



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 2024/077

Région des Maritimes

Le sud du golfe du Saint-Laurent comme habitat d'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord

Catherine L. Johnson¹, Stéphane Plourde², Catherine E. Brennan¹, Laura K. Helenius¹,
Nicolas Le Corre³, Kevin A. Sorochan¹

¹ Pêches et Océans Canada
Institut océanographique de Bedford
C. P. 1006
Dartmouth (Nouvelle-Écosse) B2Y 4A2

² Pêches et Océans Canada
Institut Maurice-Lamontagne
850, route de la Mer
Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

³ Pêches et Océans Canada
Centre des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
C. P. 5667
St. John's (Terre-Neuve-et-Labrador) A1C 5X1

Avant-propos

La présente série documente les fondements scientifiques des évaluations des ressources et des écosystèmes aquatiques du Canada. Elle traite des problèmes courants selon des 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, 2024

ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-74159-8 N° cat. Fs70-5/2024-077F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Johnson, C. L., Plourde, S., Brennan, C. E., Helenius, L. K., Le Corre, N. et Sorochan, K. A.
2024. Le sud du golfe du Saint-Laurent comme habitat d'alimentation de la baleine noire de
l'Atlantique Nord. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/077. iv + 48 p.

Also available in English:

*Johnson, C.L., Plourde, S., Brennan, C.E., Helenius, L.K., Le Corre, N. and Sorochan, K.A.
2024. The Southern Gulf of St. Lawrence as Foraging Habitat for the North Atlantic Right
Whale. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2024/077. iv + 43 p.*

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT.....	4
SYNTHÈSE.....	10
APPROCHE	10
APPROVISIONNEMENT	12
Populations régionales.....	12
Apport advectif	13
Simulations rétrospectives de modèles couplés de la dynamique de l’approvisionnement en proies	15
REGROUPEMENT ET DISPONIBILITÉ	17
Observations de terrain à petite échelle de <i>Calanus</i> dans le sud du golfe du Saint-Laurent	19
QUALITÉ DES PROIES ET DENSITÉ ÉNERGÉTIQUE.....	25
L’énergie, motif essentiel de la recherche de nourriture de la baleine noire de l’Atlantique Nord.....	25
Estimations de la densité énergétique dans le sud du golfe du Saint-Laurent.....	26
DISCUSSION.....	31
LE SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT COMME HABITAT D’ALIMENTATION IMPORTANT	31
INCERTITUDES LIÉES AUX PROCESSUS ET AUX ÉCHELLES.....	32
RISQUES IMPORTANTS POUR LES HABITATS D’ALIMENTATION DANS LE SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT	34
CONCLUSIONS.....	37
REMERCIEMENTS	38
RÉFÉRENCES CITÉES	38

RÉSUMÉ

La répartition spatiale des baleines noires de l'Atlantique Nord (*Eubalaena glacialis*) dans les aires d'alimentation de l'Atlantique Nord-Ouest a changé au début des années 2010, le sud du golfe du Saint-Laurent (sGSL) devenant particulièrement important pour les baleines noires de l'Atlantique Nord depuis 2015. Les recherches récentes du MPO sur le terrain et basées sur des modèles sont synthétisées dans ce document, l'objectif étant d'évaluer le sGSL en tant qu'habitat important pour la baleine noire de l'Atlantique Nord, en se concentrant sur la fonction de recherche de nourriture. Trois espèces de copépodes du genre *Calanus*, la proie préférée de la baleine noire de l'Atlantique Nord, sont abondantes de manière saisonnière dans le sGSL. À la fin de l'automne et en hiver, lorsque les *Calanus* sont en diapause dans les eaux profondes, leur abondance est faible dans le sGSL. Le transport depuis le chenal Laurentien adjacent, principalement via le courant de Gaspé, réapprovisionne le sGSL lorsque les *Calanus* sortent de la diapause et retournent vers la couche de surface dans un état actif. *Calanus hyperboreus* et *C. glacialis* sont transportés dans le sGSL de mars à juillet environ. Le transport et la production locale fournissent alors *C. finmarchicus* dans le sGSL de mars à l'été et au début de l'automne. L'ampleur du réapprovisionnement dépend des concentrations en amont et des modèles de circulation pendant les périodes d'activité des *Calanus*. L'agrégation de copépodes aux concentrations élevées requises pour l'alimentation des baleines noires de l'Atlantique Nord (c'est-à-dire de l'ordre de 1 000 individus m⁻³ ou plus) peut se produire par des interactions entre les mouvements verticaux et les caractéristiques de la circulation locale ou les obstacles (p. ex., le plancher océanique). Des couches denses près du fond composées principalement de *C. hyperboreus* et fournissant des niveaux d'énergie autour du seuil de recherche de nourriture rentable pour les baleines noires de l'Atlantique Nord ont été observées dans le sGSL dès la mi-mai, et des couches denses d'espèces mixtes ont été observées localement dans le sGSL en été. Ces observations et simulations indiquent que les conditions environnementales, océanographiques et bathymétriques du sGSL peuvent soutenir et rassembler de fortes concentrations de proies pour la baleine noire de l'Atlantique Nord. La caractérisation des processus qui déterminent la répartition et la dynamique des *Calanus* dans le sGSL fournit une base pour l'évaluation de l'habitat d'alimentation et de sa vulnérabilité aux futurs changements environnementaux et de circulation.

INTRODUCTION

La baleine noire de l'Atlantique Nord (*Eubalaena glacialis*), une espèce en voie de disparition, est fréquemment observée dans le sud du golfe du Saint-Laurent (sGSL) depuis le milieu des années 2010 (Meyer-Gutbrod et al. 2018; Crowe et al. 2021). Une augmentation des observations près de l'île d'Anticosti et des détections acoustiques dans l'ouest du sGSL, au large de la péninsule gaspésienne, a été observée depuis 2015 environ (Simard et al. 2019, Meyer-Gutbrod et al. 2023). Cette augmentation de l'utilisation du golfe du Saint-Laurent (GSL) par la baleine noire de l'Atlantique Nord s'inscrit dans un changement à grande échelle de la répartition de cette espèce dans les années 2010 (Davis et al. 2017, Meyer-Gutbrod et al. 2023) et est liée à des diminutions de l'abondance de sa proie principale, le copépode *Calanus finmarchicus* à son dernier stade dans le golfe du Maine, la baie de Fundy et l'ouest du plateau néo-écossais pendant l'été et l'automne (Record et al. 2019, Meyer-Gutbrod et al. 2021, 2023). De 2015 à 2019, Crowe et al. (2021) ont estimé qu'environ 40 % de la population de baleine noire de l'Atlantique Nord visitait le GSL avec un degré élevé de fidélité à la région. La plupart des individus du GSL ont été observés dans le sud du GSL (Crowe et al. 2021).

Les copépodes du genre *Calanus* sont une source cruciale de nourriture pour la baleine noire de l'Atlantique Nord, qui se nourrit des stades tardifs de grands copépodes riches en énergie (p. ex. Meyer-Gutbrod et al. 2015, Lehoux et al. 2020). Trois espèces de *Calanus* sont présentes sur les plateaux continentaux de l'ouest de l'Atlantique Nord, où l'on sait que la baleine noire de l'Atlantique Nord se nourrit, soit *C. finmarchicus*, *C. glacialis* et *C. hyperboreus* (Conover 1988). Sur les plateaux de l'Atlantique Nord-Ouest, l'aire de reproduction de l'espèce boréale *C. finmarchicus* s'étend jusqu'au golfe du Maine au sud, tandis que l'aire de reproduction des espèces arctiques *C. hyperboreus* et *C. glacialis* s'étend jusqu'au golfe du Saint-Laurent (Conover 1988, Sorochan et al. 2019). Les individus qui se trouvent en aval de ces zones sont considérés comme des expatriés (p. ex. Sameoto et Herman 1992). Les *Calanus* sont collectivement abondants par rapport à la plupart des autres taxons de copépodes dans l'Atlantique Nord-Ouest (p. ex. Pepin et al. 2015, Morse et al. 2017, Blais et al. 2023, Casault et al. 2023) et leur grande taille, comparée à d'autres copépodes abondants, ainsi que leur capacité à accumuler des lipides de stockage dans leurs sacs huileux (Lee et al. 2006) contribuent à la dominance de leur biomasse dans la communauté du mésozooplancton (p. ex. Head et al. 2003, Lehoux et al. 2020).

