



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 2023/068

Région du Québec

Estimation de l'abondance des phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest à l'aide d'une approche de modélisation bayésienne

M. Tim. Tinker¹, Garry B. Stenson², Arnaud Mosnier³ et Mike O. Hammill³

¹ Nhydra Ecological Consulting,
St. Margarets Bay (N.-É.) B3Z 2G6.

² Pêches et Océans Canada
Direction des sciences
C. P. 5667
St. John's (Terre-Neuve-et-Labrador) A1C 5X1

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

Avant-propos

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

Publié par :

Pêches et Océans Canada
Secrétariat canadien des avis scientifiques
200, rue Kent
Ottawa (Ontario) K1A 0E6

<http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/>
csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca



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

ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-68921-0 N° cat. Fs70-5/2023-068F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Tinker, M.T., Stenson, G.B., Mosnier, A., et Hammill, M.O. 2023. Estimation de l'abondance des phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest à l'aide d'une approche de modélisation bayésienne. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2023/068. iv + 60 p.

Also available in English :

Tinker, M.T., Stenson, G.B., Mosnier, A., and Hammill, M.O. 2023. Estimating Abundance of Northwest Atlantic Harp Seal Using a Bayesian Modelling Approach. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2023/068. iv + 56 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
MÉTHODES.....	4
INTRANTS	4
Estimations de la production de petits	4
Taux de reproduction	6
Structure selon l'âge	6
Prises	7
Mortalité des jeunes de l'année liée à la glace	8
Indice environnemental global (indice climatique de Terre-Neuve-et-Labrador)	9
DESCRIPTION DU MODÈLE	10
MODÈLE DE PROCESSUS.....	11
Fécondité	11
Survie face à des risques concurrents : vue d'ensemble.....	12
Risques de référence propres à l'âge	12
Risques liés à l'anomalie de la glace (juvéniles).....	13
Risques liés à la chasse et aux prises accessoires	14
Survie annuelle nette	14
Dynamique estimative de la population	15
Prévision de la répartition par âge, du nombre de petits et de la mortalité due à la chasse et aux prises accessoires.....	15
MODÈLE DE DONNÉES	16
AJUSTEMENT DU MODÈLE	18
SIMULATIONS DU MODÈLE.....	19
RÉSULTATS.....	20
DISCUSSION.....	36
RÉFÉRENCES CITÉES	43
ANNEXES.....	47

RÉSUMÉ

Lors d'un récent examen de l'état de la population de phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest, l'ajustement du modèle aux estimations des relevés aériens concernant la production de petits et les taux de reproduction annuels était médiocre par rapport aux évaluations précédentes, ce qui indique l'existence de problèmes sous-jacents liés aux hypothèses ou à la structure du modèle. Dans cette étude, un nouveau modèle hiérarchique bayésien état-espace a été adapté aux mêmes données sur la production de petits, la fécondité annuelle, les prélèvements d'origine humaine et les conditions environnementales utilisées dans l'évaluation précédente pour produire des estimations annuelles de la production de petits et de l'abondance totale de 1952 à 2019. Des données sur la structure des âges basées sur des échantillons aléatoires ont également été incluses, et le modèle de processus a intégré la stochasticité environnementale et plusieurs autres améliorations. Les estimations du nouveau modèle étaient similaires à celles du modèle précédent jusqu'en 1990, mais elles ont ensuite divergé, indiquant que la population a atteint un pic en 1997, avec 6,6 millions d'individus, soit près d'une décennie plus tôt que ce qui avait été modélisé dans les évaluations précédentes. Après une période de déclin due à des prises élevées et à de mauvaises conditions de glace, le nouveau modèle fournit une estimation de l'abondance de 4,7 (intervalle de crédibilité [IC] à 95 % : 3,7 à 5,7) millions en 2019, par rapport à une estimation de 7,6 (IC à 95 % : 6,6 à 8,8) millions lors de la dernière évaluation. Les estimations plus faibles de l'abondance récente reflètent une mortalité juvénile plus élevée et plus variable après 2000 en raison d'une combinaison de facteurs dépendant de la densité et de facteurs indépendants de la densité ayant un effet sur la survie des juvéniles. Le nouveau modèle suggère également un déclin des niveaux d'abondance à l'équilibre (K) de 7,6 (IC à 95 % : 7,4 à 7,8) millions de phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest avant 2000 à 6,8 (IC à 95 % : 6,7 à 6,9) millions d'animaux après 2000.

Mots clés : phoque du Groenland, *Pagophilous groenlandicus*, abondance, changement climatique, modèle bayésien, dynamique de la population, production de petits.

INTRODUCTION

Le phoque du Groenland (*Pagophilus groenlandicus*) est un phocidé migrateur de taille moyenne dont l'aire de répartition s'étend sur les régions du plateau continental de l'Atlantique Nord. Il s'agit du pinnipède le plus abondant de l'Atlantique Nord (Hammill et Stenson 2022). La population de l'Atlantique Nord-Ouest est l'une des trois populations présentes dans cette zone et est beaucoup plus importante que les deux autres (populations de la mer du Groenland et de la mer Blanche), qui comptent ensemble moins de 2 millions d'individus (Stenson *et al.* 2020b).

La population de l'Atlantique Nord-Ouest passe l'été dans l'est de l'Arctique canadien et dans les eaux adjacentes, mais migre vers le sud le long de la côte canadienne à l'automne pour passer l'hiver et se reproduire au large du nord-est de Terre-Neuve et dans le golfe du Saint-Laurent (figure 1) [Sergeant 1991; Stenson et Hammill 2014]. Les phoques du Groenland ont besoin de la banquise pour mettre bas et pour nourrir leurs petits. Après le sevrage, le jeune phoque du Groenland, qui a maintenant mué et que l'on appelle « brasseur », utilise la glace comme plateforme de repos pendant plusieurs semaines. Les phoques du Groenland font l'objet d'une chasse commerciale principalement au cours de leur première année (on les appelle alors les « jeunes de l'année », ou « JA »). Ils font également l'objet de prises accessoires dans les pêches commerciales (Stenson et Upward 2020).

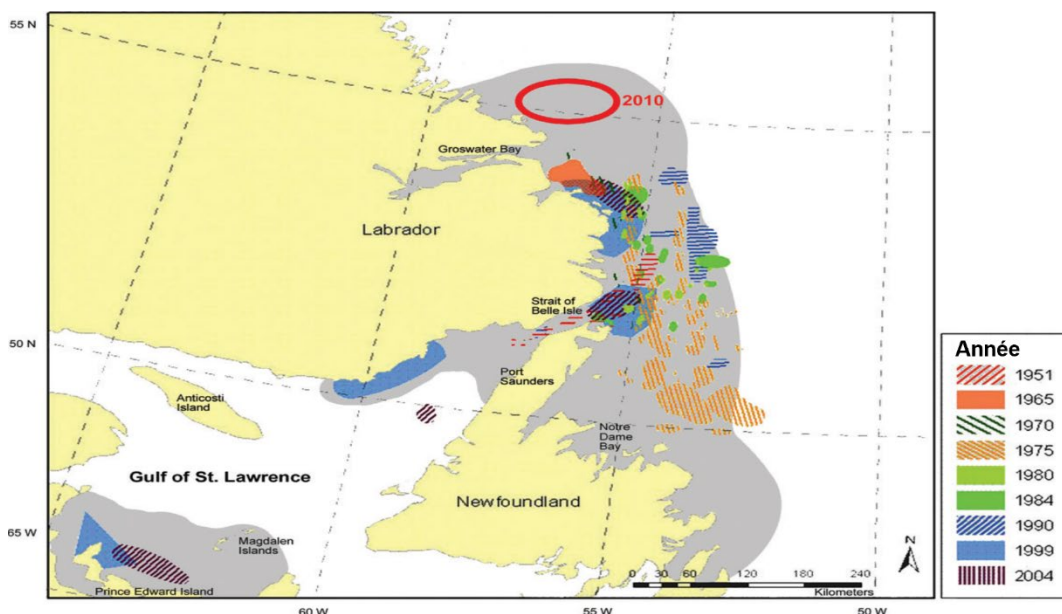


Figure 1. Carte de la zone d'étude montrant les emplacements des aires de mise bas des phoques du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest (Stenson et Hammill 2014).

La reproduction et l'abondance des phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest ont fait l'objet d'études approfondies depuis les années 1950 (p. ex., Fisher 1954; Sergeant et Fisher 1960; Sergeant 1975; Bowen *et al.* 1981; Bowen et Sergeant 1983; Myers et Bowen 1989; Sergeant 1991; Sjare *et al.* 2000; Stenson et Hammill 2014; Stenson *et al.* 2014, 2016, 2020a). Au cours des 50 dernières années, la dynamique de la population et le total autorisé des captures ont été estimés à l'aide de variantes d'un modèle démographique déterministe structuré selon l'âge (Shelton *et al.* 1992; Healey et Stenson 2000; Stenson *et al.* 2003, Hammill et Stenson 2010, Stenson et Hammill 2014). Ce modèle de population à trois paramètres (appelé « modèle déterministe ») a été ajusté aux estimations indépendantes sur le terrain de la production de petits et des taux de reproduction par âge, en tenant compte des

prélèvements annuels dans la population. Plus récemment, il a également inclus les conditions environnementales qui devraient influencer la dynamique de la population de phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest (Hammill *et al.* 2014, 2015, 2021). La structure de base consistait en un modèle de processus en temps discret décrivant le rendement reproductif annuel et la survie de 27 classes d'âge : jeunes de l'année, classes d'âge d'une année à partir de l'âge de 1 an jusqu'à 25 ans, avec tous les animaux de plus de 26 ans combinés dans une seule classe. Les animaux âgés de 8 ans et plus ont été regroupés et un taux de reproduction correspondant à l'estimation regroupée leur a été attribué.

Plusieurs sources de mortalité ont été incluses dans le modèle de processus, y compris la mortalité de base (classe d'âge 0 et phoques âgés d'un an et plus [1+]), les effets dépendant de la densité, la mortalité des JA dans les aires de mise bas en raison de la réduction de la couverture de glace, et diverses sources de prélèvements d'origine humaine, y compris les prises déclarées, les prises accessoires et le nombre de phoques tués, mais non débarqués pendant la chasse (c'est-à-dire abattus et perdus) au Canada et au Groenland. Les paramètres inconnus qui déterminent la dynamique du modèle de processus ont été estimés en fonction de l'ajustement à des ensembles de données observées sur le nombre de petits et les taux de gestation des femelles; aucune donnée de relevé n'est disponible pour l'abondance de la population adulte.

Le modèle déterministe a relativement bien réussi à prédire les estimations de petits jusqu'au début des années 2000; cependant, à partir du milieu des années 2000 jusqu'en 2019, le modèle a moins bien réussi à capturer la variation observée dans les estimations de la production de petits et a montré des changements marqués dans le profil et la tendance d'abondance par rapport aux évaluations antérieures (Figure 2A). L'ajustement du modèle aux données de 1952-2014 a montré une population se rétablissant lentement de 1972 à environ 1982, puis augmentant rapidement, atteignant un pic de 7,8 millions d'animaux en 2008 avant de décliner légèrement pour atteindre 7,4 millions d'animaux en 2014 (Hammill *et al.* 2015). L'ajustement du modèle à la nouvelle estimation du relevé de la production de petits à partir de 2017 et aux données mises à jour sur le taux de reproduction et les prélèvements jusqu'en 2019 a donné une vision très différente des tendances de la population, avec un rétablissement commençant à partir d'un niveau plus élevé en 1972 et se poursuivant jusqu'en 1982, puis augmentant rapidement pour atteindre un pic d'environ 5,5 millions en 1997 et se stabilisant à ce niveau jusqu'en 2010; une légère baisse a alors été observée, suivie d'une période de croissance renouvelée pour atteindre 7,6 millions d'animaux en 2019 (Hammill *et al.* 2021; figure 2B).

Plusieurs raisons ont été avancées pour expliquer les divergences entre les projections des modèles, notamment une plus grande variabilité de la couverture de glace et des conditions environnementales au cours des dernières années, qui pourrait affecter à la fois les taux de gestation et la survie des juvéniles, ainsi que les limites de la structure des modèles. Les limites structurelles du modèle déterministe incluent, notamment : 1) l'absence de prise en compte ou d'inclusion formelle de la stochasticité environnementale dans le modèle de processus, en particulier pour les taux de survie des juvéniles et les taux de gestation. La variation des taux de gestation est prise en compte, mais n'est pas estimée dans le cadre de l'ajustement du modèle; elle est plutôt calculée séparément à l'aide d'un algorithme de lissage non paramétrique qui empêche la dissociation de l'erreur de l'observateur et de l'erreur du processus; 2) un rapport fixe présumé (basé sur la littérature) entre les taux de survie des juvéniles et les taux de survie des adultes, et l'absence de variation en fonction de l'âge dans la survie des adultes (Hammill *et al.* 2015). Dans Hammill *et al.* (2021), cette hypothèse a été légèrement assouplie en fixant le taux de survie des adultes et en permettant ensuite au modèle d'estimer un taux de survie des juvéniles constant au cours de la série chronologique; 3) des valeurs fixes et ponctuelles pour

plusieurs autres paramètres du modèle, y compris la forme de la fonction dépendant de la densité pour les taux de survie des juvéniles et de reproduction et la mortalité due aux anomalies de la couverture de glace; 4) des méthodes d'ajustement du modèle qui ne permettent pas de distinguer la variance due aux erreurs de processus de la variance due aux erreurs de l'observateur.

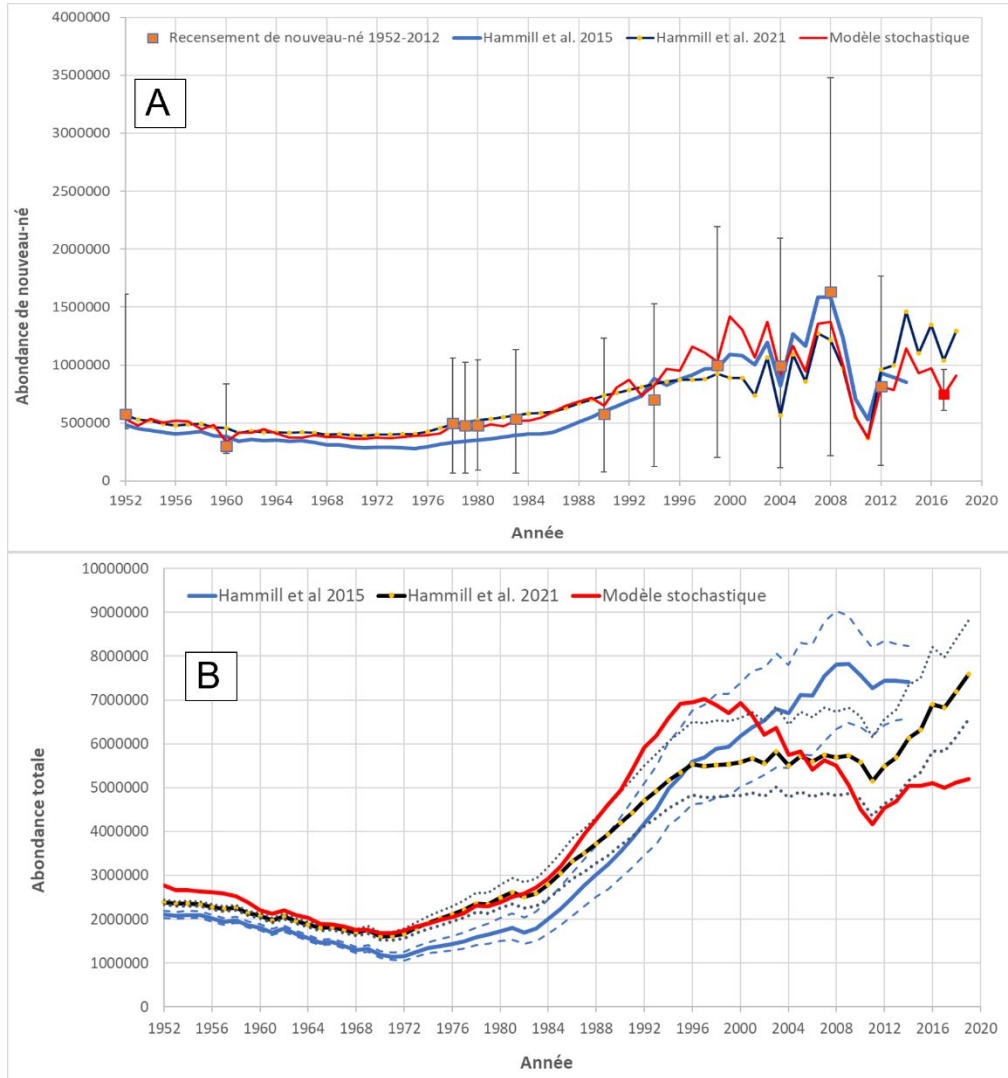


Figure 2. (A) Estimations de l'abondance de nouveau-né à partir de relevés aériens ou d'études de marquage-recapture (carrés avec un IC à 95 %) : estimations de l'abondance de nouveau-né à partir d'un modèle ajusté aux estimations des relevés/études de marquage-recapture de 1952 à 2012, au taux de reproduction de 1952 à 2014 et aux données sur les prélèvements (ligne bleue) (Hammill et al. 2015); estimation de l'abondance de nouveau-né selon un modèle ajusté aux données des relevés de 1952 à 2017, aux données sur les taux de reproduction de 1952 à 2019 et aux données sur les prélèvements (ligne noire avec points jaunes) (Hammill et al. 2021). (B) Estimations de l'abondance totale des phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest en ajustant le modèle aux données des relevés aériens et sur les taux de reproduction des relevés de 1952 à 2012, projetées en utilisant les données sur les taux de reproduction de 2014 (ligne bleue) (Hammill et al. 2015); modèle ajusté aux données des relevés de 1952 à 2017 et aux données sur les taux de reproduction jusqu'en 2019 (ligne noire avec points jaunes) (Hammill et al. 2021). Les lignes pointillées représentent les intervalles de confiance à 95 %.

Cette étude présente un modèle stochastique pour l'analyse de la démographie et de la dynamique de la population de phoques du Groenland, ajusté aux mêmes ensembles de données que ceux présentés lors de l'évaluation de 2019 (Hammill *et al.* 2021), plus un ensemble de données supplémentaires sur la structure par âge basée sur les années des animaux échantillonnés de manière aléatoire. La structure du modèle stochastique ressemble à celle du modèle déterministe, en ce sens que le modèle de processus suit la fécondité annuelle, la survie et l'abondance de multiples classes d'âge. Cependant, au lieu de traiter certains paramètres comme des constantes fixes, le modèle tente d'estimer les valeurs des paramètres permettant des estimations basées sur les données de la survie en fonction de l'âge, des effets dépendant de la densité, de la mortalité due aux anomalies de la glace et des effets des conditions environnementales sur la fécondité et la survie. L'ajustement du modèle est effectué à l'aide d'une approche hiérarchique bayésienne à état-espace qui permet une caractérisation plus robuste de l'incertitude, la dissociation de l'erreur de processus de l'erreur de l'observateur, et l'intégration de sources de données multiples avec différentes structures de variance et répartitions (Buckland *et al.* 2004, Wang 2009, Williams *et al.* 2017).

MÉTHODES

La présente section présentera d'abord les données d'entrée du modèle de population, avant d'expliquer la structure et l'ajustement du modèle. L'efficacité du modèle est évaluée pour la période 1952-2019, la même période que celle évaluée lors de la dernière évaluation et, dans la mesure du possible, en utilisant les mêmes données.

INTRANTS

Estimations de la production de petits

Le modèle est ajusté à 13 estimations indépendantes de la production de petits, dérivées au moyen d'une combinaison de méthodes de marquage-recapture (M-R) et de relevés aériens (tableau 1), comme décrit dans Hammill *et al.* (2021). Les écarts-types associés aux quatre estimations M-R ont été doublés conformément à Roff et Bowen (1986).

Tableau 1. Estimations de la production de petits (erreur-type) tirées des relevés aériens (1951, 1960, 1990-2012) et des études de marquage-recapture (1978-1983), utilisées comme données d'entrée du modèle de population (Hammill et al. 2021).

Année	Sud du golfe	Nord du golfe	Front	Total	Méthode	Référence
1951	-	-	-	645 000 (322 500) *	Relevés aériens	Sergent et Fisher 1960
1960	-	-	-	235 000 (117 500) *	Relevés aériens	Sergent et Fisher 1960
1978	-	-	-	497 000 (68 000) **	Marquage-recapture	Roff et Bowen 1986
1979	-	-	-	478 000 (70 000) **	Marquage-recapture	Roff et Bowen 1986
1980	-	-	-	475 000 (94 000) **	Marquage-recapture	Roff et Bowen 1986
1983	-	-	-	534 000 (66 000) **	Marquage-recapture	Roff et Bowen 1986
1990	106 000 (23 000)	4 400 (1 300)	467 000 (31 000)	577 900 (38 800)	Relevés aériens	Crispin <i>et al.</i> 1993
1994	198 600 (24 200)	57 600 (13 700)	446 700 (57 200)	702 900 (63 600)	Relevés aériens	Stenson <i>et al.</i> 2002
1999	176 200 (25 400)	82 600 (22 500)	739 100 (96 300)	997 900 (102 100)	Relevés aériens	Stenson <i>et al.</i> 2003
2004	261 000 (25 700)	89 600 (22 500)	640 800 (46 900)	991 400 (58 200)	Relevés aériens	Stenson <i>et al.</i> 2014
2008	287 000 (27 600)	172 600 (22 300)	1 185 000 (112 000)	1 644 500 (117 900)	Relevés aériens	Stenson <i>et al.</i> 2014
2012	121 500 (15 300)	74 100 (12 400)	626 200 (66 700)	815 900 (69 500)	Relevés aériens	Stenson <i>et al.</i> 2020b
2017	18 300 (1 500)	13 600 (3 000)	714 600 (89 700)	746 500 (89 800)	Relevés aériens	Stenson <i>et al.</i> 2020b

* Nous avons supposé un coefficient de variation de 50 %, comme indiqué dans Hammill *et al.* (2021).

** Les écarts-types ont été doublés, conformément à Roff et Bowen (1986).

Taux de reproduction

Les taux de reproduction des femelles selon l'âge ont été déterminés à l'aide des organes reproducteurs et des mâchoires de phoques du Groenland prélevés autour de Terre-Neuve et du sud du Labrador depuis 1979 (Stenson *et al.* 2020b) (annexe 1, tableau A1.1).

L'échantillonnage s'est concentré sur une zone principale le long de la côte nord-est de Terre-Neuve, qui est adjacente à un habitat d'alimentation hivernal et printanier essentiel. Les échantillons ont été prélevés par le personnel du ministère des Pêches et des Océans (MPO) et par des chasseurs de phoques expérimentés titulaires d'un permis délivré par le MPO. Afin de réduire au minimum les biais d'échantillonnage possibles d'une année à l'autre, un noyau de chasseurs de différentes régions de la province a recueilli un échantillon de phoques sur toute la période.

L'âge était déterminé à l'année la plus proche en sectionnant une canine inférieure et en comptant les anneaux annuels (annuli) de la dentine (Fisher 1954; Bowen et Sergeant 1983; Frie *et al.* 2011). Les femelles étaient considérées comme immatures si les ovaires étaient petits et ne contenaient que des follicules inactifs sans corps jaune ou corps blanc (Fisher 1954; Bowen *et al.* 1981; Stenson *et al.* 2016). S'il y avait des signes de corps jaune et/ou de corps blanc dans l'un des ovaires, le phoque était considéré comme étant mature. Les femelles matures étaient considérées comme gestantes si l'un des ovaires contenait un corps jaune entièrement lutéiné et, depuis 1985, si la présence d'un fœtus était détectée. Les femelles matures qui n'avaient pas de corps jaune actif, mais montraient des signes d'ovulation antérieure (c.-à-d. présence d'un corps blanc) étaient considérées comme étant non gestantes. Comme dans les études précédentes, tous les phoques de moins de trois ans étaient considérés comme immatures (Sjare et Stenson 2010; Stenson *et al.* 2020a).

Pour les ovaires prélevés après 1984, la taille de tous les corps blancs et corps jaunes a été mesurée dans deux directions et la moyenne a été consignée. Pour les ovaires prélevés avant 1985, le diamètre maximal était consigné. Il a été considéré que les phoques qui n'avaient pas de fœtus en croissance, mais qui avaient un corps jaune de 13 mm ou moins ou un corps blanc de 12 mm ou moins, un utérus à la surface inégale et une grande différence de largeur de corne utérine (~15,0 mm), avaient récemment mis bas (c.-à-d. moins d'un mois, Stenson *et al.* 2016). Dans le cas des échantillons de phoques prélevés avant le 20 février, on a supposé que ces blanchons n'avaient pas survécu et que cela représentait une naissance prématurée (c.-à-d. un avortement tardif). Pour les phoques capturés après le 20 février, on a supposé que ces petits avaient contribué à la population cette année-là. On a également supposé que si une femelle avait un corps jaune actif et un fœtus le jour du prélèvement, elle aurait mené à terme la gestation avec succès.

Les taux de fécondité, définis comme la proportion de femelles matures gestantes, et les taux de gestation selon l'âge ont été calculés selon la méthode de Stenson *et al.* (2016). Les taux de gestation tardive, de fécondité et d'avortement ont été estimés à partir des échantillons de phoques recueillis entre octobre et février, bien que la grande majorité des échantillons aient été prélevés après novembre.

Structure selon l'âge

Les données relatives à l'âge ont été obtenues à partir des échantillons de phoques recueillis pour déterminer les taux de reproduction (comme décrit ci-dessus) ou lors d'autres programmes d'échantillonnage menés par le MPO. Des phoques de tous âges ont fait l'objet d'une collecte, bien qu'il ait été suggéré que les plus jeunes soient sous-représentés ou surreprésentés dans certains échantillons annuels. Les changements dans les taux démographiques dus à des facteurs environnementaux et dépendants de la densité sont susceptibles d'avoir d'abord un

effet sur les classes d'âge les plus jeunes (Eberhardt 2002), et donc l'exclusion des plus jeunes âges limite la capacité du modèle à capturer les tendances démographiques clés, en particulier au cours des 5 à 10 dernières années de la série chronologique. Nous avons donc examiné l'incidence sur les résultats du modèle de l'inclusion de classes d'âge plus jeunes dans l'ajustement du modèle, puis nous avons utilisé des méthodes de théorie de l'information pour sélectionner l'âge minimum optimal à inclure (voir la section « Ajustement du modèle » et l'annexe 2 pour plus de détails sur l'évaluation de l'âge minimum). En s'appuyant sur cette analyse, il a été déterminé que l'utilisation des données relatives à l'âge des phoques de 5 ans et plus fournissait les résultats les plus fiables.

