



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 2023/053

Région du Québec

Abondance du phoque gris dans les eaux canadiennes et avis sur la récolte

M.O. Hammill¹, S.P. Rossi³, A. Mosnier¹, C.E. den Heyer², W.D. Bowen² et G.B. Stenson⁴

¹ Pêches et Océans Canada
Institut Maurice-Lamontagne
Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

² Pêches et Océans Canada
Institut océanographique de Bedford
Dartmouth (Nouvelle-Écosse) B2Y 4A2

³ School of Resource and Environmental Management
Université Simon-Fraser
Burnaby (Colombie-Britannique) V5A 1S6

⁴ Pêches et Océans Canada
Centre des pêches de l'Atlantique Nord
St. John's (Terre-Neuve-et-Labrador) A1C 5X1

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



© Sa Majesté le Roi du chef du Canada, représenté par le ministre du
ministère des Pêches et des Océans, 2023

ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-67540-4 N° cat. Fs70-5/2023-053F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Hammill, M.O., Rossi, S.P., Mosnier, A., den Heyer, C.E., Bowen, W.D., et Stenson, G.B. 2023. Abondance du phoque gris dans les eaux canadiennes et avis sur la récolte. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2023/053. iv + 44 p.

Also available in English :

Hammill, M.O., Rossi, S.P., Mosnier, A., den Heyer, C.E., Bowen, W.D., and Stenson, G.B. 2023. Grey Seal Abundance in Canadian Waters and Harvest Advice. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2023/053. iv + 40 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES	3
MODÈLE INTÉGRÉ DE POPULATION	3
ESTIMATION ET APPROCHE À PLUSIEURS MODÈLES	4
PROJECTIONS.....	5
DONNÉES D'ENTRÉE.....	5
Production de nouveau-nés	5
Taux de gestation.....	5
Prélèvements	6
Survie des adultes et des juvéniles.....	6
Mortalité des jeunes de l'année liée à la glace dans le golfe	7
RÉSULTATS.....	7
MODÈLE D'ÉVALUATION DÉTERMINISTE – L'« ANCIEN » MODÈLE.....	7
Taux de gestation.....	7
Estimations du modèle.....	7
Avis sur la récolte.....	8
MODÈLE INTÉGRÉ DE POPULATION (MIP) – LE NOUVEAU MODÈLE.....	8
Ajustements du modèle.....	8
Estimations de l'abondance	9
Estimations de la survie	9
Comparaison au modèle intégré de population précédent	10
Projections et avis sur la récolte	10
DISCUSSION.....	11
RÉFÉRENCES CITÉES	15
TABLEAUX	18
FIGURES	27
ANNEXE A.....	43

RÉSUMÉ

Nous présentons un nouveau modèle intégré de population (MIP) permettant de produire des avis sur la récolte pour les troupeaux de phoques gris du golfe du Saint-Laurent (ci-après appelé « golfe »), de la côte de la Nouvelle-Écosse et de l'île de Sable, et nous comparons les résultats du modèle aux estimations d'un modèle déterministe utilisé dans des évaluations antérieures. Le MIP a été ajusté aux estimations de la production de nouveau-nés pour le plateau néo-écossais (côte de la Nouvelle-Écosse et île de Sable combinées) et le golfe. Comme pour le modèle d'évaluation précédent, le nouveau modèle a été ajusté à la fois à la production de nouveau-nés et aux taux de gestation, et comprend un indice pour la mortalité des nouveau-nés liée à la glace dans le golfe. Le nouveau modèle inclut la mortalité des nouveau-nés à la fois dépendante et indépendante de la densité, et est ajusté aux données d'observation des phoques marqués dans la colonie reproductrice de l'île de Sable afin d'estimer la survie et le recrutement dans la colonie en fonction du sexe et de l'âge. Le modèle a estimé que la production totale de nouveau-nés a légèrement augmenté de 92 300 (IC à 95 % = 86 700 à 100 100) en 2016 à 99 300 (90 900 à 107 700) en 2021, tout comme l'abondance totale qui est passée de 339 400 (317 900 à 361 500) en 2016 à 366 400 (317 800 à 409 400) en 2021. Le taux de croissance de la population a continué à ralentir, passant d'environ 4 % au cours de la dernière période d'évaluation à 1,5 % par an entre 2016 et 2021. L'estimation actualisée de la population à partir du modèle déterministe précédemment accepté était de 363 600 individus (298 700 à 450 000) pour 2021, ce qui est très semblable à l'estimation de l'abondance générée à l'aide du MIP. Bien que la population continue de croître, l'estimation actuelle est inférieure à celle présentée lors de l'évaluation de 2016. La différence est due à des changements dans la structure du nouveau modèle de population et aux estimations plus élevées de la mortalité des juvéniles produites par l'ajustement du modèle aux estimations de la production de nouveau-nés de 2021. Des renseignements supplémentaires sur la survie des juvéniles et sur la manière dont elle répond aux variations de l'abondance (dépendantes de la densité) et aux variations environnementales (indépendantes de la densité) sont nécessaires, car elles représentent une lacune importante dans notre compréhension de la dynamique de cette population et des grands mammifères marins en général. Les prélèvements totaux autorisés dépendent de la structure d'âge de la récolte et de la période de chasse – en hiver dans les colonies reproductrices ou à d'autres moments de l'année lorsque les animaux de tous les troupeaux sont mélangés. L'utilisation d'un modèle intégré incorpore de nombreuses données d'entrées dans un cadre unifié qui permet de propager l'incertitude dans l'ensemble des analyses.

Mots clés : phoque gris, modèle de population, abondance, récolte

INTRODUCTION

Les populations de pinnipèdes ont fortement réagi aux réductions de la chasse commerciale et de l'abattage sélectif; l'abondance d'environ la moitié des populations mondiales augmente (Magera *et al.* 2013) et certaines atteignent maintenant des niveaux record (Thomas *et al.* 2019; Rossi *et al.* 2021). Le rétablissement rapide des populations de pinnipèdes peut être dû à leur maturité précoce et à leurs taux de reproduction élevés par rapport aux autres mammifères marins, à leur présence dans les eaux côtières, qui a permis de détecter rapidement le déclin des populations par rapport aux baleines, ou à leurs sites de reproduction relativement isolés (Magera *et al.* 2013). Si les tendances récentes de l'abondance sont bien établies pour certaines populations, l'effectif futur des populations de pinnipèdes reste très incertain, en partie parce que nous manquons de données sur l'abondance et la démographie précédant la diminution généralisée, de sorte que l'on ignore les réactions des populations à une forte densité.

Le phoque gris (*Halichoerus grypus*) est présent dans tout l'Atlantique Nord. La population de l'Atlantique Nord-Ouest s'étend du cap Chidley au nord jusqu'au détroit de Nantucket au sud. On sait peu de choses sur l'abondance ou les captures antérieures des phoques gris dans les eaux canadiennes de l'Atlantique, mais l'espèce semble avoir été abondante dans toute la région aux XVI^e et XVII^e siècles. Au XVIII^e siècle, leur nombre avait considérablement diminué en raison de l'importance de la chasse pratiquée pour récolter leur huile. À la fin des années 1800, Gilpin (1874) parle de troupeaux de seulement 20 ou 30 phoques sur l'île de Sable, et au début des années 1950, ils étaient rares dans tout l'est du Canada (Fisher 1955; Lavigne et Hammill 1993; Bowen 2011). Il est possible qu'un programme de primes et des abattages sélectifs parrainés par le gouvernement aient ralenti le rétablissement du phoque gris au XX^e siècle (Bowen et Lidgard 2012), mais au cours des cinq dernières décennies, on estime que la population canadienne de phoques gris est passée d'environ 15 000 animaux au début des années 1960 à approximativement 400 000 en 2017 (Mohn et Bowen 1996; Hammill *et al.* 2017; Rossi *et al.* 2021).

Les phoques gris de l'Atlantique Nord-Ouest forment une seule population génétique (Boskovic *et al.* 1996; Wood *et al.* 2011). Dans les eaux canadiennes, la population de phoque gris a été subdivisée en deux ou trois troupeaux pour des raisons de gestion : l'île de Sable, la côte de la Nouvelle-Écosse et le golfe du Saint-Laurent (ci-après appelé « golfe »; figure 1). L'île de Sable abrite la plus grande colonie reproductrice de phoques gris au monde (Bowen *et al.* 2007). La deuxième plus grande au Canada atlantique se trouve dans le golfe, où les phoques gris mettent bas sur la banquise du sud du golfe ou sur de petites îles (figure 1). Par le passé, le troupeau de la côte de la Nouvelle-Écosse était constitué d'un nombre relativement faible d'animaux se reproduisant sur des îles isolées le long de ce que l'on appelle traditionnellement la rive est, qui englobe l'île Hay (Mansfield et Beck 1977). Dans la région de la côte de la Nouvelle-Écosse, d'importants efforts d'abattage sélectif, en particulier dans la zone des îles Basque, ont limité la production de nouveau-nés à une centaine d'individus dans les années 1970; une chasse commerciale a été pratiquée sur l'île Hay au cours de la dernière décennie. Au début des années 1990, une petite colonie s'est installée le long de la côte sud-ouest de la Nouvelle-Écosse, sur les îles Flat et Noddy, qui ont également été incluses dans la zone de la côte de la Nouvelle-Écosse. La télémétrie satellitaire et le retour d'étiquettes de nageoire révèlent un chevauchement dans la répartition des animaux de différentes colonies en dehors de la saison de reproduction (p. ex. Lavigne et Hammill 1993; Breed *et al.* 2006, 2009, 2013; Harvey *et al.* 2008). La mise bas des phoques gris a également lieu dans le nord-est des États-Unis (Wood *et al.* 2007, 2011), avec une production de nouveau-nés estimée à environ 6 500 animaux en 2016 (den Heyer *et al.* 2020).

Dans la présente évaluation, les estimations de l'abondance des nouveau-nés dans les colonies situées sur la côte atlantique de la Nouvelle-Écosse, la zone précédemment appelée côte de la Nouvelle-Écosse, ont été regroupées avec les estimations de l'île de Sable pour former un troupeau du plateau néo-écossais. Le troupeau du golfe a été conservé en tant qu'unité de gestion distincte. Les populations des troupeaux des deux régions ont suivi des trajectoires différentes. Avant 1997, la production de nouveau-nés augmentait de 13 % par an sur l'île de Sable (Bowen *et al.* 2011). Entre 1997 et 2016, le taux de croissance a ralenti à environ 4 %, donnant à penser que la population faisait peut-être face à une limitation des ressources (Bowen *et al.* 2011; den Heyer *et al.* 2020). La production de nouveau-nés dans le golfe a été beaucoup plus variable que sur l'île de Sable en raison des prélèvements plus importants et plus variables associés à un programme de primes, à l'abattage sélectif et aux récoltes commerciales (Hammill *et al.* 1998), ainsi que des taux de mortalité plus élevés associés à la mise bas sur la banquise (Thomas *et al.* 2007; Hammill et Stenson 2011; Hammill *et al.* 2017).

McLaren et ses collaborateurs (2001) ont indiqué qu'il était nécessaire de gérer les phoques selon un cadre intégrant des points de référence et des règles de contrôle des prises. En 2003, Pêches et Océans Canada (MPO) a mis en œuvre une approche de gestion, appelée Stratégie de gestion des phoques de l'Atlantique, qui intègre l'approche de précaution dans la gestion des phoques de l'Atlantique. Les phoques gris sont actuellement classés comme étant associés à une grande quantité de données. Pour cette espèce, le cadre définit un niveau de référence de précaution correspondant à 70 % de l'effectif de la population la plus importante. Un niveau de référence secondaire est fixé à 50 %, et le niveau de référence critique est défini à 30 % de l'effectif de la population la plus importante (Hammill et Stenson 2007, 2013). L'objectif premier du cadre de gestion est de veiller à ce que la population ne chute pas en dessous du niveau de référence critique (N_{30}), ce qui signifierait qu'elle aurait subi des dommages importants. Pour réduire ce risque au minimum, on gère normalement la population autour du niveau de référence de précaution (N_{70}).

La Gestion des ressources a demandé des renseignements sur la situation et la tendance de la population globale et des trois troupeaux. Cependant, comme nous l'avons souligné plus haut, le troupeau de la côte de la Nouvelle-Écosse ne représente qu'une petite partie du nombre total de phoques présents sur la côte de la Nouvelle-Écosse bordant l'Atlantique. Nous fournissons des estimations de l'abondance pour l'île de Sable, du fait de la très grande taille de cette colonie, mais aux fins de l'avis, nous avons combiné les troupeaux de l'île de Sable et de la côte de la Nouvelle-Écosse pour former un troupeau du plateau néo-écossais, avec un second troupeau composé d'animaux nés dans le golfe. La Gestion des ressources a aussi demandé des renseignements sur la récolte maximale durable pour les cinq prochaines années (2022 à 2027) garantissant avec un degré de confiance de 80 % que la population restera supérieure à N_{70} pour chacun des scénarios suivants concernant la composition selon l'âge de la récolte :

- 5 % d'âge 1+/95 % de jeunes de l'année;
- 10 % d'âge 1+/90 % de jeunes de l'année;
- 50 % d'âge 1+/50 % de jeunes de l'année.

Nous avons modélisé la dynamique des phoques gris dans les eaux canadiennes en ajustant un modèle déterministe qui incorpore des données sur les taux de reproduction et les captures par âge aux estimations des relevés sur la production de nouveau-nés (Hammill *et al.* 2017). Le modèle a été adapté aux estimations de la production de nouveau-nés observées lors des relevés aériens en ajustant l'effectif de la population de départ, les taux de mortalité des adultes et la capacité de charge (K ; Hammill *et al.* 2017). Dans ce modèle, la mortalité des juvéniles a été fixée à 15 fois le taux de mortalité des adultes. den Heyer et Bowen (2017) ont montré que les taux de survie des mâles matures étaient inférieurs à ceux des femelles matures et que les

différences augmentaient avec l'âge. Lors de l'évaluation précédente, une approche *ad hoc* avait été utilisée pour en tenir compte. En supposant une distribution stable selon l'âge, le rapport des sexes entre les mâles et les femelles était de 0,69:1. Ce rapport a été appliqué à la composante des âges 1+ de la population, ce qui a donné une abondance totale estimée à 424 000 phoques (Hammill *et al.* 2017).

Dans le présent document, nous décrivons la dynamique de la population de phoques gris dans les eaux canadiennes en utilisant le modèle déterministe ainsi que les résultats d'un nouveau modèle intégré de population (MIP) structuré par troupeau, sexe et âge, mis au point par Rossi et ses collaborateurs (2021). Ce modèle, qui fonctionne dans un cadre bayésien, remplacera le modèle déterministe utilisé précédemment et servira à fournir des avis sur la récolte. Nous avons ajusté le MIP aux observations de la production de nouveau-nés, du taux de reproduction, des prélèvements et des données d'observation des phoques marqués, puis nous avons projeté l'abondance future en fonction de différentes hypothèses de stratégie de chasse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous appliquons le nouveau modèle intégré de population à l'ensemble de la série chronologique et comparons les estimations du modèle à celles du modèle déterministe utilisé dans les évaluations précédentes (Hammill *et al.* 2017), ainsi qu'aux estimations de Rossi et ses collaborateurs (2021), qui incluaient des données jusqu'en 2016. Les détails du modèle déterministe sont décrits dans Hammill *et al.* (2017).

MODÈLE INTÉGRÉ DE POPULATION

Le MIP comprend trois composantes :

1. un modèle démographique décrivant la maturité selon l'âge par sexe;
2. un modèle de dynamique de la population structuré par l'âge a , le sexe s et le troupeau h ;
3. un modèle de marquage-recapture décrivant les probabilités d'observation et de survie des individus marqués dans la population.

La mortalité naturelle (M), l'échelle (D) et la forme (θ) de la dépendance à la densité, l'âge à 50 % de maturité ($\alpha^{(50\%)}$), l'âge à 95 % de la maturité ($\alpha^{(95\%)}$), l'abondance initiale ($N^{(1)}$) et la probabilité d'observer des phoques marqués (p) sont estimés. Le modèle fonctionne selon un pas de temps annuel de 1960 à 2021 et est ajusté à la production de nouveau-nés, aux échantillons de gestation et aux données d'observation. La notation et les équations du modèle sont présentées dans les tableaux 1 et 2. Des renseignements supplémentaires sur le MIP sont donnés dans Rossi *et al.* (2021).

La maturité a été modélisée à l'aide de fonctions logistiques de l'âge propres au sexe (T2.1 à T2.3). Les taux de reproduction étaient le produit de la maturité selon l'âge et de la probabilité de reproduction parmi les femelles matures (γ ; T2.5).

L'abondance des phoques âgés de moins d'un an (jeunes de l'année) a été modélisée en tant que fonction des naissances, de la mortalité précoce et de la chasse. Les naissances ont été calculées en supposant que chaque femelle en gestation donnait naissance à un petit (T2.10). Nous avons ensuite tenu compte de la mortalité avant le sevrage (5 %, estimée à partir d'études sur les nouveau-nés de l'île de Sable [Bowen *et al.* 2007; 2011, den Heyer *et al.* 2017]; T2.11) et de la mortalité liée à la glace (T2.11; tableau 7) pour obtenir une estimation de l'abondance après le sevrage. Les animaux sevrés peuvent ensuite être récoltés (prélèvements [T2.12]). Le nombre de jeunes de l'année restant après la chasse est appelé « recrues ».

La survie des recrues à l'âge 1 a été divisée en deux composantes : la composante indépendante de la densité ($S^{(I)}$) et la composante dépendante de la densité ($S^{(D)}$). $S^{(D)}$ a été modélisée comme une fonction de Beverton-Holt généralisée du recrutement (le « modèle R ») ou de l'abondance totale (le « modèle N ») (Maynard Smith et Slatkin 1973). La fonction de Beverton-Holt généralisée est une fonction flexible qui peut prendre diverses formes convexes ou concaves. Rossi et ses collaborateurs (2021) ont supposé que le taux de mortalité indépendant de la densité pour les recrues ($M^{(I)}$) était de $0,1 \text{ an}^{-1}$ d'après les données de marquage-recapture de l'île de Sable lorsque la densité de la population était faible. Dans la présente analyse, nous avons également testé un ensemble de modèles (appelés R-DI et N-DI) dans lesquels nous avons estimé $M^{(I)}$ avec une distribution *a priori* normale centrée sur 0,1 et un écart-type de 0,05.