La baleine noire de l'Atlantique Nord utilise la filtration par « pilonnage » pour se nourrir. Le zooplancton entre dans la bouche et est filtré par les fanons pendant que la baleine avance à une vitesse relativement constante d'environ 1 m s^{-1} (Werth 2004, van der Hoop et al. 2019). L'échantillonnage du zooplancton à proximité de baleine noire de l'Atlantique Nord qui se nourrissent a indiqué que ces dernières ciblent des couches de zooplancton concentré comprenant des copépodes (p. ex. *C. finmarchicus*, *Pseudocalanus* et *Centropages typicus*) et du krill juvénile dans la baie de Cape Cod à la fin de l'hiver et au printemps (Watkins et Shevill 1976, Mayo et Marx 1990), et principalement des *C. finmarchicus* au stade avancé dans le bassin Grand Manan, le Grand chenal Sud et le bassin Roseway en été (p. ex. Wishner et al. 1988, Beardsley et al. 1996, Baumgartner et Mate 2003). La recherche de nourriture a été observée à l'interface de la surface (p. ex. Mayo et Marx 1990) et documentée à l'aide d'étiquettes d'archivage dans toute la colonne d'eau, y compris près du fond (Baumgartner et al. 2017).

La baleine noire de l'Atlantique Nord doit consommer des quantités très importantes de copépodes pour satisfaire ses besoins énergétiques. Les estimations de la consommation d'énergie de la baleine noire de l'Atlantique Nord (environ $1\,500 \text{ MJ jour}^{-1}$; Gavrilchuk et al. 2021) et le contenu énergétique du *Calanus* au dernier stade (environ $10 \text{ J copépode}^{-1}$; Davies

et al. 2012) indiquent qu'une baleine noire de l'Atlantique Nord femelle adulte au repos devrait consommer environ 150 millions de copépodes par jour. Les besoins énergétiques des femelles en lactation sont environ le double de ceux des femelles au repos (Fortune et al. 2013, Gavrilchuk et al. 2021). Outre la demande énergétique de la baleine noire de l'Atlantique Nord et le contenu énergétique des proies, la conversion en un seuil de concentration des proies dépend du taux de filtration (c'est-à-dire du volume d'eau de mer filtrée par la baleine noire de l'Atlantique Nord par jour). Si on considère l'ensemble de ces facteurs, il a été prévu que les baleines noires de l'Atlantique Nord ont besoin de concentrations minimales soutenues de *Calanus* spp. supérieures à $1\ 000\ \text{m}^{-3}$ ($10\ \text{kJ}\ \text{m}^{-3}$) et, dans certains cas, supérieures à $10\ 000\ \text{m}^{-3}$ ($100\ \text{kJ}\ \text{m}^{-3}$; Kenney et al. 1986, Fortune et al. 2013, Gavrilchuk et al. 2021). L'échelle spatiale à laquelle ces concentrations sont mesurées est importante pour une interprétation appropriée des conditions de recherche de nourriture. Étant donné que les baleines noires de l'Atlantique Nord utilisent la filtration par « pilonnage » pour se nourrir, une échelle appropriée devrait être similaire à celle de la tête de la baleine noire de l'Atlantique Nord (p. ex. une largeur d'environ 2 m; van der Hoop et al. 2019). Les concentrations de *Calanus* à un stade avancé supérieures à $1\ 000\ \text{m}^{-3}$ sont rares dans l'océan, mais sont couramment mesurées à proximité de baleines noires de l'Atlantique Nord qui se nourrissent. En ce qui concerne les concentrations de *Calanus* supérieures à $10\ 000\ \text{m}^{-3}$, celles-ci sont exceptionnellement rares dans l'océan, mais sont occasionnellement observées près de baleines noires de l'Atlantique Nord qui se nourrissent (Wishner et al. 1988, Mayo et Marx 1990, Wishner et al. 1995, Beardsley et al. 1996, Baumgartner et Mate 2003). Un résumé des concentrations de *C. finmarchicus* relevées près de baleines noires de l'Atlantique Nord en train de s'alimenter est présenté par Ross et al. (2023).

La formation de fortes concentrations de proies convenant à l'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord nécessite un approvisionnement en proies et leur regroupement à des profondeurs où elles sont disponibles (c'est-à-dire que les couches de proies se trouvent à des profondeurs accessibles à la baleine noire de l'Atlantique Nord; Baumgartner et al. 2007, Sorochan et al. 2021 a). L'approvisionnement en proies est déterminé par une interaction complexe entre la dynamique des populations et le transport (p. ex. Brennan et al. 2021, Le Corre et al. 2023). Les agrégations locales de proies sont formées à partir de mécanismes biophysiques d'accumulation du zooplancton (p. ex. Genin 2004). Un cadre conceptuel « approvisionnement – regroupement – disponibilité » a été établi pour améliorer la capacité à prédire où et quand un habitat d'alimentation approprié pour la baleine noire de l'Atlantique Nord est susceptible de se former dans ses secteurs d'alimentation (figure 1; Sorochan et al. 2021 a). Ce cadre fournit un modèle conceptuel pour comprendre les processus à plusieurs échelles qui contrôlent la dynamique de l'habitat de recherche de nourriture des baleines noires de l'Atlantique Nord.

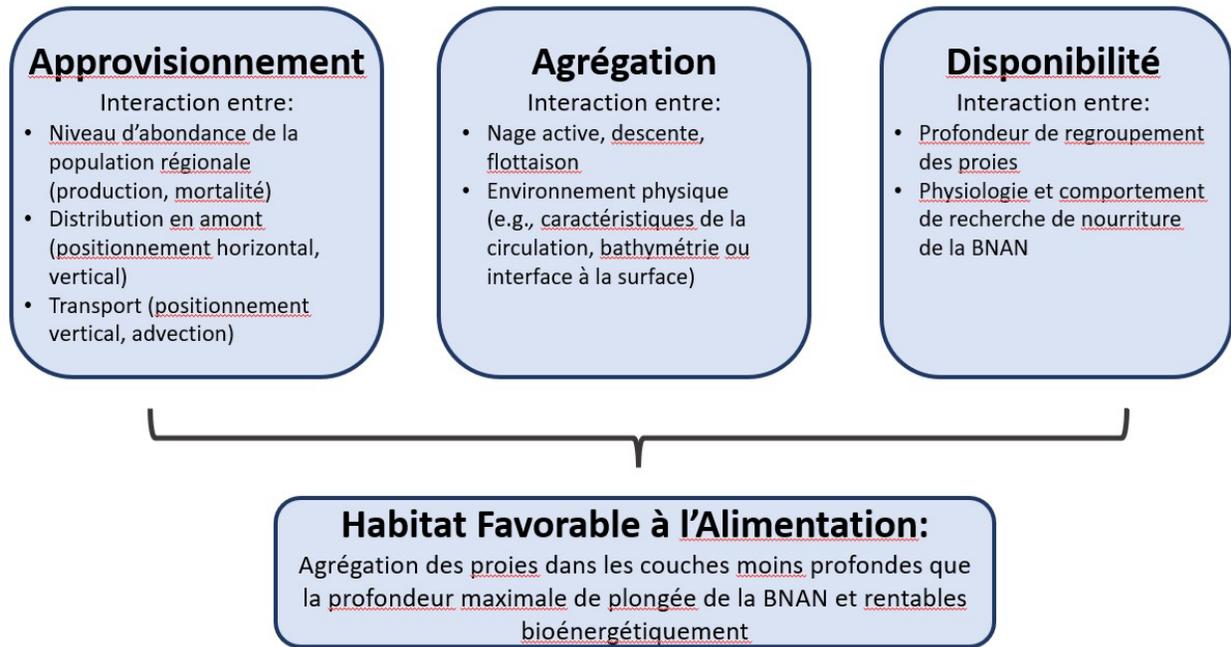


Figure 1. Schéma du modèle conceptuel « Approvisionnement-Regroupement-Disponibilité » indiquant que les processus d'approvisionnement et de regroupement adéquats doivent se combiner dans des endroits où les proies sont disponibles à des profondeurs permettant une alimentation profitable (Sorochan et al. 2021 a).