Prises

Les sources de mortalité d'origine anthropique sont les chasses au phoque commerciale et pour consommation personnelle pratiquées dans deux régions du Canada atlantique (appelées « front » et « golfe »), les chasses de subsistance et commerciale dans le Groenland et dans l'Arctique canadien, et les prises accessoires par des engins de pêche commerciale. Des données sur les niveaux des diverses composantes de cette mortalité sont disponibles depuis 1952 (Stenson et Upward 2020). Étant donné qu'il y a normalement un retard de deux ans dans la collecte des données sur la chasse au Groenland, la moyenne des prises des cinq dernières années est utilisée pour 2018 et 2019. Les prises déclarées et estimées utilisées dans Hammill *et al.* (2021) proviennent de Stenson et Upward (2020) et sont énumérées à l'annexe 3 (tableau A3.1). Dans le passé, on supposait que les prises étaient connues sans erreur. Cependant, il est peu probable que toutes les sources de mortalité anthropiques fassent l'objet d'une déclaration à 100 %. L'incidence de différents coefficients de variation (CV) dans la mortalité déclarée (CV = 0, 5, 10 et 20 %) sur les tendances et les estimations des paramètres du modèle a été examinée, mais il n'y a pas eu d'incidence manifeste (annexe 4). Reconnaissant qu'il existe une certaine incertitude quant aux prélèvements totaux, un CV de 10 % est présumé.

Les corrections tenant compte des phoques abattus et perdus sont intégrées au modèle en tant que proportion de phoques tués qui sont récupérés (Sjare et Stenson 2002). Pour la chasse au blanchon antérieure à 1983, la correction tenant compte des phoques abattus et perdus s'élève à seulement 1 %. On s'appuie sur l'hypothèse que, depuis 1983, 95 % des jeunes de l'année et 50 % des 1 an et plus (1+) qui font l'objet d'une chasse commerciale au Canada (golfe et front) sont récupérés et déclarés, et que 50 % de tous les phoques abattus au Groenland et dans l'Arctique canadien ont été récupérés ou déclarés (Sjare et Stenson 2002) (figure 3).

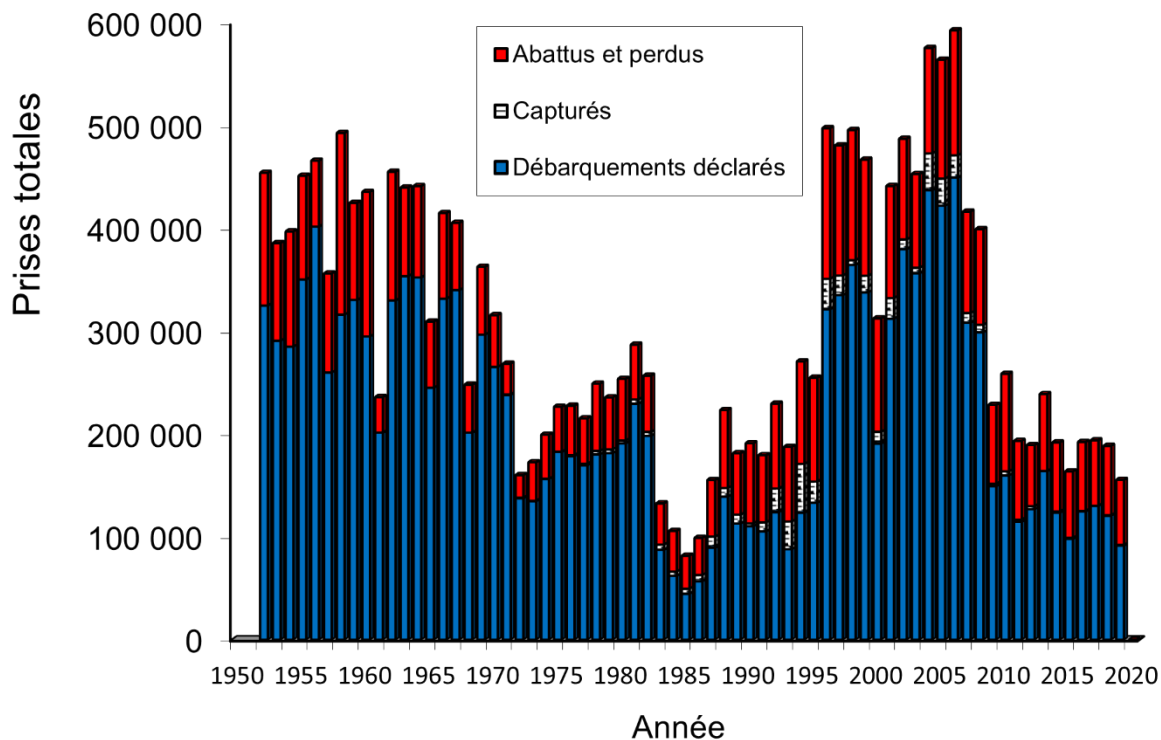


Figure 3. Estimation de prises totales des phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest (Stenson et Upward 2020). Les prises déclarées provenant de la chasse sont ajustées pour tenir compte des animaux abattus et perdus, d'après Sjare et Stenson (2002).

Mortalité des jeunes de l'année liée à la glace

Les mauvaises conditions de glace entraînent une mortalité accrue des jeunes de l'année au cours de leur premier mois de vie (*Mglace*). Cette mortalité est épisodique et n'est donc pas prise en compte par le modèle aux fins de l'estimation de la mortalité moyenne (Stenson et Hammill 2014). Sachant que les phoques du Groenland n'utilisent pas toute la glace disponible dans leurs aires d'élevage, il est peu probable que des anomalies positives ou négatives mineures aient une incidence sur la survie des petits. Toutefois, lors de certaines années, on a observé un grand nombre de petits qui étaient morts, échoués sur la plage ou flottant dans l'eau, ce qui pourrait indiquer une mortalité plus élevée que la normale. Dans le modèle précédent, nous avons utilisé ces schémas de mortalité observés pour déterminer un seuil pour les valeurs des « anomalies de la glace » (écarts par rapport à la couverture de glace moyenne) susceptibles d'entraîner une augmentation de la mortalité des juvéniles dans les zones du golfe et du front (Hammill *et al.* 2021). Depuis la fin des années 1990, la couverture de glace a connu un déclin général dans les deux régions. Une anomalie standard de la couverture de la glace a été élaborée en utilisant la couverture de glace moyenne entre 1969 et 2000 (figure 4; voir ci-dessous). L'anomalie annuelle de la glace (*IC*) a été calculée à l'aide de la formule suivante : $IC_t = (\text{couverture de glace } t - \text{couverture de glace moyenne 1969-2000}) / \text{couverture de glace moyenne 1969-2000}$ où la couverture de glace est en km² dans l'année *t*. L'étendue totale de la glace de première année (le type principalement utilisé pour la mise bas) a été extraite des cartes de glace du golfe du Saint-Laurent et du sud du Labrador pour les semaines du 28 février et du 5 mars, respectivement ([Service canadien des glaces d'Environnement Canada](#)).

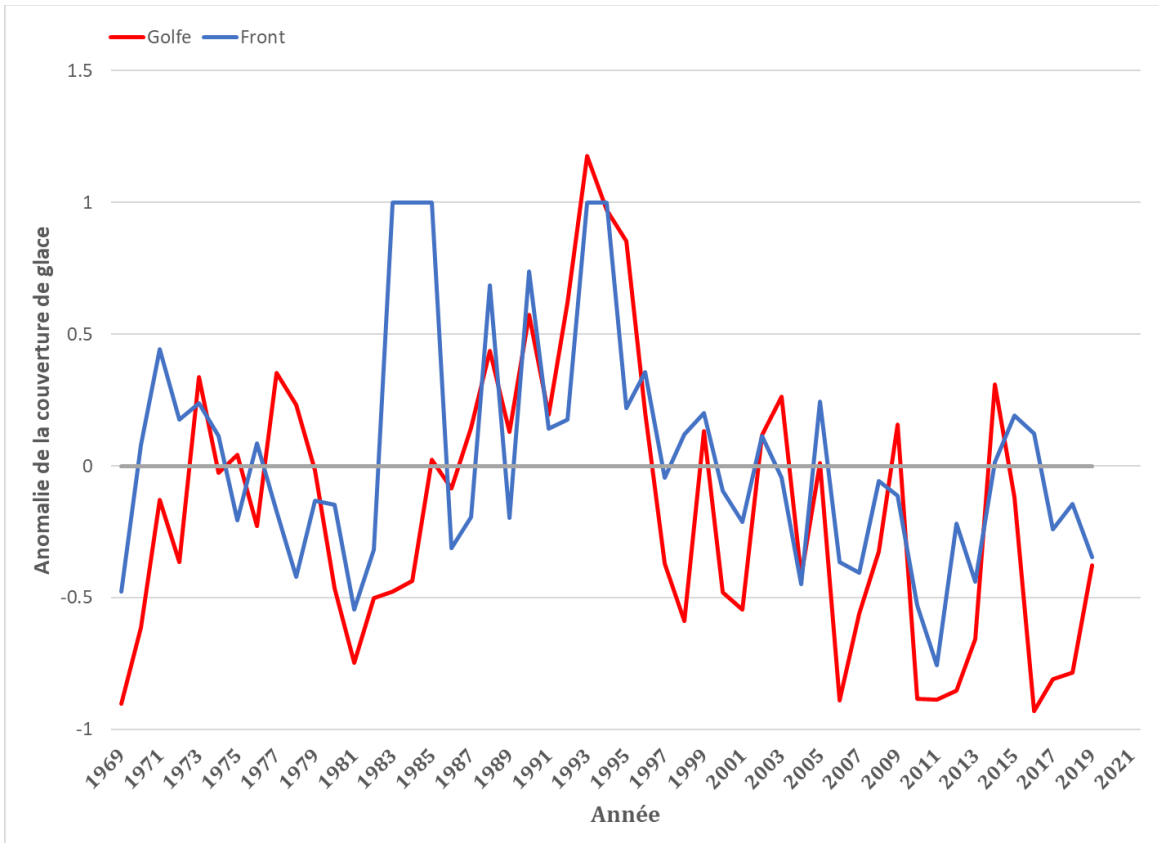


Figure 4. Anomalies de la glace, en utilisant la couverture moyenne de glace de première année de 1969 à 2000 comme année de référence. L'anomalie annuelle de la glace (IC) a été calculée à l'aide de la formule suivante : $IC_t = (couverture\ de\ glace\ t - couverture\ de\ glace\ moyenne\ 1969-2000) / couverture\ de\ glace\ moyenne\ 1969-2000$ où la couverture de glace est en km^2 dans l'année t . Les données pour les régions du golfe du Saint-Laurent et du sud du Labrador proviennent du Service canadien des glaces d'Environnement et Changement climatique Canada.

Dans Hammill *et al.* (2021), il a été présumé qu'il n'y avait pas de mortalité supplémentaire si l'anomalie de la couverture de glace était égale ou supérieure au seuil (où la couverture de glace seuil = -0,3 dans le golfe et -0,5 au front), mais si l'anomalie était inférieure au seuil, on a supposé que la hausse de la mortalité par rapport à la normale était proportionnelle à l'ampleur de l'anomalie négative. Ainsi, on suppose qu'une diminution de 60 % de la couverture de glace entraînerait une mortalité de 60 % (ou une survie de 40 %). La variable M_{glace} a été calculée séparément pour le golfe et pour le front, puis les deux indices ont été combinés selon une pondération supposant que 30 % des petits étaient nés dans le golfe et 70 % sur le front. Ces données ont été converties en un indice de survie ($S_{glace} = 1 - M_{glace}$). Dans le modèle stochastique, les mêmes valeurs d'indice d'anomalie de la glace ont été utilisées, mais aucune hypothèse n'a été faite concernant l'ampleur de la mortalité associée; au contraire, la relation fonctionnelle entre les anomalies de la glace et la survie des juvéniles a été estimée dans le cadre de l'ajustement du modèle.

Indice environnemental global (indice climatique de Terre-Neuve-et-Labrador)

Pour tenir compte d'une certaine variabilité des écosystèmes, un indice environnemental global a été intégré dans le modèle en tant que multiplicateur de la capacité de charge de l'écosystème (K) (Hammill *et al.* 2021). L'indice environnemental global fournit une mesure de

l'état global des conditions environnementales. Cet indice constitue la mosaïque d'une série chronologique comprenant des mesures des conditions météorologiques, de la température de la mer, de la salinité, de la glace et du froid de divers sites de l'Atlantique Nord-Ouest. Il est calculé annuellement comme la somme des anomalies normalisées de 28 indices environnementaux (Colbourne *et al.* 2016). Les valeurs négatives reflètent généralement des conditions plus froides et les valeurs positives des conditions plus chaudes (figure 5). En raison des différences dans la disponibilité des données pour certaines mesures et des risques de dédoublement, l'indice environnemental global a été révisé, mis à jour et rebaptisé indice climatique de Terre-Neuve (figure 5, Cyr et Galbraith 2021). L'indice climatique de Terre-Neuve-et-Labrador (ICTNL) utilise un nombre réduit de composantes (10) et est calculé comme la moyenne des différentes composantes plutôt que comme leur somme.

Hammill *et al.* (2021) ont utilisé l'indice environnemental global dans leur analyse, alors que dans la présente analyse, c'est l'indice climatique de Terre-Neuve-et-Labrador qui est utilisé. Les deux indices sont très similaires (corrélation de 0,86). Les valeurs les plus faibles sont associées à des conditions plus froides, considérées comme étant plus favorables aux phoques du Groenland, tandis que les valeurs les plus élevées sont associées à des conditions plus chaudes.

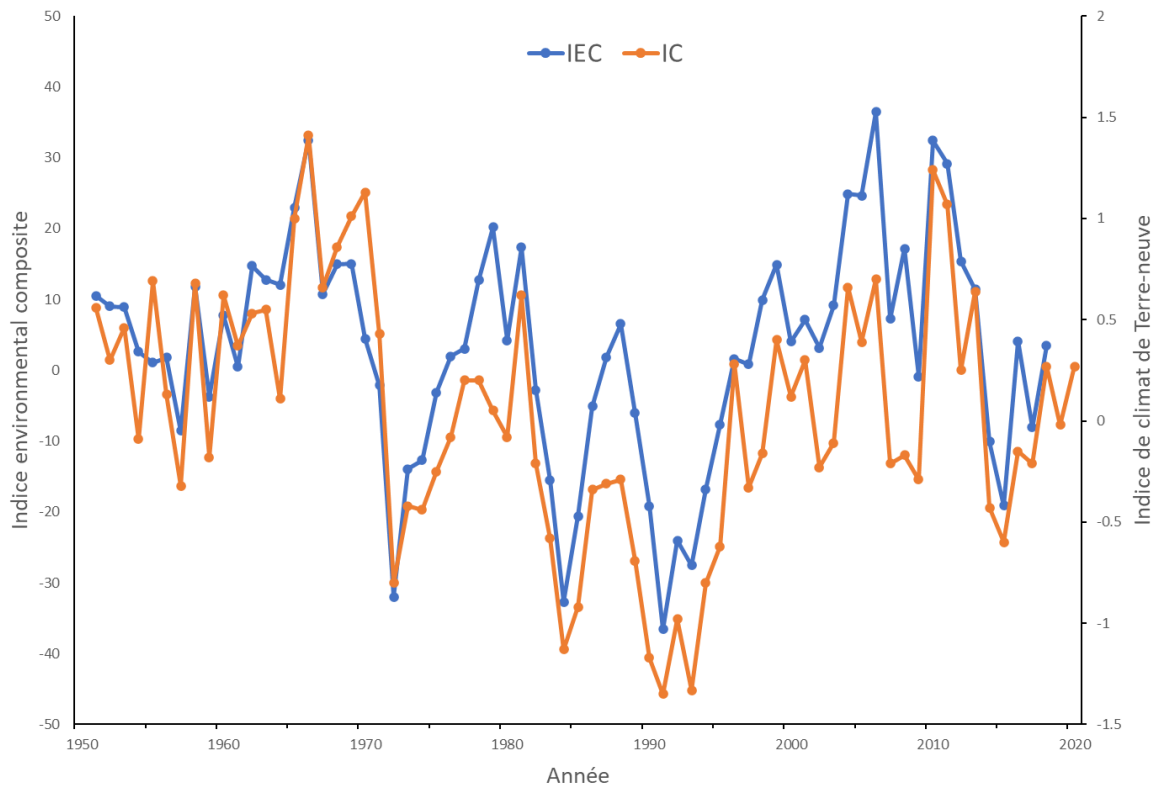


Figure 5. Variabilité de l'indice environnemental composite (IEC) entre 1950 et 2018, utilisé dans Hammill *et al.* (2021). L'IEC a été remplacé par l'indice climatique de Terre-Neuve et Labrador (IC) élaboré par Cyr et Galbraith (2021). Il existe une forte corrélation entre les deux indices.

DESCRIPTION DU MODÈLE

Les méthodes d'analyse de la population de phoques du Groenland peuvent être décrites en trois parties : 1) le modèle de processus, une série d'équations qui décrivent les transitions démographiques et qui, une fois résolues, prédisent la dynamique des variables d'intérêt (p. ex.,

l'abondance de la population) sur la base des valeurs des paramètres d'entrée; 2) le modèle de données, qui décrit comment les ensembles de données empiriques sont liés à la dynamique prédite du modèle de processus; 3) l'ajustement du modèle, qui décrit comment les paramètres d'entrée sont estimés. Tous les paramètres estimés par l'ajustement du modèle sont résumés dans le tableau 2.

MODÈLE DE PROCESSUS

La dynamique de la population est décrite à l'aide de pas de temps discret annuels et formulée en supposant une estimation avant la reproduction (c'est-à-dire que l'état de la population au moment t correspond à l'état au début d'une saison de mise bas), car cette formulation simplifie l'interprétation des échantillons d'âge et des données sur le taux de gestation (le nombre de petits peut alors être comparé aux naissances attendues compte tenu du nombre d'animaux en gestation). Les termes utilisés dans le modèle sont présentés au tableau 2. La population est structurée selon l'âge, de sorte qu'un vecteur de population $n(i,t)$ décrit le nombre d'individus dans la classe d'âge i ($i = 1, 2, \dots, 36$) à l'année t , et $N(t)$ est la somme de $n(i,t)$ entre les classes d'âge. Nous soulignons que la dernière classe d'âge, $i = 36$, représente une classe pluriannuelle composée de tous les individus de plus de 35 ans; nous supposons également un sex-ratio de 50/50 pour toutes les classes d'âge (c.-à-d. que nous supposons que les taux de survie sont similaires pour les mâles et les femelles, car les phoques du Groenland ne présentent pas de dimorphisme sexuel prononcé). Avec l'hypothèse d'une estimation de l'abondance avant la reproduction, la première entrée pour le vecteur de population ($n[1, t]$) représente les juvéniles (classe d'âge 0) sur le point d'être recrutés par la population adulte (phoques âgés d'un an et plus ou 1+) (c'est-à-dire les petits nés l'année précédente qui ont survécu jusqu'à avant leur premier anniversaire), bien que nous remarquons que le modèle suit également les JA en tant que rendement reproductif des adultes totalisé. Les transitions démographiques de l'année t à l'année $t+1$ sont calculées à partir des indices vitaux variant annuellement, y compris la fécondité (F), la survie juvénile (S_0 , la probabilité qu'un petit survive du sevrage à son premier anniversaire), et la survie adulte (1+) ($S_A(i)$, la probabilité qu'un individu d'âge i , où i est ≥ 1 , survive jusqu'à l'année suivante). On présume que les indices vitaux dépendent de la densité, ce qui signifie qu'ils peuvent varier en fonction de l'abondance relative de la population (N , que nous ramenons à des unités de millions d'animaux pour des raisons de tractabilité computationnelle, N^*) et qu'ils sont également influencés par les variations annuelles des conditions environnementales, de la couverture de glace et de la mortalité due à la chasse et aux prises accessoires (Hammill and Sauvé 2017).

Fécondité

Les facteurs qui déterminent la probabilité qu'une femelle mette bas (ou du moins atteigne un stade de gestation avancé) à l'année t sont son âge (i), l'abondance actuelle de la population ($N^*(t)$), les conditions environnementales et climatiques (ICTNL) et la variance inexpliquée ou la stochasticité de l'environnement (ε_F (Stenson et Hammill 2014)). La fécondité est fixée à 0 pour les femelles âgées de 1 à 3 ans et est calculée à l'aide d'une fonction logit pour les femelles âgées de plus de 4 ans :

$$\text{logit}(F(i, t)) = \beta_1 + \beta_2 \cdot (8 - i)^2 - (\phi_F \cdot N^*(t))^{\theta_F} - \delta_F \text{ICTNL}(t - 1) + \varepsilon_F(t) \quad (1)$$

où la stochasticité des taux de gestation (ε_F) est modélisée comme un effet hiérarchique et estimée comme suit :

$$\varepsilon_F(t) \sim \text{normal}(0, \sigma_F) \quad (2)$$

Et où β , ϕ_F , θ_F , δ_F , et σ_F sont tous des paramètres qui doivent être estimés à partir des taux de gestation tardive observés. La direction et l'ampleur des effets sur la fécondité associés à l'ICTNL sont déterminées par le paramètre δ_F , et nous supposons un décalage d'un an (c'est-à-dire que la fécondité des femelles au cours de l'année t est principalement affectée par la valeur de l'ICTNL au cours de l'année $t-1$). L'équation (1) inclut également des effets dépendant de la densité (déterminés par l'abondance actuelle de la population et les paramètres ϕ_F et θ_F), et les effets de l'âge sont structurés de manière à ce que la fécondité devienne asymptotique à l'âge 8 (la fécondité annuelle pour les femelles âgées de plus de 8 ans est fixée à $F(8,t)$), conformément aux analyses précédentes (Stenson *et al.* 2003).

Survie face à des risques concurrents : vue d'ensemble

Nous utilisons une formulation proportionnelle des risques pour modéliser la survie, ce qui offre une manière mathématiquement cohérente d'intégrer et d'estimer de multiples risques concurrents. En termes légèrement différents, le risque propre à une cause représente le risque instantané de décéder en raison d'une cause donnée. La fonction des risques cumulatifs est une expression mathématique qui définit la probabilité totale de décéder au moment t de toutes les sources de mortalité (e.g., Gelfand *et al.* 2000, Heisey et Patterson 2006, Beyersmann *et al.* 2009, Brodie *et al.* 2013). Plus précisément, les risques propres à une cause que nous souhaitons estimer comprennent la mortalité due à la chasse/aux prises accessoires, les risques associés à une couverture de glace anormalement faible (pour les juvéniles) et les risques de référence, notamment la dépendance à la densité et une stochasticité environnementale supplémentaire inexplicée. Dans les paragraphes suivants, nous décrivons comment chacun de ces risques est estimé puis combiné pour obtenir les taux de survie annuels des juvéniles et des adultes. Il convient de noter que lors de l'ajustement des modèles de risques, il est habituel de travailler avec des taux de risques transformés en logarithme (représentés par le symbole γ), car cela permet d'exprimer les divers effets fixes et aléatoires sous forme d'équations additives simples.

Risques de référence propres à l'âge

Les risques de référence sont censés représenter toutes les sources de « mortalité naturelle » (à l'exclusion de la mortalité des petits due à une couverture de glace anormalement faible, qui est calculée comme un risque distinct, comme décrit ci-dessous) et intègrent la dépendance à la densité et la stochasticité de l'environnement. Nous supposons que les risques de référence peuvent varier avec l'âge de manière non linéaire (c.-à-d. le modèle typique en « U » de la mortalité propre à l'âge pour de nombreux mammifères; Caughley 1966; Chu *et al.* 2007), et exprimons donc la composante variable selon l'âge des risques de référence transformés en logarithme comme suit :

$$\gamma_A(i) = \alpha_0 - \alpha_1 \cdot \max(0, 10 - i) + \alpha_2 \cdot \max(0, i - 10)^2 \quad (3)$$

Il convient de noter que nous avons recentré le vecteur de l'âge dans l'équation 3 en soustrayant 10 pour simplifier l'ajustement et l'interprétation des paramètres : plus précisément, α_0 représente les risques de référence transformés en logarithme pour un adulte de 10 ans, α_1 représente les risques logarithmiques supplémentaires pour les animaux plus jeunes et α_2 représente les risques logarithmiques supplémentaires pour les animaux plus âgés. Pour les juvéniles (γ_0), nous résolvons la même équation avec $i = 0$.

Nous tenons également compte des effets de la dépendance à la densité et, pour les juvéniles, de la variation environnementale, prise en compte grâce à l'ICTNL, ainsi que d'une stochasticité supplémentaire inexplicée. Les risques transformés en logarithme dépendant de la densité ont

été calculés en fonction de l'abondance actuelle de la population (de manière similaire aux effets dépendant de la densité sur la fécondité) :

$$\gamma_D = (\phi_S \cdot N^*(t))^{\theta_S} \quad (4)$$

La direction et l'ampleur des effets associés à la variation induite par le climat sont calculées de manière analogue à la formulation pour la fécondité (mais sans décalage, en supposant donc que les conditions de l'année en cours affectent la survie des juvéniles), comme suit $\delta_S ICTNL$. L'effet de la stochasticité environnementale sur la survie ($\varepsilon_S(t)$) est modélisé comme un effet hiérarchique aléatoire :

$$\varepsilon_S(t) \sim normal(0 \ \sigma_S) \quad (5)$$

Nous additionnons les effets des risques transformés en logarithme décrits dans les équations 3 à 5 et les transformons par exponentiation pour obtenir les termes des risques de référence pour les juvéniles et les adultes :

$$h_0(t) = \exp(\omega + \gamma_0 + \gamma_D + \delta_S ICTNL(t) + \varepsilon_S(t)) \quad (6)$$

$$h_A(i \ t) = \exp(\omega + \gamma_A(i) + \left(\frac{1}{i+0.5}\right)^\zeta \cdot \gamma_D) \quad (7)$$

Les paramètres $\alpha_0, \alpha_1, \alpha_2, \phi_S, \theta_S, \delta_S, \zeta$ et σ_S sont tous estimés dans le cadre de l'ajustement du modèle, et ω est une constante de nuisance (arbitrairement fixée à -7) qui améliore l'ajustement et simplifie l'interprétation en permettant à tous les autres paramètres des risques transformés en logarithme de représenter des taux de risques transformés en logarithme relatifs à un taux de mortalité minimal possible. Nous notons que la variation due à l'ICTNL et aux effets stochastiques pour les adultes est supposée être mineure et donc omise sans problèmes dans l'équation (7), tandis qu'il est présumé que les effets dépendant de la densité sont faibles par rapport aux effets sur les juvéniles et varient avec l'âge, le paramètre ζ contrôlant le taux auquel les effets sur la survie dépendant de la densité diminuent avec l'âge.

