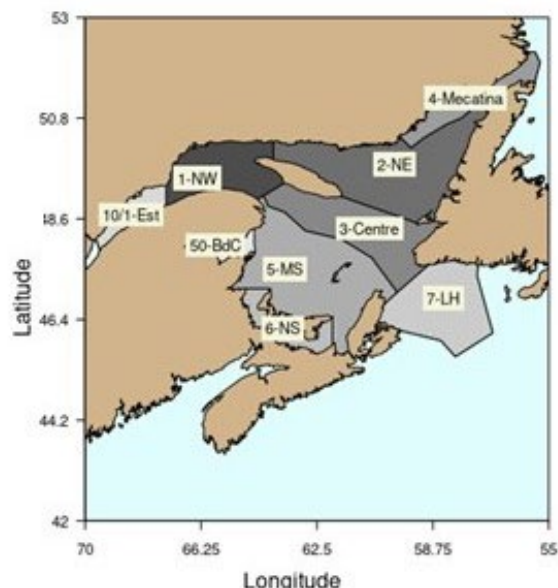


Figure 1 : Carte des régions de l'approche écosystémique dans le GSL; les régions utilisées ici sont les régions 1 à 6 et 50. NW = nord-ouest, NE = nord-est, MS = plateau madelinien, NS = détroit de Northumberland, BdC = baie des Chaleurs.

RELATION STOCK-RECRUTEMENT

Le modèle de Ricker de la relation stock-recrutement a été ajusté aux données, car il offrait un meilleur ajustement que le modèle de Beverton-Holt ou le modèle en bâton de hockey (résultats non présentés). Le modèle de Ricker prenait la forme suivante :

$$R = \alpha S e^{-\beta S}$$

où R est le nombre de recrues (poissons d'âge 2) deux ans après l'année de la cohorte (l'année où ils ont été produits), S est la biomasse du stock reproducteur (BSR) dans l'année de la cohorte, α est un indice de la mortalité indépendante du stock et β est un indice de la mortalité dépendante du stock (Ricker 1954, 1975). Les paramètres ont été estimés à l'aide de la fonction nls dans le logiciel R (R Core Team 2021). Le modèle de Ricker de la relation stock-recrutement a été ajusté aux données de 1978 à 2017, et a aussi été ajusté indépendamment dans différents régimes de recrutement du hareng.

EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE RECRUTEMENT

Le progiciel GSLEA en R (Duplisea *et al.* 2020) a été utilisé pour obtenir une matrice des variables environnementales pour la région 5 de l'approche écosystémique (plateau madelinien, Figure 1). Une série chronologique de données sur l'abondance du zooplancton était disponible pour les années 2001 à 2019. Les données sur le sud du GSL (sGSL) ne sont disponibles que pour la région 5, car c'est là que se trouve la station d'échantillonnage de la vallée de Shediac.

D'après les résultats présentés dans Brosset *et al.* 2018, une hypothèse des trois principaux facteurs du recrutement printanier a été établie, ces facteurs étant : 1) l'abondance des principales proies zooplanctoniques pour les larves de hareng; 2) une variable de la phénologie, soit un indicateur de la période d'abondance des proies pour les larves de hareng; 3) un indicateur des conditions océanographiques (années d'eaux chaudes ou froides). On a utilisé les données de 43 variables pour créer une matrice de corrélation avec le recrutement du hareng de printemps. La liste des noms des variables et leur description se trouvent à

l'Annexe 1. Une matrice de corrélation (y compris les valeurs du recrutement du hareng) a permis de d'identifier les variables qui présentaient des coefficients de corrélation élevés avec le recrutement du hareng. Des analyses des facteurs de corrélation croisée ont servi à évaluer si la corrélation était maximale au cours de l'année de recrutement.

Un modèle linéaire généralisé binomial négatif du recrutement du hareng par des covariables environnementales a été construit à l'aide de la bibliothèque MASS en R. Du fait de la surdispersion du modèle utilisant une distribution de Poisson, on a utilisé un modèle linéaire généralisé binomial négatif avec une fonction de liaison logarithmique et la dispersion était alors proche de 1. On a vérifié les hypothèses du modèle en traçant les résidus par rapport aux valeurs ajustées et en calculant les facteurs d'inflation de la variance. On a évalué l'indépendance en comparant les résiduels de Pearson aux covariables. Les modèles comportant toutes les combinaisons de covariables ont été ajustés et comparés à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) la déviance expliquée.

PROJECTIONS DE LA POPULATION

Le nombre de harengs de printemps d'âge 2 en 2018 et 2019 a été prédit à partir du modèle linéaire généralisé du zooplancton à l'aide des valeurs de 2018 et de 2019 des covariables déterminées dans la matrice de corrélation (abondance des grands copépodes calanoïdes au début de l'été, ratio entre l'abondance au stade IV et celle aux stades I à IV (ci-après appelé « ratio IV/I-IV ») des copépodites *Calanus hyperboreus* au début de l'été et l'abondance du zooplancton d'eaux chaudes).

Pour effectuer des projections de la population, on a utilisé le modèle SCA tiré de l'évaluation du stock de 2020 (Turcotte *et al.* 2021). Des intervalles de confiance à 95 % approximatifs ont été obtenus pour les quantités estimées par le modèle en fonction de l'échantillonnage fondé sur la méthode de Monte-Carlo par chaîne de Markov (MCMC) sur 210 000 échantillons, en rejetant les 10 000 premiers échantillons et en conservant un échantillon sur 40 ensuite. Les estimations de population sont des médianes a posteriori reposant sur un échantillonnage fondé sur la méthode MCMC. Le modèle de population a été projeté sur 50 ans jusqu'en 2069 lors de l'échantillonnage MCMC de la distribution a posteriori conjointe des paramètres. Cela prend en compte les incertitudes dans les estimations des paramètres. Des projections sur 50 ans ont été utilisées pour permettre à l'état de la population de se stabiliser, permettant de comparer les états stables entre les méthodes de projection. La mortalité naturelle a été fixée comme la moyenne des cinq dernières années et les vecteurs du poids selon l'âge ont été sélectionnés au hasard à partir des cinq dernières années de l'évaluation.

Diverses hypothèses sur le recrutement ont été modélisées pour les projections de la population. Elles ont été nommées comme suit :

1. Régime élevé : nombre moyen de recrues estimé par l'algorithme STARS dans un régime de recrutement élevé.
2. Régime faible : nombre moyen de recrues estimé par l'algorithme STARS dans un régime de recrutement faible.
3. Ricker élevé : paramètres de la relation stock-recrutement de Ricker d'un régime de recrutement faible.
4. Ricker faible : paramètres de la relation stock-recrutement de Ricker d'un régime de recrutement élevé.
5. Cinq dernières années : nombre aléatoire de recrues des cinq dernières années (2015 à 2019).

-
6. Modèle du plancton : nombre de recrues en 2020 et en 2021 estimé à partir du modèle du zooplancton, nombre de recrues pour les années de projection 2022 à 2069 sélectionnées au hasard à partir du nombre de recrues prévu par le modèle du zooplancton pour les années 2017 à 2021 (cinq dernières années de données disponibles sur le zooplancton).

Pour les hypothèses 1 et 2, le nombre de recrues a été entré dans la fonction de projection du modèle de population. Ces hypothèses ne tiennent pas compte de l'incertitude dans les estimations du recrutement à partir du modèle de population, puisque l'analyse STARS a utilisé les valeurs médianes du recrutement à partir de l'échantillonnage MCMC du modèle de population. Pour les hypothèses 3 et 4, le nombre de recrues pour chaque année a été estimé dans la fonction de projection du modèle de population à l'aide de l'équation de la relation stock-recrutement de Ricker, car les valeurs de la BSR pour les années de projection ont été calculées. Ces hypothèses ne tiennent pas compte de l'incertitude dans les estimations du recrutement utilisées pour la relation stock-recrutement. Toutefois, l'incertitude des estimations de la BSR est intégrée aux projections. Pour l'hypothèse 5, les valeurs du recrutement ont été sélectionnées au hasard parmi les estimations du recrutement par le modèle de population, en tenant compte de l'incertitude dans les estimations du recrutement. Pour l'hypothèse 6, un vecteur du nombre de valeurs des recrues prédites par l'équation du modèle linéaire généralisé du zooplancton a été intégré à la fonction de projections du modèle statistique des prises selon l'âge. Cette hypothèse ne tient pas compte de l'incertitude dans les estimations du recrutement, puisque le modèle du plancton a utilisé les estimations médianes du recrutement provenant de l'échantillonnage MCMC du modèle de population.

RÉSULTATS

SÉRIE CHRONOLOGIQUE DES ESTIMATIONS DE LA POPULATION

La Figure 2 montre que les valeurs du recrutement les plus élevées de la série chronologique ont toutes été enregistrées avant 1992 et qu'elles se sont produites à la fois aux valeurs les plus faibles de la BSR (1979 à 1982) et à ses valeurs les plus élevées (1988 et 1991). On voit également sur la Figure 2 que les pics du recrutement ont toujours eu lieu avant un pic de la BSR. On peut donc en déduire qu'un recrutement élevé génère une BSR élevée. En revanche, des valeurs élevées de la BSR ne semblaient pas mener à des valeurs élevées du recrutement. Cela a été confirmé par l'analyse des facteurs de corrélation croisée (Figure 2), qui a révélé une corrélation positive entre la BSR et le recrutement, mais avec un décalage négatif, ce qui signifie que les grands changements positifs de la BSR se sont toujours produits après d'importants changements positifs du recrutement. La relation était importante entre des décalages négatifs de 4 et 7 ans, indiquant qu'un recrutement élevé a produit une BSR élevée 4 à 7 années après le recrutement.

CHANGEMENT DE RÉGIME

L'analyse STARS du recrutement du hareng de printemps a montré un changement de régime en 1992, où le recrutement moyen entre 1978 et 1991 (476 000 poissons) a diminué à un niveau inférieur pour la période 1992-2017 (275 000 poissons; Figure 3).

Pour les valeurs de la TSM dans toutes les régions de l'approche écosystémique du GSL, un changement de régime s'est produit au début des années 1990, lorsque l'état initial plus froid (de 1982 au début des années 1990) est passé à un état plus chaud (Figure 4). Pour les régions du sGSL, le changement s'est produit en 1993 dans la baie des Chaleurs (10,0 °C à 11,2 °C), et en 1994 pour le plateau madelinien (10,3 °C à 11,3 °C) et le détroit de

Northumberland (11,7 °C à 12,7 °C). L'analyse STARS a indiqué un régime plus froid dans la période seuil finale (2018 à 2020) pour toutes les régions, sauf Mecatina. Cependant, Stirnimann *et al.* (2019) ont montré que la méthode STARS pouvait donner un ou plusieurs faux changements de régime vers la fin de la série chronologique et qu'il fallait les ignorer.