L'objectif de ce document est de synthétiser les recherches et les observations sur les caractéristiques de l'habitat d'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord et les processus qui conduisent à son développement et à sa variabilité dans le sGSL, où une climatologie tridimensionnelle des données historiques sur les *Calanus* indique une forte probabilité de formation d'un habitat d'alimentation adéquat (Plourde et al. 2019). Cette information est nécessaire pour définir l'habitat important pour la baleine noire de l'Atlantique Nord dans le sGSL, en se concentrant sur la fonction de recherche de nourriture, c'est-à-dire : « Recherche de nourriture et alimentation des adultes », et sa caractéristique principale : « Quantité et qualité des proies », comme l'indique le plan d'action du MPO pour la baleine noire de l'Atlantique Nord (MPO 2021). Les attributs clés de l'habitat d'alimentation du sGSL déterminés dans le plan d'action comprennent « la présence de copépodites *Calanus finmarchicus* CV [c'est-à-dire au cinquième stade de copépodite] en quantité et de qualité suffisantes pour soutenir la population » et des « conditions environnementales, océanographiques et bathymétriques qui favorisent la concentration des proies ». La composition des proies, l'abondance, la répartition et la qualité des *Calanus* dans le sGSL sont présentées dans ce document. Ces caractéristiques sont interprétées dans le contexte des interactions entre les cycles de vie et de production annuelle des *Calanus* et l'environnement dans le GSL, y compris la circulation régionale et les caractéristiques bathymétriques du sGSL et des zones adjacentes. Les incertitudes et les risques pour l'habitat de recherche de nourriture dans le sGSL déterminés sur la base de la compréhension actuelle de la dynamique des *Calanus* dans la région sont également présentés.

SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT

Le sud du golfe du Saint-Laurent (sGSL) est une vaste zone de plateau relativement peu profonde, délimitée par les côtes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse, ainsi que par le profond chenal Laurentien (figure 2). La profondeur des fonds est généralement inférieure à 100 m et la bathymétrie se caractérise par des bancs peu profonds et de multiples fosses allongées provenant du chenal Laurentien (Loring et Nota 1973). La majorité des détections de baleine noire de l'Atlantique Nord dans le sGSL ont eu lieu dans des zones situées au nord de l'Île-du-Prince-Édouard et à l'ouest ou au sud des îles de la Madeleine (Crowe et al. 2021). Une surveillance acoustique passive réalisée de 2011 à 2018 a permis de détecter des remontées de baleine noire de l'Atlantique Nord de la fin avril à la mi-janvier (Simard et al. 2019), et des courbes d'accumulation ont indiqué la présence d'au moins 50 individus dès le mois de juin en 2018 et 2019 (Crowe et al. 2021).

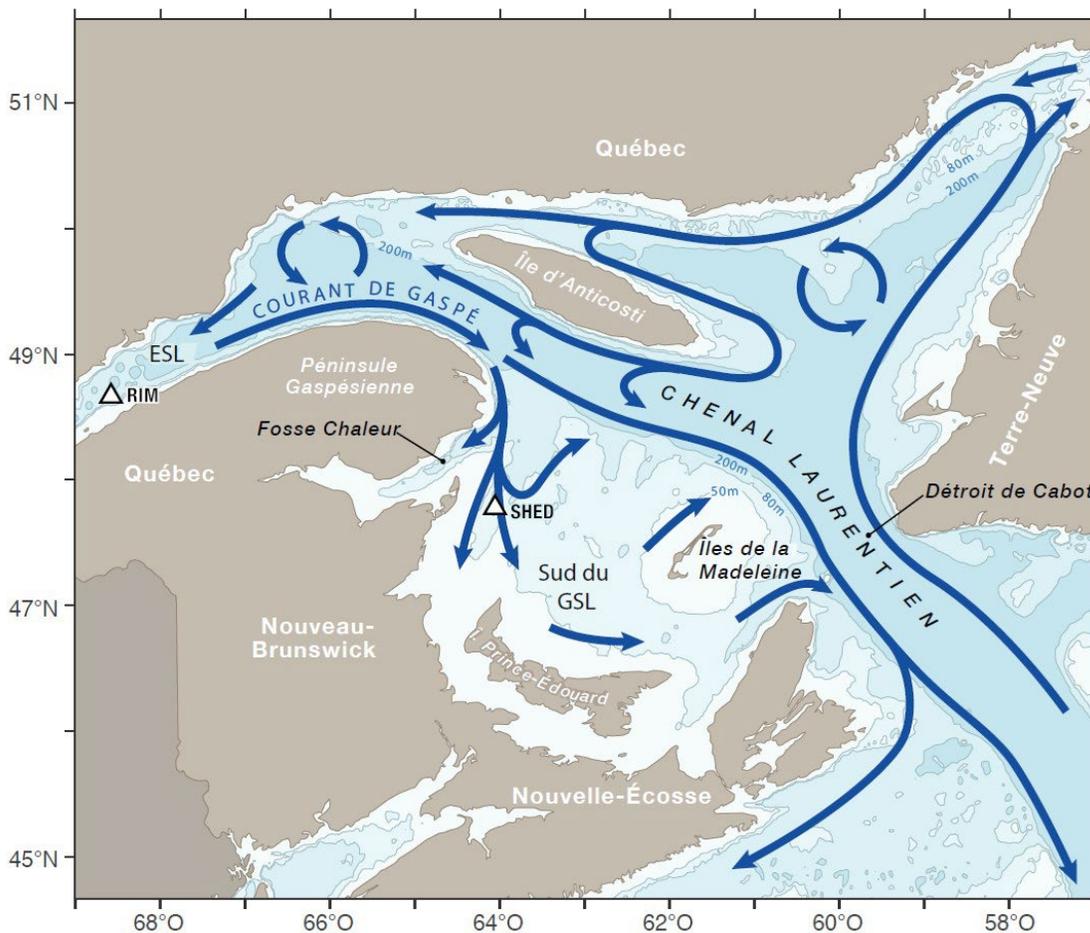


Figure 2. Carte du golfe du Saint-Laurent présentant les schémas généraux de la circulation océanique. Les stations d'échantillonnage temporel dans le cadre du Programme de monitoring de la zone atlantique sont indiquées par des triangles (RIM – Station d'échantillonnage temporel de Rimouski; SHED – Station d'échantillonnage temporel de la vallée de Shediac; 1 – Vallée de Shediac; 2 – Banc Bradelle; 3 – Fosse Bradelle Ouest; 4 – Fosse Bradelle Est). SLE – Estuaire du Saint-Laurent. Adapté de Sorochan et al. 2021 a.

Les champs d'écoulement dans le sGSL sont influencés par le forçage local et la variabilité de la circulation dans le Grand GSL, laquelle est principalement due aux variations de l'apport d'eau douce et du vent (Lavoie et al. 2016, Brennan et al. 2021). La circulation dans le sGSL est variable et généralement caractérisée par un flux entrant du côté ouest via le courant de Gaspé, des flux relativement faibles et variables dans la région centrale près du banc de Bradelle, et un flux sortant du côté est (p. ex. El-Sabh 1976, Han et al. 1999, Lavoie et al. 2016). Des flux entrants peuvent également se produire à proximité des fossés occidentaux et orientaux de Bradelle, juste à l'ouest des îles de la Madeleine (p. ex., El-Sabh 1976, Le Corre et al. 2023). Les propriétés de l'eau et la stratification sont influencées par les flux entrants de la partie nord du GSL, en particulier le courant de Gaspé, et par le forçage local, y compris la combinaison des vents et des marées, les flux d'eau douce et l'échange de chaleur air-surface (Koutitonsky et Bugden 1991). Le sGSL est généralement caractérisé par des températures élevées près de la surface par rapport à d'autres zones du GSL et par des gradients spatiaux de température et de salinité près de la surface qui varient selon les saisons (Koutitonsky et Bugden 1991, Doyon et Ingram 2000). La couche intermédiaire froide (c.-à-d. le reste de la couche mélangée de surface en hiver) se trouve près du fond dans une grande partie du sGSL en été (Galbraith et al. 2023), et la glace de mer se forme généralement en hiver (vers décembre-février) et persiste jusqu'au printemps, reculant en mars et avril (Galbraith et al. 2023). Une prolifération de phytoplancton, dominée par les diatomées, se produit en avril (de Lafontaine et al. 1991, Blais et al. 2023, Laliberté et Larouche 2023). Les analyses de la concentration de chlorophylle en surface dans le GSL affichent un maximum pendant la prolifération printanière en avril, des niveaux de chlorophylle plus faibles au printemps et en été et une prolifération automnale plus faible en septembre (Blais et al. 2023). Dans le sGSL, la chlorophylle de surface élevée est typiquement répandue en avril et plus élevée du côté ouest de mai à septembre (Doyon et Ingram 2000, Laliberté et Larouche 2023).