On a présumé que la survie des phoques d'âge 1+ était indépendante de la densité (T2.16). La mortalité totale des phoques d'âge 1+ (Z) était la somme de la mortalité anthropique (F) due à la chasse, à l'abattage sélectif, à l'abattage des animaux nuisibles ou à l'échantillonnage scientifique, et de la mortalité naturelle (M). Z , F et M sont des valeurs instantanées avec les unités ans^{-1} (T2.6). Dans le cas présent, la mortalité anthropique non déclarée contribuerait à M . Nous avons estimé une mortalité M propre au sexe et invariable en fonction du troupeau pour six classes d'âge (1-9, 10-14, 15-19, 20-24, 25-30, 30+), sous la contrainte que M augmente avec la classe d'âge. F a été calculée à partir de l'équation des prises de Baranov en supposant que les prélèvements étaient connus sans erreur (Ricker 1975). La classe d'âge la plus élevée regroupait tous les phoques âgés de 30 ans ou plus (T2.17).

La composante de marquage-recapture dans notre modèle intégré de population reposait sur un paramétrage du modèle de Jolly-Seber (Schwarz et Stobo 2000) qui estimait les observations d'animaux marqués comme jeunes à partir des paramètres suivants :

1. survie apparente;
2. recrutement dans la population reproductrice en fonction de l'âge;
3. taux de survie des juvéniles;
4. probabilités de nouvelles observations (T2.20-T2.28).

Les paramètres (i) à (iii) étaient liés aux quantités du modèle de population (T2.22, T2.4, T2.21), ne laissant que les paramètres de nouvelles observations à estimer.

ESTIMATION ET APPROCHE À PLUSIEURS MODÈLES

Nous avons ajusté chaque modèle intégré de population (tableau 3) en supposant que les indices de la production de nouveau-nés provenaient de distributions log-normales, que les taux de gestation et les nouvelles observations provenaient de distributions binomiales et que les observations initiales provenaient de distributions multinomiales. Des distributions *a priori* faiblement informatives ont été définies pour tous les paramètres (à l'exception de $M^{(I)}$, qui avait une valeur *a priori* informative dans R-DI et N-DI), qui ont servi à régulariser l'algorithme de Monte Carlo par chaîne de Markov en excluant les valeurs de paramètres non plausibles, mais sans avoir d'autre influence sur les estimations. Les distributions *a posteriori* pour les paramètres et les distributions prédictives pour les quantités non observées d'intérêt ont été générées à l'aide d'un algorithme de Monte-Carlo hamiltonien mis en œuvre dans Template Model Builder (Hoffman et Gelman 2014; Monnahan et Kristensen 2018).

Nous avons évalué l'ajustement et les estimations de chaque modèle et avons également pris en compte les estimations de l'ensemble (Millar *et al.* 2015), qui ont été construites en combinant les échantillons *a posteriori* des quatre modèles intégrés de population. Nous

n'avons examiné qu'un ensemble non pondéré (c.-à-d. chaque modèle intégré de population individuel apportait un nombre égal d'échantillons à l'ensemble) puisque chaque modèle était considéré comme également plausible en premier lieu et que nous ne nous attendions pas à ce que les données soient informatives en ce qui concerne les quatre hypothèses de survie des jeunes de l'année représentées par les modèles.

PROJECTIONS

Pour les projections, les prélèvements d'animaux nuisibles et l'abattage sélectif variaient entre 10 et 40 animaux seulement. La mortalité liée à la glace a été fixée à 0 pour toute la période de projection (c.-à-d. que l'on a supposé que la mise bas avait lieu sur la terre ferme). Les projections ont été initialisées à l'aide de 500 échantillons *a posteriori* tirés au hasard pour chaque modèle.

Nous avons testé les effets de trois stratégies de chasse sur la dynamique projetée des phoques. Nous présentons le prélèvement maximal durable pour les cinq prochaines années (2022 à 2027) garantissant avec un degré de confiance de 80 % que la population restera supérieure à N_{70} pour chacun des scénarios suivants concernant la composition selon l'âge du prélèvement :

- 5 % d'âge 1+/95 % de jeunes de l'année;
- 10 % d'âge 1+/90 % de jeunes de l'année;
- 50 % d'âge 1+/50 % de jeunes de l'année.

DONNÉES D'ENTRÉE

Production de nouveau-nés

Le modèle a été ajusté à des estimations indépendantes de la production de nouveau-nés (tableau 4). Nous l'ajustons aux nouvelles estimations de la production de nouveau-nés de 2021 et avons apporté quelques modifications aux données antérieures (voir den Heyer *et al.* 2020). Dans le présent document, nous ajustons les modèles aux troupeaux du golfe et du plateau néo-écossais. Ce dernier est composé des animaux de l'île de Sable et des colonies reproductrices de la côte de la Nouvelle-Écosse. Il est à noter qu'il y a eu deux estimations de la production de nouveau-nés pour l'île de Sable en 1989 et 1990. Nous utilisons le relevé aérien de 1990 et le dénombrement total de 1989, comme cela a été fait dans les évaluations précédentes. Les estimations de la production de nouveau-nés dans les plus grandes colonies sont fondées sur des relevés aériens effectués en 2016 et 2021, et ont été ajustées pour tenir compte des animaux nés après le relevé (Hammill *et al.* 2017; den Heyer *et al.* 2020; den Heyer *et al.* 2023).

Taux de gestation

Les programmes d'échantillonnage menés dans le golfe ont fourni les données sur la gestation tardive (Hammill et Gosselin 1995). Les échantillons ont été prélevés entre août et novembre. Ils représentent les taux de gestation tardive puisqu'ils ont été prélevés quelques mois seulement avant la mise bas en décembre. Nous avons supposé qu'il n'y avait pas eu d'avortement après le prélèvement des échantillons. La grossesse était déterminée par la présence du corps jaune. Dans la mesure où des avortements peuvent se produire, ces taux de gestation tardive peuvent surestimer les taux de natalité. Nous avons supposé que la date de naissance moyenne était le 1^{er} janvier et que l'âge de tous les animaux avançait d'un an à cette date. Les femelles entrent dans le modèle à leur âge au 1^{er} janvier de chaque année. Les séries

chronologiques des données sur la reproduction sont incomplètes et, pour certaines années, la taille des échantillons est faible (tableau 5). La méthode utilisée pour traiter ces cas est indiquée dans Hammill *et al.* (2017) et Rossi *et al.* (2021) pour le modèle déterministe et le modèle intégré de population, respectivement.

Prélèvements

Les données sur les prélèvements dans les troupeaux sont disponibles depuis 1960. Il existe cinq types de prélèvements associés à la chasse commerciale canadienne (Pêches et Océans Canada, Direction des statistiques) : les permis de chasse aux phoques nuisibles, les programmes de primes, les abattages sélectifs, les programmes d'échantillonnage scientifique et les captures accidentelles dans les pêches commerciales (annexe A). Cependant, nous ne disposons d'aucune information sur les captures accidentelles de phoques gris dans les pêches commerciales. La chasse commerciale canadienne est constituée à 99 % de jeunes de l'année. Toutes les captures ont été corrigées pour tenir compte des estimations de phoques abattus et tués, mais non débarqués ou déclarés. Les chasses commerciales et les abattages sélectifs ont lieu sur terre ou sur la glace. Pour ces chasses, nous avons supposé que tous les animaux avaient été récupérés. Pour les prélèvements scientifiques, les animaux sont abattus dans l'eau. D'après les abattages à des fins scientifiques, le taux d'animaux abattus et perdus est fixé à 30 %, mais nous ne disposons pas d'information sur ces taux pour les chasseurs sous contrat. Nous n'avons pas corrigé les rapports sur les prélèvements de phoques nuisibles pour tenir compte des animaux abattus et perdus, car il n'est pas obligatoire de récupérer l'animal. Il n'y a pas de données disponibles sur les captures accidentelles. Ces pertes sont intégrées dans les estimations de la mortalité naturelle.

Une très grande incertitude entoure la déclaration des animaux abattus en tant que phoques nuisibles. Environ 400 permis de chasse aux phoques nuisibles ont été délivrés, principalement dans la région des Maritimes, entre 1999 et 2019. Durant cette période, le taux de déclaration lié à ces permis était faible, variant de 0 à 47 % par an, avec une moyenne globale de 9,3 %. Le nombre moyen de phoques gris capturés par déclaration varie de 0 à 14,7, avec une moyenne globale de 5,5 par permis. Pour maintenir la série chronologique sur les prélèvements, nous estimons le nombre total de prélèvements associés aux permis de chasse aux phoques nuisibles entre 2005 et 2019 selon un taux de 7,9 (ET = 0,6) prélèvements par permis établi en 2011 (tableau 5; MPO 2011). Depuis 2020, le MPO ne délivre plus de permis de chasse aux phoques nuisibles, nous estimons donc qu'il n'y a eu aucun prélèvement depuis cette date.

Survie des adultes et des juvéniles

Plus de 8 000 phoques ont été marqués dans le cadre du programme de marquage et de nouvelles observations de l'île de Sable. Les observations de ces phoques marqués au sein de la colonie reproductrice de l'île de Sable servent à surveiller la survie des adultes et des juvéniles. Le nouveau modèle intégré de population est ajusté aux 2 313 données d'observation d'individus (mâles = 474, femelles = 1 739) marqués au moment du sevrage sur l'île de Sable entre 1969 et 2002 (tableau 6). La plupart des phoques ont été vus au cours de plusieurs saisons de reproduction (min = 1, max = 33, médiane = 14). Le recrutement des phoques marqués au moment du sevrage entre 1985 et 1989 et entre 1998 et 2002 fournit une estimation de la survie des juvéniles (âge 0 à 4) et des estimations de l'âge de la maturité (den Heyer et Bowen 2017; den Heyer *et al.* 2013; Schwarz et Stobo 1997). Les cohortes de 1998 à 2002 ont été recrutées presque un an après celles de 1985 à 1989, et le taux de survie entre 1998 et 2002 (0,33) était presque la moitié de celui des cohortes de 1985 à 1989 (0,76). D'après les observations entre 1978 et 2016, la survie moyenne des adultes a été estimée à 0,943 (IC à 95 % = 0,937 à 0,948) pour les mâles et à 0,976 (IC à 95 % = 0,974 à 0,978) pour

les femelles (Schwarz et Stobo 1997; den Heyer *et al.* 2013; Rossi *et al.* 2021). Le taux de survie des mâles était plus faible à tous les âges, et le taux de survie des mâles et des femelles adultes n'a pas changé au fil du temps. Les cohortes de nouveau-nés sevrés marquées entre 2014 et 2016 n'ont pas été entièrement recrutées et ne sont pas utilisées dans l'analyse actuelle.

Mortalité des jeunes de l'année liée à la glace dans le golfe

Dans le golfe, les phoques gris mettent bas sur la glace et sur les îles. Lors des années pendant lesquelles la glace est épaisse, la plupart des animaux naissent sur la glace, mais une plus grande proportion de nouveau-nés naissent sur les îles lorsque la glace est plus fine (figure 2; Hammill et Stenson 2011). La mortalité des nouveau-nés semble plus élevée dans le troupeau du golfe que sur l'île de Sable et, pendant les années de glace fine, nous avons observé que des nouveau-nés disparaissaient pendant les relevés (p. ex. en 1997, 2010), bien qu'il soit difficile de quantifier leur nombre. Un indice de la mortalité due à la glace était habituellement incorporé dans l'évaluation (tableau 7), mais au cours des dernières années, il n'y a pratiquement pas eu de glace, et presque tous les nouveau-nés sont nés sur la terre ferme. Depuis la dernière évaluation, on a présumé que la mortalité liée à la glace est nulle (figure 2; Hammill *et al.* 2017).

RÉSULTATS

MODÈLE D'ÉVALUATION DÉTERMINISTE – L'« ANCIEN » MODÈLE

Taux de gestation

Un lisseur utilisé dans le modèle déterministe ajusté aux données sur la reproduction a permis d'interpoler les années manquantes et de tenter de caractériser la variabilité interannuelle (figure 3). De façon générale, on observe une baisse des taux de gestation chez les animaux âgés de 4 et 5 ans, mais ils restent élevés et sont moins variables chez les animaux âgés de 6 ans ou plus (tableau 5; figure 3).

Estimations du modèle

Sur l'île de Sable, en ajustant le modèle déterministe aux estimations de la production de nouveau-nés et en tenant compte des prélèvements, la production de nouveau-nés a augmenté de 300 animaux en 1960 à 81 100 en 2016 et s'est stabilisée depuis à 82 800 (IC à 95 % = 68 900 à 98 300). L'abondance totale estimée est passée de 1 500 animaux en 1960 à 289 000 en 2016, et semble s'être stabilisée en 2021 à 291 300 (247 400 à 337 200), en supposant un rapport des sexes de 1:1. Le modèle a donné une capacité de charge estimée (K) de 319 300 (ET = 23 000) et un taux de mortalité des adultes de 0,0368 (ET = 0,005; tableau 8).

En combinant les estimations de l'abondance de l'île de Sable et des îles côtières afin de produire une estimation pour le plateau néo-écossais, on a déterminé que la production de nouveau-nés est passée de 600 animaux en 1960 à 85 400 en 2016, puis n'a augmenté que légèrement jusqu'à 87 200 individus (73 100 à 103 400) en 2021. La population totale du troupeau du plateau néo-écossais est passée de 2 700 animaux en 1960 à 302 500 en 2016 et à 304 600 (259 200 à 354 100) en 2021. Elle semble se stabiliser à mesure qu'elle se rapproche de la capacité de charge estimée (figure 4, tableau 8).

Dans le golfe du Saint-Laurent, la production de nouveau-nés est passée d'environ 1 200 en 1960 à 17 400 (12 800 à 23 000) en 2021. Selon le modèle, la population du golfe pourrait

également se stabiliser, mais les estimations de la mortalité des adultes et de la capacité de charge pour cette zone sont très incertaines (tableau 8). La population du golfe est passée de 5 100 animaux en 1960 à 59 000 (39 500 à 95 900) en 2021 (figure 4). En combinant les estimations du plateau néo-écossais avec celles du golfe, on obtient une estimation totale de l'abondance du phoque gris de 363 600 (298 700 à 450 000).

Au fil du temps, le rapport entre le nombre d'animaux d'âge 1+ et le nombre de nouveau-nés dans la population a diminué. Au début, ce rapport a beaucoup fluctué, reflétant les effets des prélèvements variables dans tous les troupeaux ainsi que des conditions de glace variables ayant un impact sur la survie des juvéniles dans le golfe. Depuis l'an 2000 environ, le rapport entre le nombre d'animaux d'âge 1+ et le nombre de nouveau-nés est passé d'environ 4,5 à 2,5 en raison d'une baisse estimée de la survie des juvéniles (figure 5).

Avis sur la récolte

Les niveaux de récolte estimés à l'aide du modèle déterministe qui respectaient l'objectif de gestion, et qui ont été déterminés en supposant une composition selon l'âge de la récolte de 95 % de jeunes de l'année, 90 % de jeunes de l'année et 50 % de jeunes de l'année, étaient les suivants : 9 250, 8 000 et 4 000 individus, respectivement, pour une récolte d'hiver dans le golfe; de 49 000, 42 000 et 20 000, respectivement, pour une récolte d'hiver sur le plateau néo-écossais; et de 58 250, 50 000 et 24 000 individus, respectivement, au total.

MODÈLE INTÉGRÉ DE POPULATION (MIP) – LE NOUVEAU MODÈLE

Ajustements du modèle

Quatre formulations différentes du modèle intégré de population ont été utilisées. Les modèles différaient dans la façon dont la survie des jeunes de l'année dépendante de la densité était configurée pour être influencée par l'abondance des jeunes de l'année ou l'abondance totale, et si la mortalité dépendante de la densité était fixe ou estimée (tableau 3). Nous n'avons détecté aucun problème de convergence dans les quatre modèles intégrés de population (p. ex. le facteur de réduction d'échelle potentiel sur les chaînes fractionnées normalisées par le rang $[\hat{R}]$ était inférieur à 1,01 pour chaque paramètre, la taille effective de l'échantillon des tirages normalisés par le rang était suffisamment élevée pour chaque chaîne, et les diagrammes de rang des échantillons *a posteriori* étaient approximativement uniformes pour tous les paramètres et toutes les chaînes).

Chaque modèle intégré de population a assez bien estimé la moyenne des taux de gestation observés, mais les ajustements étaient médiocres certaines années en raison de la forte variabilité interannuelle des données et de la faible taille des échantillons (figure 6).

Chaque modèle intégré de population était relativement bien ajusté à la production de nouveau-nés du plateau, sauf au début de la série chronologique, lorsque les erreurs-types (ET) des observations étaient importantes (figure 7). Les modèles *R* et *N* étaient ajustés de manière semblable à la production de nouveau-nés du plateau, la production modélisée étant inférieure aux estimations ajustées des relevés entre 2007 et 2016. En revanche, la production estimée de nouveau-nés par les modèles *R-DI* et *N-DI* était plus élevée que les estimations ajustées des relevés entre 2004 et 2010, mais plus faible en 2016. Chaque modèle correspondait étroitement à l'estimation ajustée du relevé de 2021 de la production de nouveau-nés du plateau.

Les ajustements du modèle intégré de population à la production de nouveau-nés dans le golfe étaient plus variables (figure 7), mais cela était prévisible étant donné le niveau élevé de bruit dans les données du golfe causé par des facteurs que nous ne pouvons pas entièrement prendre en compte dans notre modèle. Chaque modèle intégré de population était ajusté de

manière semblable aux données du golfe, sauf au début de la série chronologique. Malgré les résidus importants pour certaines années, aucune tendance sous-jacente ne semble s'en dégager. La production de nouveau-nés du golfe prévue par le modèle a dépassé l'estimation ajustée des relevés de 2010 et 2016, mais était inférieure à l'estimation ajustée du relevé de 2021.