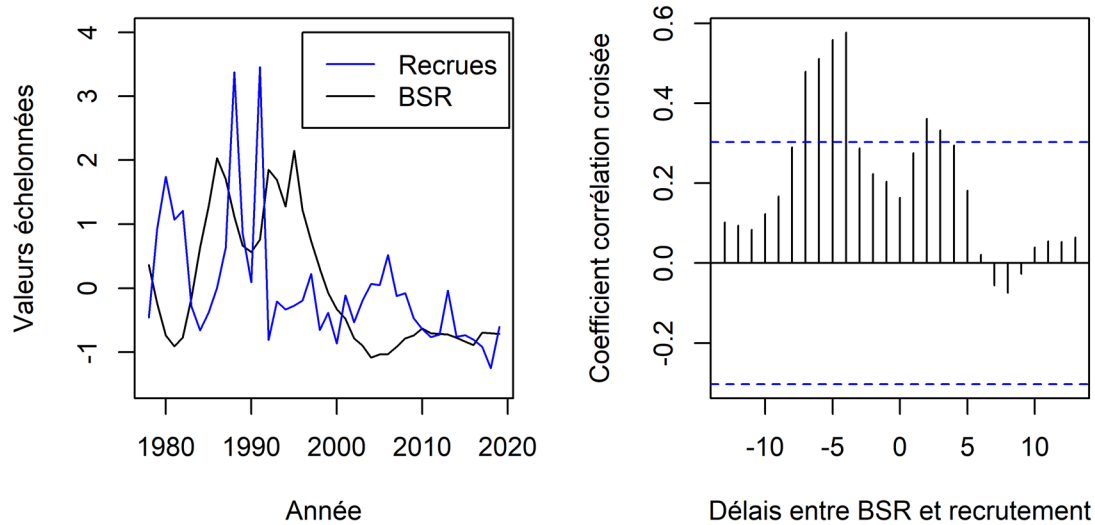


Figure 2 : Valeurs échelonnées de la BSR estimée (ligne noire) et des recrues (ligne bleue, nombre de poissons d'âge 2) l'année où elles ont été produites (année de la cohorte) du hareng de printemps de la division 4TVn de l'OPANO (graphique de gauche) et analyse des facteurs de corrélation croisée entre la BSR et le recrutement (graphique de droite); les lignes verticales noires indiquent le coefficient de corrélation pour les années décalées et les lignes bleues horizontales tiretées indiquent le seuil du niveau de signification.

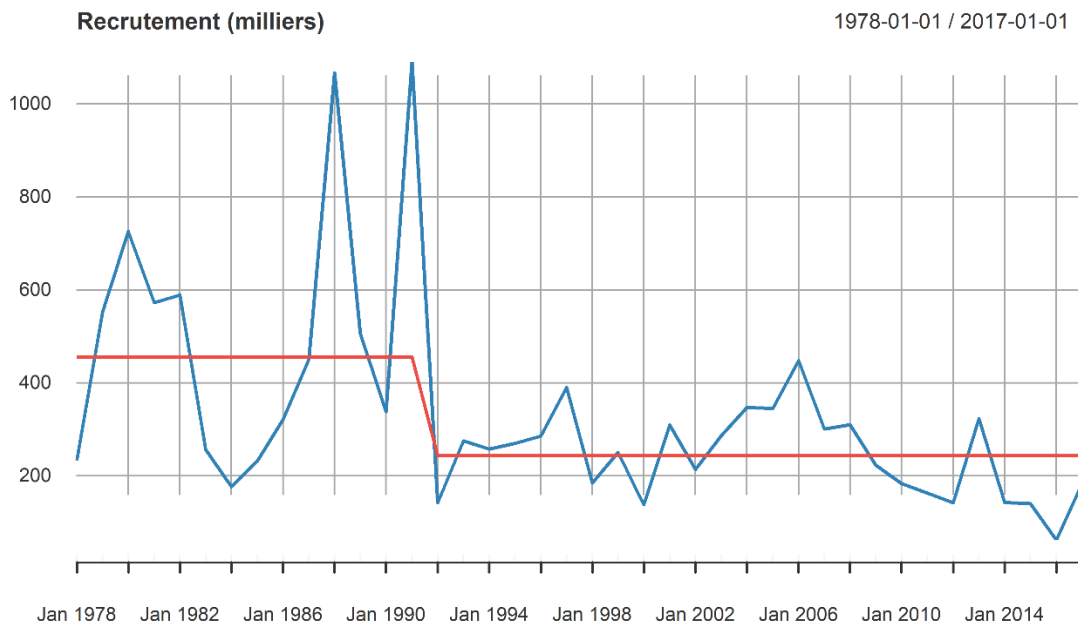


Figure 3 : Analyse de l'algorithm STARS du changement de régime du recrutement du hareng de printemps dans la division 4TVn de l'OPANO entre 1978 et 2017. La ligne bleue représente le nombre de recrues l'année où elles ont été produites et la ligne rouge indique les régimes et le changement de régime (1992).

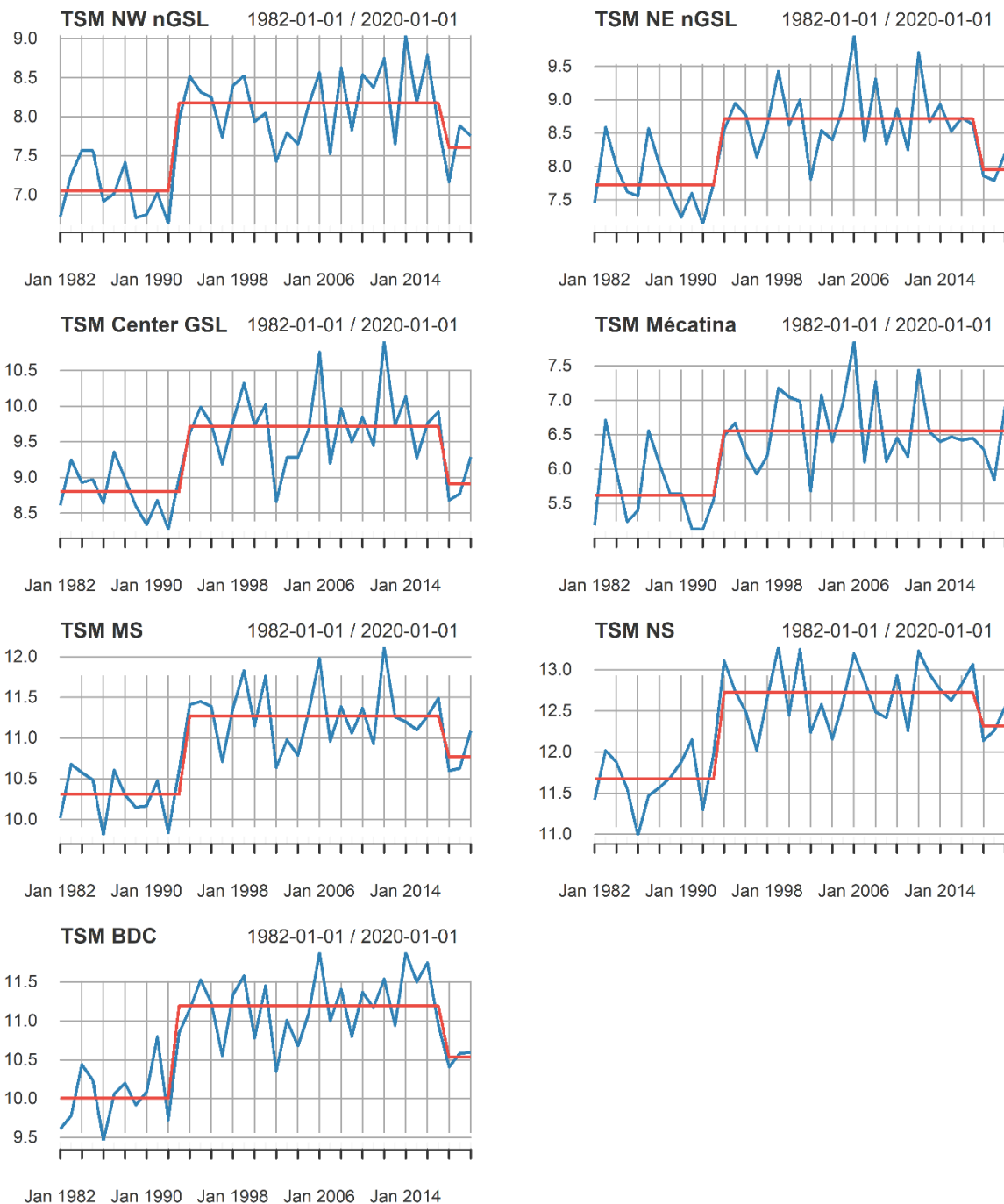


Figure 4 : Analyse de l'algorithme STARS de la TSM dans les régions de l'approche écosystémique du GSL entre 1982 et 2020. La ligne bleue représente la TSM (degré Celcius) et la ligne rouge indique les régimes et les changements de régime. NW = nord-ouest, NE = nord-est, MS = plateau madelinien, NS = détroit de Northumberland, Bdc = baie des Chaleurs.

RELATION STOCK-RECRUTEMENT

Les paramètres du modèle de Ricker de la relation stock-recrutement étaient significatifs ($\alpha = 10,2843$, $p = 0,0000596$, $\beta = 0,000010115$, $p = 0,0000309$) sur la série temporelle complète; de 1978 à 2017. La relation a affiché un écart élevé par rapport au nombre prévu de

recrues pour une BSR donnée (Figure 5). En effet, l'ajustement du modèle de Ricker a présenté un écart vertical important dans les valeurs du recrutement aux valeurs de la BSR les plus faibles observées (BSR d'entre 30 et 40 000 tonnes) et autour d'une BSR d'environ 125 000 tonnes.