La communauté de zooplancton dans le sGSL varie selon les saisons et comprend des taxons provenant d'eaux côtières et d'eaux profondes (p. ex. Pepin et al. 2015, Debertain et al. 2018). Les copépodes abondants comprennent *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, *Pseudocalanus*, *Temora longicornis* et *Oithona* (de Lafontaine et al. 1991, Runge et al. 1999, Paradis et al. 2012, Lehoux et al. 2020, Sorochan et al. 2021 b, Blais et al. 2023). Les euphausiacés et le méroplancton peuvent être abondants à certaines périodes de l'année (de Lafontaine et al. 1991, McQuinn et al. 2015, Plourde et al. 2016). Une analyse de la distribution verticale de la biomasse du zooplancton dominant dans le sGSL indique que la variation du caractère propice d'un habitat d'alimentation pour la baleine noire de l'Atlantique Nord dans le sGSL dépend principalement de la présence des *Calanus* (Lehoux et al. 2020). D'autres zooplanctons abondants (p. ex. *T. longicornis*, *Pseudocalanus* et les euphausiacés) peuvent compléter le régime alimentaire des baleines noires de l'Atlantique Nord, mais leur biomasse et leur contribution énergétique semblent être minimales par rapport à celles des *Calanus* (Lehoux et al. 2020). L'importance des euphausiacés en tant que proies de la baleine noire de l'Atlantique Nord peut être remise en cause, car il est difficile d'évaluer l'abondance de ce taxon à l'aide de méthodes d'échantillonnage habituelles du zooplancton (c'est-à-dire des traits de filet verticaux et d'autres filets échantillonneurs sans lumière stroboscopique). Les euphausiacés au stade adulte sont des nageurs puissants capables d'éviter d'être capturés dans les filets à plancton (Sameoto et al. 1993, Wiebe et al. 2004), et on ne sait pas dans quelle mesure les euphausiacés sont en mesure d'éviter d'être capturés par les baleines noires de l'Atlantique Nord lorsque celles-ci s'alimentent par filtration.

Les espèces de *Calanus* se développent en treize stades, dont l'œuf, six stades naupliaires et six stades de copépodites (C1 à CVI), CVI étant le stade adulte. La présence de quantités suffisantes et prévisibles d'une année à l'autre de *C. finmarchicus* au stade CV riche en lipides est un attribut clé des habitats critiques canadiens de la baleine noire de l'Atlantique Nord dans

la baie de Fundy et l'ouest du plateau néo-écossais (DFO 2014). Le stade CV de *C. finmarchicus* est le stade de diapause de cette espèce. La diapause est un état de suspension de l'alimentation, de l'activité, du développement et de la croissance pendant lequel les individus migrent vers les eaux profondes pour une période de plusieurs mois avant de reprendre leur développement (figure 3; Hirche 1998). Si la colonne d'eau est suffisamment profonde, la diapause permet aux copépodes d'échapper temporairement aux conditions défavorables de la partie supérieure de la colonne d'eau et de synchroniser leur croissance et leur développement avec les périodes de disponibilité de la nourriture (Hirche 1998). Plus important encore pour la recherche de nourriture des baleines noires de l'Atlantique Nord, les *Calanus* au stade de diapause sont riches en énergie, car les individus accumulent des quantités substantielles de lipides dans leurs sacs huileux avant d'entrer en diapause (figure 4). Dans le GSL, le complexe *Calanus* dans son ensemble peut être considéré comme un attribut clé pour soutenir la population de baleines noires de l'Atlantique Nord. Dans de nombreuses parties du GSL, *C. finmarchicus* est en moyenne la plus abondante des trois espèces (Blais et al. 2023). Cependant, la taille relativement importante du corps de *C. hyperboreus* contribue de manière substantielle à la biomasse de *Calanus* (p. ex. Plourde et al. 2019), et *C. hyperboreus* est dominant en termes de biomasse dans les zones profondes (Sorochan et al. 2019). *Calanus glacialis*, qui est légèrement plus gros, mais morphologiquement similaire à *C. finmarchicus* (Grainger 1961), est la moins abondante des trois espèces dans l'ensemble du GSL (Sorochan et al. 2019).

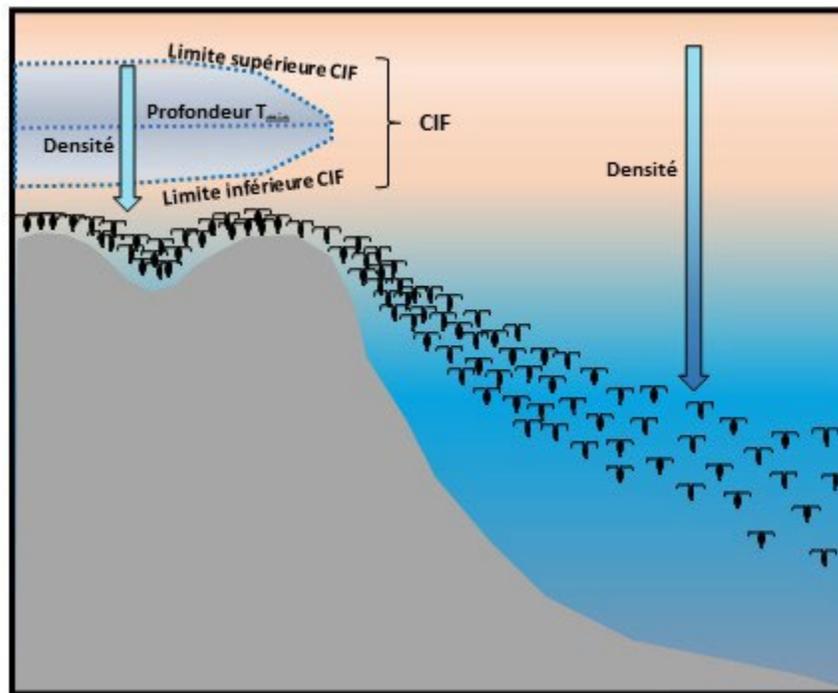


Figure 3. Schéma illustrant la distribution verticale des *Calanus* en diapause sur le plateau et le talus en été et en automne, ainsi que les variables et processus environnementaux connexes (d'après Krumhansl et al. 2018). Les *Calanus* sont adaptés pour entrer en diapause dans des environnements relativement profonds (des centaines de mètres d'eau), comme le montre la partie droite de ce schéma. CIF : Couche intermédiaire froide; Depth Min Sub T : profondeur de la température minimale de subsurface.