Risques liés à l'anomalie de la glace (juvéniles)

Les mauvaises conditions de glace, qui peuvent entraîner la noyade des juvéniles lorsque la glace se brise pendant les tempêtes, sont une source potentielle de mortalité pour les petits de la classe d'âge des juvéniles (âge 0). Bien qu'il soit impossible de prédire avec certitude de tels événements, ils sont plus susceptibles de se produire au cours des années où la couverture de glace est relativement faible. Le modèle suit cette mortalité liée à la glace en tant que risque distinct pour les juvéniles, modélisé en fonction d'un « indice d'anomalie de la glace » (IC). L' IC est calculé pour chaque année (t) et zone de reproduction (a) comme l'écart proportionnel en pourcentage de glace de première année par rapport au pourcentage moyen de couverture de glace de première année pour la zone de reproduction a au cours de la période de 1969 à 2000 pendant les semaines du 26 février dans le golfe et du 5 mars au front, ce qui correspond au début de la mise bas dans les deux zones, où :

$$IC(a \ t) = \frac{\%couvertureglace(a \ t) - moyenne[\%couvertureglace(a)]}{moyenne[\%couvertureglace(a)]} \quad (8)$$

L'indice IC varie donc entre 1 et -1, 0 correspondant à la moyenne de la couverture de glace entre 1969 et 2000 (Hammill *et al.* 2014). Les valeurs considérablement inférieures à 0 indiquent une couverture de glace anormalement faible. La forme de la relation fonctionnelle entre les risques transformés en logarithme liés à de mauvaises conditions de glace et IC a été définie en tenant compte du fait que durant les années où la couverture de glace est moyenne ou supérieure à la moyenne, la mortalité est faible ou nulle, mais que durant les années où la

couverture de glace est nettement inférieure à la moyenne, le taux de mortalité augmente fortement. Par conséquent, nous calculons les risques liés à la glace transformés en logarithme pour chaque zone de reproduction et chaque année à l'aide d'une fonction logit mise à l'échelle :

$$\gamma_{IC}(a\ t) = (-\omega + 1) \text{inv, logit}[\psi_1 - \psi_1 IC(a't)] \quad (9)$$

où ψ_1 et ψ_2 sont des paramètres estimés et ω est la constante de nuisance définie ci-dessus. Reconnaisant que les anomalies de la glace dans le golfe et au front peuvent avoir des effets différents sur la survie des juvéniles, nous avons ajusté des valeurs distinctes du paramètre ψ_1 pour le golfe (ψ_{1G}) et le front (ψ_{1F}). Pour calculer les risques à l'échelle de la population liés aux anomalies de la glace, nous procédons à une transformation par exponentiation et prenons la moyenne pondérée des zones de reproduction ($a = 1$ pour le sud du golfe, 3 pour le front), la pondération étant déterminée par la proportion de petits nés dans chaque zone de reproduction ($P(a't)$) :

$$h_{IC}(t) = \sum_{a=1}^3 P(a't) \exp(\omega + \gamma_{IC}(a\ t)) \quad (10)$$

Risques liés à la chasse et aux prises accessoires

Les décès cumulés dus à toutes les activités humaines – y compris les prises accessoires, la chasse légale d'adultes et de juvéniles dans l'est du Canada, l'Arctique canadien et le Groenland, ainsi que les animaux abattus et perdus lors de la chasse – sont représentés dans le modèle en tant que terme de risque distinct. L'ampleur de ces sources de mortalité varie d'une année à l'autre, c'est pourquoi nous calculons les risques transformés en logarithme associés à la chasse et aux prises accessoires pour les JA (âge 0) et les adultes (âges > 0) en tant qu'effets aléatoires hiérarchiques :

$$\gamma_{H0}(t) \sim \text{normal}(\bar{\gamma}_{H0} \ \sigma_H) \quad (11)$$

$$\gamma_{HA}(t) \sim \text{normal}(\bar{\gamma}_{HA} \ \sigma_H) \quad (12)$$

où les paramètres à ajuster comprennent les risques transformés en logarithme moyens liés à la chasse et aux prises accessoires pour les JA ($\bar{\gamma}_{H0}$), les risques transformés en logarithme moyens liés à la chasse et aux prises accessoires pour les adultes ($\bar{\gamma}_{HA}$) et l'ampleur de la variance du risque lié à la chasse d'une année à l'autre (σ_H). Nous convertissons ensuite les risques transformés en logarithme en taux de risque par exponentiation :

$$h_{H0}(t) = \exp(\omega + \gamma_{H0}(t)) \quad (13)$$

$$h_{HA}(t) = \exp(\omega + \gamma_{HA}(t)) \quad (14)$$

Survie annuelle nette

Pour les juvéniles et les adultes, les taux de survie annuels représentent la probabilité conjointe de survivre à tous les dangers concurrents et sont calculés comme suit :

$$S_0(t) = \exp(-1 \cdot [h_0(t) + h_{IC}(t) + h_{H0}(t)]) \quad (15)$$

$$S_A(i\ t) = \exp(-1 \cdot [h_A(i\ t) + h_{HA}(t)]) \quad (16)$$

Nous définissons également un terme constant supplémentaire pour la survie des nouveau-nés ($S_{np}(t)$) afin de tenir compte de la mortalité précoce des petits qui se produit avant le dénombrement des petits. On pense que le taux de survie des petits est assez élevé (Stenson et Hammill, MPO, données non publiées), c'est pourquoi nous avons fixé S_{np} à 0,95.

Dynamique estimative de la population

Les indices vitaux estimés décrits ci-dessus (survie et fécondité par âge) sont organisés dans une matrice de projection basée sur l'âge (Caswell 2001) de 36×36 , qui décrit toutes les transitions démographiques à l'année t :

$$\mathbf{M}(t) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & R(4 t) & \dots & R(35 t) & R(36 t) \\ S_A(1 t) & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & S_A(2 t) & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_A(3 t) & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & S_A(4 t) & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & S_A(35 t) & S_A(36 t) \end{bmatrix} \quad (17)$$

Dans la matrice de projection $\mathbf{M}(t)$, les termes de la première ligne, $R(i, t)$, représentent les contributions reproductives à la classe d'âge des juvéniles (en supposant un sex-ratio de 50/50) et sont calculés comme suit :

$$R(i t) = \frac{1}{2} \cdot F(i t) \cdot S_{np}(t) S_0(t) \quad (18)$$

Nous définissons ensuite un vecteur de population, $\mathbf{n}(t)$, qui décrit le nombre d'individus dans chaque classe d'âge i à l'année t , de sorte que la somme des $\mathbf{n}(t)$ donne $N(t)$, l'abondance totale. Nous pouvons alors calculer le vecteur selon l'âge attendu pour l'année suivante, $\mathbf{n}(t+1)$, par multiplication matricielle :

$$\mathbf{n}(T + 1) = \mathbf{M}(t) \times \mathbf{n}(t) \quad (19)$$

Pour initier le vecteur de population à l'année 0, nous multiplions l'abondance initiale estimée (N_0 , un paramètre à ajuster) par la répartition stationnaire par âge (RSA) associée au tableau démographique paramétré à $t = 1$. La RSA est calculée de manière itérative : nous établissons arbitrairement une répartition par âge initiale, nous ajustons le modèle, nous calculons algébriquement la répartition par âge stable associée à la matrice paramétrée à l'année 1 (Caswell 2001), nous réajustons le modèle en utilisant cette nouvelle répartition par âge initiale et nous répétons le processus jusqu'à ce que les valeurs se stabilisent.

Prévision de la répartition par âge, du nombre de petits et de la mortalité due à la chasse et aux prises accessoires

La répartition de la fréquence selon l'âge prédite à l'année t est calculée comme suit :

$$\text{Répart, âge, prév, } (t) = \frac{[n(m t) \quad n(m+1 t) \quad \dots \quad n(36 t)]}{\sum_{i=m}^{36} n(i t)} \quad (20)$$

Où m est l'âge minimum des adultes à prendre en compte pour la comparaison avec les répartitions par âge observées, et $n(i, t)$ représente le i ème élément du vecteur de population $\mathbf{n}(t)$.

Le nombre prévu de petits disponibles pour être dénombrés au cours d'un relevé pour l'année t est calculé comme suit :

$$\text{petits, prévus}(t) = 0.5 \cdot (\sum_{i=1}^{36} n(i t) \cdot F(i t)) \cdot S_{np}(t) \quad (21)$$

Nous notons que l'équation (21) reflète un sex-ratio de 50/50 et suppose qu'une petite quantité de mortalité postnatale se sera produite avant le dénombrement des petits, comme déterminé par le terme de survie $S_{np}(t)$.

Pour calculer la mortalité attendue par la chasse, nous avons d'abord calculé quelle fraction des décès à la première année étaient attribuables à la chasse ou aux prises accessoires de JA au cours de l'année t ($f_{H0}(t)$) en nous basant sur les ratios des risques propres à une cause :

$$f_{H0}(t) = \frac{h_{H0}(t)}{[h_0(t)=h_{IC}(t)+h_{H0}(t)]} \quad (22)$$

Cette valeur est ensuite utilisée pour calculer le total prévu des prises et des prises accessoires de JA au cours de l'année t , après prise en compte des animaux abattus et perdus :

$$prév, H_0(t) = Petits, prév(t) \cdot (1 - S_0(t)) \cdot f_{H0}(t) \cdot Q_0(t) \quad (23)$$

où $Q_0(t)$ représente la proportion de JA chassés qui sont récupérés (c'est-à-dire qui ne sont pas abattus et perdus) au cours de l'année t .

De même, la fraction du total des décès d'adultes dans chaque classe d'âge représentée par les prises et les prises accessoires d'adultes au cours de l'année t est calculée comme suit :

$$f_{HA}(i, t) = \frac{h_{HA}(t)}{[h_A(i, t)+h_{HA}(t)]} \quad (24)$$

Nous notons que cette formule suppose implicitement que les prélèvements liés à la chasse pour chaque classe d'âge seront proportionnels à la structure par âge des vivants (c.-à-d. en excluant les prélèvements de JA), et ne tient donc pas compte d'un biais d'âge dans les chasses. Cette valeur est ensuite utilisée pour calculer le total prévu des prises et des prises accessoires d'adultes au cours de l'année t , après prise en compte des animaux abattus et perdus :

$$prév, H_A(t) = \sum_{i=1}^{36} n(i, t) \cdot (1 - S_A(i, t)) \cdot f_{HA}(i, t) \cdot Q_A(t) \quad (25)$$

où $Q_A(t)$ est la proportion d'adultes chassés qui sont récupérés (c'est-à-dire qui ne sont pas abattus et perdus) au cours de l'année t .

MODÈLE DE DONNÉES

Les variables générées par le modèle de processus sont comparées à quatre ensembles de données indépendantes : les relevés aériens des petits, les taux de gestation des femelles échantillonnées, la composition par âge des adultes échantillonnés et les estimations combinées des prises et des prises accessoires provenant de sources multiples. Les estimations de l'abondance des petits sont supposées suivre une répartition gamma :

$$Petits, obs(t) \sim gamma \left(a = \frac{[Petits, prév(t)]^2}{[SE_p(t)]^2 \cdot exp(v)} \quad b = \frac{Petits, prév(t)}{[SE_p(t)]^2 \cdot exp(v)} \right) \quad (26)$$

où les estimations de l'écart-type associées à chaque relevé des petits (SE_p) ont été calculées séparément [tableau 1; Stenson *et al.* 2014, 2022]. Le paramètre v est un paramètre d'ajustement de la variance inclus pour faciliter l'ajustement du modèle et améliorer la qualité de l'ajustement du modèle.

Les données sur les taux de gestation des femelles échantillonnées sont traitées comme une variable bêta-binomiale : plus précisément, avec un échantillon de N femelles d'âge i dans l'année t ($NF(i, t)$), le nombre de femelles gestantes ($NEnc, obs(i, t)$) est supposé suivre une répartition bêta-binomiale avec une probabilité déterminée par les taux de fécondité estimés par le modèle, et le paramètre d'échelle η (de sorte que la répartition converge vers une répartition binomiale standard lorsque η s'approche de 0) :

$$NEnc, obs(i, t) \sim beta - Binomial(NF(i, t) \cdot \frac{1}{\eta} \cdot F(i, t) \cdot \frac{1}{\eta} \cdot [1 - F(i, t)]) \quad (27)$$

Les données relatives à la composition par âge sont traitées comme une variable multinomiale. Plus précisément, les échantillons d'animaux adultes de l'année t ont été classés par âge dans des vecteurs de dénombrement, $Dist\hat{A}ge.obs(t) = [NC(m,t), NC(m+1,t) \dots NC(36,t)]$, où m est l'âge minimal à prendre en considération. Il est présumé que ces vecteurs suivent une répartition multinomiale avec des répartitions de fréquence correspondant aux vecteurs de répartition de l'âge prévus par le modèle ($Répart, \hat{age}, prév, (t)$). Pour tenir compte du bruit supplémentaire et de l'erreur d'échantillonnage dans les dénombrements d'âge, nous utilisons une formulation Dirichlet-multinomiale avec un paramètre de précision ajusté τ :

$$\begin{aligned} (t) &\sim \text{dirichlet}(\tau \cdot [Dist\hat{A}ge, pred(t)]) \\ Dist\hat{A}ge, obs(t) &\sim \text{multinomial}(\sum_{i=m}^{36} NC(i,t) \pi(t)) \end{aligned} \quad (28)$$

Nous avons utilisé des comparaisons de modèles de critères d'information basés sur la probabilité pour déterminer l'âge minimum le mieux soutenu (voir la section sur l'ajustement du modèle, plus bas).

On suppose que la somme des estimations annuelles de prises et de prises accessoires suit des répartitions normales :

$$obs, H_0(t) \sim \text{normal}(prév, H_0(t) SE_{HT}) \quad (29)$$

$$obs, H_A(t) \sim \text{normal}(prév, H_A(t) SE_{HT}) \quad (30)$$

où les valeurs de l'écart-type pour les estimations des prises observées correspondent à un CV supposé de 0,1.

Tableau 2. Résumé et descriptions des paramètres inclus dans le modèle

Paramètre	Description
Symbole	Nom
N_0	Abondance de la population de départ à $t = 1$ (1952)
β_1	$B\hat{e}ta_1$ Taux de gestation maximal pour les femelles adultes (transformée logit)
β_2	$B\hat{e}ta_2$ Effet de l'âge sur la fécondité (le taux de gestation augmente avec l'âge jusqu'à 8 ans)
ϕ_F	Phi_F Effets dépendants de la densité sur la fécondité
θ_F	$Theta_F$ Paramètre de forme pour les effets dépendants de la densité sur la fécondité
δ_F	$Delta_F$ Effet des conditions environnementales (ICTNL) sur la fécondité
σ_F	$Sigma_F$ Variation inexplicée de la fécondité annuelle
α_0	$Alpha_0$ Ordonnée à l'origine pour la fonction des risques variables selon l'âge (risques transformés en logarithme à 10 ans)
α_1	$Alpha_1$ Paramètre pour la fonction des risques variables selon l'âge (risques accrus pour les animaux de moins de 10 ans)
α_2	$Alpha_2$ Paramètre pour la fonction des risques variables selon l'âge (risques accrus pour les animaux de plus de 10 ans)
ϕ_S	Phi_S Effets dépendants de la densité sur la survie (principalement les juvéniles)
θ_S	$Theta_S$ Paramètre de forme pour les effets dépendants de la densité sur la survie
δ_S	$Delta_S$ Effet des conditions environnementales (ICTNL) sur la survie des juvéniles

Paramètre	Description	
Symbole	Nom	
σ_S	<i>Sigma_S</i>	Variation inexplicée de la survie des juvéniles
ζ	<i>Zeta</i>	Paramètre permettant d'échelonner les effets dépendants de la densité pour les animaux adultes en fonction de l'âge
ψ_1	<i>lb/po²₁</i>	Paramètre 1 pour la fonction décrivant les effets de l'anomalie de la glace sur la mortalité des juvéniles
ψ_2	<i>lb/po²₂</i>	Paramètre 2 pour la fonction décrivant les effets de l'anomalie de la glace sur la mortalité des juvéniles
$\bar{\gamma}_{H0}$	<i>Gamma_{H0}</i>	Taux de risque moyen transformé en logarithme pour la mortalité due à la chasse et aux prises accessoires des JA
$\bar{\gamma}_{HA}$	<i>Gamma_{HA}</i>	Taux de risque moyen transformé en logarithme pour la mortalité due à la chasse et aux prises accessoires des adultes (1 an et plus)
σ_H	<i>Sigma_H</i>	Variation inexplicée des taux de risque annuels transformés en logarithme pour la mortalité due à la chasse et aux prises accessoires
τ	<i>Tau</i>	Paramètre de précision, répartition Dirichlet-multinomiale des échantillons de classes d'âge
ν	<i>Nu</i>	Paramètre d'ajustement de la variance pour la répartition gamma des effectifs de petits
η	<i>Eta</i>	Paramètre d'échelle pour la répartition bêta-binomiale de l'état de gestation des femelles

AJUSTEMENT DU MODÈLE

Les variables de données observées contraignent les valeurs possibles des paramètres inconnus du modèle de processus, ce qui nous permet d'estimer les répartitions a posteriori de ces paramètres à l'aide de méthodes standard de Monte Carlo par chaîne de Markov (MCMC). Nous utilisons des répartitions antérieures vagues pour la plupart des paramètres (c.-à-d. faiblement informées sur la base de la faisabilité biologique, mais ne disposant d'aucune information propre à l'analyse), y compris des répartitions a priori gamma pour N_0 et θ , des répartitions de Cauchy a priori pour les paramètres sans limites et demi-répartitions de Cauchy a priori pour les paramètres logiquement contraints d'être positifs, y compris ν , η , τ , et tous les paramètres de variance σ (Gelman 2006, Gelman *et al.* 2008). La répartition de Cauchy a été suggérée comme un a priori efficace et non informatif parce qu'elle a un pic plus élevé qu'une répartition normale, qu'elle est leptokurtique (« queue épaisse ») et qu'elle n'a pas de moyenne définie, et qu'elle fournit donc des limites potentielles larges pour l'espace des paramètres, une tendance à se rétrécir vers 0 pour les paramètres non significatifs et une influence atténuée de l'a priori sur l'estimation de l'a posteriori (Gelman *et al.* 2008). La demi-répartition de Cauchy est simplement une répartition de Cauchy qui a été tronquée pour n'avoir une densité de probabilité non nulle que pour les valeurs supérieures au pic (généralement 0). Pour les paramètres de l'effet de l'anomalie de la glace (ψ_1 et ψ_2), nous avons utilisé des valeurs a priori normales faiblement informées avec des moyennes de 0 et 4 et des écarts-types de 1 et 2 (respectivement), car ces valeurs ont produit un large éventail de relations fonctionnelles potentielles entre les anomalies de la glace et la mortalité des petits qui concordaient bien avec les renseignements existants sur la mortalité des petits liée à la glace. Pour les taux de risques moyens transformés en logarithme liés à la chasse ($\bar{\gamma}_{H0}$ et $\bar{\gamma}_{HA}$), nous avons utilisé des valeurs a priori normales faiblement informées avec des moyennes de 5 et des écarts-types de 2.

Nous avons utilisé les logiciels R (R.Core.Team 2022) et Stan (Carpenter *et al.* 2017) pour coder et ajuster le modèle, ce qui a permis de conserver 20 000 échantillons après un rodage de 1 000 échantillons. Nous avons évalué la convergence du modèle par un examen graphique des tracés de 20 chaînes indépendantes et en nous assurant que le diagnostic de convergence de Gelman-Rubin (R chapeau) était $< 1,1$. Nous avons tracé et comparé visuellement les répartitions a priori et a posteriori pour tous les paramètres afin d'évaluer dans quelle mesure les a posteriori étaient distincts des a priori. Nous avons procédé à une vérification graphique prédictive a posteriori pour évaluer la qualité de l'ajustement du modèle, en veillant à ce que les répartitions prédictives hors échantillon de l'abondance des petits et des taux de gestation des femelles soient cohérentes avec les répartitions des données observées. Nous avons également calculé les valeurs p bayésiennes associées (en utilisant les résiduels de Pearson comme variable à tester pour comparer les données observées aux données prédites hors échantillon), un bon ajustement du modèle étant déterminé par une valeur de $0,05 < \text{valeur p bayésienne} < 0,95$. Comme vérification additionnelle de la qualité de l'ajustement, nous avons créé des projections rétrospectives « hors échantillon » de la dynamique de la population afin de les comparer aux projections du modèle ajusté. Plus précisément, pour chaque projection hors échantillon, nous avons créé une « nouvelle » population de 1951 dans N_0 , puis nous avons effectué une projection pour T années avec le modèle de processus paramétré en puisant dans les a posteriori conjoints de tous les paramètres et avec des effets tirés au hasard de leurs répartitions d'échantillonnage appropriées (à l'exception des risques basés sur les prises, qui ont été fixés à des valeurs moyennes estimées). Dans le cas d'un modèle avec un bon ajustement, la projection de l'abondance estimée devrait se situer dans la répartition des projections rétrospectives hors échantillon.

Nous avons utilisé une approche théorique de l'information pour déterminer l'âge minimum (m) le mieux soutenu pour l'inclure dans l'ajustement du modèle des répartitions par âge (équation (28)). Nous avons évalué des valeurs de m comprises entre 4 et 8 et utilisé le progiciel en R « Loo » (Vehtari *et al.* 2017) pour calculer le « critère d'information de validation croisée avec exclusion d'un élément » (Leave-one-out cross validation information criterion, ou « LooIC »). Nous avons limité les calculs de LooIC aux valeurs a posteriori de probabilités calculées à partir des données relatives au nombre de petits et au taux de gestation, mais en excluant les probabilités de la répartition par âge (étant donné que le nombre de classes d'âge contribuant aux probabilités de la répartition par âge différerait d'un modèle à l'autre). Nous avons ensuite utilisé le progiciel Loo pour effectuer des comparaisons de modèles, en déterminant le modèle le mieux soutenu en fonction de la valeur LooIC la plus faible ou (de manière équivalente) de la densité prédictive ponctuelle logarithmique attendue (ELPD) la plus élevée pour un nouvel ensemble de données (Vehtari *et al.* 2017). Le modèle ayant la valeur LooIC la plus basse ou l'ELPD la plus élevée est le modèle le plus susceptible d'estimer correctement les nouveaux points de données qui n'ont pas été inclus dans l'ajustement du modèle.

Les résultats du modèle sont résumés en indiquant la moyenne et l'intervalle de crédibilité (IC) à 95 % des répartitions a posteriori pour les paramètres du modèle de base (tableau 3) et les paramètres dérivés. Nous comparons graphiquement les projections rétrospectives de l'abondance de la population, de la production de petits, des taux de gestation et de la composition par âge basées sur le modèle stochastique avec des estimations équivalentes basées sur le modèle déterministe.

SIMULATIONS DU MODÈLE

Nous avons généré des projections de la dynamique future de la population dans le cadre de divers scénarios en effectuant des simulations de Monte Carlo du modèle de processus, paramétré en puisant dans les a posteriori conjoints de tous les paramètres et avec des effets

tirés au hasard de leurs répartitions d'échantillonnage appropriées. Pour estimer la capacité de charge fonctionnelle (K), nous avons lancé chacune des 20 000 simulations avec le vecteur de population estimatif définitif (basé sur l'ajustement du modèle aux données actuelles) et nous l'avons projeté sur 100 ans, en forçant à 0 les risques liés aux prises et aux prises accessoires (h_{HO} et h_{HA}). La répartition résultante des trajectoires simulées incluait donc les effets de la mortalité due à la glace, les conditions environnementales/climatiques, la stochasticité et les effets dépendant de la densité, mais pas la mortalité anthropique. L'abondance moyenne de ces simulations prospectives s'est généralement stabilisée après 50 ans, de sorte que nous avons utilisé les valeurs moyennes (et l'IC à 95 %) de l'abondance au cours des 50 dernières années de la série chronologique de 100 ans pour estimer l'abondance à l'équilibre en l'absence de chasse. La manière dont les conditions environnementales et la couverture de glace pourraient changer à l'avenir est un élément clé de ces futures simulations. Pour étudier l'effet potentiel des modifications de ces variables, nous avons répété les simulations de la capacité de charge dans le cadre de deux scénarios différents : 1) les valeurs de l'IC et de l'ICTNL ont été tirées de leurs répartitions empiriques antérieures à 2000; 2) les valeurs de l'IC et de l'ICTNL ont été tirées de leurs répartitions empiriques postérieures à 2000. Le deuxième scénario suppose donc que les conditions futures seront plus similaires à celles observées depuis 2000 qu'aux conditions antérieures. Nous notons que d'autres scénarios futurs pourraient également être explorés, y compris des scénarios dans lesquels la couverture de glace et les conditions environnementales continueraient à se réduire au fil du temps.

RÉSULTATS

Le modèle stochastique a intégré dans la structure du modèle les données sur la répartition par âge provenant du programme de collecte d'échantillons de Terre-Neuve. Au début de la série chronologique, la structure d'âge de cet ensemble de données était dominée par les animaux âgés de 4 à 7 ans, mais à partir de la fin des années 1990, les classes d'âge plus élevées sont devenues séquentiellement plus importantes, tandis que les animaux plus jeunes représentaient une proportion de plus en plus faible de la série chronologique, atteignant un minimum en 2010. Nous interprétons ce changement comme une baisse du recrutement dans la population reproductrice (Figure 6). Depuis 2010, on observe une légère augmentation du recrutement d'animaux plus jeunes dans la structure d'âge échantillonnée, bien que les animaux âgés de plus de 20 ans continuent de dominer la série chronologique.