Il y avait peu de chevauchement entre les distributions *a priori* et *a posteriori* de $M^{(I)}$. Les estimations de $M^{(I)}$ à partir des versions *R-DI* et *N-DI* du modèle étaient plus proches de la queue droite de la distribution *a priori* (figure 8). Les estimations de $M^{(I)}$ étaient légèrement plus importantes dans le modèle *N-DI* que dans le modèle *R-DI*.

Estimations de l'abondance

Les quatre modèles intégrés de population ont estimé des changements semblables de l'abondance pour la majeure partie de la série chronologique, mais ils ont indiqué des tendances contrastées pour chaque troupeau à partir de 2010 environ. D'après les modèles *R* et *N*, la production de nouveau-nés et l'abondance totale sur le plateau néo-écossais ont continué à augmenter au cours des dernières années (figures 9 à 11), bien que le taux de croissance ait ralenti. Pour leur part, les modèles *R-DI* et *N-DI* donnent à penser que la production de juvéniles et l'abondance totale sur le plateau se sont récemment stabilisées. Dans le golfe, les modèles *R* et *R-DI* indiquent que la production de nouveau-nés et l'abondance totale sont stables depuis 2010, tandis que les modèles *N* et *N-DI* donnent des tendances légèrement à la hausse pour la production de nouveau-nés et l'abondance totale. Les estimations médianes d'ensemble de l'abondance et de la production de nouveau-nés dénotent une croissance continue pour les deux troupeaux.

En 2021, la production médiane d'ensemble de nouveau-nés sur le plateau néo-écossais était de 83 700 (IC à 95 % = 5 500 à 91 900) et l'abondance totale médiane d'ensemble était de 310 200 (262 600 à 351 600). La production médiane d'ensemble de nouveau-nés dans le golfe était de 15 600 (13 800 à 17 500) et l'abondance totale de 56 000 (48 600 à 64 600).

L'abondance totale estimée par le modèle est passée de quelques milliers d'animaux en 1960 à 366 400 (317 800 à 409 400) en 2021.

Estimations de la survie

Les modèles intégrés de population avec une valeur fixe de $M^{(I)}$ et une valeur estimée de $M^{(I)}$ ont estimé des relations de dépendance à la densité contrastées. Les valeurs estimées de $M^{(I)}$ dans *R-DI* et *N-DI* étaient plus élevées que la valeur fixe de $M^{(I)}$ dans *R* et *N*. De ce fait, la survie des recrues dépendante de la densité dans les modèles *R* et *N* diminuait plus fortement à faible densité, alors que la survie des recrues dépendante de la densité dans les modèles *R-DI* et *N-DI* était relativement plus stable à faible densité (figures 12, 13). Les différences entre les modèles intégrés de population avec une valeur fixe de $M^{(I)}$ et une valeur estimée de $M^{(I)}$ étaient plus prononcées pour le troupeau du plateau que pour celui du golfe. D'après les estimations actuelles, la densité des phoques gris est relativement élevée (c.-à-d. que l'abondance actuelle est plus de deux fois supérieure à celle de *D*). Par conséquent, les augmentations futures de l'abondance du phoque gris ne devraient pas réduire la survie autant que par le passé.

La survie des juvéniles (c.-à-d. la proportion de chaque cohorte qui survit du sevrage jusqu'à l'âge 4) a diminué depuis les années 1960 en réaction à la dépendance à la densité dans la survie des recrues et a été estimée à moins de 0,2 pour les deux troupeaux (figure 14). Les estimations de la survie des juvéniles tirées d'analyses de marquage antérieures (den Heyer et

al. 2013) correspondent en gros aux estimations de la survie des juvéniles dans les modèles intégrés de population.

Pour examiner les différences des taux de survie entre les femelles et les mâles, nous avons estimé la survie dans le modèle intégré de population selon six classes d'âge :

1. âges 1 à 9;
2. âges 10 à 14;
3. âges 15 à 19;
4. âges 20 à 24;
5. âges 25 à 29;
6. âges 30+.

La survie estimée des femelles était supérieure à celle des mâles pour toutes les classes d'âge, les taux de survie des mâles diminuant plus rapidement que ceux des femelles, en particulier après 24 ans (figure 15). Les estimations de la survie par le modèle intégré de population étaient semblables à celles obtenues à partir d'analyses de marquage-recapture autonomes (p. ex. den Heyer et Bowen 2017).

Comparaison au modèle intégré de population précédent

Pour évaluer l'effet de l'inclusion des estimations récentes des relevés des nouveau-nés, des observations des taux de gestation et des données de marquage-recapture de 2017 à 2021 dans le modèle intégré de population, nous avons comparé les estimations des modèles intégrés de population actuels aux estimations des modèles R et N précédemment ajustés aux données jusqu'en 2016 (Rossi *et al.* 2021). Les nouvelles estimations de l'abondance pour 2016 étaient inférieures d'environ 17 % pour le plateau néo-écossais et supérieures d'environ 10 % pour le golfe (tableau 9).

Les relations estimées entre la survie des recrues et l'abondance étaient également influencées par l'ajout des nouvelles données. Pour le troupeau du plateau, la relation de dépendance à la densité s'est légèrement accentuée, ce qui s'est traduit par des taux de survie des recrues inférieurs d'environ 10 % en cas d'abondance modérée à élevée (figure 16). Pour le troupeau du golfe, l'ajout de nouvelles données a produit un taux de survie beaucoup plus bas à des densités faibles, bien que le taux de survie à des densités fortes soit légèrement plus élevé (figure 16). La sensibilité de la relation de dépendance à la densité lorsque le troupeau du golfe était peu abondant n'est pas surprenante étant donné le degré élevé d'incertitude entourant les estimations des relevés sur la production de nouveau-nés dans le golfe au début de la série chronologique et compte tenu des incertitudes concernant la mortalité due à la glace des nouveau-nés dans le golfe.

Projections et avis sur la récolte

Les niveaux de prélèvement qui respectent l'objectif de gestion sont présentés sur la figure 17 et dans le tableau 10. Des prélèvements composés de 95 % de jeunes de l'année, de 90 % de jeunes de l'année et de 50 % de jeunes de l'année donneraient 68 600, 60 200 et 22 500 animaux, respectivement, pour le plateau néo-écossais et 8 700, 7 100 et 1 700 phoques pour le golfe (figure 16 et tableau 10).

DISCUSSION

La population canadienne de phoques gris est en hausse depuis les années 1960. La production de nouveau-nés a augmenté rapidement sur la glace du golfe, dans les colonies côtières de l'est de la Nouvelle-Écosse et à l'île de Sable jusqu'à la fin des années 1990. Depuis le début du siècle, la production de nouveau-nés dans le golfe fluctue beaucoup en raison des conditions de glace variables, mais elle a continué d'augmenter, quoique plus lentement, sur le plateau néo-écossais et en particulier sur l'île de Sable. Dans la présente évaluation, nous documentons la première estimation de la production de nouveau-nés de l'île de Sable qui n'est pas plus importante que l'estimation précédente.

Au Canada, des modèles de population pour les phoques gris ont été ajustés aux séries chronologiques des estimations de la production de nouveau-nés et aux données sur le cycle vital provenant de l'échantillonnage dans le golfe. Dans l'évaluation de 2016, les informations sur les taux de survie recueillies dans le programme de marquage-nouvelles observations à la colonie reproductrice de l'île de Sable ont été utilisées pour fixer la valeur du multiplicateur pour la survie des juvéniles dans un modèle de population déterministe. Ce modèle reposait sur l'hypothèse d'un rapport des sexes de 1:1, qui a été ajusté après coup, en supposant une distribution stable selon l'âge. Il a produit un rapport des sexes mâle:femelle de 0,69:1 (Hammill *et al.* 2017). Le nouveau modèle intégré de population comporte trois composantes :

1. un modèle de dynamique de la population structuré par l'âge a , le sexe s et le troupeau h ;
2. un modèle démographique décrivant la maturité selon l'âge par sexe;
3. un modèle de marquage-recapture décrivant les probabilités d'observation et de survie des individus marqués dans la population (Hammill *et al.* 2017; Rossi *et al.* 2021).

Dans l'ensemble, le modèle intégré de population fournit des estimations de l'abondance semblables à celles du modèle déterministe plus ad hoc et constitue une avancée par rapport au modèle déterministe, car il incorpore de nombreuses données dans un cadre unifié. Il utilise les informations de marquage et les nouvelles observations pour estimer la survie des juvéniles sur le plateau néo-écossais et pour guider l'ajustement du modèle afin d'estimer l'abondance dans le golfe. Le cadre unifié permet de propager l'incertitude dans tout le modèle.

Les deux modèles ont montré des tendances semblables et un chevauchement considérable des estimations de la production de nouveau-nés et de l'abondance totale. Ils ont tous les deux mis en évidence un plus grand niveau d'incertitude associé à l'ajustement du modèle aux données du golfe qu'à l'ajustement du modèle aux données du plateau néo-écossais et indiquent tous deux un ralentissement du taux de croissance de la population de phoques gris de l'Atlantique Nord-Ouest. Selon le modèle déterministe, la population du golfe continue d'augmenter, et celle du plateau néo-écossais se stabilise fortement. Le modèle intégré de population estime que le troupeau du golfe s'est stabilisé et que celui du plateau néo-écossais continue d'augmenter. Les différences dans les tendances suggérées sont dues à l'utilisation de la courbe θ -logistique pour décrire les changements dépendants de la densité dans le modèle déterministe, par rapport à la courbe de Beverton-Holt généralisée utilisée pour les décrire dans le modèle intégré de population (voir plus loin). Cependant, étant donné le niveau d'incertitude beaucoup plus élevé associé au modèle déterministe, les différences des trajectoires prédites entre les deux modèles ne sont pas significatives.

Dans le modèle intégré de population, les estimations de la survie des juvéniles du golfe tirées du modèle d'ensemble étaient inférieures aux estimations pour le plateau néo-écossais. Les raisons de cette différence ne sont pas claires, car au cours de la dernière décennie, on a observé un changement dans la mise bas dans le golfe, passant de la reproduction sur la glace à la reproduction sur la terre ferme, à mesure que la couverture de glace diminuait. Cela devrait

se traduire par une amélioration de la survie des juvéniles. L'absence d'amélioration de la survie des juvéniles peut résulter du fait que le modèle partage les paramètres entre les deux troupeaux (p. ex. la mortalité fixe indépendante de la densité dans les modèles *R* et *M*). Par ailleurs, étant donné que les données sur les taux de gestation et les estimations de la survie des adultes restent élevées, le modèle ne peut qu'ajuster les taux de survie des juvéniles afin de s'adapter aux changements observés dans les estimations de la production de nouveau-nés tirées des relevés.

Le ralentissement du taux de croissance de la population de phoques gris de l'Atlantique Nord-Ouest est probablement dû à des facteurs dépendants de la densité, qui agissent sur la dynamique de la population. Les premières indications d'une régulation dépendante de la densité devraient se traduire par des changements dans la croissance individuelle, suivis par la mortalité juvénile, l'âge à la maturité, la reproduction et, enfin, la mortalité des adultes (Eberhardt et Siniff 1977; Stenson *et al.* 2016; Hammill et Sauv  2017).   partir de nos programmes d' chantillonnage, nous avons document  un ralentissement des taux de croissance individuelle par des changements de la longueur et de la masse selon l' ge (Dussault 2007; Hammill et Sauv , donn es in dites). Selon le paradigme d'Eberhardt, les changements dans la reproduction sont  galement une r action d pendante de la densit . Toutefois, hormis une baisse de la productivit  des animaux  g s de 4 ou 5 ans, la productivit  des animaux plus  g s est rest e  lev e sur les 50 ann es de la s rie chronologique. Lorsque la population  tait beaucoup plus petite, Mansfield (1977) a estim  les taux de gestation sur l' le de Sable   0,85, un chiffre proche du taux global de 0,89 tir  du programme d' chantillonnage dans le golfe du Saint-Laurent. Depuis 1969, plus de 8 000 phoques gris ont  t  marqu s sur l' le de Sable. D'apr s les donn es d'observation de 1978   2016, les probabilit s de transition entre les animaux observ s (gravides) et non observ s (non gravides) ont vari , mais sans tendance, indiquant  galement qu'il n'y a pas de changement apparent dans le taux de gestation (den Heyer et Bowen 2017). Cependant, il n'y a pas eu de comparaison directe entre les taux de gestation estim s   partir du programme d' chantillonnage d'automne, qui a lieu trois mois avant la mise bas, et les taux de gestation apparents d termin s   partir du programme d'observation des individus marqu s men  pendant la saison de reproduction. Une telle comparaison n'est peut- tre pas possible en raison des limitations de la taille de l' chantillon, mais elle pourrait indiquer s'il y a une mortalit  intra-ut rine importante pendant le dernier trimestre certaines ann es, comme cela a  t  signal  pour d'autres esp ces. Chez les phoques du Groenland, le d clin des taux de gestation a  t  li    des changements de l'abondance d pendants de la densit  et   des changements environnementaux ind pendants de la densit , qui op rent par le biais d'un m canisme d'augmentation des taux d'avortement en fin de gestation lorsque les conditions sont mauvaises (Stenson *et al.* 2016). Des taux variables et parfois  lev s de mortalit  intra-ut rine ont  galement  t  signal s chez le morse, le phoque de Weddell, le phoque commun et l'otarie de Steller (r sum  dans Testa 1987). Cependant, au Royaume-Uni, la population de phoques gris s'est  galement d velopp e rapidement, mais au cours des derni res ann es, la croissance a ralenti, probablement en raison d'un d clin marqu  de la survie des juv niles, plut t que d'un changement de la productivit  (Thomas *et al.* 2019).

Les donn es sur la survie des phoques gris juv niles de l'Atlantique Nord-Ouest se limitent aux informations provenant du programme de nouvelles observations des individus marqu s sur l' le de Sable. Dans le mod le d terministe, la mortalit  des juv niles est suppos e  tre un multiplicateur du taux de mortalit  des adultes. Lors de la derni re  valuation, une approche ad hoc a permis de d terminer que les taux de mortalit  des juv niles  taient environ 15 fois sup rieurs   ceux des adultes. Le mod le d terministe ajuste la capacit  de charge (*K*) et le taux de mortalit  des adultes pour adapter le mod le aux estimations du relev  sur la production de nouveau-n s, en supposant une relation d crite par l' quation th ta-logistique. Nous avons pr sum  que cette relation n'avait pas chang  depuis la derni re  valuation. Selon

cette formule, la mortalité des juvéniles augmente lentement avec l'abondance, puis plus rapidement lorsque l'abondance de la population se rapproche de K . Dans le modèle intégré de population, les changements de la survie des juvéniles dépendants de la densité sont décrits à l'aide d'une fonction de Beverton-Holt généralisée. La mortalité des juvéniles augmente d'abord rapidement avec l'abondance de la population, mais ce taux d'augmentation des taux de mortalité ralentit à mesure que l'on s'approche de K . Malheureusement, nous ne disposons pas d'informations suffisantes sur le profil de la mortalité des juvéniles pour comprendre comment il devrait être spécifié dans le modèle de population.

Nous avons proposé que le ralentissement du taux de croissance de la population est dû à une réaction dépendante de la densité à l'augmentation de la concurrence pour les ressources agissant sur la survie des juvéniles. L'émigration peut également contribuer à la baisse du taux de croissance de la population. Cependant, nous pensons qu'il ne s'agit pas d'un facteur majeur, étant donné les quelques observations d'animaux marqués de l'île de Sable dans d'autres colonies pendant la saison de reproduction, le faible taux de croissance dans d'autres colonies et le faible taux de formation de nouvelles colonies.

L'estimation précédente de l'abondance du phoque gris était de 424 300 animaux (IC à 95 % = 263 600 à 578 300), la population augmentant à un taux annuel de 4,4 % (Hamill *et al.* 2017). L'ensemble du modèle intégré de population a fourni une estimation légèrement inférieure, à 339 400 (IC à 95 % = 317 900 à 361 500) en 2016, augmentant d'environ 4 % par an (Rossi *et al.* 2021). Dans cette évaluation, le modèle a estimé que la production totale de nouveau-nés a passé de 92 300 (IC à 95 % = 86 700 à 100 100) en 2016 à 99 300 (IC à 95 % = 90 900 à 107 700) en 2021, tandis que l'abondance totale a augmenté de 339 400 (IC à 95 % = 318 000 à 361 600) en 2016 à 366 400 (IC à 95 % = 317 800 à 409 400) en 2021. Le taux de croissance entre 2020 et 2021 était de 2,6 % (0,5 à 3,6 %). Le paradoxe apparent d'une population plus petite qui continue d'augmenter ne semble pas résulter de changements dans les taux de reproduction, qui sont restés élevés malgré la petite taille de certains échantillons. Les révisions des estimations sont plutôt dues à des changements dans le modèle d'évaluation et à des révisions de nos hypothèses sur la façon dont la mortalité juvénile peut agir sur cette population, donnant une baisse du rapport entre les adultes et les nouveau-nés dans la population (figure 5), comme cela a été observé chez les phoques gris au Royaume-Uni (Thomas *et al.* 2019). Cela montre qu'il est nécessaire de mieux comprendre la relation fonctionnelle de la survie des juvéniles dans le contexte de la dépendance à la densité et les changements environnementaux si nous voulons améliorer notre compréhension de la dynamique des phoques gris et de leur rôle dans la dynamique des écosystèmes marins de l'est du Canada.

Pendant de nombreuses années, on a supposé un rapport des sexes de 1:1 pour la population de phoques gris de l'Atlantique Nord-Ouest. Si le rapport des sexes à la naissance est bien de 1:1, on a constaté dans l'Atlantique Nord-Est que la mortalité des mâles juvéniles est plus élevée que celle des femelles (Hall *et al.* 2001). Cependant, une analyse récente des données d'observation des individus marqués sur l'île de Sable a montré que les taux de mortalité des mâles sont similaires à ceux des femelles de la naissance jusqu'à l'âge de 25 ans, mais que la survie des mâles diminue sensiblement par la suite (den Heyer et Bowen 2017). En supposant une structure d'âge constante dans la population, la survie des mâles et des femelles estimée à partir de l'analyse de marquage-nouvelles observations des phoques marqués sur l'île de Sable permet de penser qu'il y a 0,69 mâle pour chaque femelle (den Heyer et Bowen 2017). Toutefois, compte tenu de l'augmentation rapide de l'abondance jusqu'à récemment et de l'historique variable des prélèvements et de la mortalité liée à la glace, il est peu probable que la distribution selon l'âge dans la population soit stable. Avec des tranches de classes d'âge de 5 ans, le modèle intégré de population suggère que le rapport des sexes s'approche plus

probablement de 0,93 M:F, proche du rapport des sexes de 1:1 supposé dans le modèle déterministe. Des tranches de classes d'âge plus petites pourraient indiquer un rapport des sexes plus disparate, mais être limitées par la taille des échantillons dans les classes d'âge plus élevées.