Les trois espèces de *Calanus* ont des cycles de vie qui incluent la diapause, mais l'expression de la diapause au cours de leur vie diffère selon l'espèce. Les *Calanus finmarchicus* ont une

stratégie de reproduction dite « à approvisionnement », selon laquelle la production d'œufs est générée par l'alimentation survenant tout juste après la sortie de la diapause, le développement du stade CIV à adulte (CVI) et la migration vers la couche superficielle (Diel et Tande 1992, Plourde et Runge 1993, Irigoien et al. 1998, Harris et al. 2000). Dans le GSL, *C. finmarchicus* produit des œufs principalement pendant la prolifération printanière, mais il peut également poursuivre son développement et produire plusieurs générations au cours d'une année (Ohman et Runge 1994, Plourde et al. 2001). En revanche, la production d'œufs de *C. hyperboreus* a lieu en eau profonde à la fin de la période de diapause, alimentée par la réserve de lipides constituée par l'alimentation de l'année précédente, une stratégie connue sous le nom de « reproduction à capital » (Lee 1974, Conover 1988, Smith 1990, Hirche et Niehoff 1996, Hirche 1997 et 1998, Plourde et al. 2003). Au cours du cycle de vie pluriannuel de *C. hyperboreus* dans le GSL, la diapause peut se produire aux quatrième et cinquième stades des copépodites et des femelles adultes (CIV, CV et CVIf; CVI étant le stade adulte; Plourde et al. 2003). *Calanus glacialis* présente une reproduction hybride, c'est-à-dire à capital et à approvisionnement, selon le lieu et les conditions environnementales; sa production est alimentée par les lipides stockés à la fin de la période de diapause ou par l'ingestion (Hirche et Kattner 1993, Ringuette et al. 2002, Daase et al. 2013). Un cycle de vie type de *C. glacialis* est de deux ans, et la diapause dans le GSL se produit probablement aux stades CIV et CV (Conover 1988, Falk-Peterson et al. 2009). Les trois espèces de *Calanus* ont un potentiel de plasticité dans leurs cycles de vie dans leurs diverses vastes aires de répartition géographique, exprimant différents modèles de cycle de vie en réponse à des différences environnementales à grande échelle (p. ex. Conover et al. 1988, Falk-Peterson et al. 2009). La plasticité du cycle de vie signifie que les temps de génération peuvent varier et comporter des stades de diapause supplémentaires pour atteindre des temps de génération pluriannuels plus longs. Les temps de génération ont tendance à être plus longs dans les environnements à latitude élevée pour les trois espèces (Conover et al. 1988, Falk-Peterson et al. 2009).

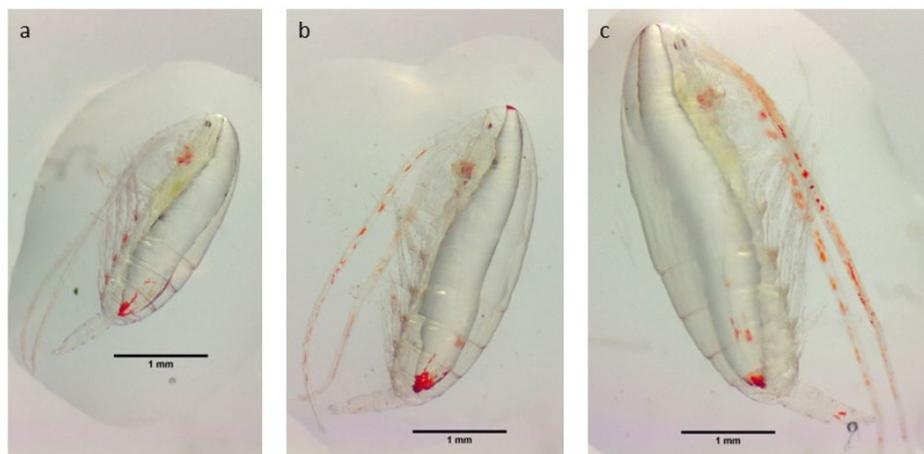


Figure 4. Stades primaires de diapause de *Calanus* dans le sud du golfe du Saint-Laurent, avec des sacs huileux remplis de lipides visibles à l'intérieur du prosome – a. *Calanus finmarchicus* CV; b. *Calanus hyperboreus* CIV; c. *Calanus hyperboreus* CV. *Calanus glacialis* est morphologiquement similaire à *C. finmarchicus*, mais légèrement plus grand. (Images : MPO – Secteur des sciences.)

L'interaction entre le cycle de vie annuel des *Calanus* (c.-à-d. la phénologie) et le forçage environnemental (p. ex., le cycle de prolifération du phytoplancton, la température, la circulation océanique) est un élément clé, tout comme le niveau de population en amont, qui régit la variation spatiale et temporelle de l'approvisionnement de ces copépodes au sGSL et influence

la variation saisonnière et horizontale de l'abondance (p. ex. Brennan et al. 2021, Le Corre et al. 2023). Les stades diapausants des trois *Calanus* sont adaptés pour passer l'hiver à des centaines de mètres de profondeur (Hirche 1998). Dans les eaux océaniques profondes, les distributions verticales peuvent s'étendre sur une large gamme de profondeurs allant d'environ 100 m à plus de 1 000 m (p. ex. Head et Pepin 2008). Dans les eaux peu profondes du plateau, les distributions verticales des *Calanus* en diapause sont moins profondes, plus compactes et généralement confinées à des bassins et canaux profonds (figure 3, Krumhansl et al. 2018, Melle et al. 2014). Dans les deux environnements, les *Calanus* en diapause sont habituellement répartis sous la couche intermédiaire froide (Krumhansl et al. 2018).

Dans les environnements peu profonds comme le sGSL, les copépodes qui tentent la diapause ne peuvent généralement pas survivre à la période d'hivernage en raison d'une mortalité élevée et de pertes physiques (Slagstad et Tande 1996, Melle et al. 2004). Le réapprovisionnement du plateau peu profond en *Calanus* à la fin de l'automne et en hiver est inhibé par la répartition en profondeur des *Calanus* dans les régions en amont. Lorsque les *Calanus* sortent de la diapause et retournent dans la couche de surface au printemps, ils peuvent être transportés dans le sGSL à partir de sources en amont, principalement situées dans le nord-ouest et le centre du GSL (p. ex. Brennan et al. 2019, Le Corre et al. 2023). La station de Shédiac dans le sGSL, la diminution de l'abondance de *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus* et *C. glacialis* en automne et en hiver et la recolonisation au printemps sont apparentes dans les changements de l'abondance totale des copépodites (figure 5; Blais et al. 2023). Cependant, l'abondance et la biomasse de *Calanus* dans le sGSL peuvent varier considérablement d'une année à l'autre (Sorochan et al. 2019, Gavrilchuk et al. 2021).

Le moment des périodes de croissance active a été estimé à partir des changements annuels dans les proportions des stades de *Calanus* aux stations de Rimouski et de Shédiac et de la répartition verticale des copépodites de *Calanus* aux stades avancés à la station de Rimouski. Le moment de l'apparition de la diapause à la station de Shédiac est évident dans les changements de la dominance des stades des copépodites précoces (c.-à-d. de CI à CIV pour *C. finmarchicus*, ou de CI à CIII pour les *Calanus* arctiques) aux stades de diapause (figure 5). Ces mesures indiquent que le moment estimé des périodes de croissance active se situe entre mars et juillet environ pour *C. hyperboreus* et entre mars et septembre environ pour *C. finmarchicus* (Johnson et al. 2008, Plourde et al. 2003, 2019, Brennan et al. 2019).