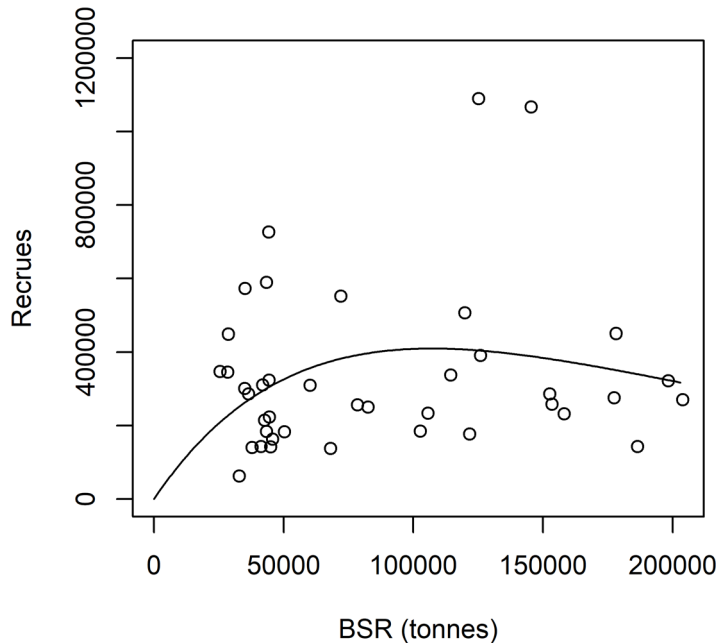


Figure 5 : Relation stock-recrutement pour le hareng de printemps de la division 4TVn de l'OPANO pour les années 1978 à 2017; les points sont des valeurs estimées et les lignes indiquent l'ajustement du modèle de Ricker.

Le modèle de Ricker de la relation stock-recrutement a été ajusté à chacune des séries chronologiques de la BSR et des recrues définies par l'analyse des changements de régime. L'ajustement du modèle Ricker de 1978 à 1991 présentait une relation avec des paramètres significatifs ($\alpha = 20,837505549$, $p = 0,02924$, $\beta = 0,000014260$, $p = 0,00288$). L'ajustement du modèle de Ricker de 1992 à 2017 affichait également une relation avec des paramètres significatifs ($\alpha = 8,429944506$, $p = 0,000000355$, $\beta = 0,000011088$, $p = 0,000000794$). L'ajustement du modèle était bon pour les deux régimes, même avec une variation considérable autour du recrutement moyen prévu (Figure 6). La relation stock-recrutement du régime récent indiquait un recrutement plus faible prévu pour le stock de hareng de printemps après 1992. Pour les estimations des cinq années les plus récentes, le point de données de 2013 était supérieur à la valeur du recrutement prévue, mais les années 2014 à 2017 étaient toutes en dessous des valeurs du recrutement prévues (Figure 6).

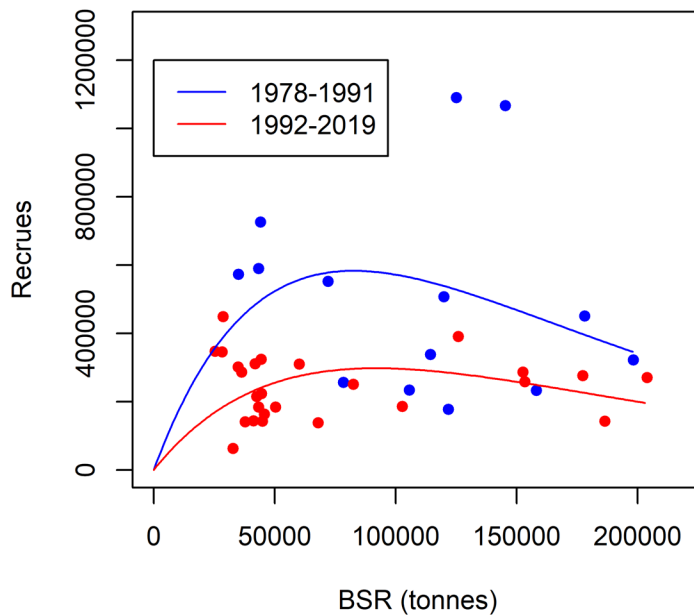


Figure 6 : Relation stock-recrutement pour deux séries chronologiques sur le hareng de printemps dans la division 4TVn de l'OPANO : régime de 1978 à 1991 (ligne et points bleus) et régime de 1992 à 2017 (ligne et points rouges); les points sont des valeurs estimées de biomasse du stock reproducteur (BSR) et les lignes indiquent l'ajustement du modèle de Ricker, les années 2013 à 2017 sont marquées par des étiquettes (13 à 17).

EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE RECRUTEMENT

Trois variables de la matrice des variables environnementales présentaient les coefficients de corrélation les plus élevés avec le recrutement et correspondaient à l'hypothèse énoncée des facteurs de recrutement potentiels : 1) abondance des grands copépodes calanoïdes au début de l'été ($r = 0,57$, $p = 0,018$; ci-après *grand.cal*); 2) ratio IV/I-IV des copépodites *Calanus hyperboreus* au début de l'été ($r = 0,57$, $p = 0,016$; ci-après *ratio.hyp*) et 3) abondance du zooplancton d'eaux chaudes ($r = -0,73$, $p = 0,001$; ci-après *zoo.chaude*). Les données pour ces trois variables provenaient de Blais *et al.* (2021). Les variables *grand.cal* et *zoo.chaude* sont des variables de groupe fonctionnel et leurs valeurs sont la somme des abondances des espèces décrites dans le Tableau 1. Les valeurs élevées de *ratio.hyp* indiquent que le développement de *C. hyperboreus* s'est produit tôt au printemps.

Le coefficient de corrélation de Pearson entre les covariables était de 0,55 pour *grand.cal* et *ratio.hyp* ($p = 0,02$), de -0,26 pour *ratio.hyp* et *zoo.chaude* ($p = 0,32$) et de -0,53 pour *grand.cal* et *zoo.chaude* ($p = 0,03$). On a effectué une analyse des facteurs de corrélation croisée pour évaluer s'il y avait un décalage entre les variables du zooplancton et celles du recrutement. Un décalage de 0 pour toutes les variables du zooplancton indiquait un effet de la variable la même année que celle du recrutement (Figure 7). Les corrélations maximales se sont toutes produites au décalage de 0 et les corrélations étaient toutes significatives ($p < 0,05$) au décalage de 0.

Tableau 1 : Composition en espèces des variables de groupe fonctionnel (grands copépodes calanoïdes au début de l'été et zooplancton d'eaux chaudes).

Grands copépodes calanoïdes au début de l'été	Zooplancton d'eaux chaudes
<i>Anomalocera</i> spp. <i>Calanus finmarchicus</i> <i>Calanus glacialis</i> <i>Calanus hyperboreus</i> <i>Euchaeta</i> spp. <i>Metridia</i> spp. <i>Paraeuchaeta norvegica</i> <i>Pleuromamma borealis</i> <i>Pleuromamma robusta</i>	<i>Centropages</i> spp. <i>Clausocalanus</i> spp. <i>Metridia lucens</i> <i>Nannocalanus minor</i> <i>Paracalanus</i> spp. <i>Pleuromamma borealis</i> <i>Pleuromamma robusta</i>

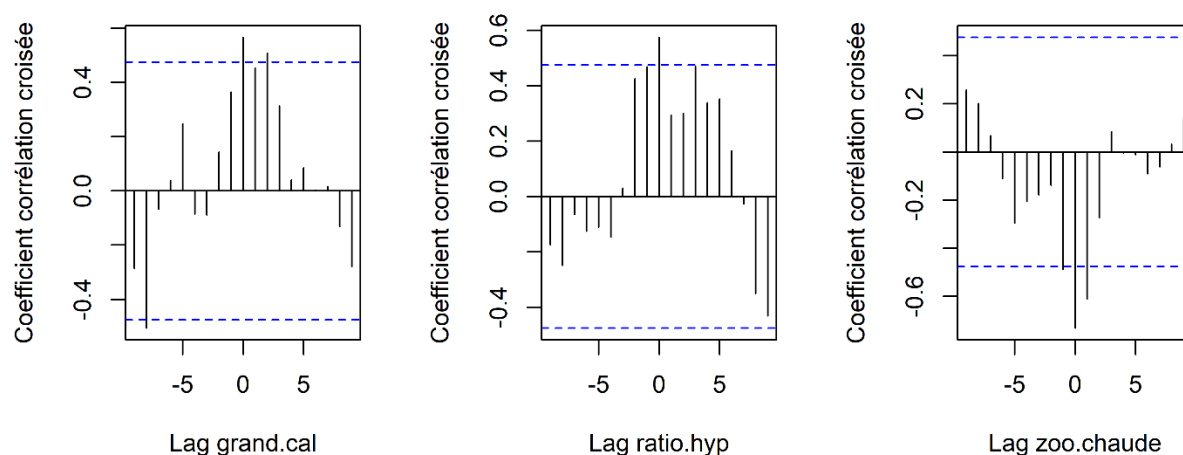


Figure 7 : Analyse des facteurs de corrélation croisée entre l'abondance des grands copépodes calanoïdes au début de l'été et le recrutement du hareng de printemps (graphique de gauche), entre le ratio IV/I-IV du copépodite *Calanus hyperboreus* et le recrutement du hareng de printemps (graphique du milieu) et entre l'abondance du zooplancton d'eaux chaudes et le recrutement du hareng de printemps (graphique de droite); les lignes verticales noires indiquent le coefficient de corrélation pour les années décalées et les lignes bleues horizontales tiretées indiquent le seuil du niveau de signification.

L'abondance des grand.cal était proche de la moyenne entre 2001 et 2006, suivie des valeurs les plus élevées observées en 2007 et 2008, avant de reculer à des valeurs généralement plus faibles (sauf pour un pic en 2013) jusqu'en 2019 (Figure 8). La variable ratio.hyp était la plus élevée entre 2001 et 2013, suivie de deux faibles valeurs en 2014 et 2015 et de valeurs intermédiaires entre 2016 et 2019. L'abondance du zoo.chaude a été la plus faible entre 2001 et 2007, a augmenté jusqu'en 2011 et a diminué de nouveau jusqu'à des valeurs faibles en 2012, 2013 et 2014. Les valeurs ont à nouveau augmenté en 2015 et en 2016 avant de diminuer jusqu'en 2019.



Figure 8 : Tendances des valeurs de l'abondance des grands copépodes calanoïdes au début de l'été (graphique de gauche), du ratio IV/I-IV des copépodites *Calanus hyperboreus* (graphique du milieu) et de l'abondance du zooplancton d'eaux chaudes (graphique de droite) dans le sGSL entre 2001 et 2019.

Les modèles 3 et 4 affichaient les valeurs AIC les plus élevées et expliquaient moins de déviance que les modèles 1 et 2 (Tableau 2). Les modèles 1 et 2 affichaient les valeurs AIC les plus basses et se situaient à moins de 2 valeurs AIC l'un de l'autre; les deux expliquaient 74 % de la déviance. Le modèle 1 comprenait toutes les covariables, mais le modèle 2 excluait la covariable *grand.cal*. Dans le modèle 1, la covariable *grand.cal* était non significative ($p = 0,76406$), mais les covariables *ratio.hyp* ($p = 0,00426$) et *zoo.chaude* ($p = 0,00000000214$) étaient très significatives. On a également testé des modèles additifs généralisés, mais les relations étaient linéaires. D'autres modèles linéaires généralisés utilisant d'autres variables corrélées au recrutement ont également été mis à l'essai. Cependant, l'ensemble de variables présenté ici a donné les meilleurs résultats.