Les phoques gris de l'Atlantique Nord-Ouest forment une seule population (Wood *et al.* 2011). Au cours des dernières années, l'abondance du phoque gris dans le nord-est des États-Unis a connu une expansion rapide (den Heyer *et al.* 2020), et les phoques gris sont connus pour se disperser dans les eaux américaines, où certains restent tandis que d'autres reviennent de façon saisonnière dans les eaux canadiennes. Toutefois, cet aspect n'a pas été pris en compte dans l'évaluation actuelle. Dans la présente étude, nous avons fourni des estimations du nombre total de prélèvements canadiens dans la population canadienne de phoques gris et les probabilités que la population chute en dessous de 70 % de son effectif maximal (N_{max}) qui, pour toutes les zones, est l'effectif actuel de la population. Bien qu'il n'y ait pas d'informations sur les prises accessoires de phoques gris dans les eaux canadiennes, les prises accessoires sont importantes dans les pêches pratiquées dans le golfe du Maine aux États-Unis, dont nous n'avons pas tenu compte dans notre évaluation. Une étude récente (Punt *et al.* 2021) a tenté de modéliser ces prises accessoires élevées et leur impact sur la population de phoques gris aux États-Unis, mais elle a été limitée par la rareté des informations sur l'abondance dans cette zone et sur les déplacements des animaux entre les deux pays. Dans l'ensemble, les prises accessoires et d'autres sources de prélèvements anthropiques, comme le programme d'abattage des phoques nuisibles, qui ont été peu documentées, sont incluses dans les estimations modélisées de la mortalité naturelle (p. ex. Hammill *et al.* 2015). Bien que les permis ne soient plus délivrés dans le cadre du programme d'abattage des phoques nuisibles, l'absence d'informations sur les prises accessoires peut avoir une incidence sur nos estimations des variations de la mortalité des juvéniles dépendantes de la densité, ainsi que sur l'élaboration de mesures visant à réduire les prises accessoires dans les pêches. Des recherches futures devraient envisager d'inclure les phoques gris dans un modèle d'évaluation commun afin d'évaluer l'impact des captures dirigées et des prélèvements dus aux prises accidentelles dans les pêches commerciales des deux pays.

Le modèle a indiqué des niveaux de récolte totaux de 24 200 à 77 300 animaux, en fonction de la structure d'âge des animaux capturés, qui respectent l'objectif de gestion visant à garantir une probabilité de 80 % que la population reste supérieure à N_{70} . Ces estimations des prélèvements totaux sont assorties de plusieurs mises en garde. Actuellement, le modèle de population ajusté aux estimations des relevés aériens et le modèle de projection supposent que le rapport des sexes de la population et le rapport des sexes de la récolte sont proches de 1:1. En outre, comme précisé ci-dessus, quatre formulations différentes du modèle pour la survie des juvéniles ont été utilisées. Ces différentes formulations ont influencé les estimations de l'abondance et des tendances, et auraient une incidence sur les estimations de l'exploitation durable. Cependant, les données n'étaient pas suffisamment informatives pour indiquer le meilleur modèle. En conséquence, nous avons dérivé une estimation de l'abondance d'ensemble en regroupant les échantillons *a posteriori* des quatre modèles, puis en examinant les quantiles de ces échantillons regroupés. La mortalité due à la récolte a été traitée comme une source supplémentaire de mortalité, mais certains des animaux qui auraient été récoltés n'auraient pas survécu, en particulier les animaux dans leur première année, ce qui réduirait l'impact réel de la mortalité due à la récolte sur la population. D'autres incertitudes sont liées aux hypothèses selon lesquelles les taux de reproduction futurs resteront inchangés. Nous supposons également qu'aucun épisode inhabituel de mortalité ne survient pendant la période de projection. Nous avons fourni un avis par troupeau à partir de la récolte en hiver dans les colonies reproductrices. Des récoltes excessives pendant plusieurs années dans certaines colonies pourraient avoir des effets négatifs sur la viabilité à long terme de ces colonies. En

dehors de la saison de reproduction, les animaux se déplacent beaucoup entre le plateau néo-écossais et le golfe. Pour les récoltes hivernales, il faudrait prendre en compte les récoltes par troupeau, mais une récolte fondée sur un total combiné serait plus raisonnable pour les récoltes aux autres moments de l'année.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Boskovic, R., Kovacs, K.M. et Hammill, M.O. 1996. Geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in grey seals *Halichoerus grypus*. *Can. J. Zool.* 74:1787–1796.
- Bowen, W.D. 2011. [Historical Grey Seal Abundance and Changes in the Abundance of Grey Seal Predators in the Northwest Atlantic](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2011/026. vi + 4 p.
- Bowen, W.D. et Lidgard, D. 2012. Marine Mammal culling programs: review of effects on predator and prey populations. *Mamm. Rev.* 43:207–220.
- Bowen, W.D., McMillan, J.I. et Blanchard, W. 2007. Reduced population growth of gray seals at Sable Island: evidence from pup production and age of primiparity. *Mar. Mamm. Sci.* 23:48–64.
- Bowen, W.D., den Heyer, C., McMillan, J.I. et Hammill, M.O. 2011. [Pup production at Scotian Shelf Grey Seal \(*Halichoerus grypus*\) colonies in 2010](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2011/066. vi + 25 p.
- Breed, G.A., Bowen, W.D., McMillan, J.I. et Leonard, M. L. 2006. Sexual segregation of seasonal foraging habitats in a non-migratory marine mammal. *Proc. R. Soc. B.* 273:2319–2326.
- Breed, G.A., Jonsen, I.D., Myers, R.A., Bowen, W.D. et Leonard, M.L. 2009. Sex-specific, seasonal foraging tactics of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state-space analysis. *Ecology.* 90:3209–3221.
- Breed, G. A., Bowen, W.D. et Leonard, M.L. 2013. Behavioral signature of intraspecific competition and density dependence in colony-breeding marine predators. *Ecol. Evol.* 3:3838–3854.
- den Heyer, C.E. et Bowen, W.D. 2017. [Estimating Changes in Vital Rates of Sable Island Grey Seals Using Mark-recapture Analysis](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2017/054. v + 27 p.
- den Heyer, C.E., Bowen, W.D. et McMillan, J.I. 2013. [Long-term Changes in Grey Seal Vital Rates at Sable Island Estimated from POPAN Mark-resighting Analysis of Branded Seals](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/021. v + 21 p.
- den Heyer, C.E., Lang, S.L.C., Bowen, W.D. et Hammill, M.O. 2017. [Pup Production at Scotian Shelf Grey Seal \(*Halichoerus grypus*\) Colonies in 2016](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2017/056. v + 34 p.
- den Heyer, C.E., Bowen, W.D., Dale, J., Gosselin, J.-F., Hammill, M.O., Johnston, D.W., Lang, S.L.C., Murray, K., Stenson, G.B. et Wood, S.A. 2020. Contrasting trends in gray seal (*Halichoerus grypus*) pup production throughout the increasing northwest Atlantic metapopulation. *Mar. Mamm. Sci.* 37(2):611–630. doi:10.1111/mms.12773
- den Heyer, C.E., Mosnier, A., Stenson, G.B., Lidgard, D.C., Bowen, W.D., et Hammill, M.O. 2023 (sous presse). La production de jeunes phoques gris au Canada. *Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech.* 2023/078.

-
- Dussault, H. 2007. Changements dans la croissance et dans la reproduction du phoque gris (*Halichoerus grypus*) du nord-ouest de l'Atlantique : Évidences de Densité dépendance? M.Sc. Thesis, Université Laval, Québec. 80 p.
- Eberhardt, L.L. et Siniff, D.B. 1977. Population dynamics and marine mammal management policies. J. Fish. Res. Board Can. 34:183–190.
- Fisher, H.D. 1955. The grey seal (*Halichoerus grypus* (Fabricius)) in the western Atlantic. Unpubl. Ms 17p.
- Gilpin, J.B. 1874. On the seals of Nova Scotia. Proc. Trans. N. S. Inst. Nat. Sci. 3(4):377–384.
- Hall, A.J., McConnell B.J. et Barker, R.J. 2001. Factors affecting first-year survival in grey seals and their implications for life history strategy. J. Anim. Ecol. 70:138–149.
- Hammill, M.O. et Gosselin, J.-F. 1995. Grey seal (*Halichoerus grypus*) from the Northwest Atlantic: Female reproductive rates, age of maturity and age at first birth in Northwest Atlantic grey seals (*Halichoerus grypus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52:2757–2761.
- Hammill, M.O. et Sauvé, C. 2017. Growth and condition in harp seals: evidence of density-dependent and density-independent influences. ICES J. Mar. Sci. 74(5):1395–1407. doi:10.1093/icesjms/fsw237
- Hammill, M.O. et Stenson, G.B. 2007. Application of the Precautionary Approach and Conservation Reference Points to the management of Atlantic seals. ICES J. Mar. Sci. 64:702–706.
- Hammill, M.O. et Stenson, G.B. 2011. [Pup production of Northwest Atlantic grey seals in the Gulf of St. Lawrence](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2010/122. iv + 23 p.
- Hammill, M.O. et G.B. Stenson. 2013. [A Discussion of the Precautionary Approach and its Application to Atlantic Seals](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/030. v + 25p.
- Hammill, M.O., Stenson, G.B. Myers, R.A. et Stobo, W.T. 1998. Pup production and population trends of the grey seal (*Halichoerus grypus*) in the Gulf of St Lawrence. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55:423–430.
- Hammill, M.O., Stenson, G.B., Doniol-Valcroze, T. et Mosnier, A. 2015. Conservation of northwest Atlantic harp seals: Past success, future uncertainty? Biol. Conserv. 192:181–191. doi:10.1016/j.biocon.2015.09.016
- Hammill, M.O., den Heyer, C.E., Bowen, W.D. et Lang, S.L.C. 2017. [Grey Seal Population Trends in Canadian Waters, 1960-2016 and harvest advice](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res.Doc. 2017/052. v + 30 p.
- Harvey, V., Côté, S.D. et Hammill, M.O. 2008. The Ecology Of 3-D Space Use In A Sexually Dimorphic Mammal. Ecography 31:371–380.
- Hoffman, M.D. et Gelman, A. 2014. The No-U-Turn Sampler: Adaptively Setting Path Lengths in Hamiltonian Monte Carlo. J. Mach. Learn. Res. 15:1593–1623.
- Lavigueur, L. et Hammill, M.O. 1993. Distribution and seasonal movements of grey seals, *Halichoerus grypus*, in the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 107:329–340.
- Magera, A.M., Flemming, J.E.M., Kaschner, K., Christensen, L.B. et Lotze, H.K. 2013. Recovery Trends in Marine Mammal Populations. PLoS ONE 8(10):e77908. doi:10.1371/journal.pone.0077908
- Mansfield, A.W. et Beck, B. 1977. The grey seal in eastern Canada. Dept. Environ., Fish. And Mar. Serv. Tech. Rep. No. 704. 81 p.
-

-
- Maynard Smith, J. et Slatkin, M. 1973. The stability of predator-prey systems. *Ecology*. 54:384–391.
- McLaren, I.A., Brault, S., Harwood, J. et Vardy, D. 2001. [Report of the eminent panel on seal management](#). DFO Communications Branch. Ottawa. 165 p.
- Millar, C.P., Jardim, E., Scott, F., Osio, G.C., Mosqueira, I. et Alzoriz, N. 2015. Model averaging to streamline the stock assessment process. *ICES J. Mar. Sci.* 72:93–98. doi:10.1093/icesjms/fsu043
- Mohn, R. et Bowen, W.D. 1996. Grey seal predation on the eastern Scotian Shelf: modelling the impact on Atlantic Cod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53:2722–2738.
- Monnahan, C.C. et Kristensen, K. 2018. No-U-turn sampling for fast Bayesian inference in ADMB and TMB: Introducing the admtools and tmbstan R packages. *PLoS ONE* 13(5):e0197954. doi:10.1371/journal.pone.0197954
- MPO. 2011. [Impacts des phoques gris sur les populations de poissons de l'est du Canada](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2010/071.
- Punt, A.E., Brandon, J.R., deMaster, D.P. et Moreno, P.T. 2021. Performance metrics for alternative management strategies for gray seal-commercial fishery interactions in the Northwest Atlantic. *Fish Res.* 243:106060. doi:10.1016/j.fishres.2021.106060
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191. 382 p.
- Rossi, S.P., Cox, S.P., Hammill, M.O., den Heyer, C.E., Swain, D.P., Mosnier, A. et Benoit, H.P. 2021. Forecasting the response of a recovered pinniped population to sustainable harvest strategies that reduce their impact as predators. *ICES J. Mar. Sci.* 78:1804–1814.
- Schwarz, C.J. et Stobo, W.T. 1997. Estimating temporary migration using robust design. *Biometrics*. 53:178–194.
- Schwarz, C. J., et Stobo, W. T. 2000. Estimation of juvenile survival, adult survival, and age-specific pupping probabilities for the female grey seal (*Halichoerus grypus*) on Sable Island from capture-recapture data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 247–253.
- Stenson, G.B., Buren, A.D. et Koen-Alonso, M. 2016. The impact of changing climate and abundance on reproduction in an ice-dependent species, the Northwest Atlantic harp seal, *Pagophilus groenlandicus*. *ICES J. Mar. Sci.* 73:250–262.
- Testa, J.W. 1987. Long-term reproductive patterns and sighting bias in Weddell seals (*Leptonychotes weddelli*). *Can. J. Zool.* 65:1091–1099.
- Thomas, L., Hammill, M.O. et Bowen, W.D. 2007. [Estimated size of the Northwest Atlantic grey seal population 1977-2007](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2007/082. iv + 27 p.
- Thomas, L., Russell, D.J.F., Duck C.D., Morris, C.D., Lonergan, M., Empacher, F., Thompson, D. et Harwood, J. 2019. Modelling the population size and dynamics of the British grey seal. *Aquatic Conserv: Mar Freshwat. Ecosyst.* 29(S1):6–23.
- Wood, S.A., Brault, S. et Gilbert, J.R. 2007. Aerial Surveys of Grey Seals in the Northeastern United States. *NAMMCO Sci. Publ.* 6:117–121.
- Wood, S.A., Frasier, T.R., McLeod, B.A., Gilbert, J.R., White, B.N., Bowen, W.D., Hammill, M.O., Waring, G.T. et Brault, S. 2011. The genetics of recolonization: an analysis of the stock structure of grey seals (*Halichoerus grypus*) in the northwest Atlantic. *Can. J. Zool.* 89:490–497.

TABLEAUX

Tableau 1. Notation du modèle de dynamique de la population de phoques gris et des équations de vraisemblance. Les valeurs utilisées dans l'étude de cas sur le phoque gris sont indiquées entre parenthèses. (*) indique un paramètre qui a été estimé.

Indices	
Symbole	Description
A	Classe d'âge du groupe « plus » ($A = 30$)
T	Dernière année du modèle ($T = 2016$)
h	Troupeau (1 = plateau néo-écossais; 2 = golfe)
a	Indice de l'âge (an) ($a = \{0, \dots, A\}$)
s	Sexe : (1 = mâle; 2 = femelle)
t	Année ($t = \{1960, 1961, \dots, T\}$)
i	Année du marquage ($i = \{1985, 1986, 1987, 1989, 1998, 1999, \dots, 2002\}$)
j	Année de nouvelle observation ($j = \{1978, 1979, \dots, T\}$)
Données d'entrée	
Symbole	Description
$I_{h,t}$	Production de nouveau-nés pour le troupeau h pendant l'année t
$C_{h,t}^{(0)}$	Prélèvements d'animaux d'âge 0 du troupeau h pendant l'année t
$C_{h,t}^{(1+)}$	Prélèvements d'animaux d'âge 1+ du troupeau h pendant l'année t
$n_{h,a,t}$	Nombre de phoques d'âge a du troupeau h échantillonné pour connaître l'état reproducteur pendant l'année t
$k_{h,a,t}$	Nombre observé de gestations à l'âge a dans le troupeau h pendant l'année t
$Q_{s,i,j}$	Nombre de phoques du sexe s de la cohorte i qui ont été observés pendant l'année j
$r_{s,i,j}$	Nombre de phoques du sexe s de la cohorte i observés pendant l'année j qui ont été observés à nouveau par la suite
$x_{s,i,j}$	Nombre de phoques du sexe s de la cohorte i observés pendant l'année j qui avaient déjà été observés
γ	Taux de reproduction annuel des femelles matures (0,92)
$p_{h,t}^{(\text{glace})}$	Proportion de mises bas effectuées sur la banquise pour le troupeau h pendant l'année t
$S_{h,t}^{(\text{glace})}$	Taux de survie des nouveau-nés nés sur la banquise pour le troupeau h pendant l'année t

Paramètres

Symbole	Description
$N_h^{(1)}$	Abondance de l'âge 1 dans la première année du modèle (*)
$M_{h,s,a}$	Taux de mortalité naturelle instantanée (an^{-1}) (*)
$M^{(1)}$	Taux de mortalité naturelle instantanée de phoques d'âge 0 indépendante de la densité (an^{-1})
D_h	Paramètre représentant soit M dépendante de la densité dans l'équation de Beverton-Holt sigmoïde, soit la demi-saturation dans l'équation de Beverton-Holt généralisée (*)
θ_h	Forme de la dépendance à la densité dans l'équation de Beverton-Holt généralisée (*)
$a_{h,s,t}^{(50\%)}$	Âge à 50 % de maturité
$a_{h,s}^{(95\%)}$	Âge à 95 % de maturité
γ	Taux de reproduction des femelles matures (*)
$p_{s,i,j}$	Probabilité qu'un phoque marqué du sexe s de la cohorte i soit observé pendant l'année j (*)

Variables latentes de la population

Symbole	Description
$N_{h,s,a,t}$	Abondance par troupeau, sexe, âge et année
$m_{h,s,a,t}$	Proportion d'animaux matures par troupeau, sexe, âge et année
P_a	Taux de reproduction selon l'âge
$F_{h,t}$	Taux de chasse instantanée à l'âge 1+ (an^{-1})
$Z_{h,s,a,t}$	Taux de mortalité totale instantanée (an^{-1})
$S_h^{(I)}$	Taux de survie des recrues indépendante de la densité
$S_{h,t}^{(D)}$	Taux de survie des recrues dépendante de la densité

Variables latentes de marquage-recapture

Symbole	Description
$u_{s,i,j}$	Nombre de phoques marqués du sexe s de la cohorte i qui ont été observés pour la première fois pendant l'année j
$b_{s,a}$	Probabilité qu'un phoque marqué de sexe s qui survit jusqu'au moment où il revient pour se reproduire pour la première fois revienne se reproduire à l'âge a
$\varphi_{s,i,j}$	Probabilité qu'un phoque du sexe s de la cohorte i survive l'année j
$\psi_{s,i,j}$	Probabilité qu'un phoque du sexe s de la cohorte i qui n'avait pas été observé auparavant, soit présent sur l'aire de reproduction pendant l'année j
$\lambda_{s,i,j}$	Probabilité qu'un phoque du sexe s de la cohorte i soit observé à nouveau après l'année j
$\tau_{s,i,j}$	Probabilité qu'un phoque du sexe s de la cohorte i soit observé pendant l'année j , étant donné qu'il a été observé pendant l'année j ou après

Tableau 2. Modèle intégré de dynamique de la population.