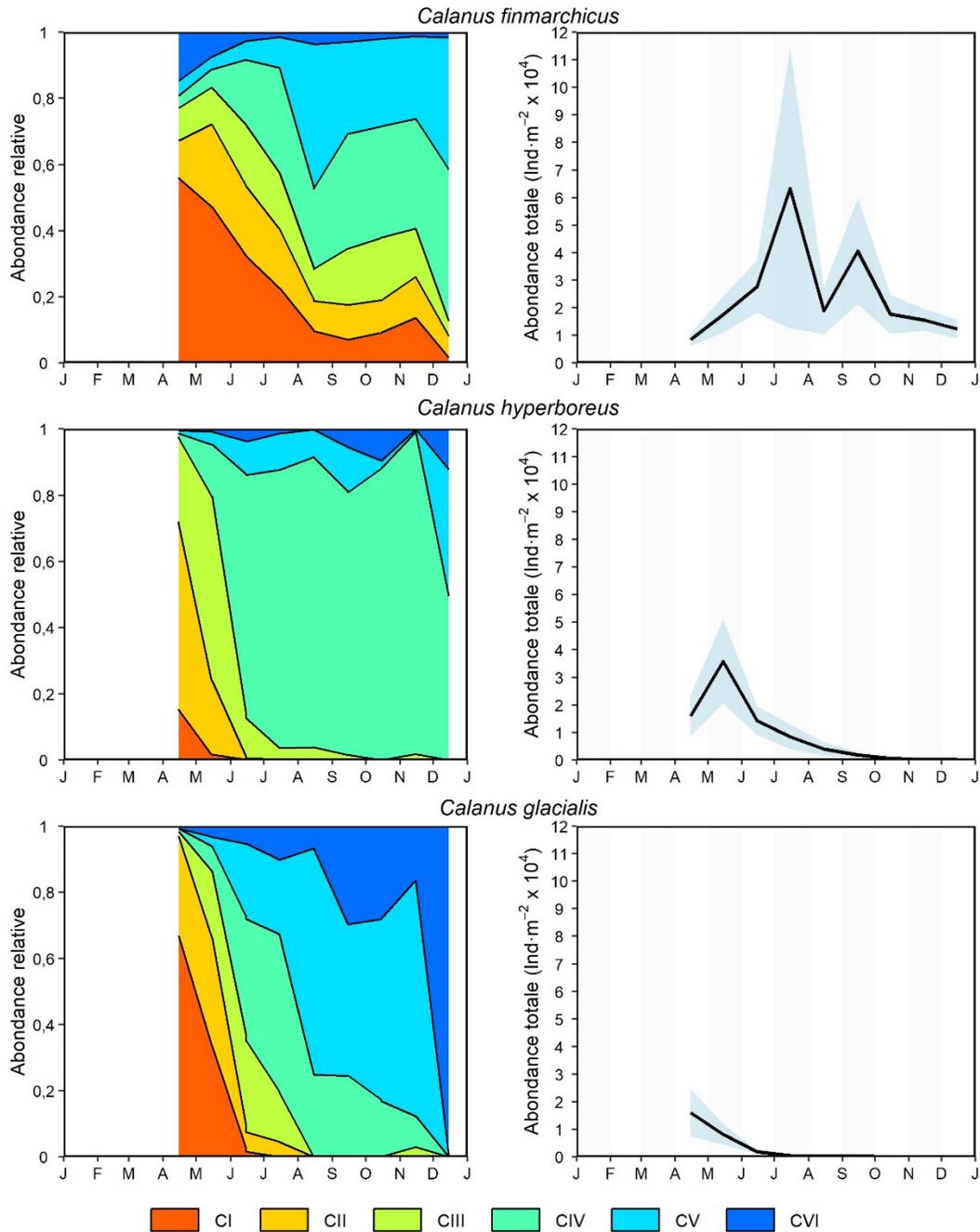


Figure 5. Climatologie de l'abondance relative des *Calanus* des stades copépodites CI à CVI à la station de la vallée de Shediac, d'après l'échantillonnage effectué dans le cadre du Programme de monitoring de la zone atlantique au cours des années 1999-2020. Colonne de gauche : Proportions relatives des stades 1 à 6 des copépodites. Colonne de droite : Variation annuelle de l'abondance totale des stades 1 à 6 des copépodites, l'intervalle de confiance à 90 % étant indiqué en bleu.

SYNTHÈSE

APPROCHE

La Direction des sciences du MPO a adopté une approche multidisciplinaire pour examiner les caractéristiques de l'habitat d'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord dans le sGSL ainsi que les processus multi-échelles qui régissent son développement et sa variabilité. Ce document contient les éléments probants provenant de plusieurs études du MPO dans le contexte de la documentation publiée sur l'habitat d'alimentation des baleines noires de l'Atlantique Nord. Le but est de dresser un portrait plus complet sur la façon dont l'approvisionnement en *Calanus* et le regroupement d'individus du genre *Calanus* contribuent à un habitat d'alimentation propice dans les eaux peu profondes du sGSL. Cette synthèse constitue la base de la détermination des incertitudes et des risques liés à la dynamique des habitats d'alimentation dans le sGSL. La recherche s'est concentrée sur les deux espèces de *Calanus* les plus importantes, soit *C. finmarchicus* et *C. hyperboreus*. Cette analyse suivra par ailleurs la description de l'approche. La synthèse présentée dans ce document passe principalement en revue les recherches publiées par le MPO, mais un ensemble restreint d'analyses de données inédites sur la concentration de la couche de proies et la densité énergétique est également inclus. Un aperçu des principales sources d'information examinées est fourni ci-dessous, et de plus amples renseignements se trouvent dans les sections suivantes.

L'observation des océans dans le cadre du Programme de monitoring de la zone atlantique (PMZA) du MPO fournit les données nécessaires pour caractériser le développement et la phénologie des populations de *Calanus* sur une année, la variabilité à long terme des niveaux de population régionaux de *Calanus* et les conditions environnementales connexes (Blais et al. 2023, Galbraith et al. 2023). Les stations d'échantillonnage temporel à haute fréquence fournissent des données permettant d'évaluer les schémas de variabilité annuelle dans le sGSL (station de la vallée de Shediac, échantillonnage mensuel environ) et dans les eaux en amont de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (station de Rimouski, échantillonnage à peu près hebdomadaire). La variabilité interannuelle à long terme du zooplancton et des conditions environnementales est évaluée à l'aide d'un échantillonnage à grande échelle mené dans le cadre du PMZA dans l'ensemble du GSL deux fois par an, soit au début de l'été et à l'automne (Blais et al. 2023, Galbraith et al. 2023).

Les modèles temporels et spatiaux des *Calanus* et la variabilité environnementale à partir des observations océaniques fournissent des indices pour la détermination et l'interprétation des processus qui influencent la dynamique et le transport des populations. Ces hypothèses peuvent être testées à l'aide de modèles de population de *Calanus* couplés en 3D, qui combinent des modèles individualisés de *Calanus* avec des modèles de circulation en 3D et aussi, parfois, des modèles biogéochimiques. Les hypothèses concernant l'approvisionnement de *Calanus* au sGSL ont été examinées à l'aide de modèles rétrospectifs couplés (Brennan et al. 2019 2021, Le Corre et al. 2023). De plus amples renseignements sont fournis ci-dessous dans la section relative à l'approvisionnement.

Étant donné que les programmes d'observation de l'océan ne fournissent pas de données à de petites échelles spatiales sur la concentration des proies de la baleine noire de l'Atlantique Nord (p. ex. des profils verticaux des proies à haute résolution), le MPO a mené des missions d'échantillonnage dans le sGSL pour effectuer des observations du zooplancton au printemps (de mai à juin 2022), en été (août 2019) et en automne (octobre 2018), afin de caractériser la variation de l'abondance et de la qualité des proies de la baleine noire de l'Atlantique Nord (tableau 1, figure 6). En outre, des mesures de la condition individuelle des *Calanus* aux stades dominants de la diapause ont été effectuées dans des stations sélectionnées du sGSL. Les

estimations de la condition individuelle comprenaient la biomasse (poids sec individuel) et les mesures directes de l'énergie par bombe calorimétrique (énergie propre au poids et énergie propre à l'individu), qui ont été utilisées pour les estimations de la densité énergétique. Différentes saisons ont été ciblées pour caractériser la variation de la composition de la communauté et la distribution spatiale (c'est-à-dire horizontale et verticale) des *Calanus* dans différentes phases de leurs cycles de vie respectifs et différentes périodes d'occupation du sGSL par la baleine noire de l'Atlantique Nord.

Des échantillonnages du zooplancton ont été effectués le jour et la nuit dans une vaste zone de l'ouest du sGSL, y compris, mais sans s'y limiter, les fosses des Chaleurs et de Shediac et la tête de la fosse Bradelle Ouest (figure 6). La stratégie d'échantillonnage comprenait l'étude d'une grille semi-régulière de stations, l'échantillonnage répété de certaines stations à des échelles allant de quelques heures à quelques semaines, ainsi que l'échantillonnage opportuniste associé aux activités sur le terrain visant la baleine noire de l'Atlantique Nord (p. ex. l'échantillonnage des jets et le marquage). L'échantillonnage du zooplancton a consisté en des déploiements de filets à plancton à trait oblique stratifiés en profondeur (MultiNet, ClosingNet, BIONESS) et intégrés en profondeur (JackNet) afin d'évaluer la répartition verticale du zooplancton et la composition de la communauté à des échelles grossières (des dizaines de kilomètres entre les stations, segments d'échantillonnage vertical supérieurs à 10 m). Les abondances médianes de *Calanus* (individus m⁻²) intégrées à la profondeur, propres à l'espèce et au stade, provenant des déploiements des filets JackNet ont été rapportées dans différentes sous-régions du sGSL (figure 6) afin de décrire la variation spatiale pour chaque mission d'échantillonnage. En outre, un enregistreur vidéo de plancton (VPR) a été utilisé pour quantifier les concentrations de copépodites *Calanus* au dernier stade, résolu au niveau taxonomique du genre, à des échelles spatiales pertinentes pour l'alimentation des baleines noires de l'Atlantique Nord (échantillons verticaux de 3 m) le long de transects ou à des emplacements ponctuels (tableau 1, figure 6). D'autres renseignements méthodologiques sont fournis dans les sections correspondantes ci-dessous.