Comme les variables *grand.cal* et *ratio.hyp* étaient fortement corrélées (coefficient de corrélation de Pearson = 0,55), le modèle n'a pas pu séparer leurs effets sur le recrutement, ni déterminer si chaque variable avait un effet. Cependant, étant donné que les modèles 1 et 2 se sont aussi bien comportés et que les trois variables sélectionnées étaient appuyées par l'hypothèse de départ sur les facteurs de recrutement du hareng de printemps, le modèle choisi devrait inclure les trois variables. Comme les modèles 1 et 2 sont à moins de 2 valeurs de AIC l'un de l'autre, l'inclusion de *grand.cal* n'a pas réduit la qualité des prévisions du modèle.

Tableau 2 : Description du modèle, AIC, deltaAIC (différence de AIC par rapport au modèle ayant le AIC le plus bas) et déviance expliquée par le modèle (%). R = recrutement du hareng de printemps, *grand.cal* = abondance des grands copépodes calanoïdes au début de l'été, *ratio.hyp* = ratio IV/I-IV des copépodites *Calanus hyperboreus*, *zoo.chaude* = abondance du zooplancton d'eaux chaudes.

Modèle	AIC	deltaAIC	Déviance expliquée (%)
(1) $\log(R) \sim \textit{grand.cal} + \textit{hyp.ratio} + \textit{zoo.chaude}$	425,9	1,9	74
(2) $\log(R) \sim \textit{ratio.hyp} + \textit{zoo.chaude}$	424,0	0,0	74
(3) $\log(R) \sim \textit{grand.cal} + \textit{zoo.chaude}$	430,1	4,1	63
(4) $\log(R) \sim \textit{grand.cal} + \textit{ratio.hyp}$	438,8	14,8	39

Le modèle retenu se lit comme suit :

$$\log(R) = 11.56685 - (0.000001525 \times \textit{large.cal}) - (0.00409746 \times \textit{warm.zoo}) + (0.01351475 \times \textit{hyp.ratio})$$

Où $\log(R)$ est le nombre de harengs d'âge 2 sur l'échelle logarithmique. Le modèle prévoyait une augmentation du nombre de recrues à mesure que la variable *ratio.hyp* augmentait, une diminution du nombre de recrues lorsque *zoo.chaude* augmentait et presque aucun changement dans le recrutement avec la variation de *grand.cal* (Figure 9). Le modèle correspondait très bien aux valeurs observées (Figure 10). Seules deux observations ont été mal prédites, une valeur élevée en 2006 et une valeur faible en 2012. Le recrutement était relativement élevé de 2001 à 2008 et relativement faible la plupart des années entre 2009 et 2017.

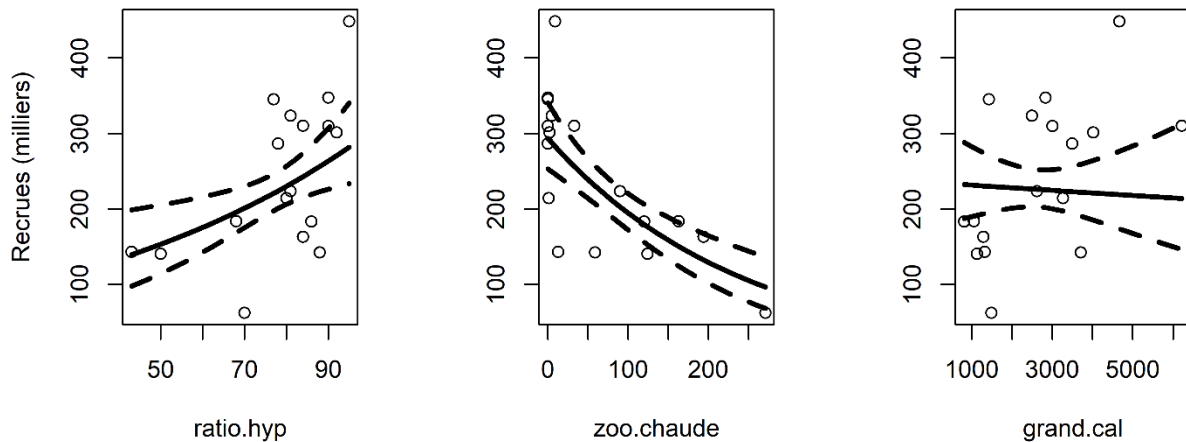


Figure 9 : Relation entre le nombre de recrues de hareng de printemps et le ratio IV/I-IV de copépodites *Calanus hyperboreus* (graphique de gauche), l'abondance du zooplancton d'eaux chaudes (graphique du milieu) et l'abondance des grands copépodes calanoïdes au début de l'été (graphique de droite) dans le sGSL entre 2001 et 2017. Les points sont les recrues observées (nombre de poissons d'âge 2) en fonction des covariables, la ligne pleine noire est la relation moyenne à partir d'un modèle binomial négatif, les lignes tiretées noires indiquent les intervalles de confiance à 95 %.

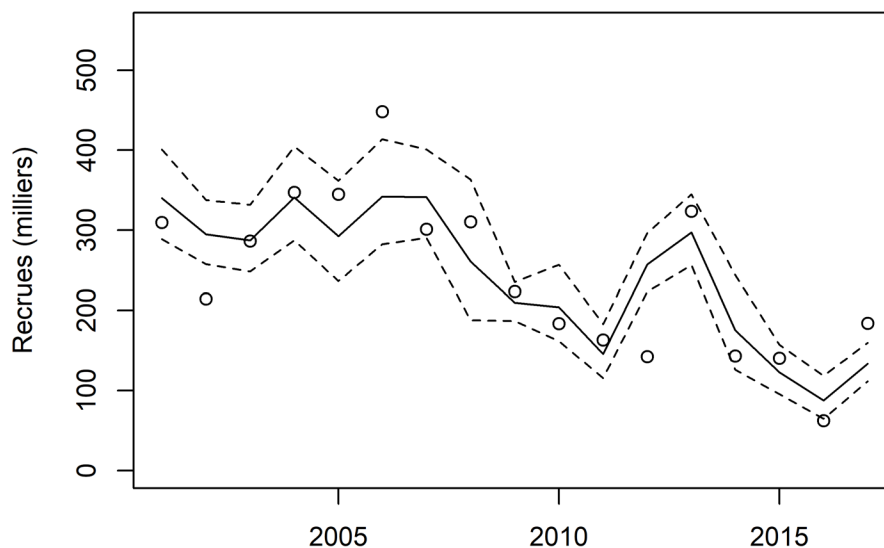


Figure 10 : Ajustement du modèle du nombre de recrues prévu à partir d'un modèle linéaire généralisé binomial négatif. Les points sont les recrues observées (nombre de poissons d'âge 2) en fonction des covariables, la ligne pleine noire indique les valeurs prévues, les lignes tiretées noires indiquent les intervalles de confiance à 95 %.

PROJECTIONS DE LA POPULATION

Le modèle linéaire généralisé du recrutement du hareng par le zooplancton prévoyait 106 157 recrues en 2018 et 106 204 recrues en 2019 (Figure 11). Ces valeurs sont semblables aux valeurs prévues pour les années 2015 à 2017 et figurent parmi les plus faibles de la série chronologique (2001 à 2019).



Figure 11 : Tendence du nombre prévu de recrues de hareng de printemps (en milliers) à partir d'un modèle linéaire généralisé binomial négatif. La ligne pleine noire est la moyenne des valeurs prévues, les points rouges indiquent les valeurs pour les années 2018 et 2019 et les lignes verticales rouges indiquent les intervalles de confiance à 95 %.

Les diverses hypothèses sur le recrutement du hareng utilisées dans les projections de la population ont eu une grande incidence sur la trajectoire de la BSR au cours de la période de projection de 50 ans (Figure 12) et sur les projections sur deux ans (Figure 13) utilisées pour la production de l'avis sur le risque associé aux niveaux de prise. Les scénarios *Régime élevé* et *Ricker élevé* présentaient des trajectoires semblables, avec une augmentation rapide de la BSR jusqu'au point de référence limite (PRL) d'ici 2022 et un équilibre proche d'une BSR de 100 000 tonnes quelques années plus tard. D'autres méthodes de projection, qui reflètent davantage les tendances actuelles de l'écosystème et la dynamique du hareng, ont produit un taux de changement plus lent de la BSR les premières années des projections. Le scénario de *Régime faible* donnait une augmentation de la BSR et un équilibre juste au-dessus du PRL. Le scénario *Ricker faible* produisait une augmentation plus lente de la BSR et un équilibre juste en dessous du PRL. Le scénario *Cinq dernières années* affichait une très faible augmentation de la BSR et un équilibre près du niveau de la BSR de 2019. Le scénario *Modèle du plancton* montrait une diminution de la BSR au cours des premières années des projections et trouvait un équilibre près de la BSR la plus faible observée de la série chronologique.