Taux démographiques

Équation	Formule
T2.1 : Proportion de phoques matures selon l'âge, $a < 4$	$m_{s,a} = 0$
T2.2 : Proportion de phoques matures selon l'âge, $a \geq 4$	$m_{s,a} = \left(1 + \exp \left[\frac{-\ln(19) (a - a_s^{(50\%)})}{a_s^{(95\%)} - a_s^{(50\%)}} \right] \right)^{-1}$
T2.3 : Proportion de phoques matures selon l'âge, $a \geq 4$	$m_{s,a} = 1$
T2.4 : Proportion de phoques arrivant à maturité selon l'âge, $a \geq 4$	$b_{s,a} = m_{s,a} - m_{s,a-1}$
T2.5 : Taux de reproduction annuel selon l'âge	$P_a = \gamma m_{2,a}$
T2.6 : Taux de mortalité totale, $a > 0$	$Z_{h,s,a,t} = M_{h,s,a} + F_{h,t}$

Abondance initiale

Équation	Formule
T2.7 : Abondance de l'âge 1, $t = 0$	$N_{h,s,1,1} = N_h^{(1)} / 2$
T2.8 : Abondance, $a > 1, t = 0$	$N_{h,s,a,1} = N_{h,s,a-1,1} \exp(-M_{h,s,a-1})$
T2.9 : Abondance des nouveau-nés sevrés, $t = 0$	$\hat{I}_{h,t} = 0,95 \sum_{a=4}^A N_{h,2,a,1} P_a$

Dynamique des jeunes de l'année

Équation	Formule
T2.10 : Naissances	$B_{h,t} = \sum_{a=4}^{A-1} N_{1,2,a,t-1} P_a$
T2.11 : Abondance des nouveau-nés sevrés, $t > 0$	$\hat{I}_{h,t} = 0,95 \left(B_{2,t} p_{h,t}^{(\text{glace})} S_{h,t}^{(\text{glace})} + B_{2,t} \left[1 - p_{h,t}^{(\text{glace})} \right] \right)$
T2.12 : Recrutement	$R_{h,t} = \hat{I}_{h,t} - C_{h,t}^{(0)}$
T2.13 : Taux de survie des recrues indépendante de la densité	$S^{(1)} = \exp(-M^{(1)})$

Équation	Formule
T2.14 : Taux de survie des recrues dépendante de la densité	$S_{h,t}^{(D)} = \begin{cases} \frac{D_h^{\theta_h}}{D_h^{\theta_h} + R_{h,t}^{\theta_h}} & R \text{ modèle} \\ \frac{D_h^{\theta_h}}{D_h^{\theta_h} + (R_{h,t} + \sum_{a=1}^A N_{h,s,a,t})^{\theta_h}} & N \text{ modèle} \end{cases}$
T2.15 : Abondance de l'âge 1	$N_{h,s,1,t} = R_{h,t-1} S_{h,t-1}^{(1)} S_{h,t-1}^{(D)} / 2$

Dynamique des phoques d'âge 1

Équation	Formule
T2.16 : Abondance $a \in \{2,3,\dots,A-1\}$	$N_{h,s,a,t} = N_{h,s,a-1,t-1} \exp(-Z_{h,s,a-1,t-1})$
T2.17 : Abondance du groupe plus $a = A$	$N_{h,s,A,t} = \sum_{a=A-1}^A N_{h,s,a,t-1} \exp(-Z_{h,s,a,t-1})$
T2.19 : Prélèvements	$C_{h,t}^{(1+)} = \sum_s \sum_{a=1}^A \frac{F_{h,t}}{Z_{h,s,a,t}} N_{h,s,a,t} [1 - \exp(-Z_{h,s,a,t})]$

Marquage-Nouvelles observations

Équation	Formule
T2.20 : Premières observations pendant l'année j	$u_{s,i,j} = Q_{s,i,j} - x_{s,i,j}$
T2.21 : Probabilité de survie l'année j	$\phi_{s,i,j} = \exp(-Z_{1,s,j-i,j})$
T2.22 : Probabilité qu'un phoque précédemment non capturé revienne se reproduire à l'âge 4	$\psi_{s,i,i+4} = b_{s,4}$
T2.23 : Probabilité qu'un phoque non capturé précédemment revienne se reproduire l'année $j, j > i+4$	$\psi_{s,i,j} = \psi_{s,i,j-1} (1 - p_{s,i,j}) \phi_{s,i,j-1} + b_{s,j-i}$
T2.24 : Probabilité de capture après l'année $j, j < T$	$\lambda_{s,i,j} = \psi_{s,i,j} p_{s,i,j+1} + \psi_{s,i,j} (1 - p_{s,i,j+1}) \lambda_{s,i,j+1}$
T2.25 : Probabilité de capture après l'année T	$\lambda_{s,i,T} = 0$

Équation	Formule
T2.26 : Probabilité de capture pendant l'année j compte tenu d'une capture pendant ou après l'année j	$\tau_{s,i,j} = \frac{p_{s,i,j}}{p_{s,i,j} + (1 - p_{s,i,j})\lambda_{s,i,j}}$

Tableau 3. Quatre modèles intégrés de population ajustés dans cette analyse selon des configurations uniques de la survie dépendante et indépendante de la densité depuis le recrutement jusqu'à l'âge 1. Recrutement = phoques sevrés; $N(0,1, 0,05)$ signifie que la valeur a priori avait une distribution normale avec une moyenne de 0,1 et un écart-type de 0,05.

Nom du modèle	Densité influençant la survie des jeunes de l'année	Mortalité des jeunes de l'année indépendante de la densité (an^{-1})
R	Recrutement	Fixe à 0,1
N	Abondance totale	Fixe à 0,1
R-DI	Recrutement	Estimé avec distribution <i>a priori</i> $N(0,1, 0,05)$
N-DI	Abondance totale	Estimée avec distribution <i>a priori</i> $N(0,1, 0,05)$

Tableau 4. Estimations de la production de nouveau-nés utilisées comme données d'entrée dans les modèles de population. Les estimations de la colonie de l'île de Sable (de 1962 à 1971) et de celles de la côte de la Nouvelle-Écosse (de 1962 à 1989) et du golfe (de 1962 à 1984) sont très incertaines. Les erreurs-types (ET) pour ces périodes sont des valeurs supposées et reflètent une incertitude considérable (en gras et en italique).

Année	Île de Sable		Côte de la Nouvelle-Écosse		Golfe		Plateau néo-écossais	
	Estimation	ET	Estimation	ET	Estimation	ET	Estimation	ET
1962	-	-	130	400	-	-	-	-
1963	400	400	180	400	-	-	400	400
1964	550	550	190	400	-	-	550	550
1965	660	660	230	400	-	-	660	660
1966	-	-	-	-	900	2 000	-	-
1967	580	580	212	400	-	-	792	580
1968	700	700	134	400	-	-	834	700
1969	800	800	104	400	-	-	904	800
1970	800	800	450	400	-	-	1 250	800
1971	1 000	1 000	382	400	-	-	1 382	1 000
1972	950	950	408	400	-	-	1 358	950
1973	1 200	1 200	431	400	-	-	1 631	1 200
1974	1 250	1 250	482	400	-	-	1 732	1 250
1975	-	-	-	-	3 300	3 800	-	-
1976	2 000	2 000	466	400	-	-	2 466	2 000
1977	2 181	173	370	400	3 900	3 900	2 551	173
1978	2 687	192	290	400	-	-	2 977	192
1979	2 933	201	269	400	-	-	3 202	201
1980	3 344	214	115	400	-	-	3 459	214
1981	3 143	208	197	400	-	-	3 340	208
1982	4 489	248	276	400	-	-	4 765	248
1983	5 435	273	152	400	-	-	5 587	273
1984	5 856	283	80	400	7 169	911	5 936	283
1985	5 606	277	125	400	6 706	795	5 731	277
1986	6 301	294	144	400	5 588	679	6 445	294
1987	7 391	318	179	400	-	-	7 391	318
1988	8 593	343	-	-	-	-	8 593	343
1989	9 712	365	179	400	9 352	1 756	9 712	365
1990	10 451	575	-	-	9 176	649	10 451	575
1993	15 500	463	-	-	-	-	15 500	463
1994	-	-	-	-	-	-	-	-
1996	-	-	-	-	10 717	1 306	-	-
1997	25 400	750	1 061	242	6 839	800	26 461	750
2000	-	-	-	-	5 260	910	-	-
2004	41 500	4 381	2 471	76	14 556	1 200	43 971	4 457
2007	54 482	8 909	3 023	57	11 413	1 077	57 505	8 966
2010	62 054	4 973	2 959	136	11 229	6 442	65 013	5 109
2016	87 495	13 560	4 783	683	9 833	1 820	92 278	14 243
2021	76 600	2 900	4 700	550	16 900	2 400	81 300	3 000

Tableau 5. Année, âge (années), nombre de femelles prélevées entre 1969 et 2012 (n) et nombre de femelles en gestation. Il est à noter que l'âge 8 désigne les femelles âgées de 8 ans ou plus.

Année	Âge	N	Taux de gestation	Âge	N	Taux de gestation	Âge	N	Taux de gestation	Âge	N	Taux de gestation	Âge	N	Taux de gestation
1970	4	12	0,25	5	7	0,71	6	9	1,00	7	6	1,00	8	36	0,81
1983	4	4	0,00	5	4	0,75	6	8	0,88	7	1	1,00	8	48	0,90
1987	4	4	0,25	5	2	1,00	6	4	0,75	7	7	0,86	8	34	0,94
1988	4	7	0,14	5	10	0,50	6	8	0,63	7	9	0,67	8	71	0,94
1989	4	7	0,29	5	14	0,71	6	10	0,90	7	5	0,80	8	57	0,89
1993	4	16	0,06	5	16	0,75	6	13	0,92	7	7	0,86	8	32	0,91
1994	4	0	-	5	0	-	6	0	-	7	1	0,00	8	0	-
1995	4	1	0,00	5	3	0,00	6	1	1,00	7	2	1,00	8	1	1,00
1997	4	0	-	5	0	-	6	1	1,00	7	0	-	8	0	-
1998	4	0	-	5	1	0,00	6	0	-	7	0	-	8	5	0,80
1999	4	0	-	5	0	-	6	1	0,00	7	1	1,00	8	9	0,78
2000	4	0	-	5	2	0,00	6	2	1,00	7	2	1,00	8	13	0,92
2001	4	5	0,40	5	3	0,67	6	6	-	7	2	1,00	8	18	0,89
2002	4	1	0,00	5	0	-	6	1	1,00	7	1	1,00	8	8	0,88
2003	4	7	0,71	5	4	0,75	6	3	1,00	7	7	0,86	8	20	0,90
2004	4	2	0,00	5	4	1,00	6	3	1,00	7	0	-	8	8	0,88
2005	4	5	0,20	5	7	1,00	6	3	0,33	7	4	0,75	8	39	1,00
2006	4	1	0,00	5	3	1,00	6	1	1,00	7	0	-	8	1	1,00
2007	4	1	0,00	5	0	-	6	0	-	7	0	-	8	0	-
2008	4	1	0,00	5	3	1,00	6	3	1,00	7	0	-	8	10	0,90
2009	4	0	-	5	0	-	6	6	1,00	7	5	1,00	8	9	0,78
2011	4	2	0,00	5	2	0,50	6	3	0,67	7	4	0,50	8	11	1,00
2012	4	5	0,20	5	10	0,20	6	8	0,63	7	5	1,00	8	16	0,75
2013	4	0	-	5	3	0,00	6	2	0,50	7	4	0,25	8	14	1,00
2014	4	3	0,00	5	1	0,00	6	0	-	7	1	1,00	8	6	0,83
2015	4	1	1,00	5	2	0,00	6	5	1,00	7	4	1,00	8	23	0,96
2016	4	2	0,50	5	5	0,80	6	5	0,80	7	0	-	8	12	1,00
2017	4	4	0,00	5	4	0,25	6	2	1,00	7	2	1,00	8	19	1,00
2018	4	3	0,00	5	2	1,00	6	2	1,00	7	4	1,00	8	25	0,96
2019	4	3	0,00	5	2	0,50	6	2	1,00	7	0	-	8	13	1,00
2020	4	4	0,00	5	1	1,00	6	1	1,00	7	2	1,00	8	9	1,00

Tableau 6. Nombre de phoques marqués par cohorte et par sexe, nombre de phoques observés à nouveau entre 1978 et 2021.

Cohorte	Individus marqués			Observés à nouveau de 1978 à 2021		
	Mâles	Femelles	Total	Mâles	Femelles	Total
1969	100	100	200	30	67	97
1970	100	100	200	48	102	150
1973	100	100	200	74	112	186
1974	300	700	1 000	45	69	114
1985	100	400	500	45	250	295
1986	100	400	500	57	240	297
1987	100	400	500	36	257	293
1989	10	500	510	5	301	306
1998	145	156	301	36	51	87
1999	243	258	501	78	96	174
2000	252	249	501	43	64	107
2001	235	267	502	32	61	93
2002	252	252	504	45	69	114
2014	323	378	701	1	31	32
2015	311	389	700	-	7	7
2016	314	388	702	-	1	1
Total	2 985	5 037	8 022	575	1 778	2 353

Tableau 7. Coefficient de survie (S_{glace}) utilisé pour tenir compte des nouveau-nés nés sur la glace qui se sont noyés avant les relevés dans le golfe.

Année	Survie	Année	Survie	Année	Survie
1960	1,0	1980	0,8	2000	0,7
1961	1,0	1981	1,0	2001	0,7
1962	1,0	1982	1,0	2002	0,4
1963	1,0	1983	0,5	2003	1,0
1964	1,0	1984	1,0	2004	1,0
1965	1,0	1985	1,0	2005	0,7
1966	1,0	1986	1,0	2006	0,1
1967	1,0	1987	1,0	2007	0,5
1968	1,0	1988	1,0	2008	0,6
1969	0,8	1989	1,0	2009	1,0
1970	1,0	1990	1,0	2010	0,6
1971	1,0	1991	0,9	2011	1,0
1972	0,9	1992	1,0	2012	1,0
1973	1,0	1993	0,8	2013	0,7
1974	1,0	1994	1,0	2014	0,9
1975	0,4	1995	0,2	2015	0,8
1976	0,8	1996	1,0	2016-2021	1,0
1977	1,0	1997	0,7	-	-
1978	0,6	1998	0,7	-	-
1979	1,0	1999	0,2	-	-

Tableau 8. Taux de mortalité moyens estimés et capacité de charge moyenne estimée (K) pour l'île de Sable, le plateau néo-écossais (colonies de l'île de Sable et de la côte combinées) et le golfe du Saint-Laurent (golfe). Les erreurs-types (ET) sont indiquées entre parenthèses et les intervalles de confiance à 95 % (IC), entre crochets. La valeur de K a été arrondie au centième près.

Emplacement	Mortalité (ET) [IC à 95 %]	K (ET) [IC à 95 %]
Plateau néo-écossais	0,0354 (0,0056) [0,0231-0,0449]	332 900 (24 200) [285 300-380 500]
Golfe	0,0254 (0,0115) [0,0200-0,0423]	88 800 (110 800) [42 500-584 600]
Île de Sable	0,0368 (0,0051) [0,0258-0,0455]	319 300 (23 000) [274 300-365 300]

Tableau 9. Estimations (modes a posteriori) par le modèle intégré de population de l'abondance totale, de l'échelle de dépendance à la densité (D) et de la forme (θ). D représente la densité (recrutement dans les modèles R et abondance totale dans les modèles N) à laquelle la survie dépendante de la densité est de 0,5.

Ajustées aux données jusqu'en 2016 (Rossi et al. 2021)

Modèle	Abondance de 2016 sur le plateau	Abondance de 2016 dans le golfe	Plateau : D	Golfe : D	Plateau : θ	Golfe : θ
R	341 500	47 680	22,5	5,3	0,70	2,57
N	349 700	51 680	116,2	28,9	0,75	2,60

Ajustées aux données jusqu'en 2021

Modèle	Abondance de 2016 sur le plateau	Abondance de 2016 dans le golfe	Plateau : D	Golfe : D	Plateau : θ	Golfe : θ
R	286 800	52 558	17,1	3,0	0,97	1,22
N	289 000	54 600	85,8	15,2	1,11	1,29
R-DI	278 000	53 000	31,9	3,9	1,74	1,30
N-DI	280 400	55 100	163,0	20,2	2,68	1,38

Tableau 10. Niveaux de récolte ayant une probabilité de 80 % que la population reste supérieure à N_{70} pour le plateau néo-écossais (Plateau) et le golfe du Saint-Laurent (Golfe).