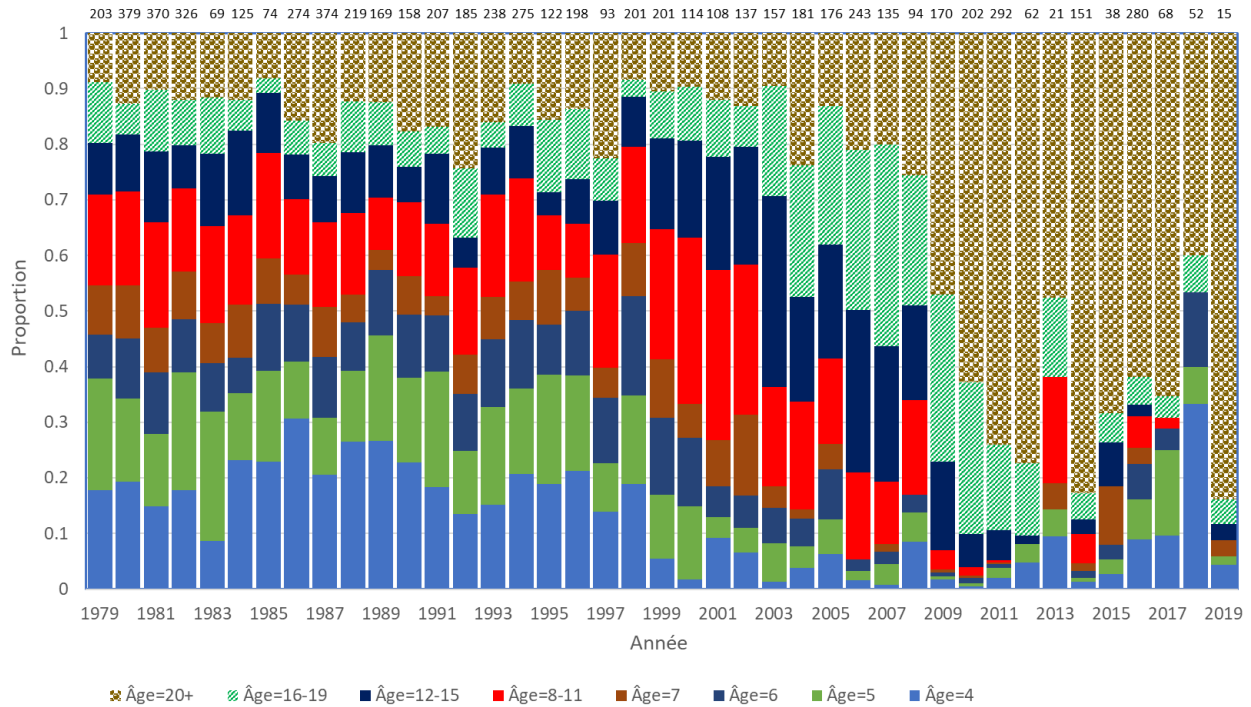


Figure 6. Proportion d'échantillons composés de différentes classes d'âge (années) collectés entre 1979-2019, par année. Les tailles des échantillons pour les âges de 4 à 20 ans et plus sont indiquées en haut.

L'ajustement du modèle stochastique aux trois ensembles de données indépendants offre une excellente convergence, avec un R chapeau $< 1,1$ pour tous les paramètres (tableau 3). Le modèle le mieux soutenu comprenait un âge minimum (m) de 5 ans (annexe 2). Les vérifications graphiques prédictives a posteriori indiquent un excellent ajustement du modèle, les répartitions des données observées correspondant étroitement aux répartitions des estimations projetées hors échantillon (figure 7) et les valeurs p bayésiennes de 0,134 et 0,265 pour les données sur les nombres de petits et les taux de gestation, respectivement. Pour tous les paramètres, les répartitions postérieures estimées sont clairement distinctes des répartitions antérieures (annexe 5).

Tableau 3. Résumé des estimations des paramètres issues de l'ajustement du modèle, y compris la moyenne, l'écart-type et les quantiles inférieurs/supérieurs à 95 % des répartitions a posteriori. Les statistiques R chapeau pour chaque paramètre sont également indiquées, les valeurs proches de 1 indiquant des chaînes bien mélangées (et donc la convergence du modèle). Veuillez noter que la taille initiale de la population (N_0) est exprimée en millions d'animaux.

Paramètre		Moyenne	Écart-type	CI95_lo	CI95_hi	R chapeau
N_0		2,256	0,155	2,019	2,523	1,031
β_1	$B\hat{e}t\alpha_1$	2,697	0,621	1,759	3,824	1,022
β_2	$B\hat{e}t\alpha_2$	0,273	0,017	0,246	0,302	1,002
ϕ_F	Phi_F	1,098	1,183	0,272	3,348	1,016
θ_F	$Theta_F$	0,739	0,252	0,426	1,219	1,008
δ_F	$Delta_F$	0,299	0,141	0,064	0,533	1,022
σ_F	$Sigma_F$	0,422	0,083	0,287	0,560	1,047
α_0	$Alpha_0$	1,280	0,482	0,415	2,016	1,048
α_1	$Alpha_1$	0,141	0,078	0,022	0,278	1,023
α_2	$Alpha_2$	0,008	0,001	0,007	0,010	1,056
ϕ_S	Phi_S	2,001	1,589	0,549	5,438	1,018
θ_S	$Theta_S$	0,779	0,230	0,494	1,198	1,018
δ_S	$Delta_S$	0,636	0,295	0,160	1,141	1,033
σ_S	$Sigma_S$	1,039	0,204	0,746	1,400	1,029
ζ	$Zeta$	8,470	5,391	2,632	20,421	1,012
ψ_{1G}	lb/po^2_{1G}	-0,178	0,842	-1,768	0,977	1,010
ψ_{1F}	lb/po^2_{1F}	-1,080	0,681	-2,295	-0,042	1,006
ψ_2	lb/po^2_2	1,655	0,723	0,489	2,850	1,011
$\bar{\gamma}_{H0}$	$Gamma_{H0}$	6,137	0,095	5,979	6,293	1,085
$\bar{\gamma}_{HA}$	$Gamma_{HA}$	3,970	0,098	3,811	4,130	1,091
σ_H	$Sigma_H$	0,726	0,050	0,648	0,810	1,058
τ	Tau	146,806	14,597	124,830	172,699	1,061
ν	Nu	0,289	0,502	0,001	1,468	1,054
η	Eta	0,043	0,014	0,022	0,068	1,010

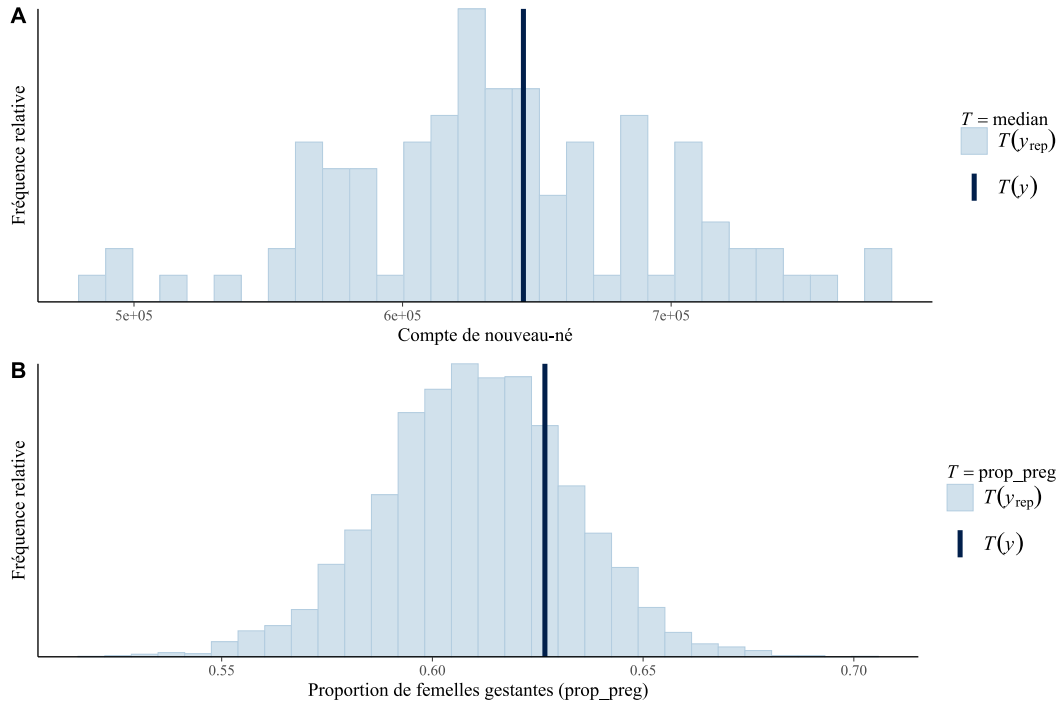


Figure 7. Représentation graphique des diagnostics de vérification prédictive a posteriori. A) nombre médian de petits basé sur les données observées (ligne noire, « y ») comparé à l’histogramme des observations reproduites hors échantillon ou « nouvelles » (barres gris clair, « y_{rep} ») générées par le modèle. B) proportion médiane de femelles gestantes (ligne verticale noire, « $T(y)$ ») comparée à un histogramme des valeurs moyennes équivalentes pour les observations reproduites hors échantillon ou « nouvelles » (barres gris clair, « $T(y_{rep})$ »). Dans les deux tracés, la répartition des observations hors échantillon, tirée des répartitions de probabilité pertinentes, est cohérente avec les valeurs observées, ce qui indique un bon ajustement du modèle.

Les taux de fécondité varient en fonction de l’âge pour les femelles de plus de 3 ans (les femelles âgées de 3 ans et moins produisent rarement des petits viables), augmentant rapidement et atteignant une valeur asymptotique à l’âge de 8 ans. Les taux de fécondité ont également diminué à mesure que l’abondance de la population augmentait (figure 8).

Comme pour la fécondité, les taux de survie varient en fonction de l’âge, la survie à la première année (S_0) étant nettement inférieure à la survie des adultes (S_A), en particulier lorsque les densités sont élevées (figure 8). La variation de la survie en fonction de la densité est négligeable pour les adultes, mais importante pour les juvéniles, avec une diminution de la survie qui accélèrent lorsque l’abondance dépasse 6 millions d’animaux (figure 9).

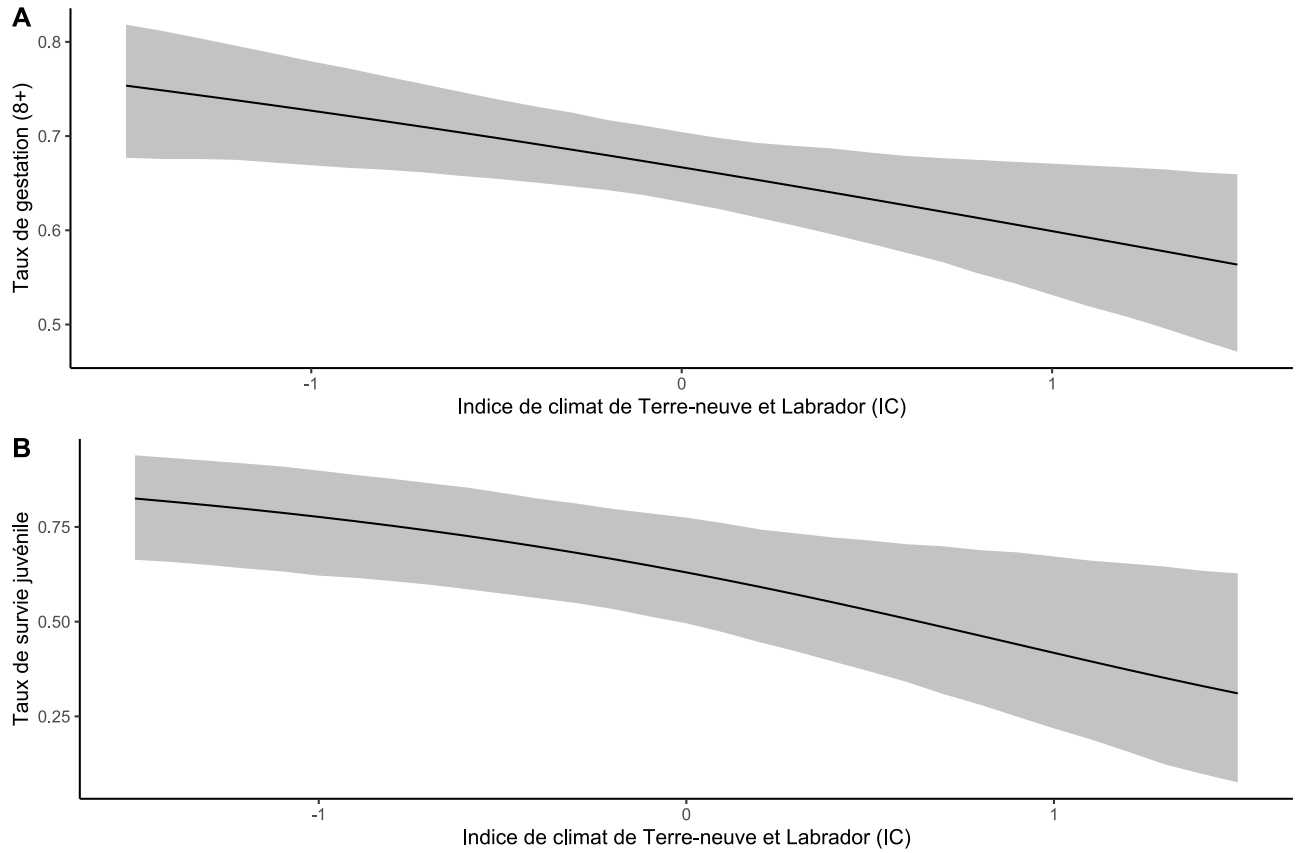


Figure 8. Tracés montrant la relation entre les indices vitaux estimés par le modèle et l'abondance de la population : A) fécondité des femelles adultes (proportion de femelles âgées de ≥ 8 ans qui sont gestantes); B) taux de survie annuel des juvéniles (jeunes de l'année). Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé.

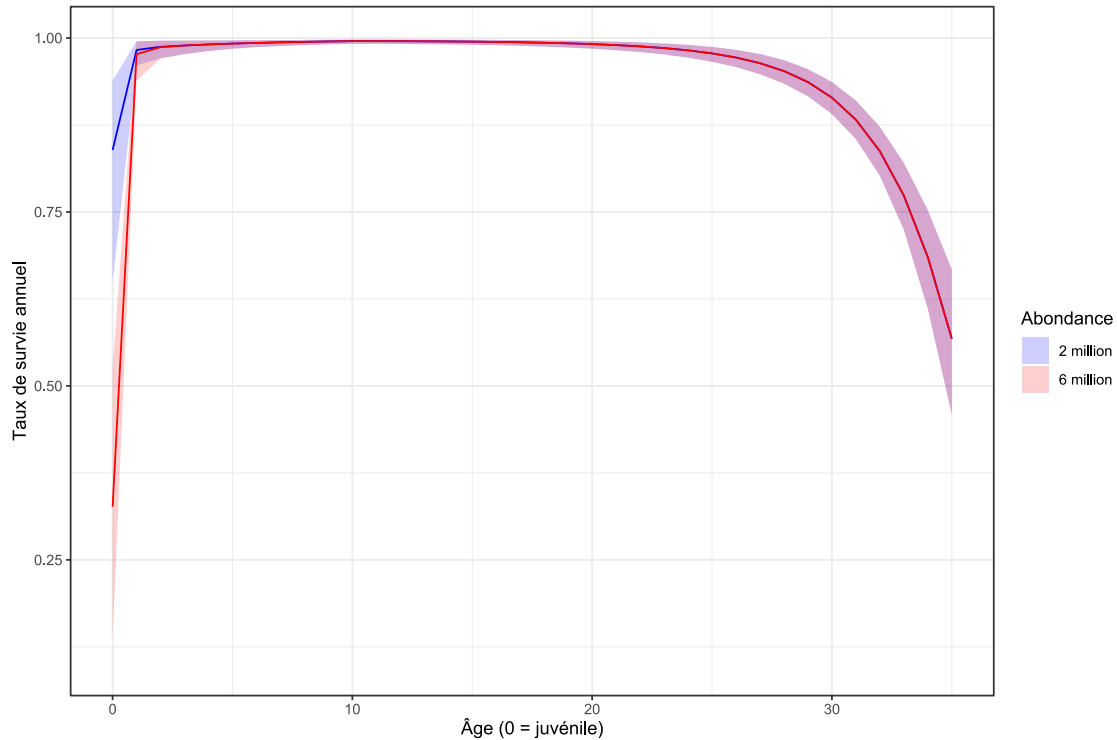


Figure 9. Tracé de la relation estimée par le modèle entre les taux de survie annuels et l'âge : les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé. Les courbes de survie par âge sont tracées pour deux densités de population afin d'illustrer les effets dépendants de la densité.

L'indice climatique de Terre-Neuve-et-Labrador (ICTNL) a eu un effet négatif important sur la fécondité, expliquant une partie de la variation des taux de gestation (figure 10). Après prise en compte de ces effets fixes, la stochasticité environnementale a entraîné des écarts importants par rapport aux taux de fécondité moyens attendus au fil du temps, avec des écarts « extrêmes » occasionnels, comme ceux qui se sont produits en 2010-2011 (figure 11).

L'ICTNL a également eu des effets négatifs importants sur la survie des juvéniles (figure 10). Les années où la couverture de glace était anormalement faible dans le golfe du Saint-Laurent et sur le front (p. ex. les pics vers le bas de la figure 4) étaient associées à une réduction de la survie des petits (figure 12), bien que cette relation ait été atténuée parce que la relation entre la glace et la survie était déjà prise en compte par les effets de l'ICTNL (pour lequel la couverture de glace était l'une des variables contributives). Enfin, après prise en compte de tous les effets fixes, la stochasticité environnementale a entraîné des écarts significatifs par rapport aux taux de risque moyens attendus pour les juvéniles, avec quelques périodes notables de risques transformés en logarithme élevés, comme au début des années 2000 (figure 11), contribuant à un taux de survie des juvéniles extrêmement faible (figure 11).

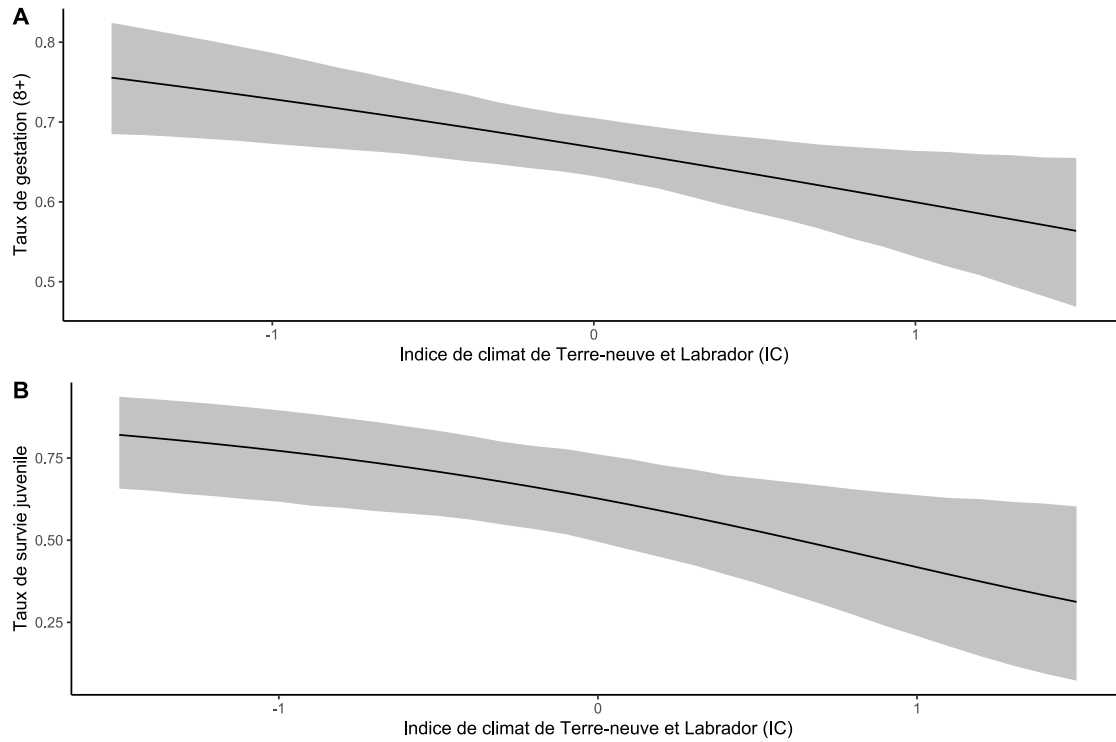


Figure 10. Tracés montrant les relations entre les indices vitaux estimés par le modèle et l'indice climatique de Terre-Neuve-et-Labrador (IC). A) la fécondité des femelles adultes (proportion de femelles âgées de ≥ 8 ans qui sont gestantes), et B) le taux de survie annuel des juvéniles (jeunes de l'année). Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé.

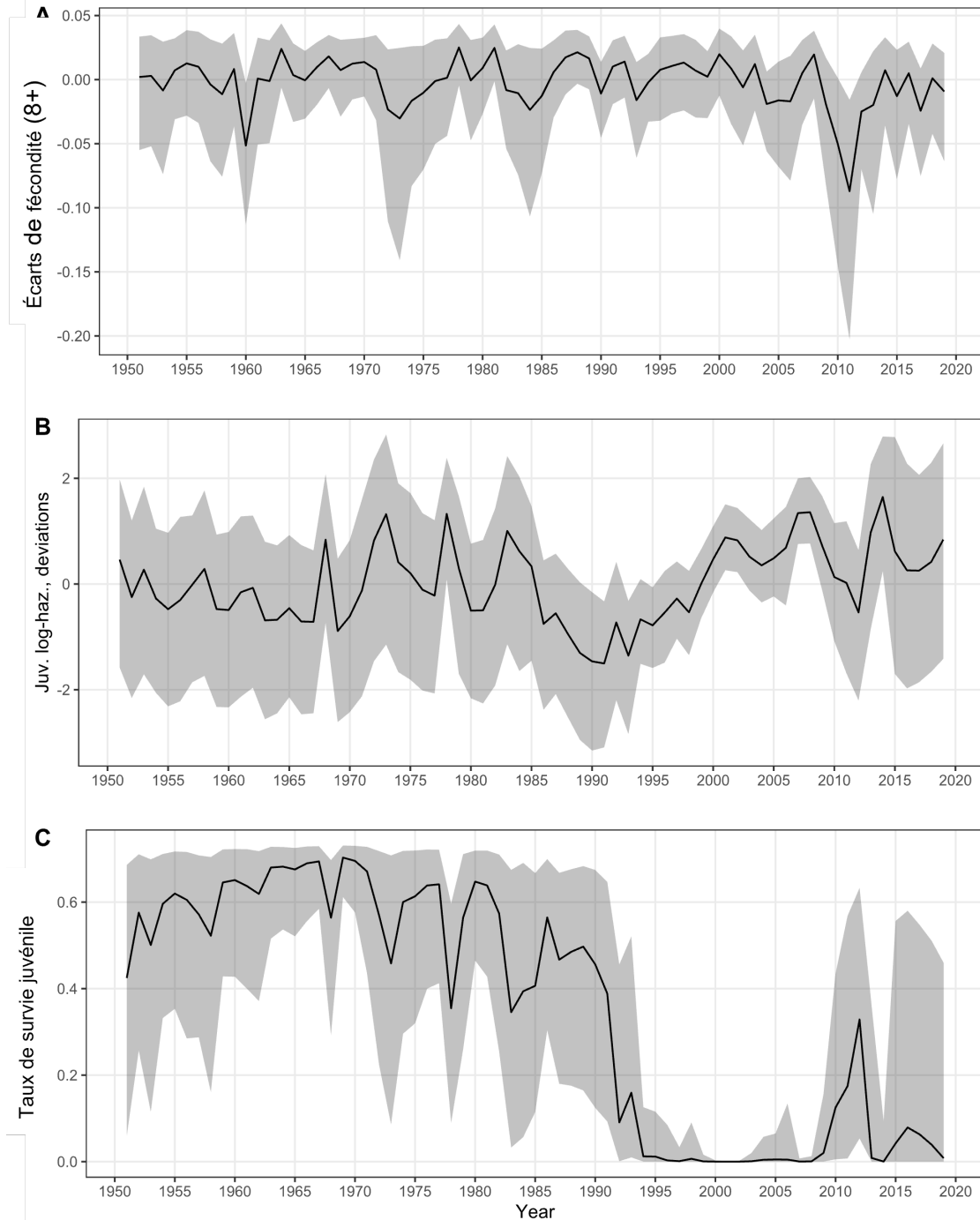


Figure 11. Tracés montrant la variation stochastique dans le temps des indices vitaux estimés par le modèle : A) écarts par rapport à la fécondité attendue des femelles adultes (proportion de femelles âgées de ≥ 8 ans qui sont gestantes); B) écarts par rapport aux taux de risque transformés en logarithme attendus pour les juvéniles (jeunes de l'année ou JA); C) survie des juvéniles réalisée (y compris les écarts stochastiques). Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé.