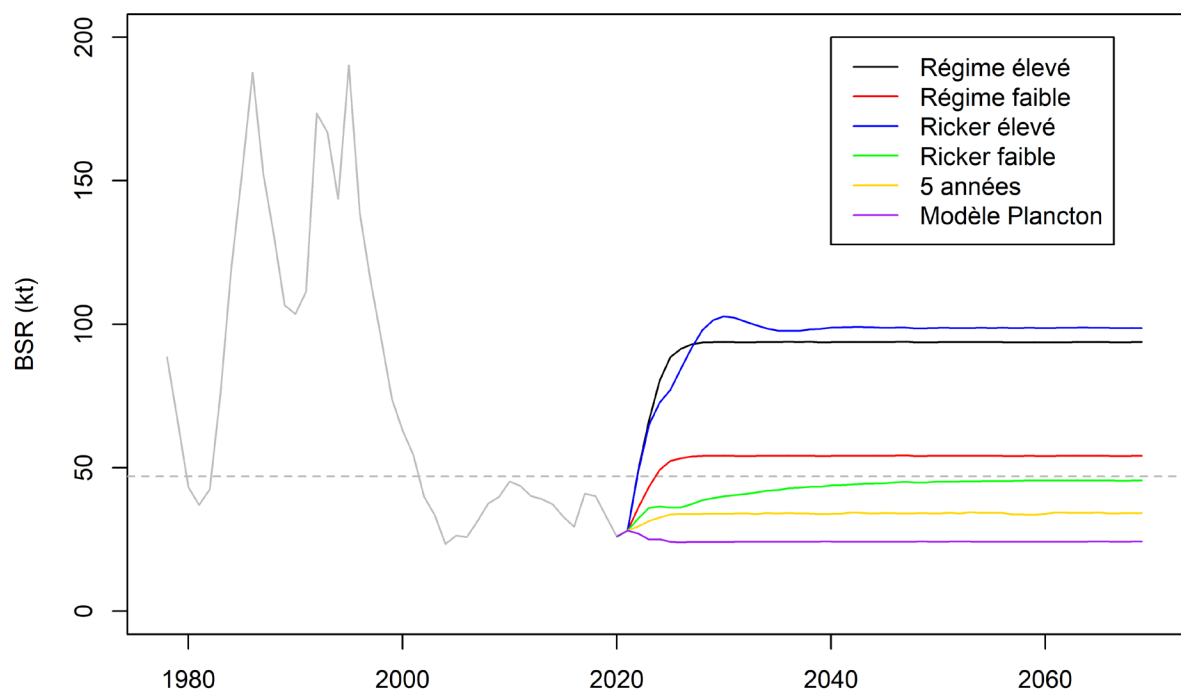


Figure 12 : Projections de la population de hareng de printemps en biomasse du stock reproducteur (BSR) (mesuré en unités de kilotonnes (kt)) de 2020 à 2069. Les lignes colorées présentent différentes hypothèses du modèle sur le recrutement du hareng utilisées pour les projections : la ligne noire représente le nombre de recrues dans un régime de recrutement élevé, la ligne rouge représente le nombre de recrues dans un régime de recrutement faible, la ligne bleue représente le nombre de recrues dans un modèle de stock-recrutement de Ricker sous le régime de recrutement élevé, la ligne verte représente le nombre de recrues dans un modèle de stock-recrutement de Ricker sous le régime de faible recrutement, la ligne jaune représente un nombre aléatoire de recrues des cinq dernières années d'évaluation et la ligne violette représente le nombre de recrues prévu à partir d'un modèle du zooplancton. La ligne grise tiretée est le PRL et la ligne grise pleine est la BSR estimée par le modèle pour la période d'évaluation (1978 à 2019).

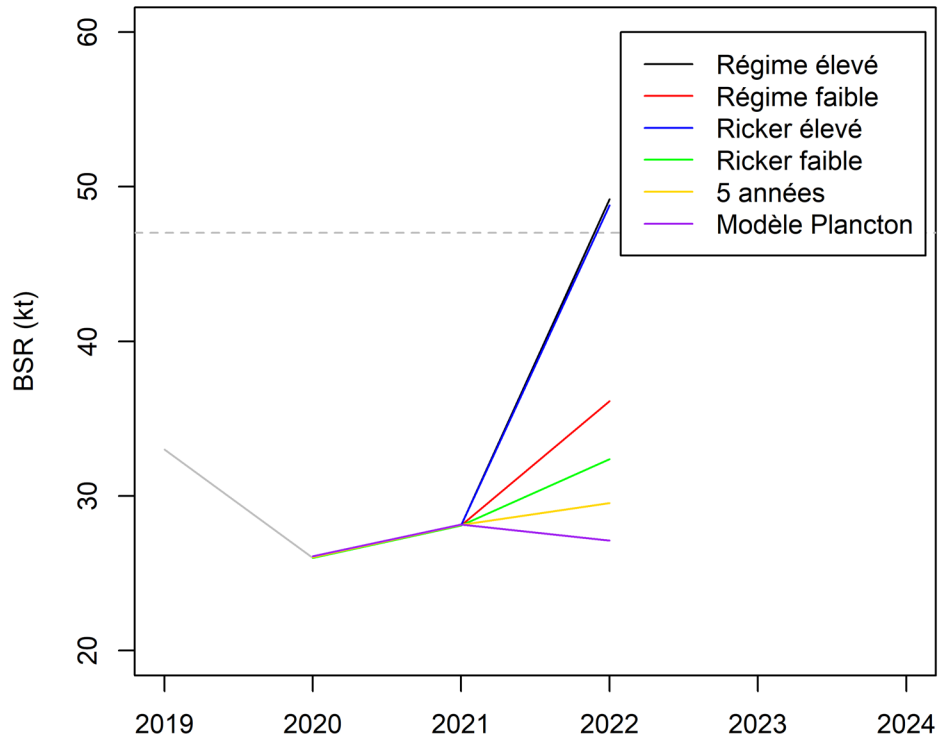


Figure 13 : Projections de la population de hareng de printemps en biomasse du stock reproducteur (BSR) (mesuré en unités de kilotonnes (kt)) de 2020 à 2022. Les lignes colorées présentent différentes hypothèses du modèle sur le recrutement du hareng utilisées pour les projections : la ligne noire représente le nombre de recrues dans un régime de recrutement élevé, la ligne rouge représente le nombre de recrues dans un régime de recrutement faible, la ligne bleue représente le nombre de recrues dans un modèle de stock-recrutement de Ricker sous le régime de recrutement élevé, la ligne verte représente le nombre de recrues dans un modèle de stock-recrutement de Ricker sous le régime de faible recrutement, la ligne jaune représente un nombre aléatoire de recrues des cinq dernières années d'évaluation et la ligne violette représente le nombre de recrues prévu à partir d'un modèle du zooplancton. La ligne grise tiretée est le PRL et la ligne grise pleine est la BSR estimée par le modèle pour la période d'évaluation (1978 à 2019).

DISCUSSION

SÉRIE CHRONOLOGIQUE DES ESTIMATIONS DE LA POPULATION

Des épisodes de recrutement élevés chez le hareng de printemps se sont produits à des valeurs élevées et faibles de la BSR, et ont permis au stock de se reconstituer rapidement (début des années 1980) ou de maintenir une BSR élevée (fin des années 1980 et début des années 1990). La variabilité du recrutement était très grande au début de la série chronologique. Le hareng est généralement plus susceptible de connaître des épisodes de très grand recrutement que les poissons autres que les poissons fourrages et, dans l'ensemble, d'avoir un recrutement plus variable (Trochta *et al.* 2020). De plus, la biomasse du hareng diminue généralement jusqu'à des minima plus bas, se rétablit à des maxima plus élevés et présente des changements plus importants, ce qui donne à penser que le hareng est plus susceptible de connaître des périodes d'expansion et de ralentissement que les espèces de poissons autres que les poissons fourrages (Trochta *et al.* 2020). Le recrutement du hareng de

printemps dans les divisions 4TVn est moins variable depuis 1992, avec une longue période d'échec du recrutement et peu de classes d'âge fortes.

La dynamique du recrutement des poissons fourrages varie souvent au fil du temps et une grande partie de la variation n'est pas fortement attribuable à la biomasse reproductrice (Szuwalski *et al.* 2019). Cela semble être le cas pour le hareng de printemps des divisions 4TVn, car les variations de la BSR étaient influencées par les variations du recrutement dans l'analyse des facteurs de corrélation croisée. En revanche, une BSR élevée n'a pas donné des valeurs élevées du recrutement. Comme on l'a constaté dans une étude précédente sur les facteurs du recrutement du hareng dans le GSL, la BSR expliquait très peu la variabilité du recrutement et, par contraste, des facteurs environnementaux représentaient une proportion élevée de cette variabilité (stocks des divisions 4R et 4T; Brosset *et al.* 2018).

CHANGEMENT DE RÉGIME

Dans le GSL, on observe une tendance vers des eaux plus chaudes, une plus courte durée de la saison des glaces et un volume de glace plus faible (Galbraith *et al.* 2021), des changements de la phénologie de la production primaire et secondaire, une diminution de l'abondance des copépodes d'eaux froides et une augmentation de l'abondance des copépodes vivant en eau chaude (Blais *et al.* 2021). Il a été démontré que ces changements à long terme de la TSM dans le sGSL et de la composition de la communauté zooplanctonique sont corrélés avec le recrutement du hareng de printemps des divisions 4TVn (Brosset *et al.* 2018). De 1992 à 2014, la contribution des espèces de copépodes des eaux froides de l'Arctique comme *Calanus glacialis* et *Metridia longa* à la communauté zooplanctonique a diminué (Brosset *et al.* 2018). Au cours de la même période, l'abondance des petits copépodes typiques des eaux chaudes et de *Calanus hyperboreus* (une autre espèce de l'Arctique) a augmenté, mais aucune tendance nette à long terme ne se dégage de l'abondance de *Calanus finmarchicus* (Brosset *et al.* 2018).

De façon générale, le zooplancton est ectothermique, vit peu longtemps et suit la variation environnementale des masses d'eau, ce qui en fait un bon indicateur des changements climatiques (Richardson 2008). Dans les eaux de surface froides, mixtes et turbulentes, le système est riche en nutriments et la communauté phytoplanctonique est dominée par des diatomées centrées, soutenant une production élevée et une communauté zooplanctonique dominée par de grands copépodes. En revanche, les eaux de surface chaudes et stratifiées sont pauvres en nutriments et la communauté de phytoplancton est dominée par un phytoplancton plus petit, ne supportant que du zooplancton gélatineux et de petits crustacés. Ce réseau trophique long et inefficace est de mauvaise qualité nutritionnelle, soutenant une biomasse beaucoup plus faible aux niveaux trophiques plus élevés (Richardson 2008). Par exemple, la dynamique des espèces de *Calanus* est fortement influencée par la température de l'eau et leur répartition mondiale devrait être modifiée par les effets des changements climatiques sur les masses d'eau dans l'Atlantique Nord-Ouest (Grieve *et al.* 2017).

Un changement de régime est un changement brusque d'un état stable à un autre. Comme l'ont démontré les analyses STARS dans cette étude, la TSM dans le sGSL et le recrutement du hareng de printemps sont passés brusquement d'un régime d'eaux froides/recrutement élevé à un régime d'eaux plus chaudes/recrutement faible au début des années 1990. On ne sait pas bien si les changements susmentionnés d'autres variables océanographiques et des indicateurs de la production primaire et secondaire sont mieux décrits par les tendances à long terme (décalages) ou par les changements de régime (changements brusques). Pour établir l'occurrence d'un changement écosystémique, il faut démontrer un changement soudain de la productivité dans de nombreuses composantes d'un système et tel n'est pas le but de cet exercice. Néanmoins, les résultats présentés ici appuient l'hypothèse selon laquelle le faible succès de reproduction du stock de hareng de printemps des divisions 4TVn se produit pendant

une période chaude, ce qui est conforme à un modèle suggérant que les conditions environnementales froides favorisent les reproducteurs de printemps et que les conditions chaudes favorisent les reproducteurs d'automne dans les stocks de hareng de l'Atlantique Ouest (Melvin *et al.* 2009). Les changements de régime relevés quant à la TSM dans le sGSL correspondent à une augmentation d'environ 1 °C de la température. On ne sait pas si cette ampleur du changement devrait avoir un effet biologique direct important sur les recrues. L'effet de l'augmentation de la TSM sur le recrutement du hareng est probablement attribuable à des effets indirects sur la dynamique et la phénologie de la production secondaire.