Proportion de nouveau-nés dans la récolte	Plateau	Golfe	Total
0,50	22 500	1 700	24 200
0,90	60 200	7 100	67 300
0,95	68 600	8 700	77 300

FIGURES

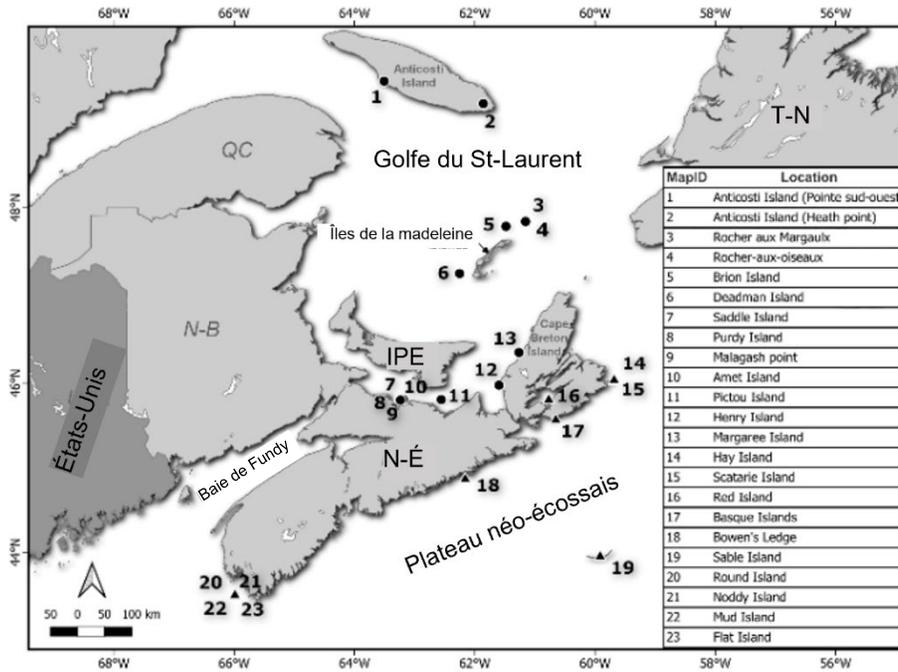


Figure 1. Sud du golfe du Saint-Laurent et plateau néo-écossais illustrant les emplacements des colonies de phoques gris de l'île de Sable, de la côte de la Nouvelle-Écosse (▲) et du golfe du Saint-Laurent (●).

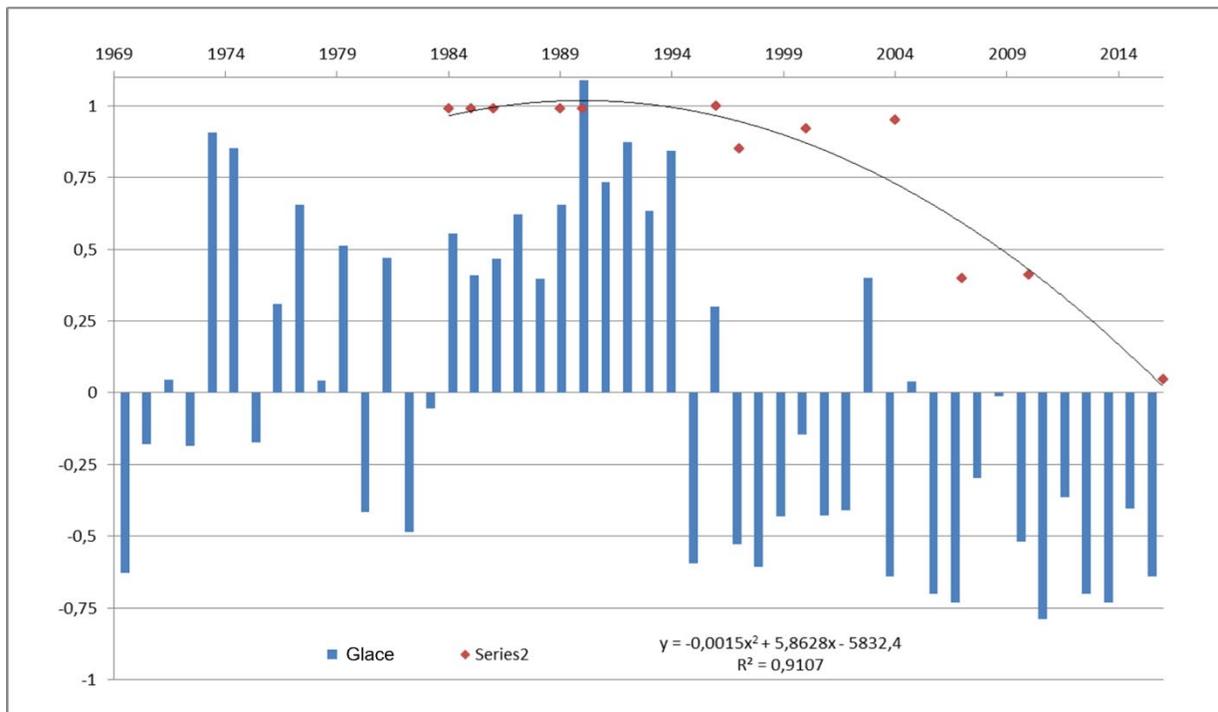


Figure 2. Proportion de phoques mettant bas sur la glace par rapport à l'anomalie de la glace (indice de la glace; Hammill et al. 2017). Les données sur les glaces proviennent d'Environnement Canada.

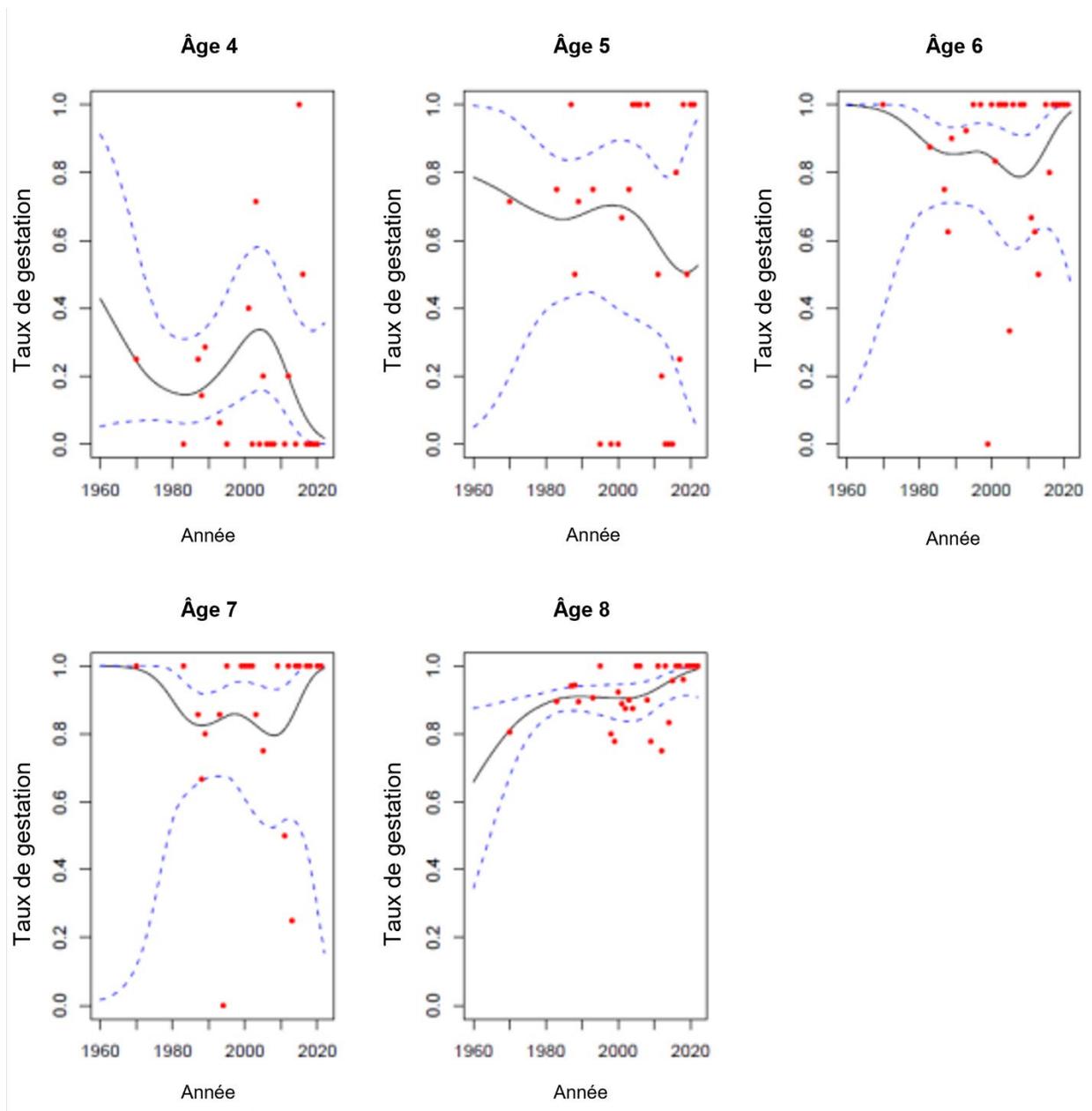


Figure 3. Taux de reproduction par âge (cercles rouges) et taux lissés non paramétriques (ligne pleine) de 1969 à 2020 pour les âges 4 à 8+ lorsque les phoques ont été prélevés. Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95 %.

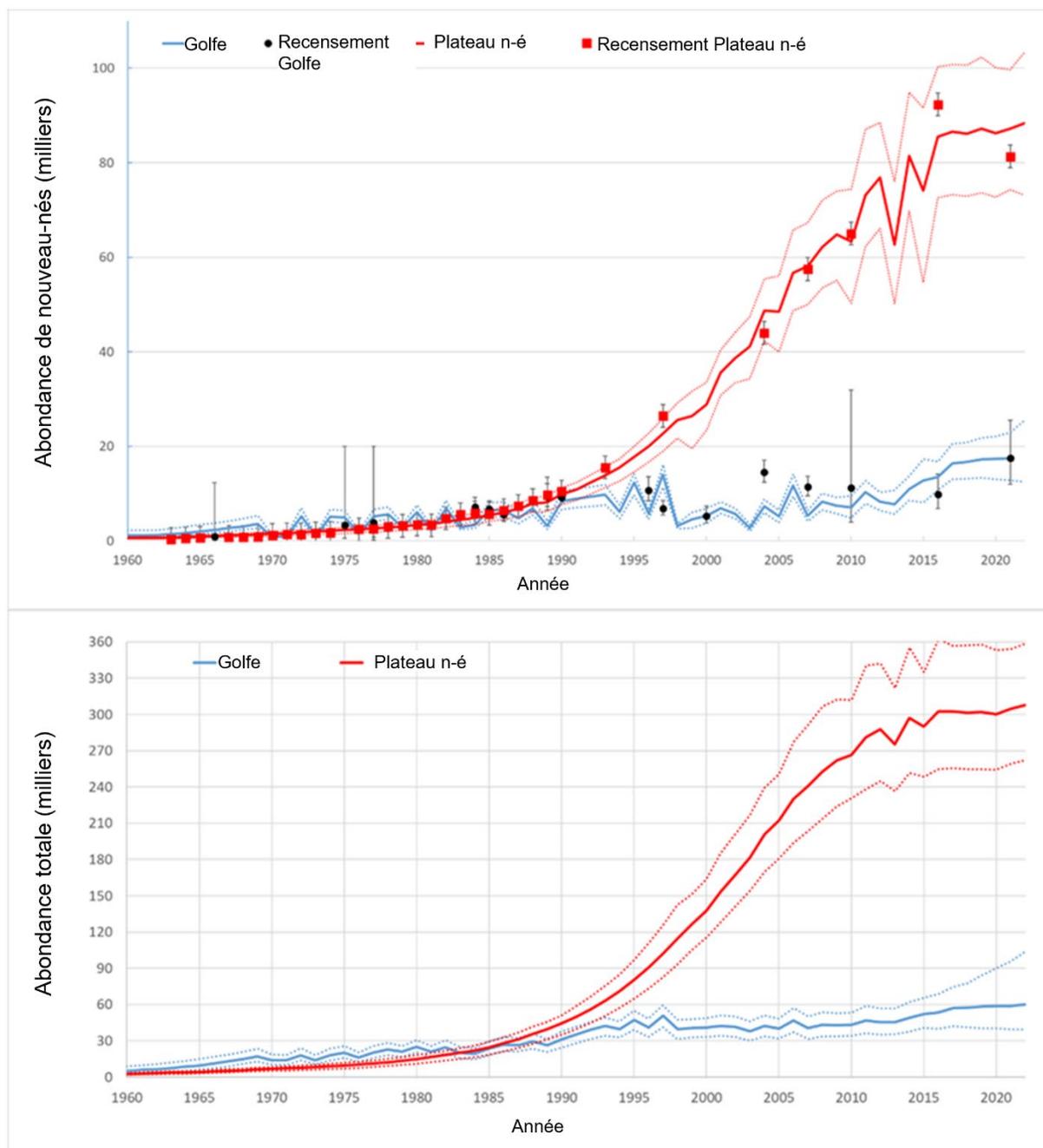


Figure 4. Estimations par le modèle déterministe de la production de nouveau-nés (en haut) pour le plateau néo-écossais (Plateau n-é) et le golfe du Saint-Laurent (Golfe) et estimations de l'abondance totale (en bas), avec un IC à 95 % sous forme de lignes pointillées et estimations des relevés (points et carrés), avec un IC à 95 % sous forme de barres d'erreur.

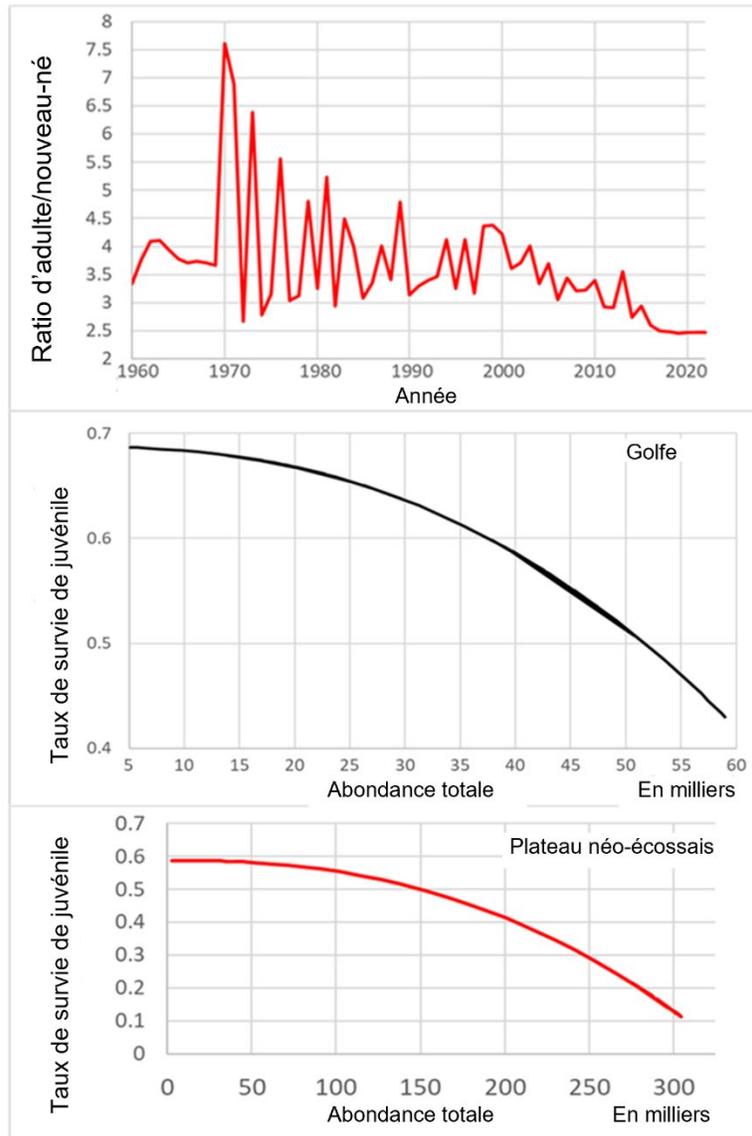


Figure 5. Variation du rapport estimé entre les animaux d'âge 1+ et les nouveau-nés dans la population entre 1960 et 2021, d'après le modèle de population déterministe (en haut). Variation de la survie des juvéniles avec les changements de l'abondance liés à des facteurs dépendants de la densité dans le golfe (au milieu) et les changements de la survie des juvéniles dépendante de la densité sur le plateau néo-écossais (en bas).