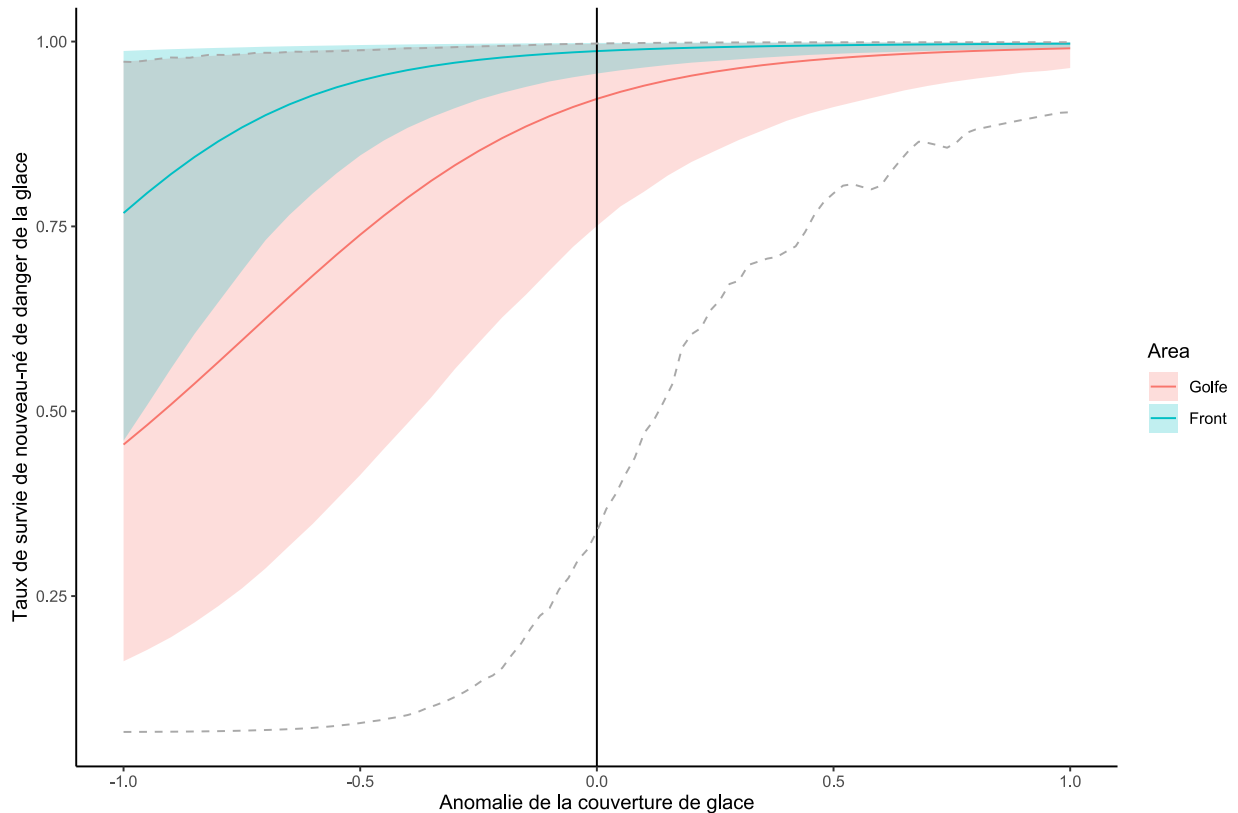


Figure 12. Tracé des relations estimées par le modèle entre l'indice d'anomalie de la glace (IC : l'écart proportionnel par rapport aux valeurs moyennes de la couverture de glace pour 1969-2000) et la probabilité de survie des petits (également appelés jeunes de l'année ou JA). Les effets de l'IC sont estimés séparément pour les zones de reproduction du golfe du Saint-Laurent et du front. Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé. Les lignes grises en pointillé englobent les quantiles à 95 % de la répartition antérieure de la relation fonctionnelle, dérivée des répartition a priori pour les paramètres de la fonction.

Les risques liés aux prises et aux prises accessoires ont varié considérablement au cours de la série chronologique, l'ampleur de la variation étant mesurée par le paramètre σ_H (tableau 3). Les ratios de risque lié aux prises et aux prises accessoires par habitant pour les juvéniles (JA) étaient en moyenne plus que 8 fois plus élevés que les ratios de risque équivalents pour les adultes (\bar{Y}_{H0} vs. \bar{Y}_{HA} ; tableau 3). Les variations temporelles estimées des taux annuels de risque lié aux prises, après ajustement pour les animaux abattus et perdus, étaient cohérentes avec les variations observées dans les nombres de prises et de prises accessoires (figure 13).

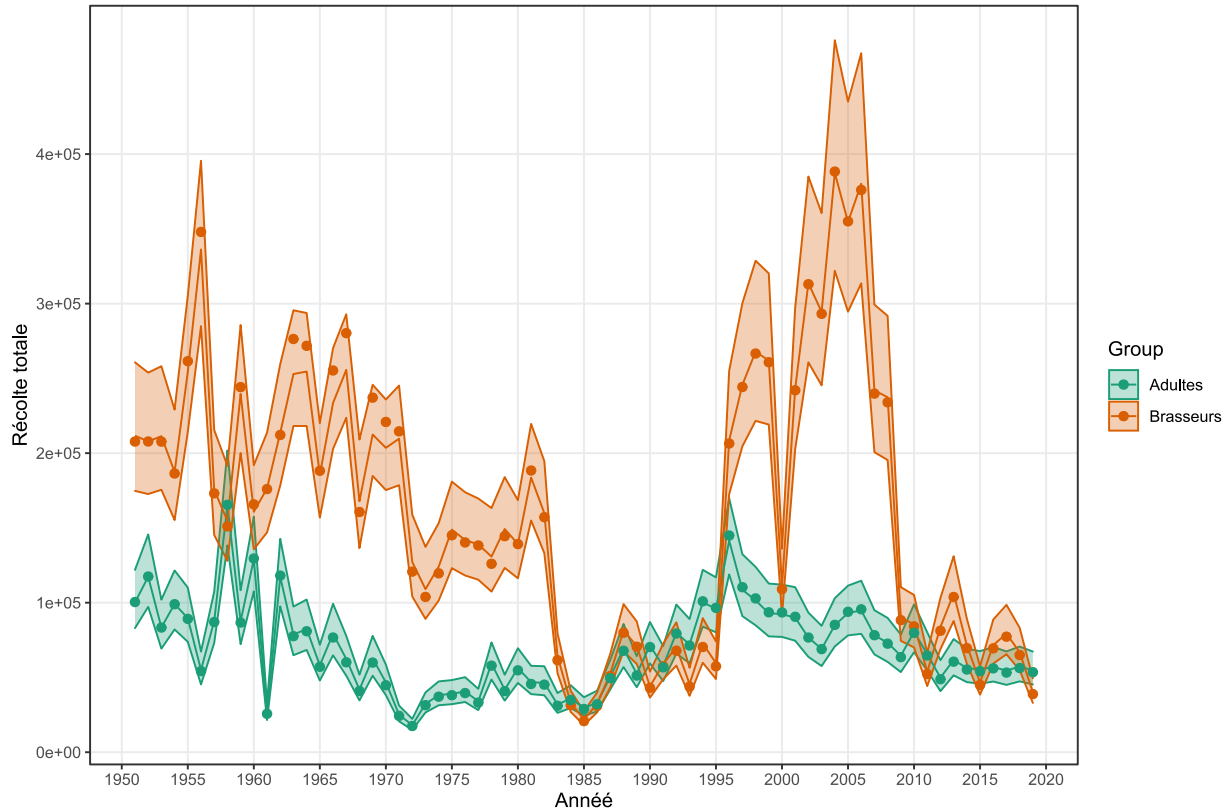


Figure 13. Tracé montrant la variation temporelle de la mortalité due à la chasse/aux prises accessoires (Récolte totale) estimée par le modèle pour les adultes et les brasseurs (également appelés jeunes de l'année ou juvéniles), avec un tracé des données observées à des fins de comparaison (notez que les estimations du modèle tracées ont été rajustées pour tenir compte des animaux abattus et perdus afin d'être comparables aux décès déclarés). Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé, en supposant un coefficient de variation de 10 % dans les récoltes déclarées.

Lorsque tous les effets environnementaux et démographiques estimés, ainsi que la mortalité due à la chasse/aux prises accessoires, sont combinés, les résultats du modèle indiquent que les prélèvements d'origine humaine représentent le facteur le plus important de la mortalité des juvéniles jusqu'en 1985. Cependant, depuis 1985, la mortalité dépendante de la densité et les déviations stochastiques inexplicables ont été des sources plus importantes de mortalité juvénile, suivies par les prélèvements d'origine humaine entre 1996 et 2006 (figure 14). La mortalité attribuable aux anomalies de la glace et aux effets du climat (ICTNL) est également importante certaines années, en particulier au cours des décennies les plus récentes (figure 14).

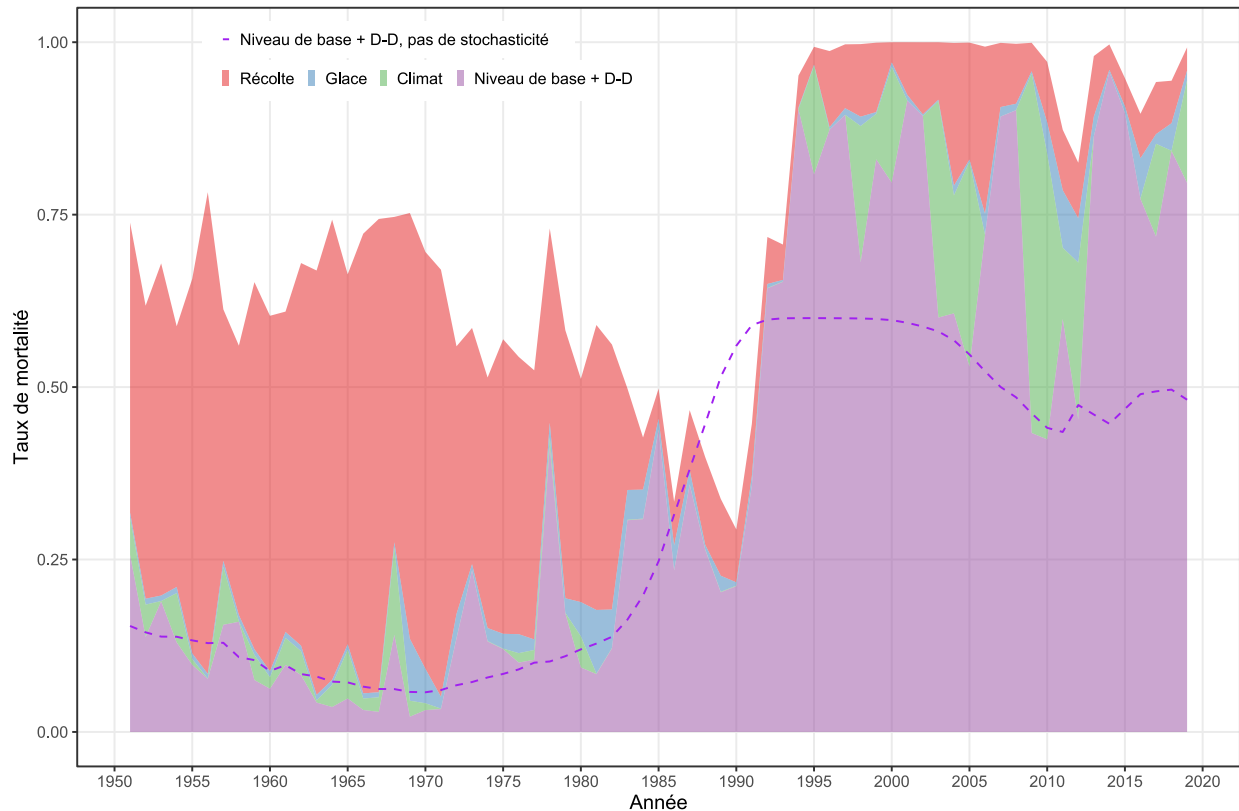


Figure 14. Tracé montrant les contributions relatives des diverses sources de mortalité au taux de mortalité combiné total pour les juvéniles (également appelés JA). Les facteurs de mortalité comparés comprennent les prélèvements liés à la chasse (en tenant compte des animaux abattus et perdus et des prises accessoires), la mortalité attribuable aux mauvaises conditions de glace, la mortalité attribuable aux effets du climat et la mortalité de base plus la mortalité liée à la densité (y compris les variations stochastiques). La ligne en pointillé indique la valeur attendue de la mortalité de base plus la mortalité liée à la densité si les variations stochastiques étaient exclues.

Les diverses sources de mortalité et de fécondité sont combinées dans le modèle de processus pour générer des projections de la dynamique de la population. En utilisant le modèle stochastique, l'estimation de la production de petits pour 2019 est de 776 000 (IC à 95 % 558 000 - 1 011 000) et l'abondance totale estimée est de 4 667 000 (IC à 95 % : 3 712 000 - 5 679 000). Les projections du modèle stochastique sont généralement cohérentes avec les ensembles de données observées sur le plan de la variation temporelle des taux de gestation des adultes (figure 15), des nombres de petits (figure 16) et de la structure d'âge relative (figure 17). Comparées aux données observées ou aux projections équivalentes du modèle déterministe, les projections du modèle stochastique correspondent mieux aux variations des trois séries chronologiques empiriques : la plupart des points de données observés (ou leurs barres d'erreur-type) recoupent les limites de l'IC à 95 % des projections du modèle stochastique. Dans le cas du modèle déterministe, le modèle a fourni un bon ajustement aux données sur la reproduction, dans les cas où la taille de l'échantillon était supérieure ou égale à 40, ce qui représentait la plupart des années après 2000, mais l'ajustement aux estimations de la production de petits et la capacité à suivre les changements dans la structure d'âge n'étaient pas aussi bons, en particulier au cours des deux dernières décennies (figures 16-17).

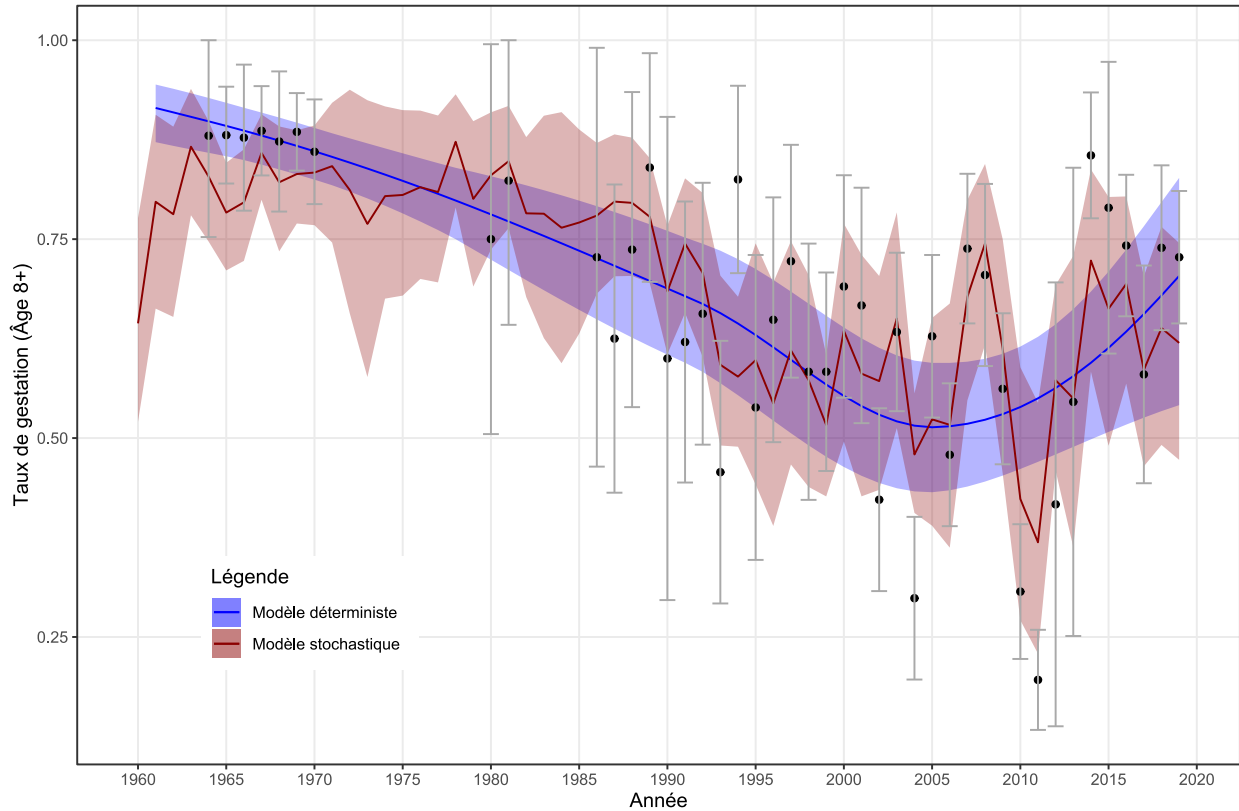


Figure 15. Tracé montrant la variation temporelle des taux de gestation estimés par le modèle (pour les femelles ≥ 8 ans) avec les données observées tracées à titre de comparaison : les points indiquent la proportion moyenne de femelles échantillonnées de 8 ans et plus chaque année qui étaient gestantes, tandis que les barres d'erreur montrent l'IC à 95 % associé à la valeur moyenne observée, basée sur la variance d'un échantillon binomial. Les projections du modèle sont tracées pour le modèle bayésien stochastique (rouge) et les données utilisées dans le modèle déterministe de 2019 (bleu). Le modèle déterministe utilisait les données réelles lorsque la taille des échantillons était de 40 ou plus et la valeur lissée les années où la taille des échantillons était inférieure à 40 animaux (Hammill et al. 2021). Les bandes ombrées indiquent les IC à 95 % associés qui sont générés par le modèle stochastique (rouge) et le lissage non paramétrique dans le modèle déterministe (bleu).

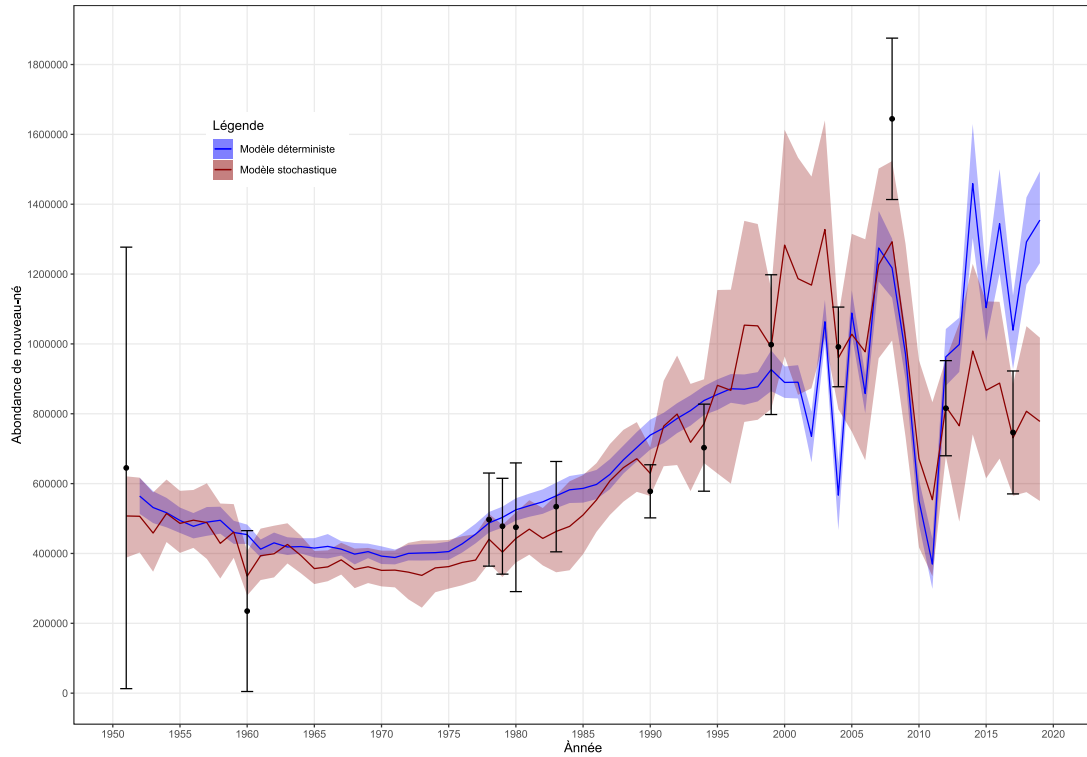


Figure 16. Tracé montrant la variation temporelle de la production de nouveau-né estimée par le modèle, avec les données observées tracées à titre de comparaison : les points indiquent l'abondance moyenne estimée des nouveaux-nés pour un relevé donné; les barres d'erreur indiquent l'IC à 95 % associé à l'estimation du relevé. Les projections du modèle sont tracées pour le modèle bayésien stochastique (rouge) et le modèle déterministe (bleu). Les lignes pleines représentent les valeurs moyennes estimées; les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé.

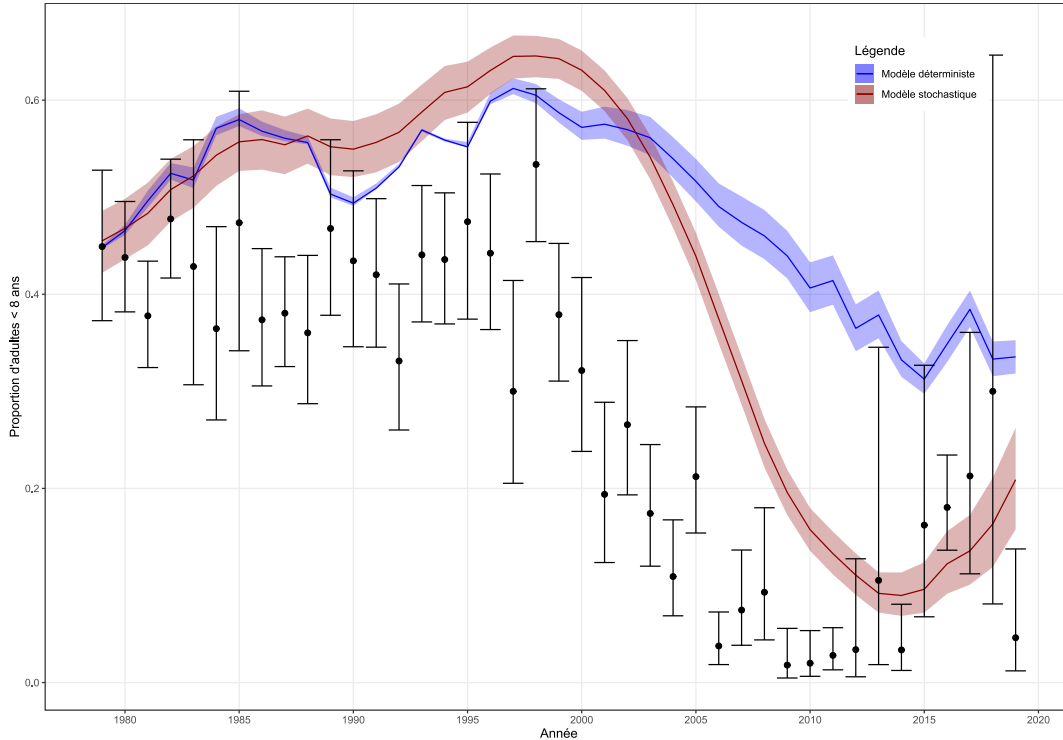


Figure 17. Tracé montrant la variation temporelle de la structure d'âge estimée par le modèle, spécifiquement la proportion d'animaux âgés de 5 à 7 ans par rapport à l'ensemble des animaux âgés de 8 ans et plus. Les points indiquent la proportion moyenne basée sur les données d'observation, et les barres d'erreur indiquent l'IC à 95 % associé à la proportion échantillonnée (basé sur la variance d'un échantillon binomial). Les projections du modèle sont représentées pour le modèle stochastique bayésien (rouge) et le modèle déterministe (bleu), les lignes pleines indiquant les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquant l'IC à 95 % associé.

L'abondance totale est estimée par le modèle comme une variable latente, bien qu'il n'y ait pas de données empiriques pour effectuer une comparaison. Les tendances estimées de l'abondance de la population (adultes plus JA) basées sur le modèle stochastique bayésien sont présentées dans la figure 18, les estimations correspondantes du modèle déterministe étant présentées à titre de comparaison. Les deux modèles sont généralement cohérents dans leurs projections de 1951 à 1990 environ, mais dévient ensuite. Le modèle déterministe prévoit une tendance relativement stable de 1995 à 2010, suivie d'un léger déclin de 2009 à 2011, puis d'une augmentation substantielle de 2012 à 2019 pour atteindre une abondance historique de plus de 7 millions d'individus. En revanche, le modèle stochastique indique une tendance à la hausse plus marquée entre 1990 et 1997 jusqu'à un pic de 6,6 millions, suivie d'une baisse substantielle entre 2000 et 2011 jusqu'à 4,2 millions, puis d'une augmentation modeste entre 2012 et 2019 jusqu'à 4,7 millions. Malgré ces différences, il est notable que les intervalles d'incertitude des deux modèles de projection se chevauchent pour une grande partie de la série temporelle, à l'exception des années 1950 à 1958 et depuis 2015 (figure 18).

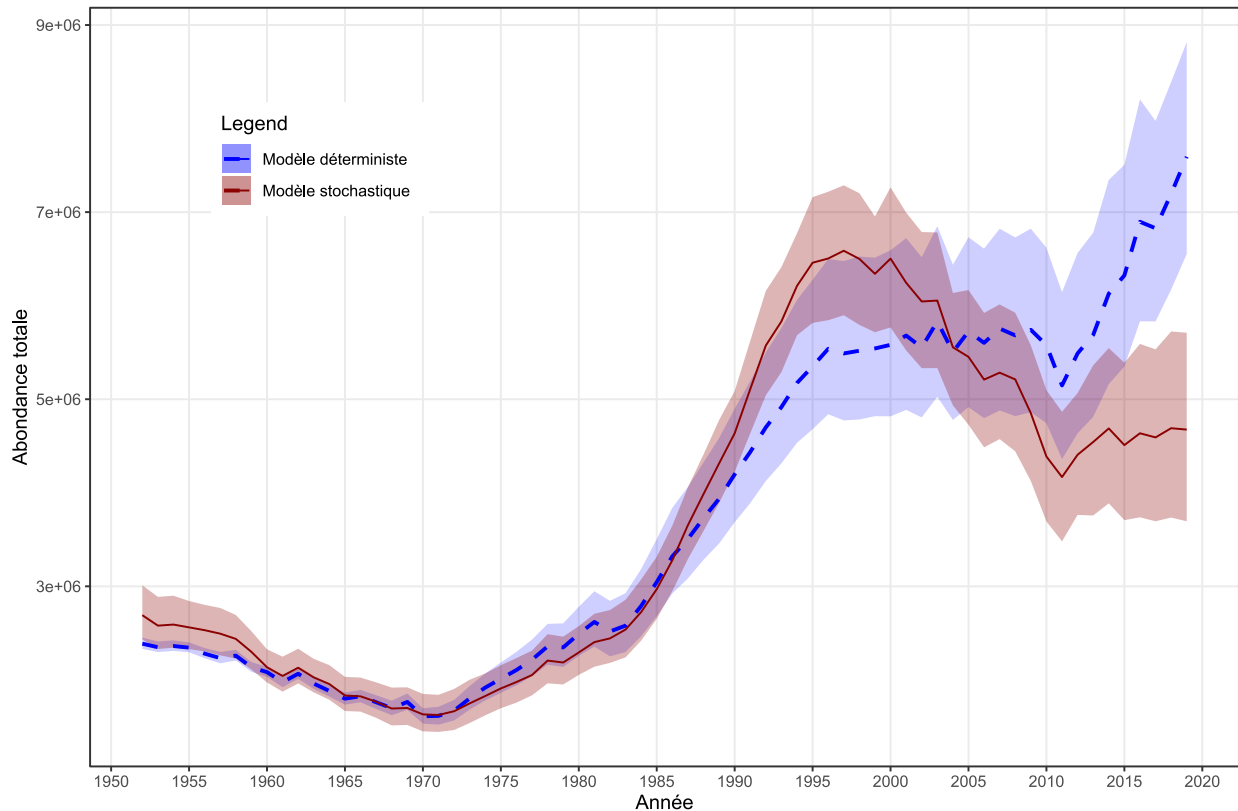


Figure 18. Tracé montrant la variation temporelle de l'abondance estimée par le modèle stochastique bayésien, avec un âge de début de 5 ans (rouge) et le modèle déterministe (bleu). Les lignes pleines et pointillées représentent les valeurs moyennes estimées pour les modèles stochastique et déterministe, respectivement, tandis que les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé.