Les changements de régime dans les composantes de la production primaire d'autres systèmes et leur incidence sur le recrutement des poissons ont été décrits dans d'autres systèmes. Sur le plateau continental du nord-est des États-Unis, les régimes de succès du recrutement de nombreuses espèces de poissons coïncidaient généralement avec des changements dans la communauté des copépodes (Peretti *et al.* 2017). Dans la mer du Nord, les changements dans la communauté zooplanctonique ont été liés à la dynamique du régime de recrutement de la morue franche (Beaugrand *et al.* 2003). La seule productivité des poissons marins varie très fréquemment. Vert-pre et ses collaborateurs (2013) ont étudié 230 stocks de poissons, et pour 69 % d'entre eux, c'est un modèle qui tenait compte des changements de productivité qui les expliquait le mieux.

RELATION STOCK-RECRUTEMENT

La voie menant au recrutement est complexe et se compose de plusieurs étapes (comportement de frai, production d'œufs et/ou survie aux premiers stades de vie). La variabilité de ces processus peut entraîner des relations stock-recrutement qui affichent une forte variance autour du nombre moyen prévu de recrues par géniteur. Du fait de la variance élevée de la relation stock-recrutement modélisée sur l'ensemble des années (1978 à 2019), il n'est pas recommandé d'en dériver des points de référence et d'étayer les décisions de gestion. En effet, dans l'analyse de la dynamique stock-recrutement sur toute la série chronologique, c'est le recrutement du hareng de printemps qui influence la BSR, et non l'inverse. Comme l'ont observé Szuwalski *et al.* (2019), la probabilité d'observer une relation stock-recrutement importante pour un stock dont la dynamique est purement axée sur le recrutement est élevée dans le cas du poisson fourrage, car à mesure que le recrutement passe d'un état élevé à un état bas (et vice versa), la biomasse reproductrice suit rapidement la même tendance.

Une façon de mieux refléter la dynamique « réelle » entre la relation stock-recrutement et la BSR consiste à évaluer s'il y a eu un changement de régime dans le recrutement et à ajuster la relation stock-recrutement pour chaque période pour laquelle les régimes sont définis (Perälä *et al.* 2017; Szuwalski *et al.* 2019). La variance autour de la relation stock-recrutement modélisée sur les périodes du régime était encore élevée, mais reflétait davantage le nombre prévu de recrues par BSR dans différentes conditions.

Le fait que la relation stock-recrutement ait bien correspondu à chacune des séries chronologiques par période de régime supporte la constatation d'un changement de régime dans le recrutement du hareng en 1992 et que le recrutement prévu pour une BSR donnée est plus faible dans le régime récent que dans le régime historique. Le stock de hareng de printemps est donc moins susceptible de se reconstituer sous le régime actuel que sous l'ancien régime. Même si le stock s'est rapidement reconstitué après la BSR faible du début des années 1980, on ne prévoit pas qu'il atteindra les niveaux de recrutement qui lui ont permis de se reconstituer à un niveau semblable de la BSR dans le régime actuel. De plus, les valeurs du recrutement au cours des dernières années (sauf en 2013) étaient inférieures à la courbe moyenne de la relation stock-recrutement, ce qui indique que même ce modèle de recrutement

récent pourrait être trop optimiste pour la dynamique actuelle du recrutement du hareng de printemps.

FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX DU RECRUTEMENT

Une étude antérieure a utilisé les axes d'une analyse de composantes principales sur une matrice écosystémique comme variables dans les modèles additifs généralisés et a révélé des effets environnementaux importants sur le recrutement du hareng (Brosset *et al.* 2018), mais les liens directs entre certaines variables et le recrutement seraient difficiles à opérationnaliser dans le contexte de l'évaluation du stock à l'aide de cette méthode. Ici, le modèle linéaire généralisé prédisant le recrutement du hareng de printemps fondé sur les variables du zooplancton a permis de prédire les valeurs du recrutement avec un niveau de rendement suffisant pour que l'on puisse l'utiliser dans le processus d'évaluation du stock. L'objectif de cette étude n'était pas de trouver les facteurs de chaque étape menant à un recrutement réussi, mais plutôt de trouver un bon ensemble d'indicateurs pouvant améliorer l'estimation du nombre de recrues utilisée pour les projections de la population de hareng. Étant donné que les données sur le zooplancton sont disponibles à la fin de chaque année et que le recrutement du hareng n'est observé qu'au moins deux ans après l'année de la cohorte (il faut souvent plus d'années d'échantillonnage pour confirmer la composition de la population selon l'âge), cet outil permet de prévoir ce que pourrait être le recrutement pour les projections de la population avant que l'abondance des recrues ne soit observée dans les échantillons des prises commerciales ou des relevés.

Les variables utilisées dans le modèle ont été considérées comme des indicateurs des principaux processus pour le recrutement du hareng. La variable décrivant l'abondance des grands copépodes calanoïdes au début de l'été (*grand.cal*) est une variable de groupe composée de la somme des abondances de tous les stades des espèces de grands copépodes calanoïdes en juin (Tableau 1). Les principaux éléments du régime alimentaire du hareng adulte dans les divisions 4TVn sont les trois grands copépodes calanoïdes présents dans le sGSL (et les principales composantes de cette variable groupe), *Calanus finmarchicus*, *Calanus hyperboreus* et *Calanus glacialis* (Darbyson *et al.* 2003). Cependant, aucune étude sur le régime alimentaire des larves de hareng de printemps dans le sGSL n'est disponible. Dans une zone adjacente du GSL, Wilson *et al.* (2018) ont constaté que l'étape critique menant au recrutement des larves de hareng était lorsque les larves atteignaient 13 mm et passaient d'un prédateur généraliste se nourrissant de copépodes calanoïdes plus petits à un spécialiste se nourrissant de copépodes calanoïdes plus grands. L'abondance des proies décrite par la variable *grand.cal* pourrait également améliorer la condition du hareng adulte et la qualité des œufs, ce qui serait soutenu par l'analyse du facteur de corrélation croisée avec une corrélation significative à l'année 1 (lorsque les ovocytes commencent à se développer chez l'adulte). Pour cet exercice de modélisation, le mécanisme présumé de l'effet de l'abondance totale des grands copépodes calanoïdes au début de l'été sur le recrutement du hareng était la disponibilité de nourriture pour les larves de hareng.

La deuxième variable du modèle planctonique est une variable décrivant le ratio IV/I-IV des copépodites *Calanus hyperboreus* au mois de juin (*ratio.hyp*). Les valeurs élevées de cette variable indiquent un ratio élevé, ce qui signifie que le développement de *C. hyperboreus* s'est produit au début du printemps. Selon l'hypothèse de concordance/non-concordance du recrutement, il faut que des proies adéquates soient disponibles pendant les semaines suivant l'éclosion pour qu'une classe d'âge forte émerge (p. ex. Cushing 1990). La période critique pour cette concordance s'étend probablement jusqu'aux stades larvaire tardif et juvénile précoce, et les proies doivent être d'une qualité appropriée (Bollens *et al.* 1992). *Calanus hyperboreus* se reproduit en hiver dans les régions profondes du GSL. Il est actif dans la couche de surface

durant une courte période au printemps, pendant laquelle il est disponible pour le transport de surface (Plourde *et al.* 2003; Plourde *et al.* 2019). Dans cette étude, le mécanisme présumé de l'effet du ratio des copépodites *Calanus hyperboreus* sur le recrutement du hareng est défini comme un indicateur phénologique du moment de la disponibilité de la nourriture pour les larves de hareng (incluant toutes les proies potentielles des larves de hareng).

La variable du zooplancton des eaux chaudes (*zoo.chaude*) est également une variable groupe, composée de la somme des abondances annuelles de diverses espèces de zooplancton typiques des eaux plus chaudes (Blais *et al.* 2021). Cette variable groupe est probablement un bon indicateur des conditions océanographiques annuelles (années plus chaudes ou plus froides) dans le GSL et a présenté un effet négatif sur le recrutement. Les variables de la TSM et de l'état des glaces n'étaient pas fortement corrélées avec le recrutement printanier du hareng et leur inclusion dans les modèles prédictifs n'a pas donné de bons résultats.

L'abondance du zooplancton des eaux chaudes reflète probablement la cascade des effets des conditions environnementales plus chaudes au cours d'une année donnée, se traduisant par une diminution du recrutement du hareng de printemps causée par des effets directs (aliments inappropriés sur le plan de la composition et de l'abondance des espèces, de la taille des proies, du comportement ou de la qualité [contenu énergétique]). Dans la présente étude, la variable de l'abondance du zooplancton des eaux chaudes était considéré comme un indicateur quantitatif de la qualité des aliments disponibles pour les larves de hareng, résultant des effets de la température de l'eau sur la communauté zooplanctonique.

Le modèle a révélé un effet important de la variable *ratio.hyp*, mais aucun effet de la variable *grand.cal* (annexe 2). Il semble donc peu justifié de l'inclure dans le modèle. Cependant, pour interpréter les résultats, il faut se rappeler que la variable *grand.cal* était corrélée avec la variable *hyp.ratio*, mais aussi avec la variable *zoo.chaude* (dans une moindre mesure) et que l'effet sur le recrutement provient donc, potentiellement, de toutes les covariables. Comme la relation dépend du modèle, les estimations du recrutement peuvent changer et l'effet de chaque variable peut également changer à l'avenir, car des années de données seront ajoutées à chaque année. Donc, la variable *grand.cal* devrait être conservée dans le modèle et il faudra surveiller la corrélation entre les covariables et un effet potentiel de la variable *grand.cal* dans les prochaines évaluations. Toutefois, le fait que le modèle ait été en mesure de prévoir une période élevée, une baisse suivie d'une période faible et le pic de 2013 indique que les variables zooplanctoniques sont un bon ensemble de variables pour prédire le recrutement du hareng. La série chronologique de données sur le zooplancton ne couvrait que les années du régime de faible recrutement indiquées dans la section précédente sur le changement de régime. Par conséquent, le recrutement considéré comme élevé dans les analyses utilisant le modèle du plancton sera en fait faible comparativement au recrutement d'avant 1992 (régime eaux froides/recrutement élevé). Il faut garder ce point à l'esprit pour éviter un effet de référence changeante (Pauly 1995).