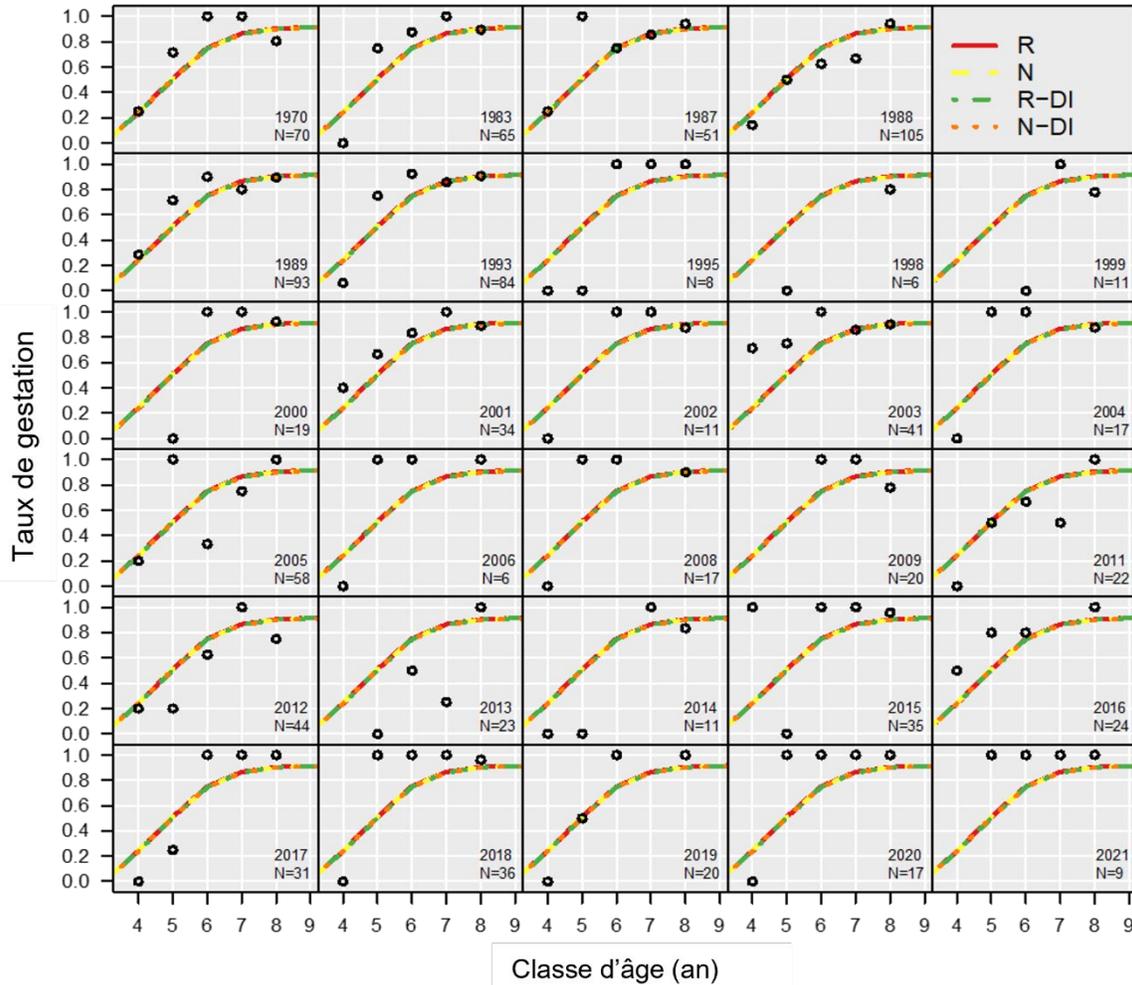


Figure 6. Ajustements (lignes) du modèle intégré de population (MIP) aux taux de gestation observés (cercles) à partir d'échantillons prélevés dans le golfe du Saint-Laurent les années où la taille de l'échantillon (N) est supérieure à 1. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

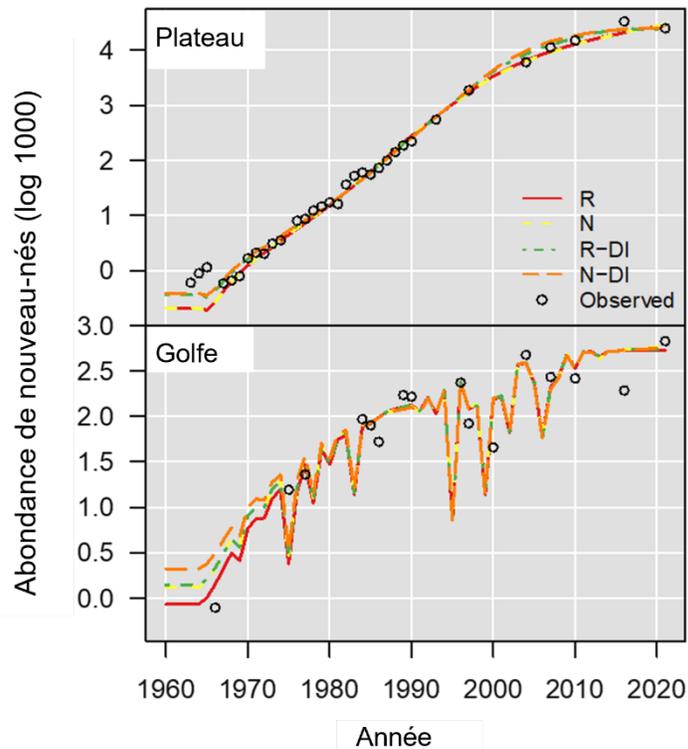


Figure 7. Ajustements (lignes) du modèle intégré de population (IPM) aux estimations (cercles) du relevé sur l'abondance de nouveau-nés dans les troupeaux du plateau néo-écossais (Plateau) et du golfe du Saint-Laurent (Golfe), de 1960 à 2021. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

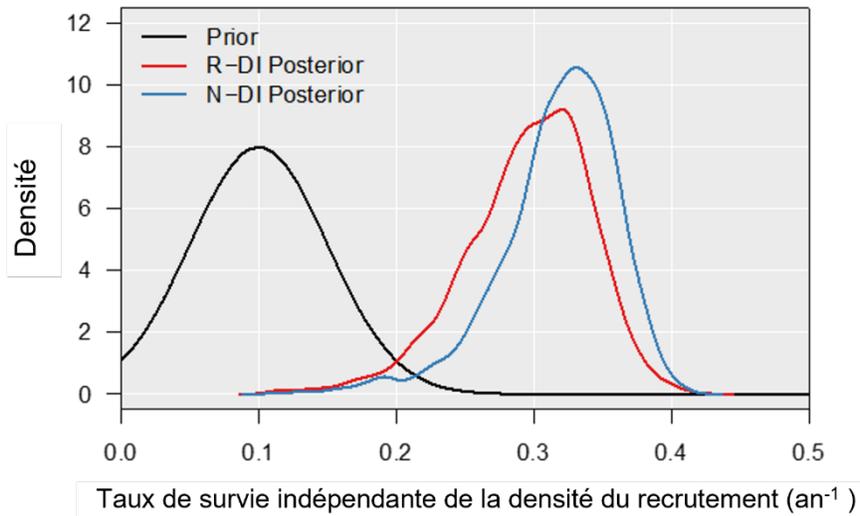


Figure 8. Distributions a priori et a posteriori du taux de survie indépendante de la densité, du recrutement à l'âge 1. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

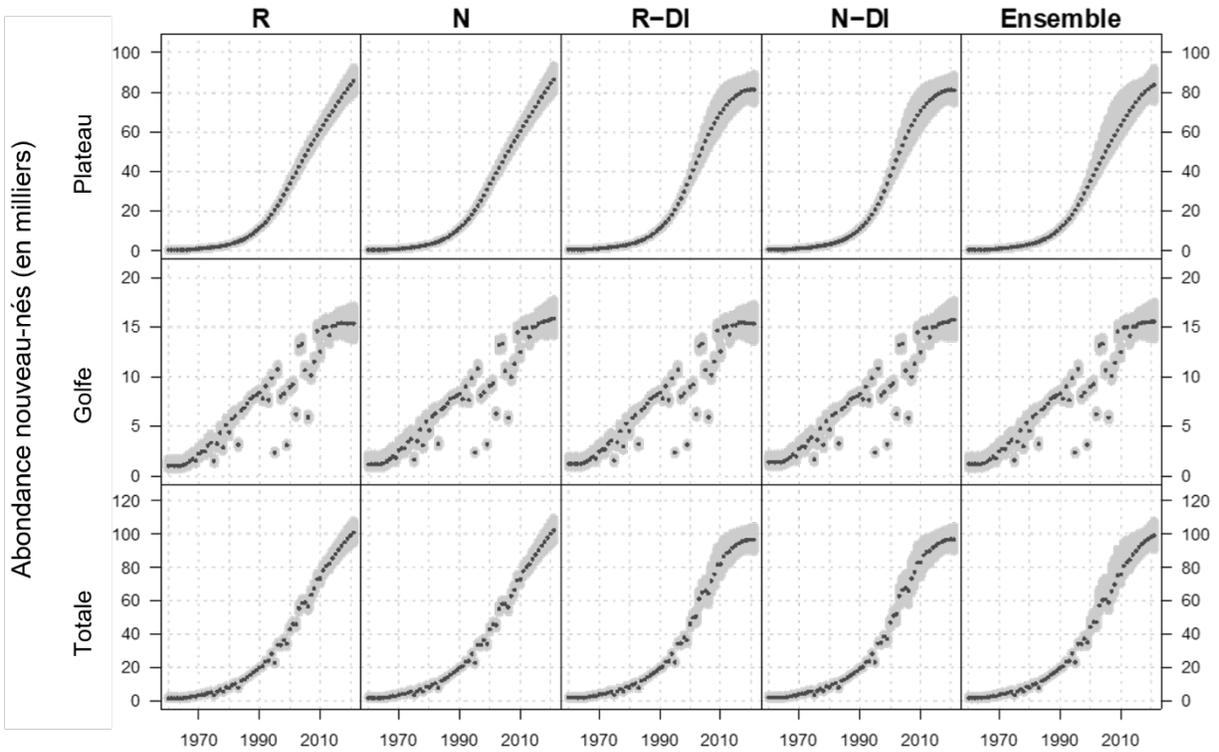


Figure 9. Estimations par le modèle intégré de population de la production de nouveau-nés pour le troupeau du plateau néo-écossais (Plateau) (ligne du haut), le troupeau du golfe (ligne du milieu) et la population totale (ligne du bas). Les points représentent les modes a posteriori, et les régions ombrées indiquent l'intervalle central d'incertitude à 95 %. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie dépendante de la densité du recrutement, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

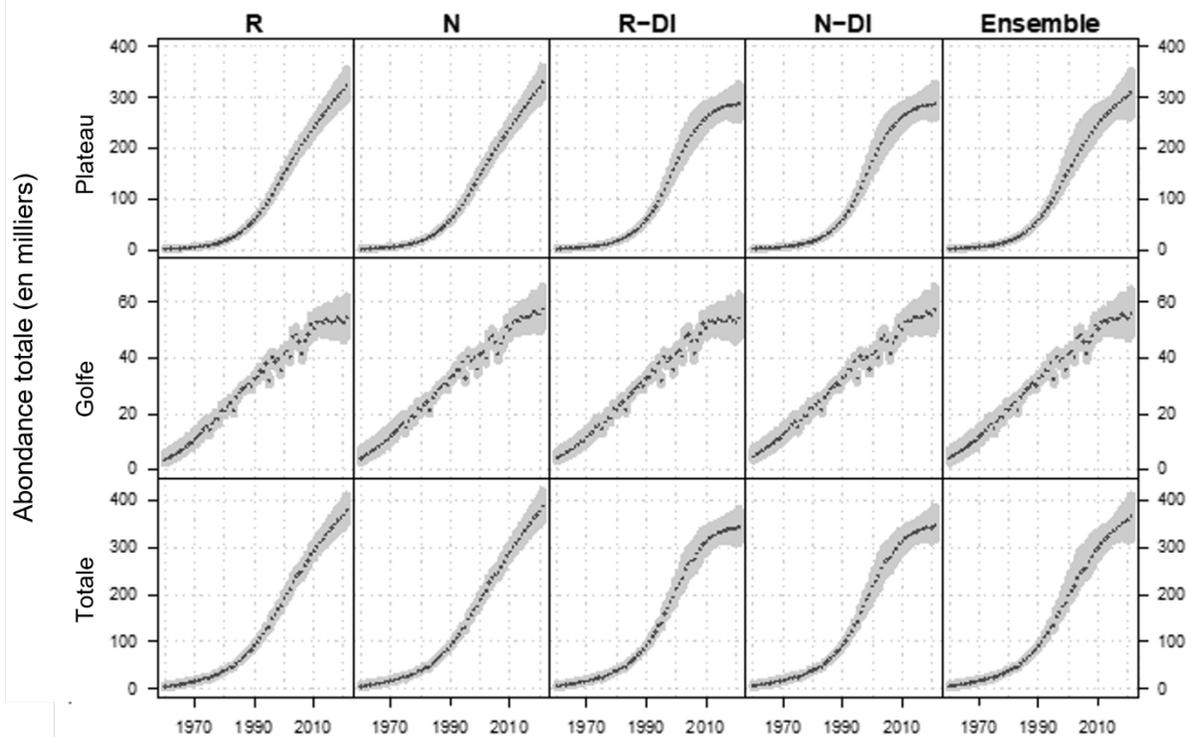


Figure 10. Estimations par le modèle intégré de population de l'abondance pour le troupeau du plateau néo-écossais (Plateau) (ligne du haut), le troupeau du golfe (ligne du milieu) et la population totale (ligne du bas). Les points représentent les modes a posteriori, et les régions ombrées indiquent l'intervalle central d'incertitude à 95 %. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

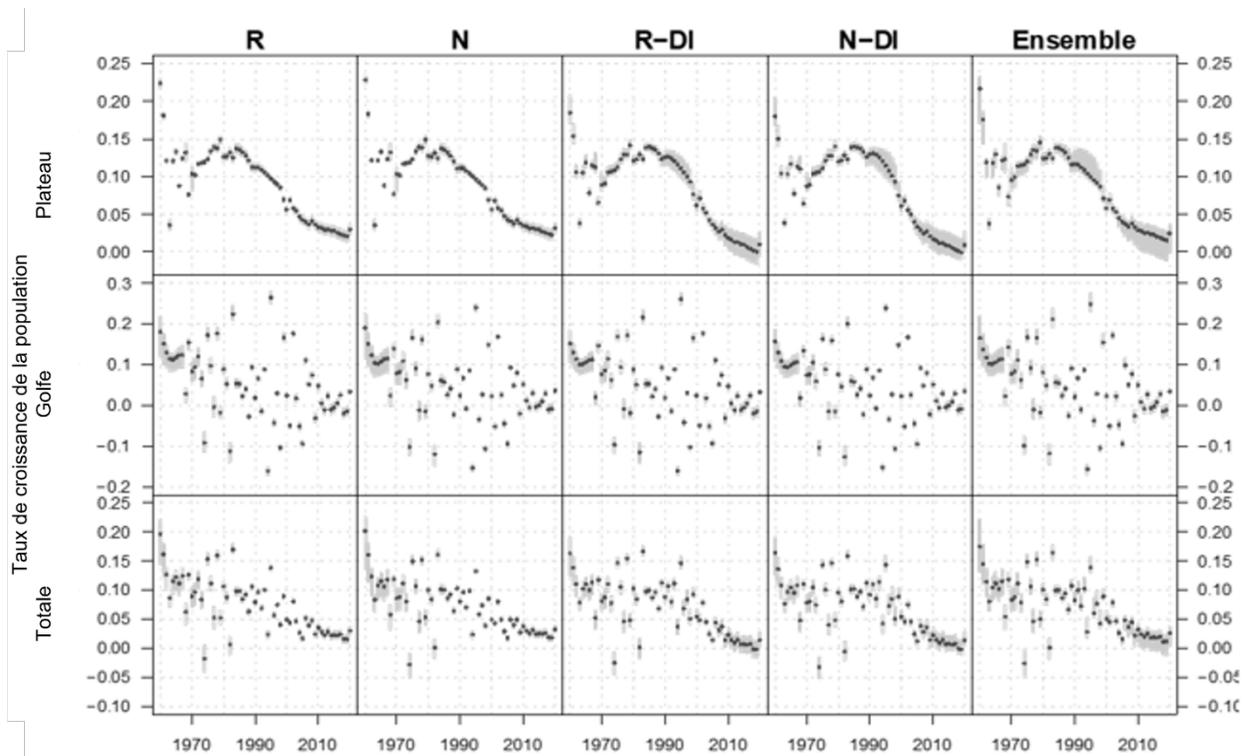


Figure 11. Estimations par le modèle intégré de population de la croissance de la population pour le troupeau du plateau de néo-écossais (Plateau) (ligne du haut), le troupeau du golfe (Golfe) (ligne du milieu) et la population totale (ligne du bas). Les points représentent les modes a posteriori, et les régions ombrées indiquent l'intervalle central d'incertitude à 95 %. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée. Ensemble = estimations combinées de tous les modèles.