En tant que vérification prédictive a posteriori supplémentaire de la qualité de l'ajustement du modèle stochastique, nous avons utilisé des méthodes de Monte Carlo pour générer des projections rétrospectives « hors échantillon » de la dynamique de la population (initiées avec l'abondance estimée en 1951 et projetées vers l'avant avec des effets aléatoires non ajustés aux données). La répartition des projections rétrospectives hors échantillon englobe les tendances réelles estimées par le modèle dans l'abondance de la population, ce qui confirme la qualité de l'ajustement du modèle stochastique (figure 19). Toutefois, il convient de noter que depuis 2006 environ, la tendance du modèle ajusté se rapproche du quantile inférieur à 95 % de la répartition des simulations rétrospectives, ce qui reflète le fait que les écarts stochastiques de la mortalité juvénile ont été constamment élevés au cours de cette période (figure 11). Cela indique un changement persistant dans les sources de mortalité environnementales et anthropogéniques.

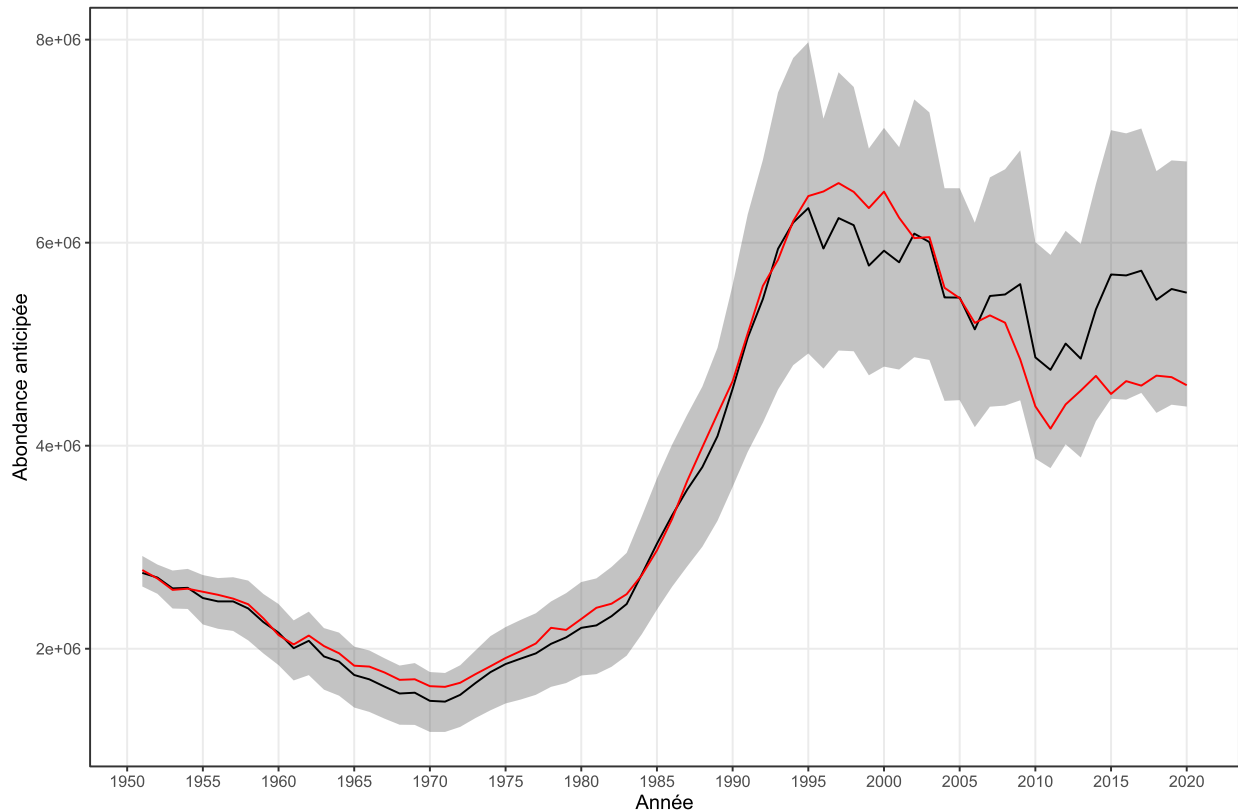


Figure 19. Tracé montrant la répartition des projections du modèle rétrospectif aléatoire concernant l'abondance des phoques du Groenland au fil du temps (bande grise avec ligne noire montrant la moyenne) par rapport aux tendances réelles estimées par le modèle (ligne rouge) pour un âge de début de 5 ans. Pour les projections rétrospectives, le modèle a été initié avec l'abondance estimée de 1951, tous les paramètres ont été tirés au hasard à partir de répartitions conjuguées a posteriori, et le modèle de processus a été itéré vers l'avant avec des effets aléatoires tirés de répartitions d'échantillonnage appropriées, mais non ajustés aux données. Ainsi, chaque simulation rétrospective itérée représente une projection du modèle « hors échantillon » d'une trajectoire possible de la population, compte tenu de la plage estimée de la stochasticité environnementale. Pour un modèle bien ajusté, la tendance estimée devrait se situer dans la répartition des projections hors échantillon.

Pour estimer la capacité de charge réalisée (K) en l'absence de mortalité anthropique, des projections futures de la dynamique de la population ont été générées à l'aide de simulations de Monte Carlo du modèle (avec des risques liés aux prises/prises accessoires forcés à 0) dans deux scénarios de futures couvertures de glace et de conditions environnementales. La répartition des projections s'est stabilisée après plusieurs décennies (figure 20), l'abondance moyenne à long terme pour chaque scénario correspondant à une estimation de l'abondance à l'équilibre (K) en l'absence de mortalité due à la chasse et aux prises accessoires. Dans le premier scénario, les variables relatives à l'indice climatique et à la couverture de glace ont été tirées aléatoirement de leurs répartitions antérieures à 2000, ce qui a produit une abondance à l'équilibre estimée à 7,6 (écart-type = 0,09, IC à 95 % = 7,43 à 7,76) millions de phoques du Groenland. Dans un second scénario, les variables relatives à l'indice climatique et à la couverture de glace ont été tirées de leurs répartitions postérieures à 2000 pour représenter les conditions actuelles. Il en résulte une estimation à l'équilibre de 6,79 (écart-type = 0,07, IC à 95 % = 6,68 à 6,91) millions de phoques du Groenland.

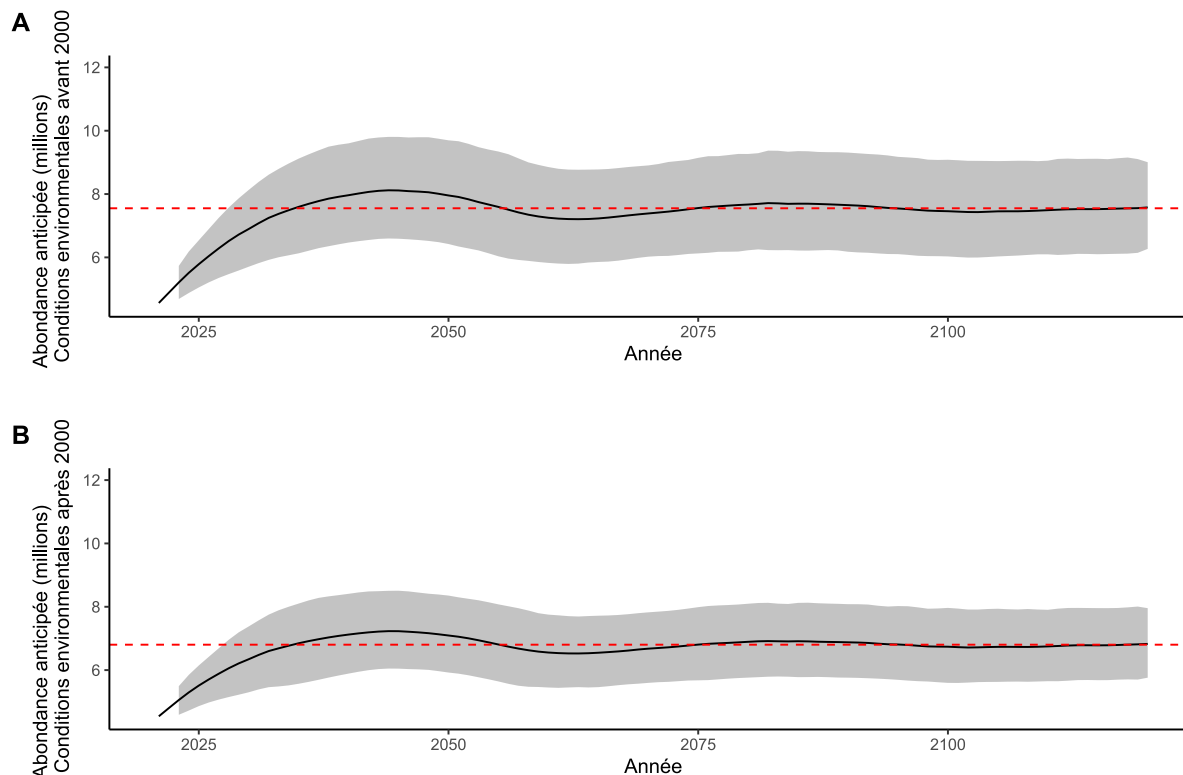


Figure 20. Tracés montrant l'abondance future projetée des populations de phoques du Groenland, avec une mortalité due à la chasse/aux prises accessoires forcée à 0, selon deux autres scénarios de couverture de glace et de conditions environnementales : A) les anomalies de la couverture de glace (IC) et l'indice climatique de Terre-Neuve (ICTNL) sont tirés des répartitions empiriques observées au cours de la période de 1969 à 1999; B) les anomalies de l'IC et l'ICTNL sont tirés des répartitions empiriques observées au cours de la période de 2000 à 2020. Pour les deux tracés, la ligne rouge indique la valeur moyenne attendue pour les 50 dernières années de la projection sur 100 ans, et peut être interprétée comme « K », ou l'abondance à l'équilibre attendue (pour le scénario indiqué) en l'absence de mortalité anthropique directe.

DISCUSSION

Des exécutions antérieures du modèle déterministe de population avaient laissé entendre que l'abondance avait diminué au cours des années 1950 et 1960 jusqu'à un minimum estimé à environ 2 millions d'animaux en 1972, avant de se rétablir à un niveau estimé à 7,6 (IC à 95 % = 6,55 à 8,82) millions d'animaux en 2019 (MPO 2020; Hammill *et al.* 2021). Avant l'évaluation de 2019, le modèle de population déterministe avait fourni un ajustement raisonnable aux données relatives à l'abondance des petits et au taux de reproduction. Cependant, lors de la dernière évaluation, l'ajustement du modèle n'était pas seulement moins bon, mais un changement marqué dans la tendance de la population a été décelé, notre perception passant d'une population qui s'était rapidement rétablie depuis 1982, atteignant un pic de 7,4 millions d'animaux en 2008 puis se stabilisant à un peu plus de 7 millions d'animaux, à une population qui s'était rapidement rétablie depuis 1982, s'était stabilisée à environ 5,5 millions d'animaux en 1996 et, après une légère baisse en 2011, avait montré une croissance renouvelée en l'absence de chasses importantes, augmentant à 7,6 millions d'animaux en 2019 (Hammill *et al.* 2015, 2021). Hammill et Stenson (2009) ont conclu qu'une détérioration de l'ajustement du modèle aux données de relevé faisait ressortir des problèmes

sous-jacents liés aux hypothèses ou à la structure du modèle, dont l'incapacité de tenir compte de la mortalité liée à la glace et de son incidence chez les juvéniles. L'intégration de la mortalité liée à la couverture de glace dans le modèle d'évaluation a quelque peu amélioré l'ajustement, jusqu'à récemment. Dans l'évaluation de 2019, cependant, le mauvais ajustement du modèle d'évaluation aux estimations des relevés aériens de 1990, 1994, 2008 et 2017 indique en outre que le modèle déterministe n'est pas en mesure de saisir tout l'éventail des dynamiques présentes dans les ensembles de données disponibles.

Le modèle stochastique présenté ici partage de nombreuses caractéristiques avec le modèle déterministe précédent, en ce sens que le modèle de processus suit la fécondité, la survie et l'abondance de multiples classes d'âge (36 dans le modèle stochastique, 27 dans le modèle déterministe). Pour faciliter la comparaison des deux modèles, nous avons utilisé (dans la mesure du possible) les mêmes données d'entrée que celles présentées dans Hammill *et al.* (2021). Toutefois, la structure du modèle stochastique diffère de celle du modèle déterministe sur plusieurs points importants, résumés dans le tableau 4. La principale différence réside dans l'assouplissement de l'hypothèse selon laquelle les processus démographiques sont fixes (déterministes) et dans la prise en compte de la stochasticité environnementale dans les indices vitaux, ce qui est réalisé en adaptant le modèle de processus aux données observées dans un cadre bayésien hiérarchique. L'un des principaux avantages de l'approche bayésienne est qu'elle permet de combiner de multiples sources de données et de caractériser pleinement l'incertitude dans un cadre de modélisation unique et intégré (Brandon et Wade 2006). Le cadre hiérarchique peut permettre l'estimation des états manquants ainsi que l'échange d'information entre les ensembles de données ou les relevés, ce qui peut améliorer l'estimation et accroître la précision (Sigourney *et al.* 2021). En outre, l'utilisation de renseignements a priori peut être incluse de manière formelle lorsque des renseignements directs font défaut. Une autre différence importante est que le modèle stochastique intègre dans le processus d'ajustement de l'information sur la structure d'âge provenant du programme d'échantillonnage de Terre-Neuve. L'inclusion des données relatives à la structure d'âge a considérablement amélioré la capacité à estimer la variation des taux de survie par âge.

Tableau 4. Comparaison des caractéristiques et des attributs des deux modèles utilisés pour estimer l'abondance et la dynamique de la population de phoques du Groenland de l'Atlantique Nord-Ouest : le modèle hiérarchique stochastique et bayésien et le modèle déterministe précédent. Le terme « ajustement du modèle » fait référence aux paramètres estimés par ajustement aux données, le terme « fixe » fait référence aux paramètres fixés par l'utilisateur (c'est-à-dire sur la base d'un avis d'expert ou de renseignements publiés antérieurement). Acronymes utilisés : « D-D » = « dépendant de la densité »; FRP = « fonction des risques proportionnels »; « Mglace » = surmortalité associée aux anomalies de la couverture de glace.

Caractéristique/attribut	Modèle stochastique bayésien hiérarchique	Modèle déterministe
Ensembles de données		
Nombre de petits	Utilisé pour l'ajustement, suppose une répartition gamma	Utilisé pour l'ajustement, suppose une répartition normale
Taux de gestation des femelles (fécondité)	Utilisé pour l'ajustement, suppose une répartition bêta-binomiale avec la covariable de l'âge (utilise les données brutes pour l'ajustement).	Utilisé pour l'ajustement, lorsque $N > 40$, mais « lissé » avant l'ajustement du modèle si les échantillons sont < 40 ; présume une répartition binomiale.
Données sur la chasse	Utilisé pour l'ajustement, suppose une répartition normale (tient compte de l'incertitude de la mesure et des animaux abattus et perdus).	Non utilisé pour l'ajustement, mais inclus comme constante pour les calculs de la dynamique annuelle de la population.
Données sur la structure d'âge (adultes)	Utilisé pour l'ajustement (pour les prévisions de survie) Suppose une répartition Dirichlet-multinomiale pour tenir compte de la surdispersion/variance	Non utilisé comme entrée
Couverture de glace	Anomalies annuelles de la couverture de glace du golfe et du sud du Labrador du Service canadien des glaces utilisées comme covariable de la mortalité juvénile : effet estimé comme une fonction des risques continue.	Anomalies annuelles de la couverture de glace du golfe et du sud du Labrador du Service canadien des glaces utilisées comme covariable de la mortalité juvénile : effet supposé, non estimé, avec fixation ponctuelle du seuil de mortalité.
Modèle de processus		
Fonction de fécondité	Ajustement du modèle : fonction logit non linéaire à 2 paramètres pour l'âge, supposée asymptotique après 8 ans, comprend également des termes D-D (fonction théta-logistique à 2 paramètres) et de stochasticité environnementale (effet aléatoire hiérarchique).	Taux maximum fixe pour les animaux de 8 ans et plus, les termes D-D sont modélisés à l'aide d'une fonction théta-logistique à 2 paramètres (paramètre théta fixe). Effets environnementaux sur K fixes. Pas de stochasticité. Différences d'âge prises en compte grâce à la copule gaussienne

Caractéristique/attribut	Modèle stochastique bayésien hiérarchique	Modèle déterministe
Mortalité, juvéniles	Ajustement du modèle, intègre les risques concurrents à l'aide de la FRP (de base, D-D, Mglace, prises), prend en compte la stochasticité de l'environnement. Les fonctions D-D et Mglace non linéaires sont également ajustées au modèle (paramètres D-D indépendants de la fécondité). Les risques concurrents liés aux prises sont traités comme des paramètres hiérarchiques variables dans le temps et ajustés au modèle.	Mortalité des adultes ou des juvéniles fixée, ou mortalité des juvéniles fixée comme un multiplicateur de la mortalité des adultes qui a été estimée dans les modèles antérieurs. En 2019, la mortalité des adultes a été fixée et la mortalité des juvéniles a été estimée. Permet la prise en compte de Mglace, mais la relation entre Mglace et la couverture de glace est supposée/fixée, et non ajustée. Permet la prise en compte de D-D, mais la fonction D-D est la même que la fonction D-D de fécondité (c.-à-d., même paramètre « K », θ fixe). Surmortalité due aux prises déclarées, intégrée de manière déterministe
Mortalité, adultes (1+)	Ajustement du modèle; variation en fonction de l'âge prise en compte à l'aide d'une FRP non linéaire à 2 paramètres, les risques concurrents liés à la chasse étant traités comme des paramètres hiérarchiques variables dans le temps, ajustés au modèle.	Ajustement du modèle dans les modèles antérieurs, fixé dans le modèle le plus récent; pas de variation en fonction de l'âge. Surmortalité due aux prises déclarées, intégrée de manière déterministe
Abondance initiale	Ajustement du modèle; la structure d'âge initiale est fixée comme la répartition stationnaire associée aux indices vitaux estimés.	Ajustement du modèle; structure d'âge initiale supposée
Dynamique annuelle	Transitions structurées par âge normalisées, 36 classes d'âge suivies, survie variable selon l'âge	Transitions structurées par âge normalisées, 27 classes d'âge (survie constante pour tous les âges après 1 an). Classes d'âge non suivies
Ajustement du modèle		
Méthode	MCMC bayésien : tous les paramètres sont estimés comme des a posteriori conjoints ajustés aux quatre ensembles de données (nombre de petits, taux de gestation, données sur les prises et structure d'âge) avec des répartitions appropriées pour chacun d'entre eux. A priori vagues pour tous les paramètres, à l'exception des paramètres de la fonction de mortalité liée	« Pseudo-méthode de vraisemblance » : simulations par force brute utilisées pour trouver la somme combinée minimale des carrés des résiduels de Pearson pour le nombre de petits et les taux de gestation (pour les femelles de plus de 8 ans). Cela suppose que les deux variables observées sont

Caractéristique/attribut	Modèle stochastique bayésien hiérarchique	Modèle déterministe
	à la couverture de glace (pour lesquels les a priori sont modérément informés).	normalement distribuées, mais sans pondération formelle de la variance.
Évaluation	Garantit la convergence du modèle et le mélange des chaînes indépendantes, les vérifications prédictives a posteriori et les diagnostics de qualité de l'ajustement. Évaluer visuellement la concordance entre les tendances prédites et les ensembles de données brutes	Évaluer visuellement la concordance entre les tendances prédites et les ensembles de données brutes

Les échantillons utilisés pour déterminer la structure d'âge de la population ayant été prélevés pour des raisons diverses, il est possible que certains groupes d'âge, en particulier les jeunes phoques, aient été surestimés ou sous-estimés. Cependant, les classes d'âge les plus jeunes sont les plus susceptibles d'être affectées en premier par des changements dans les conditions dépendantes de la densité ou environnementales (p. ex., conformément à Eberhardt 2002) et, par conséquent, l'exclusion de ces jeunes animaux dans l'ajustement du modèle peut affecter notre capacité à détecter des changements dans les taux démographiques, en introduisant des décalages supplémentaires entre le moment où des changements démographiques importants se produisent et le moment où ils peuvent être pleinement intégrés dans le modèle de population. L'utilisation de la théorie de l'information et des comparaisons de modèles avec LoolC a permis d'évaluer objectivement d'autres versions du modèle (avec des âges minimums différents) en matière de niveau relatif de soutien (voir l'annexe 3). Cette approche a indiqué un plus grand appui pour l'inclusion d'un âge minimum de 5 ans dans les données de structure d'âge utilisées pour l'ajustement du modèle. Une évaluation plus poussée de l'incidence de l'inclusion de classes d'âge plus jeunes sur les estimations du modèle est un domaine qui pourrait faire l'objet d'un examen plus approfondi.

Les changements climatiques devraient avoir une incidence négative sur les phoques du Groenland en raison de la perte de couverture de glace pour la reproduction et probablement en raison des impacts sur les ressources alimentaires (Stenson *et al.* 2020b). Le modèle stochastique utilise une formulation proportionnelle des risques pour modéliser la survie, ce qui offre une manière mathématiquement cohérente d'intégrer et d'estimer de multiples sources de mortalité concurrentes (risques). En utilisant cette approche, l'incertitude dans les prises déclarées, la couverture de glace pendant la saison de mise bas et un indice environnemental (Cyr et Galbraith 2021) ont été définis comme des facteurs affectant la survie des juvéniles. Les différences dans la couverture moyenne de glace dans le golfe et au front pendant les pics de naissance ont été utilisées pour construire l'indice d'anomalie de glace. Cet indice donne une idée des conditions au moment de la naissance des petits, mais les JA des phoques du Groenland ont besoin d'une plate-forme de glace stable pendant une période de 4 à 6 semaines après la naissance. Malheureusement, cet indice, dans sa forme calculée actuellement, n'est pas en mesure de saisir les changements dans la couverture de glace dus aux tempêtes ou à la débâcle précoce, après la mise bas, ce qui limite probablement sa sensibilité en tant que variable prédictive de la survie des petits. L'ICTNL, plus général, intègre des renseignements sur les températures de l'eau et de l'air, la vitesse des vents et la couverture totale de glace accumulée dans le Canada atlantique tout au long de l'année. Comme l'ICTNL intègre des variables relatives à la couverture de glace, il existe un certain degré de chevauchement et de colinéarité entre l'ICTNL et l'indice d'anomalie des glaces. Les deux indices sont encore quelque peu distincts : par exemple, l'anomalie de la glace représente les conditions au

moment du pic de naissance, alors que l'ICTNL comprend la glace totale accumulée au cours de la saison, et la couverture de glace n'est qu'une des nombreuses variables contribuant à l'ICTNL composite, qui reflète les conditions environnementales générales (océanographiques) dans l'Atlantique Nord-Ouest (Cyr et Galbraith 2021). Cependant, dans notre modèle bayésien ajusté, les effets estimés de l'ICTNL sur la survie et le taux de gestation étaient assez forts, alors que les effets estimés de l'anomalie de la glace étaient plus faibles, ce qui suggère que les effets de l'ICTNL pourraient expliquer une grande partie de la mortalité qui aurait autrement été attribuable aux anomalies de la glace. D'autres travaux sont nécessaires pour mieux quantifier les changements dans la qualité de la plate-forme de glace au cours de la période de 6 semaines critique pour les JA, ainsi que pour comprendre la contribution d'autres facteurs environnementaux à la survie des juvéniles. L'utilisation des risques proportionnels fournit un cadre utile permettant d'explorer ces questions.

Le modèle stochastique a fourni une estimation de la production de petits en 2019 de 776 000 et une estimation de l'abondance totale de 4,7 millions, ce qui représente environ 62 % de l'abondance totale estimée en 2019 de 7,6 millions produite par le modèle déterministe (Hammill *et al.* 2021). L'estimation plus élevée du modèle déterministe reflète de multiples différences entre les deux modèles (tableau 4), dont la plus importante est peut-être l'hypothèse limitative du modèle déterministe selon laquelle la mortalité des juvéniles est fixe sur l'ensemble de la série temporelle, et donc que les augmentations inexplicables de la mortalité (comme celles qui se sont produites depuis 2000; figure 11B) ne peuvent pas être prises en compte. Lorsque la chasse a diminué, le taux de mortalité fixe du modèle déterministe a inévitablement supposé une augmentation de l'abondance de la population. Dans le modèle stochastique, la mortalité des juvéniles due à des facteurs dépendants et indépendants de la densité (y compris les mauvaises conditions de glace et le forçage climatique) n'a pas été supposée fixe, ce qui a permis de saisir les effets de l'augmentation de la mortalité après 2000. En l'absence de prises élevées, ces sources de mortalité naturelle sont (et continueront probablement à être) les principaux facteurs de la dynamique de cette population (figure 14). Les évaluations récentes des phoques gris ont également entraîné des révisions à la baisse des estimations de l'abondance totale d'un ordre de grandeur similaire, en raison de changements importants dans la manière dont la mortalité des juvéniles est intégrée dans les modèles d'évaluation. Ces deux cas soulignent l'importance d'améliorer notre compréhension de ce paramètre clé (Rossi *et al.* 2021).