Les sections suivantes (approvisionnement, regroupement et disponibilité) présentent des informations provenant de ces projets de recherche afin de fournir une vue d'ensemble de la manière dont les processus influent sur la variabilité des proies de la baleine noire de l'Atlantique Nord et la recherche de nourriture.

Tableau 1. Résumé de l'échantillonnage du zooplancton lors des missions du MPO dans le sud du golfe du Saint-Laurent. Le maillage des filets à plancton JackNet et BIONESS était de 333 µm et celui des filets MultiNet et ClosingNet, de 200 µm. Dans chaque cellule, N correspond au nombre d'occupations des stations. BIONESS : Bedford Institute of Oceanography Net and Environmental Sampling System. VPR : Enregistreur vidéo de plancton. OMM : Observation de mammifères marins.

Mission (date)	Matériel d'échantillonnage	Calorimétrie	Observation de baleines noires de l'Atlantique Nord
Printemps 2022 (24 mai au 9 juin)	JackNet (N = 26) MultiNet (N = 39) ClosingNet (N = 26) VPR (N = 27)	N = 16	OMM Marquage
Été 2019 (9 août au 1 ^{er} septembre)	JackNet (N = 57) VPR (N = 34)	N = 19	OMM Marquage
Automne 2018 (14 au 23 octobre)	JackNet (N = 24) BIONESS (N = 8) VPR (N = 12)	N = 0	OMM

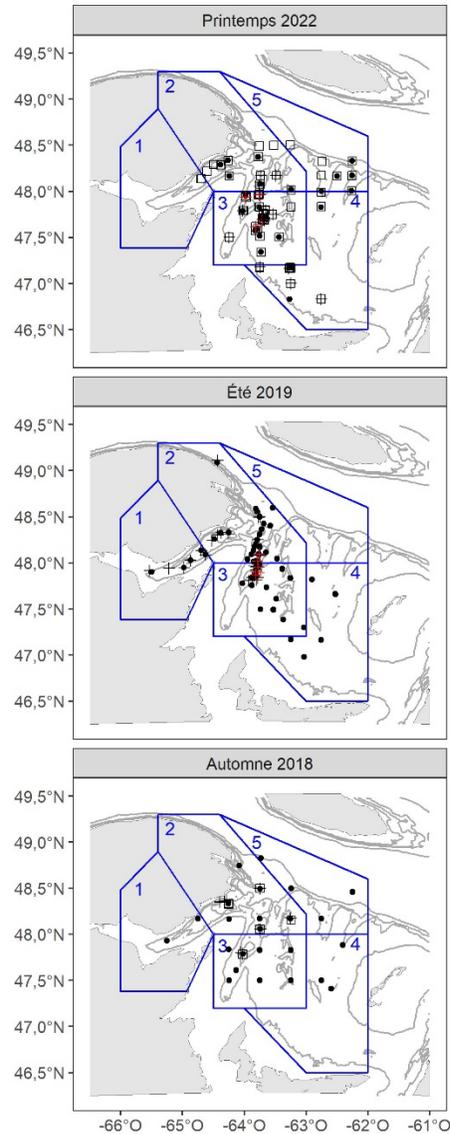


Figure 6. Échantillonnage du zooplancton lors des missions du printemps 2022, de l'été 2019 et de l'automne 2018. Les points noirs indiquent l'échantillonnage intégré à la profondeur (JackNet). Les carrés vides indiquent un échantillonnage stratifié en profondeur (BIONESS, MultiNet ou ClosingNet, voir tableau 1). Les croix indiquent les déploiements d'enregistreurs vidéo de plancton (VPR) et les croix rouges indiquent les déploiements de VPR associés aux observations de baleine noire de l'Atlantique Nord (voir la section « Synthèse »). Les polygones indiquent les sous-régions (modifié de Le Corre et al. 2023) correspondant au relevé de l'abondance intégrée à la profondeur (1 = Chaleur, 2 = Gaspé, 3 = Centre-ouest, 4 = Centre-est, 5 = Chenal).

APPROVISIONNEMENT

Populations régionales

L'alimentation en proies reflète le niveau global de la population à l'intérieur et à proximité des zones où peuvent se former des habitats propices à la recherche de nourriture. Un des principaux facteurs influençant l'alimentation est l'ampleur de la population

régionale, qui peut être évaluée sur les plateaux de l'Atlantique Nord-Ouest grâce aux données de surveillance de l'océan du PMZA. La communauté zooplanctonique des plateaux de l'Atlantique Nord-Ouest canadien a connu un changement à grande échelle à partir de 2012 environ, qui se caractérise de manière générale par une abondance faible de *C. finmarchicus* et une abondance élevée de non-copépodes, ainsi que par une abondance élevée de copépodes totaux dans certaines zones, ce qui reflète une augmentation de l'abondance des petites espèces de zooplancton (MPO 2023). Ce changement s'est produit en même temps que des températures largement supérieures à la moyenne en surface et en profondeur, qui ont commencé à se manifester vers 2012 (MPO 2023). Les déclin régionaux de la population dans le golfe du Maine et sur le plateau néo-écossais ont été particulièrement notables (Sorochan et al. 2019). Dans les principales régions sources du sGSL, soit le nord-ouest et le centre du GSL, l'abondance de *C. finmarchicus* a été majoritairement plus faible dans les années 2010 et au début des années 2020 comparativement aux années 2000, avec des abondances extrêmement faibles en 2015 (Blais et al. 2023). Dans ces régions, l'abondance de *C. hyperboreus* présente une forte variabilité interannuelle sans tendance claire entre les décennies, ainsi qu'une faible abondance au début des années 2020 (Blais et al. 2023). La dynamique de la population de *Calanus hyperboreus* dans ces zones est influencée par le moment de la fonte des glaces et la prolifération printanière du phytoplancton, en plus de la température (Lehoux et al. 2021, Blais et al. 2023). Le moment du développement de la population de *C. finmarchicus* est devenu plus précoce dans le nord-ouest du GSL depuis le début des observations dans les années 1990 (Blais et al. 2023, Lehoux et al. 2021), ayant une incidence potentielle sur le cycle et les voies d'advection dans le sGSL.

Apport advectif

Dans les zones productives du plateau peu profond comme le sGSL, où l'abondance des *Calanus* diminue pendant les mois d'automne et d'hiver, un transport est nécessaire pour réapprovisionner les *Calanus* lorsqu'ils sortent de leur diapause et migrent vers la couche superficielle. La quantité et la distribution spatiale des *Calanus* transportés dans le sGSL sont influencées par les concentrations en amont dans les régions sources, la phénologie des *Calanus*, en particulier le moment de leur période de production dans les eaux de surface, ainsi que la dynamique de la circulation locale pendant leur période d'activité. En général, les *Calanus* sont transportés dans le sGSL depuis les zones profondes adjacentes du chenal Laurentien, principalement dans le nord-ouest et le centre du GSL, fréquemment via le courant de Gaspé (Zakardjian et al. 2003, Maps et al. 2011, Brennan et al. 2019, 2021, Le Corre et al. 2023). Comme les vitesses des courants horizontaux sont généralement les plus élevées dans les eaux de surface et que les individus *Calanus* en diapause dans le chenal Laurentien sont trop profonds pour être transportés dans le sGSL, l'interaction entre le moment du développement actif des *Calanus* dans la couche de surface et la dynamique de la circulation est critique pour l'apport advectif au sGSL.