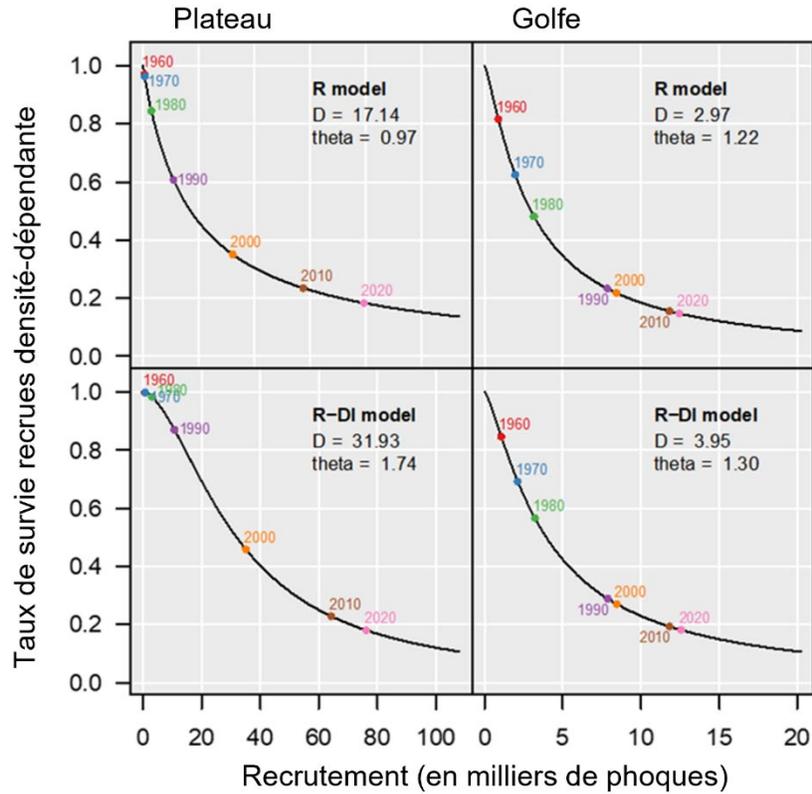


Figure 12. Estimation de la relation entre le recrutement des phoques gris (abondance des jeunes de l'année après sevrage et prélèvements par la chasse/science/nuisance/prise accidentelle/abattage) et la composante dépendante de la densité de la survie des recrues pour chaque troupeau (colonnes), par le modèle R (ligne du haut) et par le modèle R-DI (ligne du bas). Les points sur les courbes représentent les estimations des différentes années. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

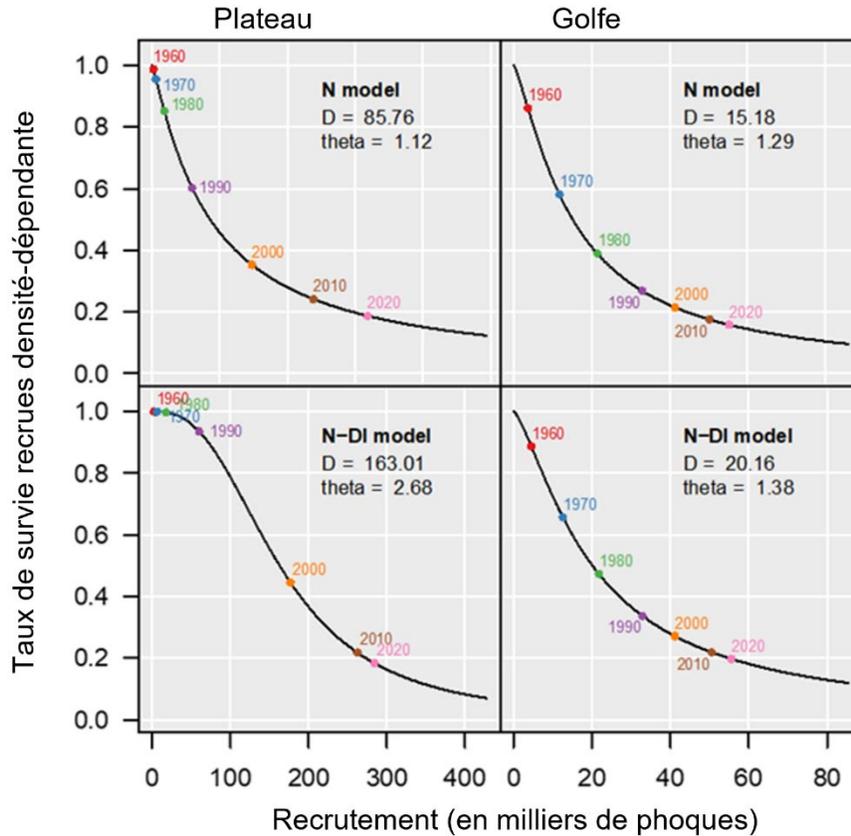


Figure 13. Estimation de la relation entre l'abondance du phoque gris et la composante dépendante de la densité de la survie des recrues pour chaque troupeau (colonnes), par le modèle N (ligne du haut) et par le modèle N-DI (ligne du bas). Les points sur les courbes représentent les estimations des différentes années. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

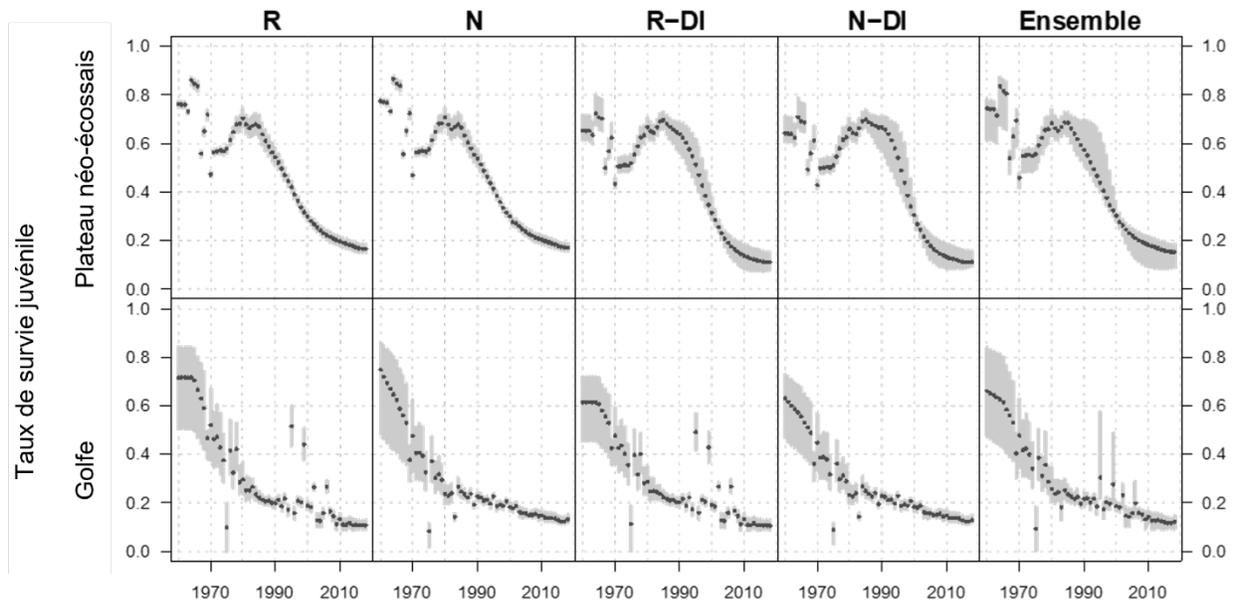


Figure 14. Estimation de la proportion de chaque cohorte ayant survécu du sevrage à l'âge 4. Les régions ombrées représentent les modes a posteriori. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée. Ensemble = estimations combinées de tous les modèles.

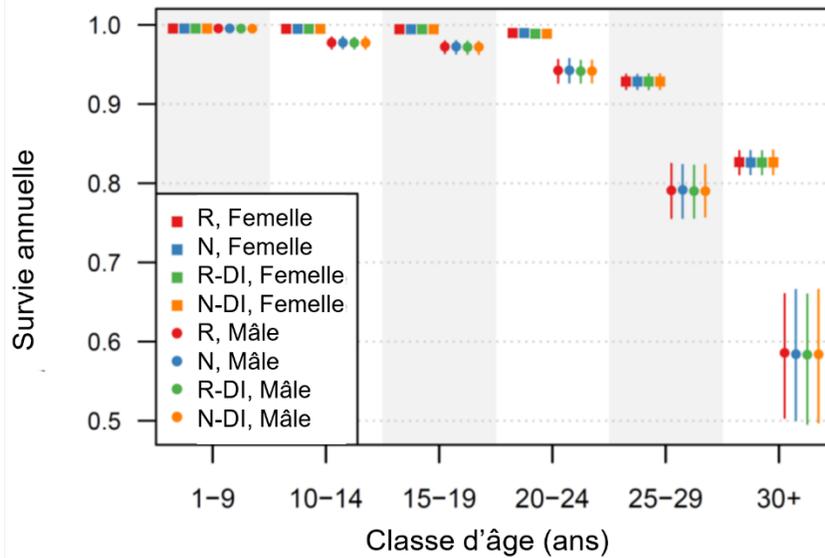


Figure 15. Estimations par le modèle intégré de population de la survie annuelle par sexe pour six classes d'âge. Les points représentent les modes a posteriori, et les lignes indiquent l'intervalle a posteriori central à 95 %. Exécutions des modèles : R = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance des animaux sevrés (recrutement), mortalité indépendante de la densité fixe (tableau 3); N = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité fixe; R-DI = survie des recrues dépendante de la densité, mortalité indépendante de la densité estimée; N-DI = survie dépendante de la densité et influencée par l'abondance totale, mortalité indépendante de la densité estimée.

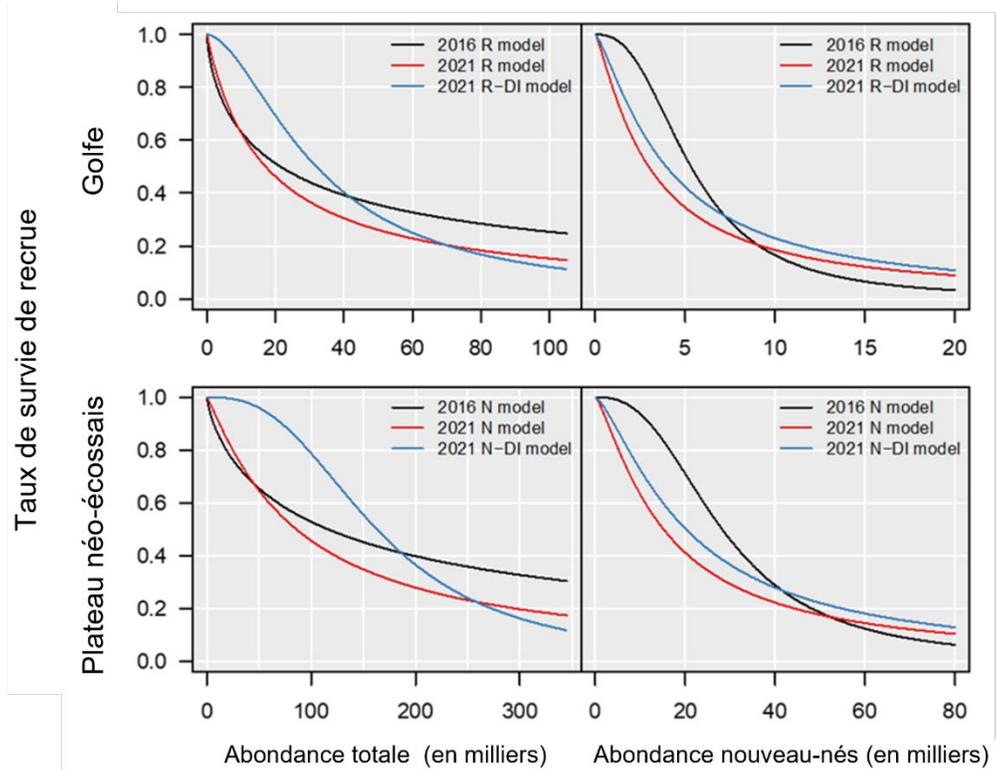


Figure 16. Estimation des relations de densité-dépendance à partir des modèles intégrés de population ajustés aux données de 1960 à 2016 (ligne noire) et de 1960 à 2021 (lignes rouge et bleue). Le recrutement est le nombre de jeunes de l'année vivants après la récolte hivernale.

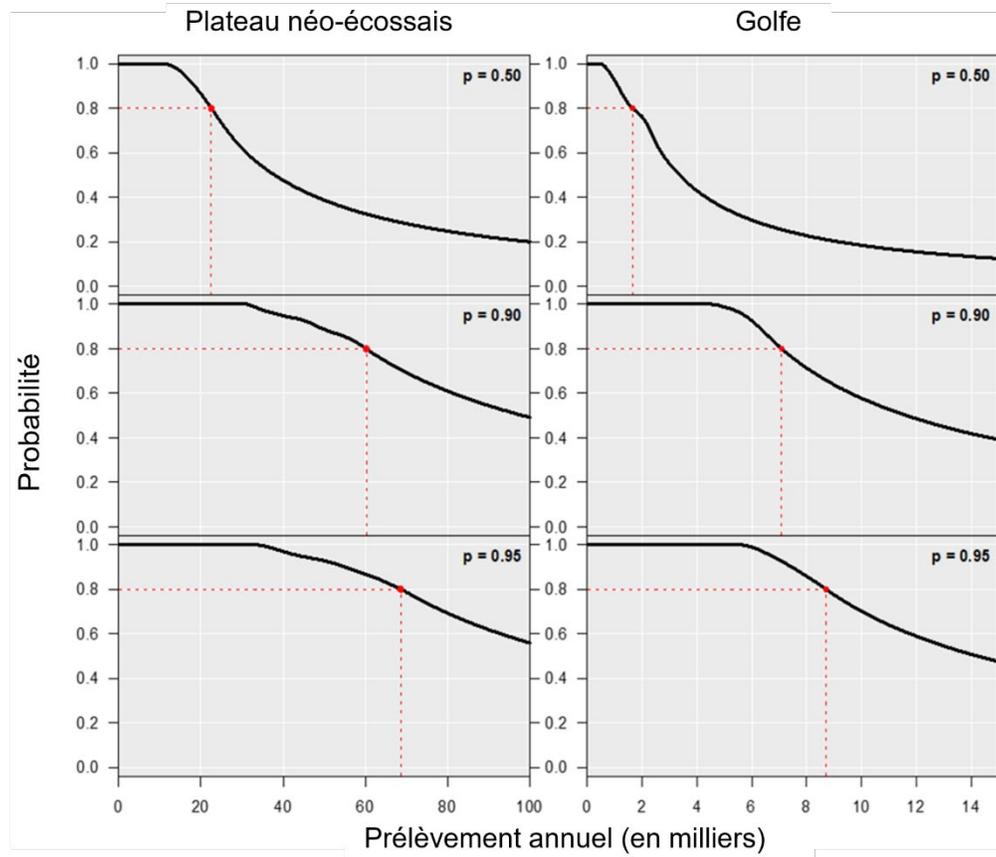


Figure 17. Niveaux de prélèvement (en milliers) qui auraient une probabilité de 0,8 (80 %) que la population reste au-dessus de N_{70} pour différentes compositions selon l'âge de la récolte. Les scénarios ont examiné une proportion (p) de : $p = 0,95$ qui représente une récolte composée à 95 % de jeunes de l'année/5 % d'animaux d'âge 1+; $p = 0,9$ qui représente une récolte composée à 90 % de jeunes de l'année/10 % d'animaux d'âge 1+; et $p = 0,5$, qui consiste en une récolte composée à 50 % de jeunes de l'année/50 % d'animaux d'âge 1+.

ANNEXE A

Tableau A1. Prélèvements de phoques gris. JA = jeunes de l'année, 1+ = jeunes âgés d'un an et plus.

Plateau néo-écossais						
ANNÉE	Nuisibles	Science	JA	1+	Abattage 1+	Abattage JA
1960	0	0	0	0	0	0
1961	0	0	0	0	0	0
1962	0	0	0	0	0	0
1963	0	0	0	0	0	0
1964	0	0	0	0	0	0
1965	0	0	0	0	0	0
1966	0	0	0	0	0	0
1967	0	0	0	0	0	0
1968	0	0	0	0	0	0
1969	0	0	0	0	0	0
1970	43	2	0	0	0	0
1971	1	12	0	0	0	0
1972	0	0	0	0	0	0
1973	0	0	0	0	0	0
1974	0	2	0	0	0	0
1975	22	0	0	0	0	0
1976	0	9	0	0	0	0
1977	0	69	0	0	0	0
1978	0	0	0	0	0	0
1979	0	0	0	0	0	0
1980	0	0	0	0	0	0
1981	0	69	0	0	0	0
1982	0	0	0	0	0	0
1983	0	214	0	0	0	0
1984	0	20	0	0	0	0
1985	0	0	0	0	0	0
1986	0	0	0	0	0	0
1987	0	0	0	0	0	0
1988	0	46	0	0	0	0
1989	0	477	0	0	0	0
1990	0	197	0	0	0	0
1991	0	0	0	0	0	0
1992	0	6	0	0	0	0
1993	0	0	0	0	0	0
1994	0	0	0	0	0	0
1995	0	0	0	0	0	0
1996	0	24	0	0	0	0
1997	0	7	0	0	0	0
1998	0	0	0	0	0	0
1999	1 638	0	0	0	0	0
2000	1 743	0	0	0	0	0
2001	1 820	0	0	0	0	0
2002	1 953	0	0	0	0	0
2003	2 079	0	0	0	0	0
2004	2 660	0	0	0	0	0
2005	3 105	0	0	0	0	0
2006	3 437	0	0	0	0	0
2007	3 373	0	0	0	0	0
2008	3 334	0	0	0	0	0
2009	3 381	0	0	0	0	0
2010	3 421	0	0	0	0	0
2011	3 579	0	0	0	0	0
2012	3 681	0	0	0	0	0
2013	3 081	0	0	0	0	0
2014	3 081	0	0	0	0	0
2015	3 200	0	0	0	0	0
2016	3 294	0	0	0	0	0
2017	3 365	0	0	0	0	0
2018	3 460	0	0	0	0	0
2019	3 571	0	0	0	0	0
2020	0	0	0	0	0	0
2021	0	0	0	0	0	0

Golfe

ANNÉE	Nuisibles	Science	JA	1+	Abattage 1+	Abattage JA
1960	0	0	0	0	0	0
1961	0	0	0	0	0	0
1962	0	0	0	0	0	0
1963	0	0	0	0	0	0
1964	0	0	0	0	0	0
1965	0	0	0	0	0	0
1966	0	0	0	0	0	0
1967	0	0	0	0	0	0
1968	0	0	0	0	0	0
1969	0	0	0	0	159	485
1970	0	22	0	0	0	70
1971	0	0	0	0	45	361
1972	0	0	0	0	80	191
1973	0	0	0	0	39	127
1974	0	1	0	0	75	560
1975	0	1	0	0	447	1 238
1976	0	1	0	0	16	79
1977	0	0	0	0	308	673
1978	0	0	0	0	57	267
1979	0	9	0	0	190	215
1980	0	0	0	0	336	994
1981	0	0	0	0	552	1 242
1982	0	199	0	0	880	961
1983	0	12	0	0	814	1 721
1984	0	12	0	0	135	96
1985	0	0	0	0	141	113
1986	0	230	0	0	402	180
1987	0	249	0	0	456	593
1988	0	298	0	0	379	90
1989	0	45	0	0	138	1 700
1990	0	16	50	0	48	38
1991	0	0	50	0	0	0
1992	0	260	50	0	0	0
1993	0	6	50	0	0	0
1994	0	39	50	0	0	0
1995	0	5	50	0	0	0
1996	0	33	50	0	0	0
1997	0	25	50	0	0	0
1998	0	20	50	0	0	0
1999	0	69	50	0	0	0
2000	0	89	50	0	0	0
2001	0	39	50	0	0	0
2002	0	100	50	0	0	0
2003	0	13	50	0	0	0
2004	0	93	50	0	0	0
2005	0	12	579	0	0	0
2006	0	28	1 027	0	0	0
2007	0	87	879	0	0	0
2008	0	100	210	0	0	0
2009	0	0	0	0	0	0
2010	0	150	58	25	0	0
2011	0	186	200	18	0	0
2012	0	102	200	18	0	0
2013	14	51	200	18	5	20
2014	0	91	82	0	0	0
2015	0	63	872	46	0	0
2016	0	72	1 531	81	0	0
2017	3	90	1 350	71	0	0
2018	2	60	61	3	0	0
2019	0	66	1 174	62	0	0
2020	0	127	2 023	106	0	0
2021	0	75	222	12	0	0