Un autre avantage important du modèle stochastique bayésien intégré est la facilité avec laquelle le modèle de processus ajusté peut être adapté pour générer des projections prospectives de la dynamique des populations, en tenant compte de l'incertitude des paramètres (en puisant dans la répartition conjuguée a posteriori de tous les paramètres) et en utilisant des répartitions appropriées d'effets aléatoires. Nous avons tiré parti de cette caractéristique pour explorer l'abondance à l'équilibre potentielle (K) en l'absence de mortalité due à la chasse, en fonction de différentes hypothèses concernant les variations futures dans les conditions environnementales (c'est-à-dire les anomalies de la glace et l'ICTNL). La comparaison des résultats des simulations futures dans des répartitions temporelles de variables environnementales correspondant aux conditions antérieures à 2000 et aux conditions postérieures à 2000 montre de manière convaincante que le « K » effectif des phoques du Groenland a diminué au cours des dernières décennies, avec une abondance à l'équilibre inférieure d'environ 1 million de phoques à ce qui était attendu avec les conditions antérieures à 2000. Au fur et à mesure que les conditions environnementales et de glace se détériorent, on s'attend à ce que K continue à diminuer, affectant en premier lieu la survie des juvéniles, à moins que les phoques du Groenland ne soient capables de s'adapter en trouvant des conditions environnementales et de glace adéquates plus au nord.

En résumé, le modèle stochastique constitue une amélioration par rapport au modèle déterministe de plusieurs façons, notamment : 1) les variables qui étaient traitées comme des constantes fixes dans le modèle déterministe sont maintenant traitées comme des paramètres estimés dans le modèle stochastique, ce qui permet des estimations basées sur les données de la survie annuelle en fonction de l'âge, des effets dépendant de la densité, de la mortalité due aux anomalies de la glace et des effets des conditions environnementales sur la fécondité et la survie; 2) le modèle stochastique tient compte de la stochasticité environnementale de la fécondité et de la survie; 3) les multiples causes de mortalité – mortalité de base, effets dépendant de l'âge et de la densité, mortalité des petits due à une mauvaise couverture de glace, mortalité due à la chasse et aux prises accessoires – sont intégrées en tant que risques concurrents à l'aide d'une formulation proportionnelle des risques, ce qui permet un traitement plus uniforme et mathématiquement cohérent de ces effets; 4) l'ajustement du modèle est effectué à l'aide d'une approche hiérarchique bayésienne de l'état-espace qui permet une caractérisation plus robuste de l'incertitude, la dissociation de l'erreur de processus de l'erreur de l'observateur, et l'intégration de multiples sources de données avec des répartitions et des structures de variance différentes (Buckland *et al.* 2004, Wang 2009, Williams *et al.* 2017). L'utilisation du modèle stochastique pour les évaluations futures et pour l'exploration des conséquences potentielles des changements climatiques contribuera à renforcer et à soutenir la gestion de cette espèce emblématique.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Brandon, J.R., et Wade, P. 2006. Assessment of the Bering-Chukchi-Beaufort Seas stock of bowhead whales using Bayesian model averaging. *J. Cetacean Res. Manage.* 8:225-239.
- Beyersmann, J., Latouche, A., Buchholz, A., et Schumacher, M. 2009. Simulating competing risks data in survival analysis. *Stat. Med.* 28:956–971.
- Bowen, W.D., et Sergeant, D.E. 1983. Mark-recapture estimates of harp seal pup (*Phoca groenlandica*) production in the northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40:728-742.
- Bowen, W.D., Capstick, C.K., et Sergeant, D.E. 1981. Temporal changes in the reproductive potential of female harp seal, *Pagophilus groenlandicus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 495–503.
- Brodie, J., Johnson, H., Mitchell, M., Zager, P., Proffitt, K., Hebblewhite, M., Kauffman, M., Johnson, B., Bissonette, J., et Bishop, C. 2013. Relative influence of human harvest, carnivores, and weather on adult female elk survival across western North America. *J. Appl. Ecol.* 50:295–305.
- Buckland, S., Newman, K., Thomas, L., et Koesters, N. 2004. State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecol. Model.* 171:157–175.
- Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M. D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M., Guo, J., Li, P., et Riddell, A. 2017. Stan: A Probabilistic Programming Language. *J stat. softw.* 76:32.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Caughley, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47:906–18
- Chu, C. Y. C., Chien, H. K., et Lee, R. D. 2007. Explaining the optimality of U-shaped age-specific mortality. *Theor. Popul. Biol.* 73, 171–180.
- Colbourne, E., Holden, J., Senciall, D., Bailey, W., Snook, S., et Higdon, J. 2016. [Physical Oceanographic conditions on the Newfoundland and Labrador Shelf during 2015](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/079. v +40 p.
- Cyr, F., et Galbraith, P.S. 2021. A climate index for the Newfoundland and Labrador shelf. *Earth Syst. Sci. Data.* 13: 1807-1828
- Eberhardt, L.L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83:2841-2854.
- Fisher, H.D. 1954. Studies on reproduction in the harp seals (*Phoca groenlandica* Erxleben) in the Northwest Atlantic. Ph.D. Thesis Dept., of Zoology, McGill University, Montreal, QC, Canada.
- Frie, A.K., Fagerheim, K.-A., Hammill, M.O., Kapel, F.O., Lockyer, C., Stenson, G.B., Rosing-Asvid, A., et Svetochov, V. 2011. Error patterns in age estimation of harp seals (*Pagophilus groenlandicus*): results from a transatlantic, image-based blind-reading experiment using known-age teeth. *ICES J. Mar. Sci.* 68:1942-1953.
- Gelfand, A. E., Ghosh, S. K., Christiansen, C., Soumerai, S. B., et McLaughlin, T. J. 2000. Proportional hazards models: a latent competing risk approach. *J. Royal Statist. Soc.: Ser. C (Applied Statistics)* 49:385–397.
- Gelman, A. 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (comment on article by Browne and Draper). *Bayesian Anal.* 1:515–534.

-
- Gelman, A., Jakulin, A., Pittau, M. G., et Su, Y.-S. 2008. A weakly informative default prior distribution for logistic and other regression models. *Ann. Appl. Stat.* 2:1360–1383.
- Hammill, M.O., et Sauv , C. 2017. Growth and condition in harp seals: evidence of density-dependent and density-independent influences. *ICES J. Mar. Sci.* 74:1395–1407.
- Hammill, M.O., et Stenson, G.B. 2009. [A preliminary evaluation of the performance of the Canadian management approach for harp seals using simulation studies](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2009/093. iv + 47 p.
- Hammill, M. O. et Stenson, G. B. 2010. [Abundance of Northwest Atlantic harp seals \(1952-2010\)](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2009/114. iv + 12 p.
- Hammill, M.O. et Stenson, G. B. 2022. [The harp seal: Adapting behavioural ecology to a pack-ice environment](#) In: D. Costa and E. McHuron (eds). *Ethology and Behavioural Ecology of Marine Mammals*. Springer International Publishing AG.
- Hammill, M.O., Stenson, G.B., Mosnier, A., et Doniol-Valcroze, T. 2014. [Abundance estimates of Northwest Atlantic Harp seals and management advice for 2014](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2014/022. v + 33 p
- 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.
- Hammill, M.O., Stenson, G.B., Mosnier, A. et Doniol-Valcroze, T. 2021. [Tendances de l'abondance du phoque du Groenland \(*Pagophilus groenlandicus*\) dans l'Atlantique Nord-Ouest, 1952-2019](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/006. iv + 33 p.
- H rk nen, T., Harding, K.C., et Heide-J rgensen, M.-P. 2002. Rates of increase in age-structured populations: A lesson from the European harbour seals. *Can. J. Zool.* 80(9): 1498–1510. doi:10.1139/z02-141.
- Healey, B.P., et Stenson, G.B. 2000. [Estimating pup production and population size of the northwest Atlantic harp seal \(*Phoca groenlandica*\)](#). DFO Can. Stock Ass. Secr. Res. Doc. 2000/081. 27p.
- Heisey, D. M., et Patterson, B. R. 2006. A Review of methods to estimate cause-specific mortality in presence of competing risks. *J. Wildl. Manag.* 70:1544–1555.
- MPO. 2020. [Situation des phoques du Groenland, *Pagophilus groenlandicus*, de l'Atlantique Nord-Ouest en 2019](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2020/020.
- Myers, R.A., et Bowen, W.D. 1989. Estimating bias in aerial surveys for harp seal pup production. *J. Wildl. Manag.* 53:361-372.
- R.Core.Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roff, D. A., et Bowen, W. D. 1983. Population dynamics and management of the northwest Atlantic harp seal (*Phoca groenlandica*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 919-932.
- Roff, D.A., et Bowen, W.D. 1986. Further analysis of population trends in the northwest Atlantic harp seal (*Phoca groenlandica*) from 1967 to 1985. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 553-564.
- 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.

-
- Sergeant, D.E. 1975. Estimating numbers of harp seals. Rapp. P.-v. réun., Cons. int. Explor. Mer. 169:274-280.
- Sergeant DE 1991. Harp seals man and ice. Can Spec Publ Fish Aquat Sci 114: 153 p.
- Sergeant, D.E., et Fisher, H.D. 1960. Harp seal populations in the western North Atlantic from 1950 to 1960. Fish. Res. Board Can. Arctic Unit. Circular No. 5. 58 p.
- Sigourney, D.B., Murray, K.T., Gilbert, J.R., Ver Hoef, J.M., Josephson, E., et Digiovanni Jr, R.A. 2021. Application of a bayesian hierarchical model to estimate trends in Atlantic harbor seal (*Phoca vitulina vitulina*) abundance in Maine, U.S.A., 1993-2018. Mar. Mamm. Sci. 38:500-516.
- Shelton, P.A., Cadigan, N.G., et Stenson, G.B. 1992. Model estimates of harp seal population trajectories in the Northwest Atlantic. Can. Atlan. Fish. Sci. Adv. Coun. Res. Doc. 92/89. 23p.
- Sjare, B., et Stenson, G.B. 2002. Estimating struck and loss rates for harp seals (*Pagophilus groenlandicus*) in the Northwest Atlantic. Mar. Mamm. Sci. 18, 710-720.
- Sjare, B., et Stenson, G.B. 2010. Changes in the reproductive parameters of female harp seals (*Pagophilus groenlandicus*) in the Northwest Atlantic. ICES J. Mar. Sci. 67: 304-315.
- Sjare, B., Stenson, G.B., et Warren, W. G. 2000. [Recent estimates of reproductive rates for harp seals in the Northwest Atlantic](#). Can. Stock. Ass. Sec. Res. Doc. 2000/077. 13p.
- Stenson, G., et Hammill, M.O. 2014. Can ice breeding seals adapt to habitat loss in a time of climate change? ICES J. Mar. Sci. 71:1977–1986.
- Stenson, G.B. et Upward, P. 2020. [Estimations actualisées des prises accessoires et des prélèvements totaux de phoques du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/014.
- Stenson, G.B., Myers, R.A., Hammill, M.O., Ni, I-H., Warren, W.G., et Kingsley, M.C.S. 1993. Pup production of Harp Seals *Phoca groenlandica*, in the northwest Atlantic. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50:2429-2439.
- Stenson, G.B., Hammill, M.O., Kingsley, M.C.S., Sjare, B., Warren, W.G., et Myers, R.A. 2002. Is there evidence of increased pup production in Northwest Atlantic Harp Seals, *Pagophilus groenlandicus*? ICES J. Mar. Sci. 59:81-92.
- Stenson, G., Rivest, L., Hammill, M.O et Gosselin, J.F. 2003. Estimating pup production of harp seals, *Pagophilus groenlandicus*, in the Northwest Atlantic. Mar. Mamm. Sci. 19:141–160.
- Stenson, G.B., Hammill, M.O., Lawson, J.W., et Gosselin, J.F. 2014. [Estimating Pup Production of Northwest Atlantic Harp Seals, *Pagophilus groenlandicus*, in 2012](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2014/057.v + 43p.
- 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.
- Stenson, G. B., Buren, A.D. et Sheppard, G.L. 2020a. [Estimations actualisées des taux de reproduction des phoques du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest et influence de l'état corporel](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/057. iv + 22 p.
- Stenson G.B., Haug, T., et Hammill, M.O. 2020b. Harp Seals: Monitors of Change in Differing Ecosystems Front. Mar. Sci. 7:569258. doi: 10.3389/fmars.2020.569258
-

-
- Stenson, G., Gosselin, J.F., Lawson, J., Buren, A., Goulet, P., Lang, S., Nilssen, K.T., et Hammill, M.O. 2022. [Pup production of harp seals in the Northwest Atlantic in 2017 during a time of ecosystem change](#). NAMMCO Sci. Publ. 12.
- Vehtari, A., Gelman, A., et Gabry, J. 2017. Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC. *Stat.Comp.* 27:1413–1432.
- Wang, G. 2009. Signal extraction from long-term ecological data using Bayesian and non-Bayesian state-space models. *Ecol. Inform.* 4:69–75.
- Williams, P. J., Hooten, M. B., Womble, J. N., Esslinger, G. G., Bower, M. R., et Hefley, T. J. 2017. An integrated data model to estimate spatiotemporal occupancy, abundance, and colonization dynamics. *Ecology* 98:328–336.

ANNEXES

Annexe 1, tableau A1.1 Taux de gestation par âge des phoques du Groenland femelles échantillonnés dans les eaux de Terre-Neuve-et-Labrador de 1954 à 2019, d'après Stenson et al. (2020a) et utilisés dans Hammill et al. (2021) et dans le présent document. Les taux sont basés sur la proportion de femelles gestantes dans chaque classe d'âge (Stenson et al. 2020a).

Année	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation
1952	4	0	S.O.	5	0	S.O.	6	0	S.O.	7	0	S.O.	8	0	S.O.
1953	4	0	S.O.	5	0	S.O.	6	0	S.O.	7	0	S.O.	8	0	S.O.
1954	4	4	0	5	3	1	6	3	2	7	16	12	8	33	29
1964	4	11	0	5	9	1	6	2	1	7	4	3	8	25	22
1965	4	30	1	5	44	5	6	37	20	7	38	27	8	109	96
1966	4	7	0	5	9	1	6	17	6	7	11	8	8	49	43
1967	4	10	0	5	19	4	6	33	20	7	29	28	8	123	109
1968	4	27	0	5	19	6	6	20	14	7	12	11	8	55	48
1969	4	25	1	5	25	4	6	16	7	7	28	23	8	165	146
1970	4	13	0	5	13	3	6	12	6	7	10	9	8	107	92
1978	4	40	1	5	38	23	6	20	18	7	9	6	8	0	S.O.
1979	4	4	1	5	1	1	6	0	S.O.	7	1	1	8	8	4
1980	4	2	0	5	2	1	6	1	1	7	0	S.O.	8	12	9
1981	4	5	1	5	4	3	6	2	1	7	7	6	8	17	14
1982	4	4	0	5	5	2	6	1	1	7	4	3	8	3	1
1985	4	4	0	5	3	1	6	5	2	7	3	3	8	1	1
1986	4	1	1	5	0	S.O.	6	2	1	7	1	0	8	11	8
1987	4	12	2	5	8	3	6	9	7	7	4	4	8	24	15
1988	4	17	2	5	6	1	6	3	3	7	0	S.O.	8	19	14
1989	4	8	0	5	9	0	6	6	2	7	3	2	8	25	21
1990	4	8	0	5	6	1	6	3	1	7	1	0	8	10	6
1991	4	10	0	5	11	2	6	7	4	7	3	1	8	29	18
1992	4	9	2	5	11	3	6	7	3	7	8	6	8	32	21
1993	4	11	0	5	17	2	6	7	0	7	5	4	8	35	16
1994	4	23	1	5	15	2	6	14	6	7	6	2	8	40	33
1995	4	10	0	5	13	6	6	4	2	7	5	2	8	26	14
1996	4	8	0	5	6	0	6	4	1	7	1	1	8	37	24
1997	4	5	0	5	4	0	6	10	3	7	2	2	8	36	26
1998	4	6	0	5	10	3	6	9	2	7	4	2	8	36	21
1999	4	6	0	5	7	0	6	17	4	7	15	6	8	60	35
2000	4	1	0	5	9	3	6	6	4	7	5	2	8	42	29
2001	4	2	0	5	0	S.O.	6	2	2	7	3	0	8	39	26
2002	4	2	0	5	4	1	6	5	3	7	16	9	8	71	30
2003	4	1	0	5	3	2	6	2	1	7	3	2	8	90	57
2004	4	2	0	5	5	0	6	5	1	7	1	0	8	77	23

Année	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation	Âge (ans)	Nombre d'échantillons	Nombre de femelles en gestation
2005	4	9	1	5	9	0	6	13	2	7	7	0	8	86	54
2006	4	2	0	5	0	S.O.	6	0	S.O.	7	0	S.O.	8	119	57
2007	4	1	0	5	5	0	6	3	1	7	2	2	8	84	62
2008	4	6	0	5	3	0	6	2	0	7	0	S.O.	8	61	43
2009	4	1	0	5	1	0	6	1	0	7	1	1	8	105	59
2010	4	0	S.O.	5	0	S.O.	6	0	S.O.	7	1	0	8	114	35
2011	4	3	0	5	2	0	6	0	S.O.	7	0	S.O.	8	153	30
2012	4	2	0	5	1	0	6	0	S.O.	7	0	S.O.	8	12	5
2013	4	1	0	5	0	S.O.	6	0	S.O.	7	1	0	8	11	6
2014	4	2	0	5	0	S.O.	6	1	0	7	1	0	8	76	65
2015	4	0	S.O.	5	1	0	6	0	S.O.	7	3	0	8	19	15
2016	4	7	0	5	4	1	6	6	2	7	4	3	8	93	69
2017	4	7	0	5	8	0	6	0	S.O.	7	2	0	8	50	29
2018	4	10	0	5	6	0	6	3	1	7	2	1	8	69	51
2019	4	5	0	5	4	0	6	2	0	7	4	1	8	110	80

Annexe 2 : Détermination de l'âge minimal optimal à inclure dans l'ajustement du modèle

Le modèle stochastique a intégré les renseignements sur la structure d'âge du programme d'échantillonnage de Terre-Neuve-et-Labrador dans le processus d'ajustement, ce qui a permis au modèle de converger. Des phoques de tous âges ont été collectés dans le cadre de divers programmes conçus pour des objectifs différents. Il est donc possible que certains groupes d'âge, probablement les plus jeunes qui n'ont pas de pelage adulte, soient surestimés ou sous-estimés dans la structure d'âge.

Dans l'évaluation précédente, le modèle déterministe a été ajusté aux taux de reproduction des femelles de 8 ans et plus et aux estimations de la production de petits provenant des relevés. Les animaux âgés de 8 ans et plus ont été sélectionnés parce que l'examen du type de pelage des mâles et des femelles a indiqué qu'à l'âge de 8 ans, plus de 90 % des phoques avaient le pelage tacheté d'adulte et auraient été échantillonnés de manière aléatoire dans les collectes. En outre, les animaux de plus de 8 ans sont également très proches de la taille maximale (longueur et poids) et ces animaux de 8 ans ou plus sont très difficiles à distinguer en fonction de l'âge. Par conséquent, les échantillons de ces animaux plus âgés devraient fournir un échantillon non biaisé de la structure d'âge de la population « adulte ». Ces résultats sont similaires à ceux de Roff et Bowen (1983, 1986) qui considéraient que les échantillons comprenant des animaux âgés de 7 ans et plus représentaient une structure d'âge non biaisée de la population. Toutefois, si l'exclusion des âges plus jeunes de l'ajustement du modèle réduit les préoccupations quant à un potentiel biais d'échantillonnage, elle entraîne également une pénalité relative à la réduction de la taille des échantillons et de la puissance statistique. Cela peut être particulièrement problématique lorsque des âges sont exclus de la partie inférieure de la répartition des âges.

Généralement, la dynamique d'une population est plus sensible aux changements dans la survie des adultes. Cependant, la survie des adultes tend à être élevée et présente peu de variations interannuelles, tandis que la survie des juvéniles peut varier considérablement d'une année à l'autre en fonction de facteurs liés à la densité et à l'environnement (indépendants de la densité). Les changements subséquents dans la force des cohortes des classes d'âge plus jeunes peuvent avoir un effet important sur les tendances de la population (Caswell 2001; Eberhardt 2002; Harkonen *et al.* 2002). L'exclusion des animaux plus jeunes de l'analyse (animaux âgés de 0 à 6 ans) réduit donc la capacité du modèle à suivre les changements dans la mortalité juvénile, en particulier au cours des 5 à 10 dernières années de la série chronologique, en raison du décalage entre le moment où les changements sont susceptibles de se produire (0 à 6 ans) et le moment où ils seront détectés, car il faut du temps pour qu'ils soient pleinement recrutés dans le modèle de population (7 ans et plus).

Le modèle stochastique utilise les données de répartition par âge des mâles et des femelles obtenues dans le cadre du programme d'échantillonnage de Terre-Neuve-et-Labrador. Un examen rapide des données brutes de la structure d'âge au fil du temps révèle un changement dans le recrutement de jeunes animaux dans la population (figure 6). Les classes d'âge les plus jeunes ont initialement dominé la structure d'âge dans la population échantillonnée, mais au fil du temps, la structure d'âge a reflété une population de plus en plus vieillissante, avec des échantillons dominés par les animaux de 16 ans et plus depuis 2009 (bien que pour certaines années, les tailles d'échantillon soient petites, Figure 6). La mortalité des juvéniles a été jugée extrêmement élevée en 2010 et 2011 en raison de très mauvaises conditions de glace (Stenson *et al.* 2014). Ce pic de mortalité juvénile ne devrait pas apparaître dans le modèle avant 2018 avec un âge minimum de 8 ans, alors qu'un recrutement plus faible apparaît dès 2014 avec un âge minimum de 4 ans. De même, une augmentation de la survie des juvéniles au cours des 5 dernières années de la série de données ne serait pas détectable lorsque l'âge minimum est de 7 ou 8 ans (puisque ces âges plus jeunes ne sont pas pris en compte dans l'échantillon à la

fin de la série chronologique), mais est apparente avec un âge minimum de 4 ou 5 ans (figure 6).

Nous avons exécuté de multiples ajustements de modèles afin d'explorer les incidences de la modification de l'âge minimum (m) qui est intégré dans l'ensemble de données sur la structure d'âge utilisé pour l'ajustement du modèle. Nous avons utilisé une approche théorique de l'information pour comparer les modèles avec différentes valeurs de m (4 à 8 ans) afin de sélectionner le modèle le mieux soutenu. Plus précisément, nous avons calculé le « critère d'information de validation croisée avec exclusion d'un élément » (LooIC) pour chaque modèle (à l'aide du progiciel en R « Loo ») et nous avons déterminé le modèle le mieux soutenu en fonction de la valeur LooIC la plus faible ou (de manière équivalente) de la densité prédictive ponctuelle logarithmique attendue (ELPD) la plus élevée pour un nouvel ensemble de données. Tout comme les comparaisons du CIA des modèles ajustés par maximum de vraisemblance, la comparaison bayésiennes de la valeur LooIC peut être utilisée pour déterminer le modèle le mieux soutenu selon la maximisation de la vraisemblance tout en pénalisant les paramètres ajustés supplémentaires. Le LooIC est généralement préféré au CIA, car il utilise l'ensemble du modèle a posteriori conjoint, plutôt que l'estimation ponctuelle. Le modèle ayant le LooIC le plus faible (ou la valeur ELPD la plus élevée) est donc à la fois le plus parcimonieux et le plus susceptible d'estimer correctement de nouveaux points de données (ou des points de données exclus de l'ajustement du modèle, par validation croisée avec exclusion d'un élément).

La variation de l'âge minimum inclus dans l'ajustement du modèle a été associée à des changements dans les valeurs estimées de la production et de l'abondance des petits, en particulier pour les années depuis 2010 (Figure A2.1). En général, lorsque l'âge minimum a été réduit, les estimations de la production de petits et de l'abondance totale en 2017 et 2019 ont augmenté, tandis que l'incertitude au sujet de ces estimations a diminué (tableau A2.1). Le modèle le mieux soutenu avait des valeurs de $m = 5$ ans (tableau A2.2). Ce modèle a été utilisé pour générer toutes les statistiques, tous les chiffres et tous les paramètres dérivés rapportés.

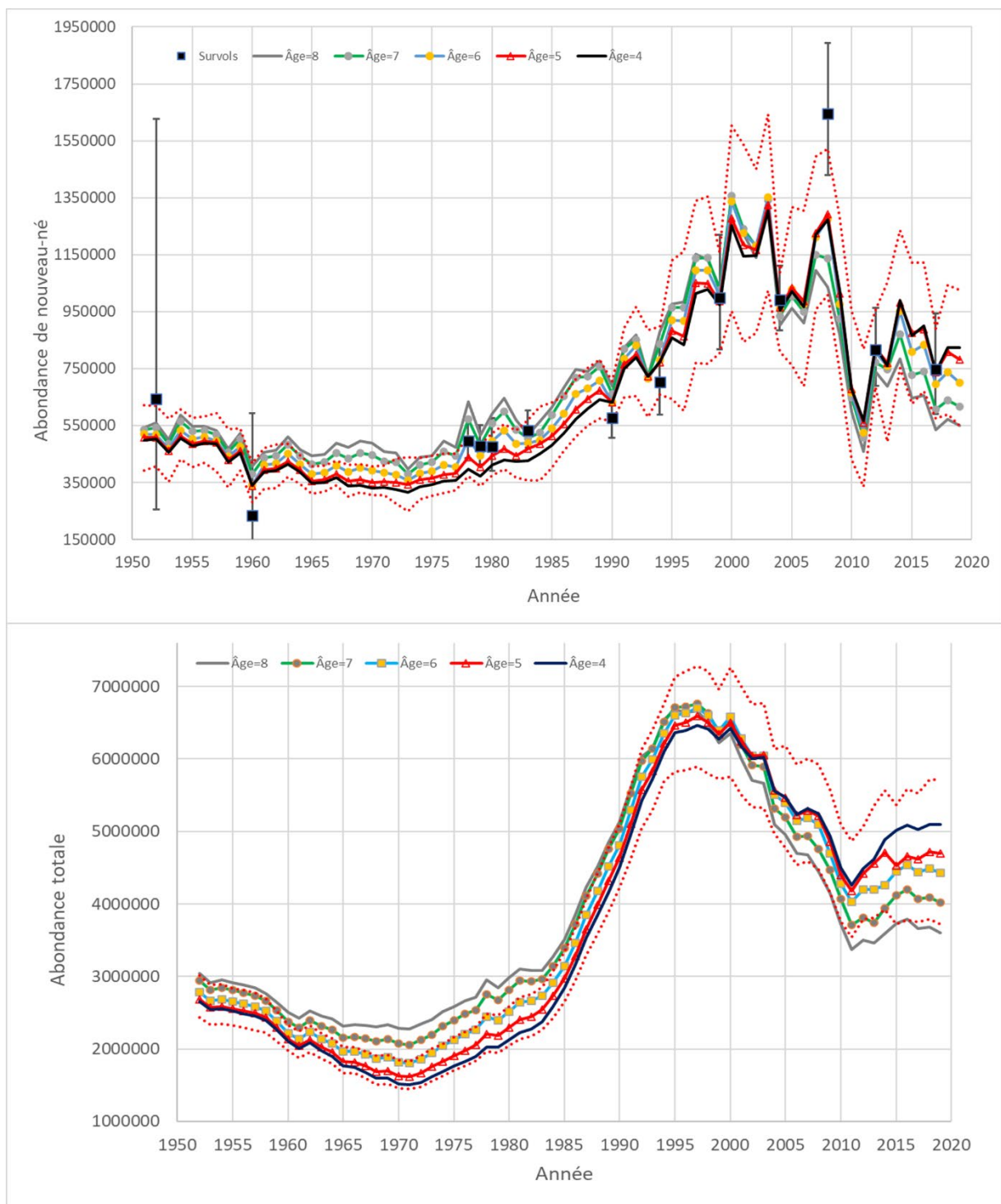


Figure A2.1. Graphiques montrant les changements dans les estimations de la production de petits (en haut), l'abondance totale (en bas) avec des modèles qui ont inclus différentes classes d'âge minimum (m) dans l'ajustement du modèle. Les lignes pointillées montrent les intervalles de crédibilité à 95 % pour les modèles avec $m = 5$ ans (rouge).