PROJECTIONS DE LA POPULATION

Le choix d'une méthode de prévision du recrutement peut avoir des conséquences importantes sur les projections (Punt *et al.* 2016; Subbey *et al.* 2014; Van Beveren *et al.* 2021). Pour les stocks à maturation précoce dont le recrutement est très variable à long terme, comme le hareng, le choix d'une méthode particulière de prévision du recrutement par rapport à une autre pourrait avoir des conséquences sur l'évaluation des risques associés aux décisions de gestion dans les projections à moyen terme (5 à 10 ans; Van Beveren *et al.* 2021). Étant donné qu'il n'existe pas de meilleure méthode de prévision du recrutement pour divers stocks (Van Beveren *et al.* 2021), on propose de comparer plusieurs hypothèses et méthodes (Punt *et al.* 2016; Maunder et Thorson 2019). Une telle évaluation sur un éventail d'hypothèses peut

aider à choisir la méthode de prévision et à déterminer l'incidence potentielle de ces hypothèses sur les avis scientifiques.

Parmi les méthodes de prévision à long terme mises à l'essai ici, les scénarios de régime élevé et de Ricker élevé ont produit des états futurs de la population qui ne reflétaient pas l'état du stock observé depuis les années 1990, ce qui illustre clairement le changement de productivité que le stock a connu. Il convient de noter que toutes les projections supposent une mortalité naturelle, un poids selon l'âge, une sélectivité et un recrutement stationnaires, alors que ces processus varient en réalité au fil du temps. Néanmoins, cette comparaison des méthodes de projections permet d'examiner les répercussions de diverses hypothèses au sujet du recrutement. Les quatre autres méthodes de prévision ont produit des états futurs de la population qui correspondaient davantage à l'histoire récente du stock, mais les scénarios de Ricker faible et de régime faible ont tout de même produit des états stables à des niveaux qui n'ont pas été observés depuis les années 1990 (Ricker faible) ou observés seulement pendant un an depuis les années 1990 (régime faible). Les deux méthodes de prévision qui ont produit des états futurs de la population semblables aux états observés dans un passé récent étaient les scénarios des modèles des cinq dernières années et du modèle zooplanctonique.

Le scénario des cinq dernières années a produit des états futurs de la population qui étaient semblables aux états observés depuis le début des années 2000. Ce scénario reflète le nombre de recrues d'âge 2 estimé par le modèle de population, qui est sujet à un biais important : la dernière valeur estimée du recrutement ne repose pas sur des données sur la composition selon l'âge dans le modèle de population. L'estimation est alors principalement déterminée par la valeur moyenne historique (qui est supérieure à toutes les valeurs récentes dans ce cas). Il en va de même pour le nombre de poissons d'âge 2 l'avant-dernière année, où seule la composition par année d'âge contenant certains renseignements sur les poissons d'âge 3 au cours de la dernière année est disponible pour alimenter le modèle. Ces groupes d'âge ne sont pas bien échantillonnés par les engins utilisés pour produire la composition selon l'âge dans les indices du modèle. Par conséquent, pour le vecteur de cinq valeurs des estimations du recrutement, la justesse diminue à mesure que les valeurs se rapprochent de l'année terminale. Un autre aspect négatif de cette méthode de prévision est qu'elle ne contient pas d'information sur le recrutement futur.

À l'inverse, le scénario du modèle du zooplancton intègre des renseignements sur le recrutement futur, car il utilise les indicateurs de l'état de l'année terminale du plancton pour prévoir le nombre de recrues deux ans à l'avance. Il s'agit d'un avantage considérable par rapport aux autres méthodes explorées ici, puisqu'il utilise les données de terrain pour estimer le recrutement futur, plutôt que les extraits du modèle d'évaluation du stock pour modéliser le recrutement futur. Si la puissance prédictive du modèle est suffisamment fiable, cette information devrait être utilisée dans l'évaluation des risques et la préparation des avis scientifiques. Dans cette étude, le modèle du zooplancton prévoyait des nombres de recrues en 2018 et en 2019 qui sont semblables aux valeurs de 2015 à 2017, et donc qu'aucun changement dans le recrutement n'est prévu. On pourrait utiliser ce modèle directement dans le modèle de population pour projeter la population dans le temps et générer les avis, le présenter en comparaison avec le scénario des cinq dernières années ou l'utiliser comme indicateur qualitatif des perspectives futures pour le stock. Dans ce cas, la présentation des deux meilleurs modèles (modèle des cinq dernières années et modèle du zooplancton) serait les plus informatifs pour évaluer le hareng de printemps de la division 4TVn. Pour les projections à court terme, ces deux méthodes de prévision produiraient probablement des évaluations presque identiques des risques liés aux prises, surtout si l'on tient compte de l'incertitude des estimations de l'état de la population. Cependant, les projections à long terme permettraient

d'examiner les effets inhérents de la dynamique du recrutement sur la population qui sont difficiles à discerner dans les projections à court terme.

CONCLUSION

Une incertitude concernant cette analyse est que les valeurs de recrutement dépendent du modèle. Par conséquent, lorsque le modèle change ou que de nouvelles années de données sont ajoutées au modèle, les estimations du recrutement changent et la relation avec l'environnement peut changer. De plus, le régime récent a un faible recrutement ainsi qu'une mortalité naturelle négativement corrélée pour les groupes d'âge 2-6 versus 7+. Il est possible que ces processus soient confondus dans le processus d'estimation. Une façon de tenir compte de cela serait d'estimer la relation recrutement-environnement à l'intérieur du modèle dans un modèle intégré.

Une autre incertitude réside dans le fait que l'analyse utilise les sorties du modèle comme valeurs de recrutement. La corrélation entre le recrutement du hareng et l'indice du zooplancton est assez bonne, mais plusieurs étapes menant des données observables à cette corrélation devraient être étudiées plus avant. Des études de terrain pour collecter des œufs, des larves et du zooplancton sur les frayères devraient être entreprises afin d'obtenir des données réelles et de tirer des conclusions plus éclairées.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier Doug Swain, Jenni McDermid et les participants à la rencontre CSAS qui ont révisé ce document. Il aimerait également remercier Stéphane Plourde et Caroline Lehoux pour les précieuses conversations qui ont été tenues.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Beaugrand, G., Brander, K.M., Alistair, L.J., Souissi, S., Reid, P.C. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426: 661-664.
- Blais, M., Galbraith, P.S., Plourde, S., Devine, L. et Lehoux, C. 2021. [Les conditions océanographiques chimiques et biologiques dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent en 2019](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/002. iv + 68 p.
- Bollens, S. M., Frost, B.W., Schaninger, H.R., Davis, C.S., Way, K.J. and Landsteiner, M.C. 1992. Seasonal plankton cycles in a temperate fjord and comments on the match-mismatch hypothesis. *J. Plankton Res.* 14, 1279–1305.
- Brosset, P., Doniol-Valcroze, T., Swain, D.P., Lehoux, C., Van Beveren, E., Mbaye, B.C., Emond, K., and Plourde, S. 2018. Environmental variability controls recruitment but with different drivers among spawning components in Gulf of St. Lawrence herring stocks. *Fish. Oceanogr.* (January).
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations—an update of the match mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26:249-293.
- Darbyson, E., Swain, D.P., Chabot, D., and Castonguay, M. 2003. Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St Lawrence. *J. Fish Biol.* 63(5): 1235–1257.
- Duplisea, DE, Merette, D., Roux, M-J., Benoît, H., Blais, M., Galbraith, P., Plourde, S. 2020. [gslea: the Gulf of St Lawrence ecosystem approach data matrix R-package](#). R package version 0.1.

-
- Fogarty, M.J., Sissenwine, M.P., and Cohen, E.B. 1991. Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. *Trends Ecol. Evol.* 6(8): 241–246.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Shaw, J.-L., Dumas, J., Caverhill, C., Lefavre, D. et Lafleur, C. 2021. [Conditions océanographiques physiques dans le golfe du Saint-Laurent en 2020](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/045. iv + 84 p.
- Grieve, B.D., Hare, J.A. & Saba, V.S. 2017. Projecting the effects of climate change on *Calanus finmarchicus* distribution within the U.S. Northeast Continental Shelf. *Sci. Rep.* 7, 6264.
- Ljunggren, L., Sandström, A., Bergström, U., Mattila, J., Lappalainen, A., Johansson, G., Sundblad, G., Casini, M., Kaljuste, O., and Eriksson, B.K. 2010. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift. *ICES J. Mar. Sci.* 67(8): 1587–1595.
- Maunder, M. N., & Thorson, J. T. 2019. Modeling temporal variation in recruitment in fisheries stock assessment: A review of theory and practice. *Fisheries Research*, 217, 71– 86.
- Melvin, G.D., Stephenson, R.L., and M.J. Power. 2009. Oscillating reproductive strategies of Herring in the western Atlantic in response to changing environmental conditions. *ICES J. Mar. Sci.* 66: 1784-1792.
- MPO. 2009. [Les principes d'une gestion écosystémique des pêches](#)
- Pauly, D. 1995. Anecdotes and the shifting base-line syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution* 10(10):430.
- Perälä, A.T., Swain, D.P. and Kuparinen, A. 2016. Examining nonstationarity in the recruitment dynamics of fishes using Bayesian change point analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 74(5): 751-765.
- Perretti, C. T., Fogarty, M. J., Friedland, K. D., Hare, J. A., Lucey, S. M., McBride, R. S. and others. 2017. Regime shifts in fish recruitment on the Northeast US Continental Shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 574, 1–11.
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J. A., Dodson, J. and Zakardjian, B. 2003. Life cycle of *Calanus hyperboreus* in the lower St Lawrence Estuary and its relationship to local environmental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 255, 219–233.
- Plourde, S., Lehoux, C., Johnson, C. L. and 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. Plankton Res.*, 41, 667–685.
- Punt, A. E., Butterworth, D. S., de Moor, C. L., De Oliveira, J. A. A., & Haddon, M. 2016. Management strategy evaluation: Best practices. *Fish and Fisheries*, 17(2), 303– 334.
- R Core Team. 2021. [R: A language and environment for statistical computing](#). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richardson, A. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 65, 279-295.
- Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Canada*, 11: 559-623.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 191: 382.
- Rodionov, S.N., 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts. *Geophysical Research Letters*, 31(9).
-

-
- Rodionov, S. and Overland, J.E., 2005. Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 62(3), pp.328-332.
- Stirnemann, L., Conversi, A., Marini, S., and Browman, H. 2019. Detection of regime shifts in the environment: Testing “STARS” using synthetic and observed time series. *ICES J. Mar. Sci.* 76(7): 2286-2296.
- Subbey, S., Devine, J. A., Schaarschmidt, U., & Nash, R. D. M. 2014. Modelling and forecasting stock–recruitment: Current and future perspectives. *ICES Journal of Marine Science*, 71(8), 2307– 2322.
- Szuwalski, C.S., Britten, G.L., Licandeo, R., Amoroso, R.O., Hilborn, R., and Walters, C. 2019. Global forage fish recruitment dynamics: A comparison of methods, time-variation, and reverse causality. *Fish. Res.* 214(January 2018): 56-64.
- Trochta, J.T., Branch, T.A., Shelton, A.O., and Hay, D.E. 2020. The highs and lows of herring: A meta-analysis of patterns and factors in herring collapse and recovery. *Fish Fish.* (May 2019): 1-24.
- Turcotte, F., Swain, D.P., McDermid, J.L. et DeJong, R.A. 2021. [Évaluation des stocks de Hareng de l’Atlantique \(*Clupea harengus*\) de la zone 4TVn de l’OPANO dans le sud du golfe du Saint-Laurent en 2018-2019](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/030. xv + 167 p.
- Van Beveren, E, Benoît, HP, Duplisea, DE. 2021. Forecasting fish recruitment in age-structured population models. *Fish Fish.* 22: 941– 954.
- Vert-pre, K.A., Amoroso, R.O., Jensen, O.P., and Hilborn, R. 2013. Frequency and intensity of productivity regime shifts in marine fish stocks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110(5): 1779-1784.
- Whitmore, K., Richards, A., Carloni, J., Hunter, M., Hawk, M. and Drew, K. 2013. Assessment report for the Gulf of Maine northern shrimp. Atlantic States Marine Fisheries Commission’s Northern Shrimp Technical Committee, Arlington, VA.
- Wilson, C.J., Murphy, H.M., Bourne, C., Pepin, P., and Robert, D. 2018. Feeding ecology of autumn-spawned Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvae in Trinity Bay, Newfoundland: Is recruitment linked to main prey availability? *J. Plankton Res.* 40(3): 255–268.