Annexe 2, tableau A2.1. Statistiques dérivées de modèles de la production de petits et de l'abondance totale pour 2017 et 2019, y compris les estimations des moyennes, des coefficients de variation (CV) et des intervalles de crédibilité à 95 % (IC à 95 %), générées à partir de modèles ajustés à des ensembles de données avec différents âges minimaux (m) dans les répartitions par âge. Voir les méthodes pour plus de détails sur les autres modèles. Les estimations du relevé sur l'abondance des petits se trouvent dans le tableau 1.

Âge min. (m)	Statistique	Estimations			
		Prod. petits, 2017	Prod. petits, 2019	Abondance, 2017	Abondance, 2019
5	Moyenne	735 000	776 000	4 595 000	4 667 000
	CV (%)	11	15	10	11
	CI95_lo	568 000	558 000	3 698 000	3 712 000
	CI95_hi	89 0000	1 011 000	5 529 000	5 679 000
6	Moyenne	695 000	700 000	4 443 000	4 434 000
	CV (%)	12	16	11	11
	CI95_lo	518 000	481 000	3 500 000	3 432 000
	CI95_hi	847 000	930 000	5 368 000	5 441 000
7	Moyenne	606 000	617 000	4 074 000	4 017 000
	CV (%)	18	19	14	14
	CI95_lo	386 000	386 000	2 935 000	2 838 000
	CI95_hi	873 000	873 000	5 126 000	5 100 000
8	Moyenne	535 000	551 000	3 660 000	3 599 000
	CV (%)	21	21	15	16
	CI95_lo	320 000	337 000	2 551 000	2 432 000
	CI95_hi	751 000	787 000	4 721 000	4 706 000

Annexe 2, tableau A2.2. Résultats de la comparaison des modèles à l'aide du critère LooIC. Le critère LooIC a été utilisé pour évaluer le degré relatif de soutien pour six autres modèles, qui différaient en termes d'âge minimum (m) inclus dans les données de structure d'âge utilisées pour l'ajustement du modèle. Le modèle ayant le LooIC minimum ou (de manière équivalente) la différence de densité prédictive ponctuelle logarithmique attendue maximale (ELPD_Loo) a la plus grande probabilité de prédire correctement les points de données qui ont été exclus de l'ajustement du modèle. Les modèles sont triés en fonction de leur degré de soutien relatif, mesuré par la différence (ELPD_diff) entre les valeurs ELPD_Loo associées et celles du modèle le mieux soutenu. Sont également indiqués l'erreur-type des différences (SE_diff), l'erreur-type de ELPD_Loo (SE_elpd_loo), le nombre effectif de paramètres (P_{loo}) et l'erreur-type (SE_P_loo), ainsi que l'erreur-type de LooIC (SE_LooIC).

m	ELPD_diff	SE_diff	Elpd_Loo	SE_Elpd_Loo	P_{loo}	SE_P_Loo	LooIC	SE_LooIC
5	0,0	0,0	-545,8	46,6	36,3	5,6	1091,6	93,2
4	-1,6	1,7	-547,4	46,9	35,6	5,2	1094,8	93,8
6	-2,0	1,5	-547,7	46,7	38,5	5,7	1095,5	93,4
7	-7,1	2,5	-552,9	47,4	38,7	5,8	1105,8	94,9
8	-9,0	3,5	-554,8	47,3	36,6	4,9	1109,6	94,6

Annexe 3 : Prises déclarées

Tableau A3.1. Prises déclarées de la chasse commerciale et de subsistance dans l'Arctique canadien (Arctique) et le Groenland, prises commerciales canadiennes constituées de jeunes de l'année (Can. petits) et d'animaux âgés d'un an et plus (Can. 1+) et prélèvements estimés des pêches commerciales représentées par animaux âgés d'un an et plus (Access. âge 1+) et les jeunes de l'année (Access. JA). Adapté de Stenson et Upward (2020).

ANNÉE	Arctique	Groenland	Can. petits	Can. 1+	Access. âge 1 +	Access. JA
1952	1 784	16 400	198 063	109 045	0	0
1953	1 784	16 400	197 975	74 911	0	0
1954	1 784	19 150	175 034	89 382	0	0
1955	1 784	15 534	252 297	81 072	0	0
1956	1 784	10 973	341 397	48 013	0	0
1957	1 784	12 884	165 438	80 042	0	0
1958	1 784	16 885	140 996	156 790	0	0
1959	1 784	8 928	238 832	81 302	0	0
1960	1 784	16 154	156 168	121 182	0	0
1961	1 784	11 996	168 819	19 047	0	0
1962	1 784	8 500	207 088	112 901	0	0
1963	1 784	10 111	270 419	71 623	0	0
1964	1 784	9 203	266 382	75 281	0	0
1965	1 784	9 289	182 758	51 495	0	0
1966	1 784	7 057	251 135	72 004	0	0
1967	1 784	4 242	277 750	56 606	0	0
1968	1 784	7 116	156 458	36 238	0	0
1969	1 784	6 438	233 340	55 472	0	0
1970	1 784	6 269	217 431	40 064	17	60
1971	1 784	5 572	210 579	20 387	85	440
1972	1 784	5 994	116 810	13 073	141	481
1973	1 784	9 212	98 335	25 497	107	361
1974	1 784	7 145	114 825	32 810	42	141
1975	1 784	6 752	140 638	33 725	66	220
1976	1 784	11 956	132 085	32 917	169	926
1977	1 784	12 866	126 982	28 161	309	1324
1978	2 129	16 638	116 190	45 533	613	2763

ANNÉE	Arctique	Groenland	Can. petits	Can. 1+	Access. âge 1 +	Access. JA
1979	3 620	17 545	132 458	28 083	572	3 031
1980	6 350	15 255	132 421	37 105	274	2 540
1981	4 672	22 974	178 394	23 775	406	3 775
1982	4 881	26 927	145 274	21 465	347	3 470
1983	4 881	24 785	50 058	7 831	462	4 547
1984	4 881	25 829	23 922	7 622	429	3 714
1985	4 881	20 785	13 334	5 701	642	4 345
1986	4 881	26 099	21 888	4 046	896	5 213
1987	4 881	37 859	36 350	10 446	1 864	9 047
1988	4 881	40 415	66 972	27 074	1 406	6 993
1989	4 881	42 971	56 346	8 958	726	7 918
1990	4 881	45 526	34 402	25 760	795	1 974
1991	4 881	48 082	42 382	10 206	608	8 094
1992	4 881	50 638	43 866	24 802	6 411	16 624
1993	4 881	56 319	16 401	10 602	7 732	19 244
1994	4 881	57 373	25 223	36 156	10 836	36 768
1995	4 881	62 749	34 106	31 661	6 341	14 252
1996	4 881	73 947	184 856	58 050	18 745	10 896
1997	2 500	68 816	220 476	43 734	5 188	13 860
1998	1 000	81 262	251 403	31 221	973	3 584
1999	500	93 117	237 644	6 908	6 325	9 843
2000	400	98 462,5	85 035	7 020	1 632	9 890
2001	600	85 427,5	214 754	11 739	4 992	15 072
2002	1 000	66 734,5	297 764	14 603	3 901	5 642
2003	1 000	66 149	280 174	9 338	1 912	3 533
2004	1 000	70 586,5	353 553	12 418	11 228	24 642
2005	1 000	91 687,5	323 800	6 029	8 284	18 094
2006	1 000	94 033,5	346 426	8 441	5 526	16 130
2007	1 000	82 825,5	221 488	3 257	2 990	6 460
2008	1 000	80 444	217 565	285	2 360	4 920
2009	1 000	71 861,5	76 688	0	972	1 303

ANNÉE	Arctique	Groenland	Can. petits	Can. 1+	Access. âge 1 +	Access. JA
2010	1 000	89 905	68 654	447	1 338	2 618
2011	1 000	73 462	40 371	18	712	1 402
2012	1 000	54 659,5	71 319	141	812	2 074
2013	1 000	65 241	94 310	3 612	27	150
2014	1 000	63 028	59 616	50	214	952
2015	1 000	61 767	35 302	80	196	844
2016	1 000	55 520	61 016	7 344	139	464
2017	1 000	47 515,5	70 270	11 472	53	173
2018	1 000	58 614,3	56 135	4 887	161	450
2019	1 000	58 614,3	29 913	2 125	148	563

Annexe 4 : Évaluation de l'incertitude dans les prises déclarées

Il y a un niveau d'incertitude inconnu dans les prises déclarées. Nous avons examiné l'impact de l'incertitude sur les estimations des paramètres en ajustant le coefficient de variation autour des absorptions déclarées (CV = 0,0, 0,05, 0,10, 0,20) et en exécutant le modèle avec les nouvelles estimations. Dans l'ensemble, l'hypothèse de différents niveaux d'incertitude concernant les prélèvements déclarés n'a pas eu d'incidence sur les estimations paramétriques de l'abondance et de la tendance. Le modèle a répondu aux changements d'incertitude en variant la part de mortalité attribuée aux prélèvements, aux conditions climatiques et de glace et à la mortalité stochastique. Étant donné qu'il est probable qu'il y ait une certaine variation dans les prises déclarées, un CV de 10 % a été adopté pour les simulations.

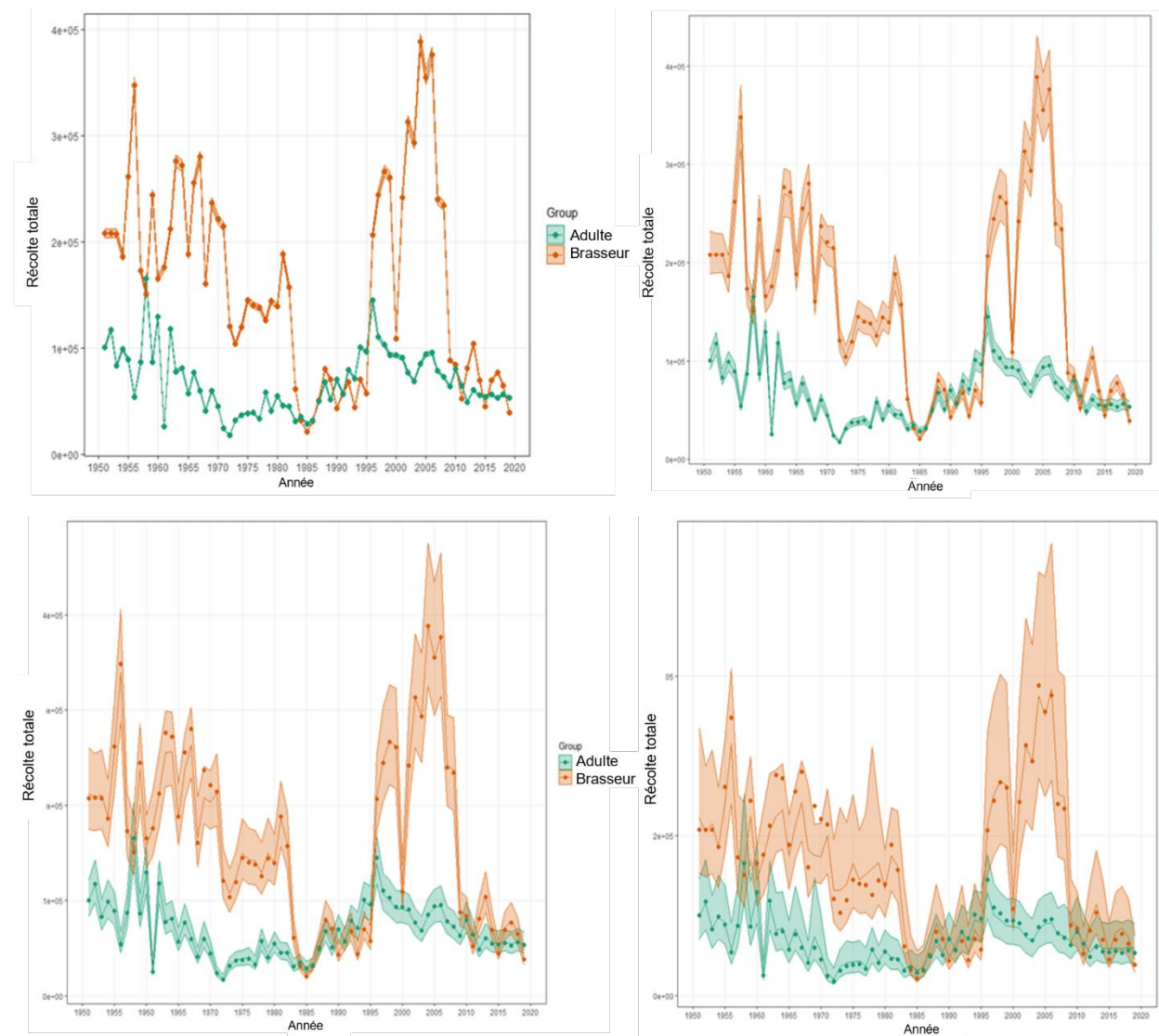


Figure A4.1. Diagramme montrant la variation temporelle des prélèvements estimés par le modèle pour les adultes et les JA (juvéniles), avec les données observées tracées pour comparaison (estimations du modèle ajustées pour la capture et la perte). Les récoltes déclarées supposent soit une absence d'incertitude (CV = 0 %) (en haut à gauche), soit une incertitude de 5 % (en haut à droite), 10 % (en bas à gauche) et 20 % (en bas à droite) dans les chiffres déclarés. Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé.

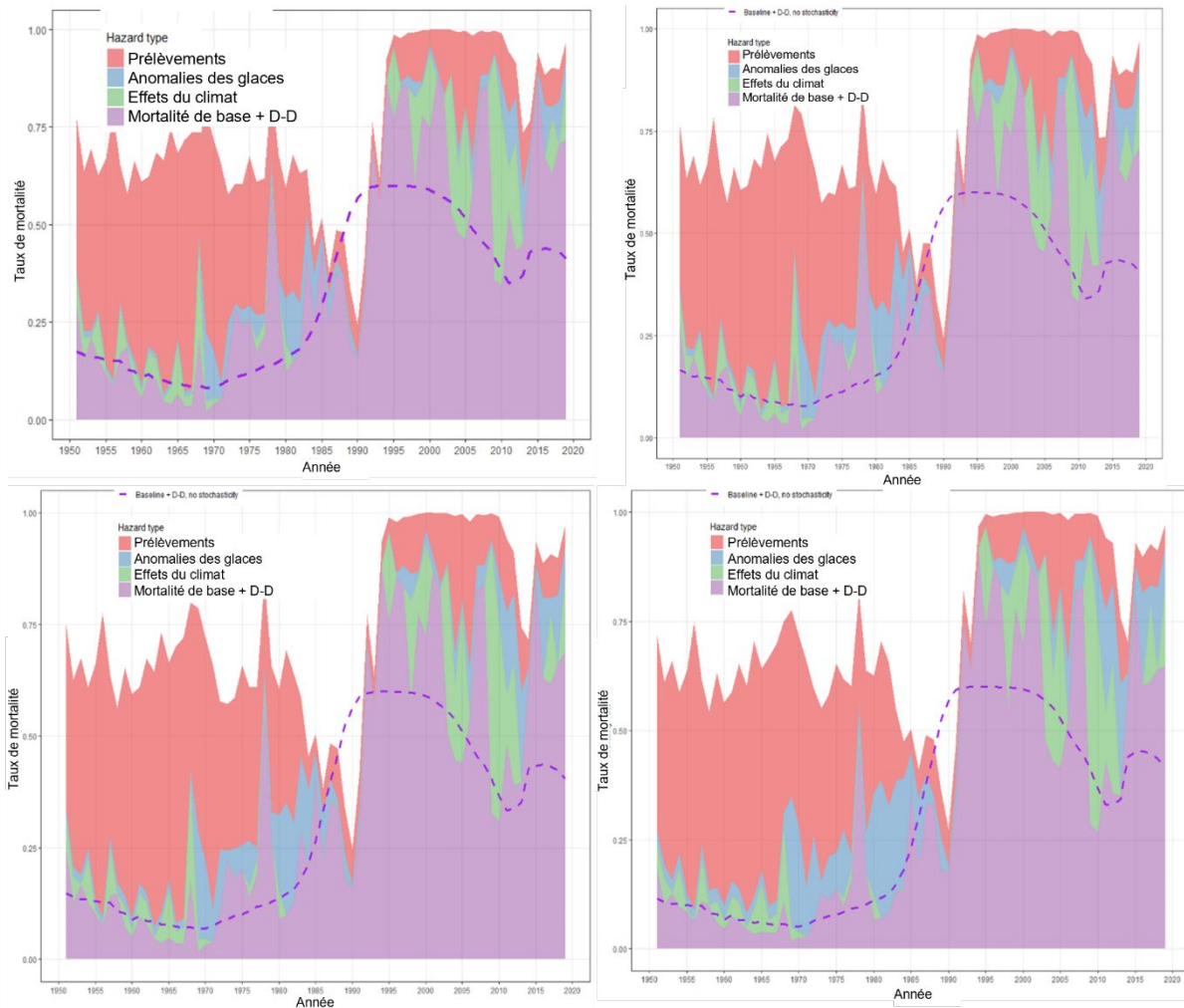


Figure A4.2. Graphique montrant les contributions relatives des différentes sources de mortalité au taux de mortalité total combiné pour les JA (juvéniles). Les facteurs de mortalité comparés comprennent les prélèvements dus à l'exploitation, les mauvaises conditions de glace, les effets du climat et la mortalité de base plus la mortalité liée à la densité (y compris les variations stochastiques). La ligne en pointillé indique la valeur attendue de la mortalité de base plus la mortalité liée à la densité si les variations stochastiques étaient exclues. Répartition de la mortalité dans l'hypothèse d'une absence d'incertitude (CV = 0 %; en haut à gauche) ou d'une incertitude de 5 % (en haut à droite), 10 % (en bas à gauche) et 20 % (en bas à droite) dans les chiffres rapportés.

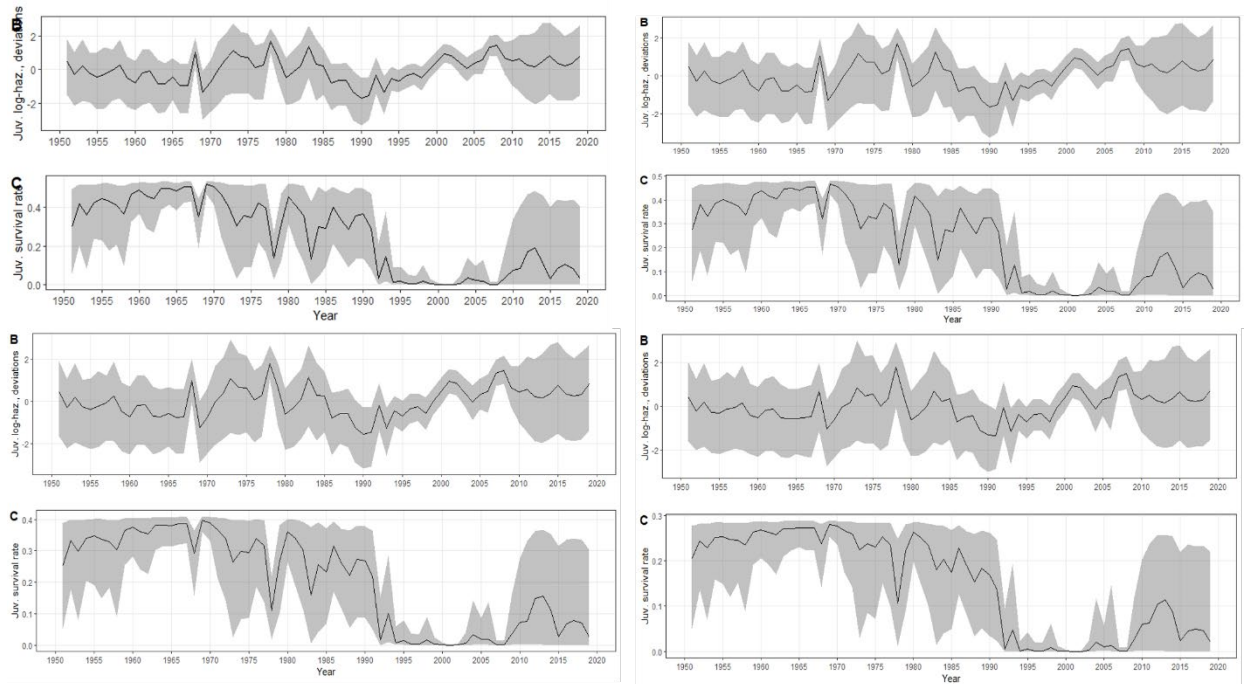
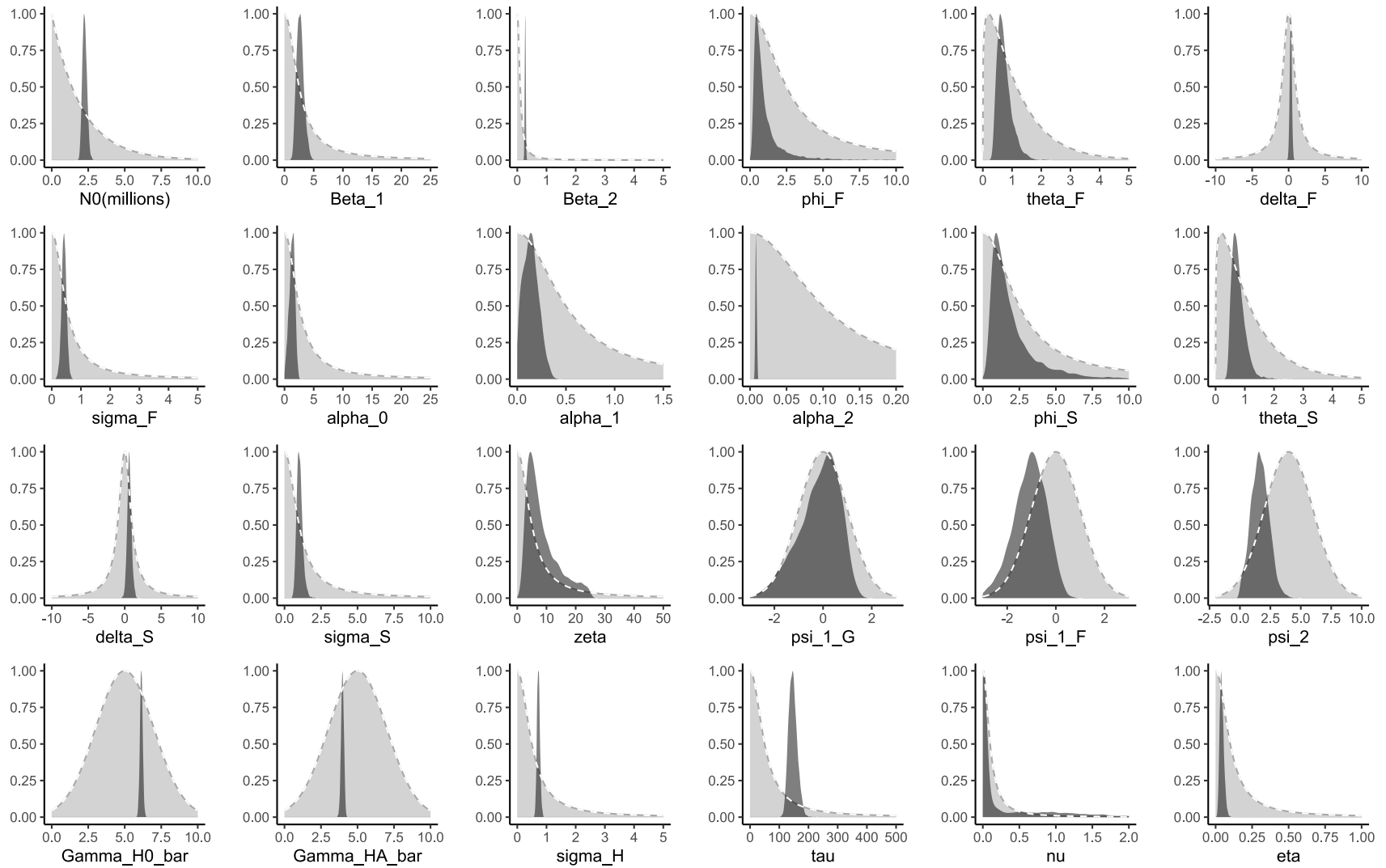


Figure A4.3 Diagrammes montrant la variation stochastique dans le temps des taux de survie des juvéniles estimés par le modèle : B) écarts par rapport aux taux de hasard logarithmique attendus pour les jeunes de l'année (JA); C) survie des juvéniles réalisée (y compris les écarts stochastiques). Les lignes pleines indiquent les valeurs moyennes estimées et les bandes ombrées indiquent l'IC à 95 % associé, avec une incertitude supposée (CV) de 0 % (en haut à gauche), 5 % (en haut à droite), 10 % (en bas à gauche) et 20 % (en bas à droite) dans les prélèvements.



Annexe 5. Figure A5.1. Comparaison des répartition antérieures (zones ombrées en gris clair) et des répartition postérieures (zones ombrées en gris foncé) pour les paramètres du modèle.