ANNEXE 1

Tableau A1.1 : Nom et description des variables extraites de la matrice environnementale dans le package SGLEA R et utilisées dans l'analyse de la matrice de corrélation

Variable	Description
amplitude	Concentration la plus élevée atteinte pendant la prolifération du phytoplancton
calanus.finmarchicus.annual	Abondance annuelle de <i>Calanus finmarchicus</i>
calanus.finmarchicus.early_summer	Abondance de <i>Calanus finmarchicus</i> au début de l'été
calanus.hyperboreus.annual	Abondance annuelle de <i>Calanus hyperboreus</i>
calanus.hyperboreus.early_summer	Abondance de <i>Calanus hyperboreus</i> au début de l'été
calanus.hyperboreus.fall	Abondance de <i>Calanus hyperboreus</i> en automne
ci.civ.cfin.early_summer	Rapport abondance des stades I à IV du copépodite/abondance totale du copépodite, <i>Calanus Finmarchicus</i> , au début de l'été
ci.civ.cfin.fall	Rapport abondance des stades I à IV du copépodite/abondance totale du copépodite, <i>Calanus Finmarchicus</i> , en automne
civ.glac.fall	Rapport abondance des stades I à IV du copépodite/abondance totale du copépodite, <i>Calanus Glacialis</i> , en automne uniquement
civ.hyp.early_summer (hyp.ratio)	Rapport abondance des stades I à IV du copépodite/abondance totale du copépodite, <i>Calanus Hyperboreus</i>, au début de l'été seulement
cold.annual	Abondance annuelle des espèces de zooplancton des eaux froides de l'Arctique (<i>Calanus glacialis</i> et <i>Metridia longa</i>)
cold.early_summer	Abondance des espèces de zooplancton des eaux froides de l'Arctique (<i>Calanus glacialis</i> et <i>Metridia longa</i>) au début de l'été
cold.fall	Abondance des espèces de zooplancton des eaux froides de l'Arctique (<i>Calanus glacialis</i> et <i>Metridia longa</i>) en automne
decrease.10	Moment où l'eau refroidit pour la première fois à 10 °C
decrease.12	Moment où l'eau refroidit pour la première fois à 12 °C
duration	La durée de la prolifération du phytoplancton
dw2_t.annual	Poids à sec total annuel du zooplancton
dw2_t.early_summer	Poids à sec total du zooplancton au début de l'été
dw2_t.fall	Poids à sec total du zooplancton en automne

Variable	Description
ice.duration	Durée de la saison des glaces
largecal.annual	Abondance annuelle des grands <i>Calanus</i>
largecal.early_summer (grand.cal)	Abondance des grands <i>Calanus</i> au début de l'été
largecal.fall	Abondance des grands <i>Calanus</i> à l'automne
last.ice	Moment de la fin de la saison des glaces
magnitude	Aire sous la courbe
non.copepods.early_summer	Abondance du zooplancton autre que les copépodes au début de l'été
pseudocalanus.annual	Abondance annuelle des <i>Pseudocalanus</i>
pseudocalanus.early_summer	Abondance des <i>Pseudocalanus</i> au début de l'été
pseudocalanus.fall	Abondance des <i>Pseudocalanus</i> en automne
TSM	Température annuelle de la surface de la mer
TSM.month10	Température de la surface de la mer en octobre
TSM.month11	Température de la surface de la mer en novembre
TSM.month5	Température de la surface de la mer en mai
TSM.month6	Température de la surface de la mer en juin
TSM.month7	Température de la surface de la mer en juillet
TSM.month8	Température de la surface de la mer en août
TSM.month9	Température de la surface de la mer en septembre
start	Jour de l'année où commence la prolifération du phytoplancton
start.10	Moment où l'eau se réchauffe pour la première fois à 10 °C
start.12	Moment où l'eau se réchauffe pour la première fois à 12 °C
warm.annual (zoo.chaude)	Abondance annuelle des espèces de zooplancton des eaux chaudes (<i>Metridia lucens</i>, <i>Centropages</i> spp., <i>Paracalanus</i> spp. et <i>Clausocalanus</i> spp.)
warm.early_summer	Abondance au début de l'été des espèces de zooplancton des eaux chaudes (<i>Metridia lucens</i> , <i>Centropages</i> spp., <i>Paracalanus</i> spp. et <i>Clausocalanus</i> spp.)
warm.fall	Abondance en automne des espèces de zooplancton des eaux chaudes (<i>Metridia lucens</i> , <i>Centropages</i> spp., <i>Paracalanus</i> spp. et <i>Clausocalanus</i> spp.)

ANNEXE 2

Cette annexe présente les résultats de la fonction R sommaire pour le modèle linéaire généralisé du recrutement du hareng de printemps par les covariables du zooplancton et les tracés diagnostiques modélisés pour le modèle généré par la fonction `check_model` du progiciel « performance » en R (Figure A2.1).

Call:

```
glm.nb(formula = rec ~ largecal.early_summer + warm.annual +  
  civ.hyp.early_summer, data = spring, init.theta = 20.00777803,  
  link = log)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.40681	-0.54778	0.08281	0.62301	1.51224

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	11.56685065	0.34266871	33.755	< 0.0000000000000002 ***
grand.cal	-0.00001525	0.00005079	-0.300	0.76406
zoo.chaude	-0.00409746	0.00079004	-5.186	0.000000214 ***
ratio.hyp	0.01351475	0.00472797	2.858	0.00426 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(20.0078) family taken to be 1)

Null deviance: 66.223 on 16 degrees of freedom
Residual deviance: 17.142 on 13 degrees of freedom
AIC: 425.9

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 20.01
Std. Err.: 6.81

2 x log-likelihood: -415.898

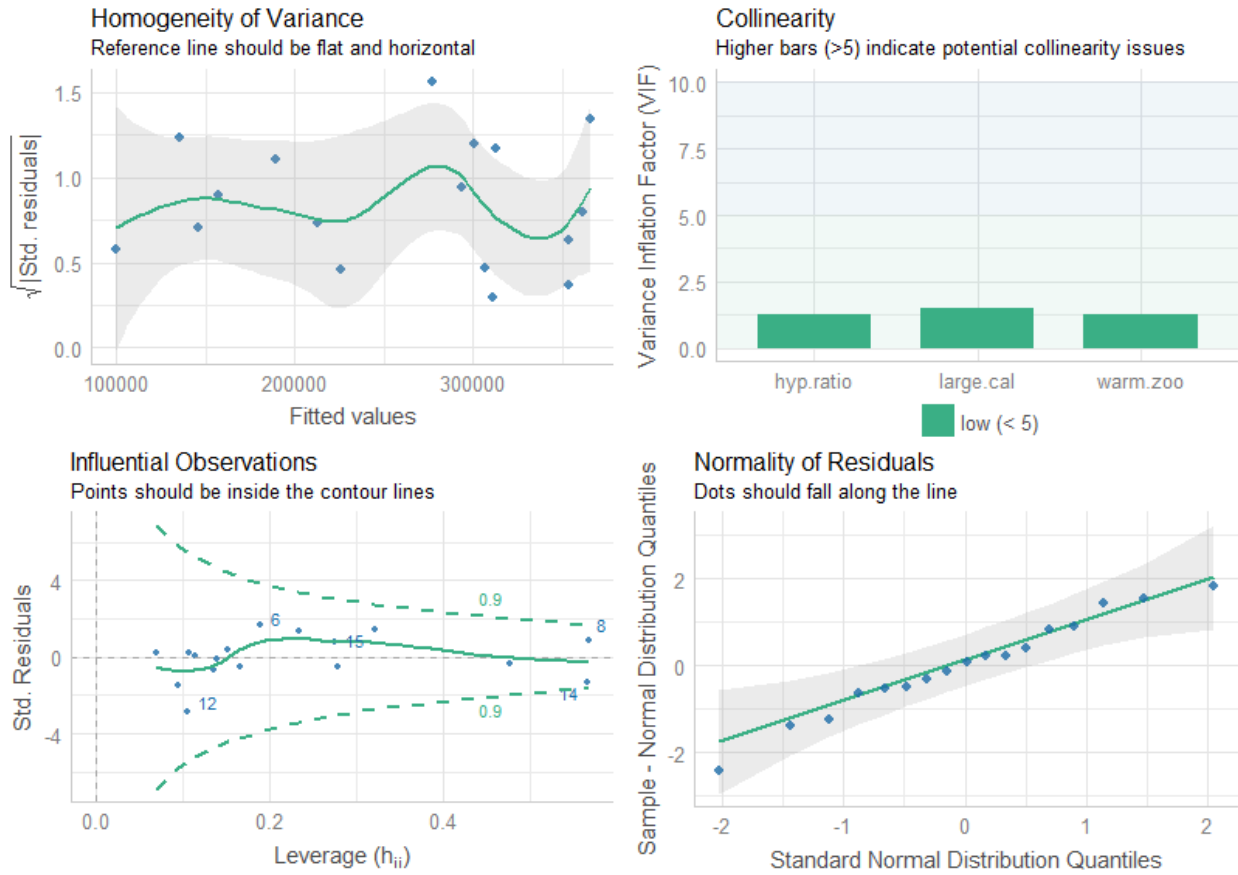


Figure A2.1 : Diagnostics pour le modèle linéaire généralisé du recrutement du hareng de printemps par les covariables zooplanctoniques.