L'effet des interactions entre la phénologie et l'advection est évident dans les changements saisonniers de l'abondance relative des *Calanus*, la composition par stade et les profils de distribution horizontale observés dans le cadre du PMZA et des missions visant l'habitat de recherche de nourriture dans le sGSL. Comme indiqué ci-dessus, la présence de *Calanus* aux premiers stades de copépodite est un indicateur de développement et de production actifs dans la couche superficielle. La présence de *C. hyperboreus* à leurs premiers stades de développement d'avril à juin à la station de la vallée de Shediac indique une activité et une production au début de l'année uniquement, *C. glacialis* présente un schéma similaire (figure 5). En revanche, la présence de *C. finmarchicus* à leurs premiers stades de développement tout au long de la saison d'échantillonnage d'avril à décembre est cohérente avec l'advection dans le sGSL et la production en cours dans la région du printemps à l'automne (figure 5). À la station

de la vallée de Shédiac, *C. hyperboreus* est en moyenne l'espèce la plus abondante d'avril à juin et *C. glacialis* est la deuxième espèce la plus abondante en avril, ce qui reflète une impulsion advective en début de saison des *Calanus* arctiques dont la phénologie est plus précoce dans la vallée de Shédiac (figure 5). Après juin, *C. finmarchicus* est l'espèce la plus abondante à la station de la vallée de Shédiac, suivie de *C. hyperboreus*. *C. glacialis* est presque absent (figure 5). Toutefois, ces tendances saisonnières peuvent varier d'une année à l'autre. Lors de la mission sur l'habitat de recherche de nourriture au printemps 2022 (de la mi-mai à la mi-juin), l'abondance globale de *C. finmarchicus* dans la zone d'étude était déjà plus élevée que celle de *C. hyperboreus* et de *C. glacialis*, y compris dans la zone du centre-ouest qui comprend la station de la vallée de Shédiac (figure 7). *Calanus finmarchicus* était également l'espèce la plus abondante lors des missions d'été et d'automne (figure 7). Les observations de l'abondance, de la composition et de la structure des stades de *Calanus*, y compris un changement dans la dominance des copépodites aux derniers stades passant de *C. hyperboreus* au printemps à *C. finmarchicus* en été (bien qu'au cours d'années différentes), sont conformes à la phénologie documentée de *Calanus* de la station d'échantillonnage temporel de la vallée de Shédiac (figure 5, Blais et al. 2023) et des analyses de données de relevé à grande échelle dans le sGSL de juin et août-septembre (Lehoux et al. 2020). L'interprétation selon laquelle l'approvisionnement en *C. hyperboreus* et *C. glacialis* dans le sGSL a lieu seulement par advection au printemps (de mars à juillet environ), alors que l'approvisionnement en *C. finmarchicus* découle à la fois de l'advection et de la production locale sur une période plus longue (de mars à septembre environ), est étayée par les abondances globales et les distributions horizontales contrastées observées pour les deux espèces dans le sGSL à l'automne 2018. Lors de la mission de l'automne 2018, la distribution horizontale de l'abondance de *C. finmarchicus* était étendue et très variable, tandis que les abondances de *C. hyperboreus* et de *C. glacialis* étaient les plus élevées du côté est du lieu d'échantillonnage, dans le centre du sGSL (SoroChan et al. 2021 b, figure 7). Ces observations sont cohérentes avec un approvisionnement continu en *C. finmarchicus* et un approvisionnement négligeable en *C. hyperboreus* et *C. glacialis* en été et en automne (SoroChan et al. 2021 b).

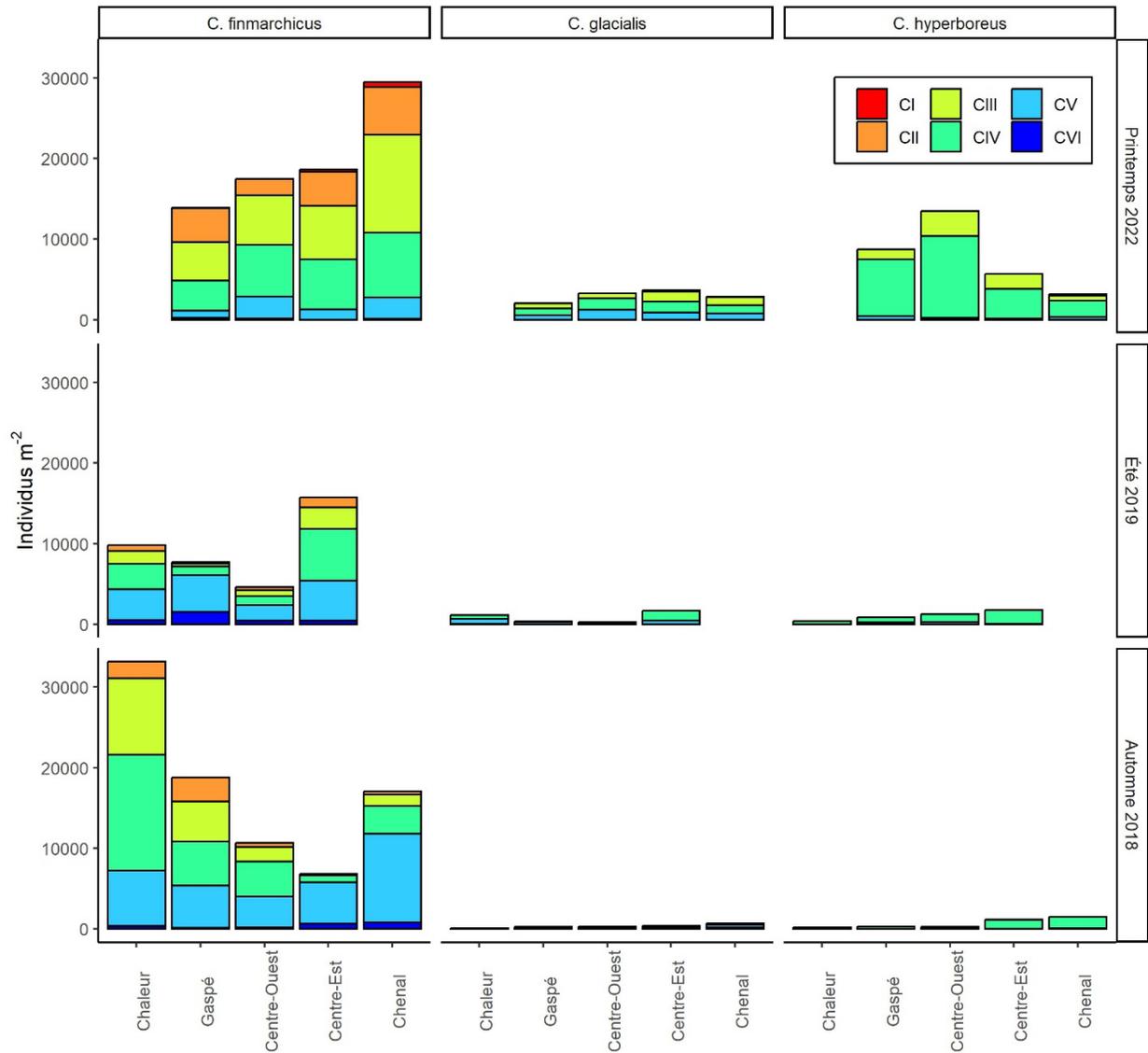


Figure 7. Abondance des *Calanus* intégrée à la profondeur, par espèce et par stade, à partir d'échantillons JackNet. Les valeurs indiquent l'abondance médiane calculée pour chaque sous-région lors de chaque mission d'échantillonnage (voir figure 6).

Simulations rétrospectives de modèles couplés de la dynamique de l'approvisionnement en proies

Des études de modélisation antérieures ont démontré que l'interaction entre les schémas de circulation saisonnière dominants dans le GSL et le comportement vertical de *C. finmarchicus* influence la répartition spatiale de *C. finmarchicus* et son transport depuis le chenal Laurentien dans le sGSL (Zakardjian et al. 2003, Maps et al. 2011). Sur la base des modèles précédents, la dynamique de l'apport en *Calanus* a été évaluée grâce au développement et à l'application de modèles couplés tridimensionnels d'abondance spatiale du *Calanus* (Brennan et al. 2019, 2021). Ces modèles individualisés ont été initialisés à partir des prévisions mensuelles de l'abondance des copépodites (CI à CVI) du modèle statistique de distribution des espèces,

basées sur des prédicteurs environnementaux et des données d'observation de l'océan (Albouy-Boyer et al. 2016). Dans le modèle couplé, des particules représentant *C. finmarchicus* et *C. hyperboreus* actifs et en diapause ont étéensemencées sur le plateau continental de l'est du Canada, advectées pendant 30 jours par des vitesses horizontales provenant d'un modèle régional de circulation rétrospective (CANOPA; Brickman et Drozdowski 2012), puis déplacées verticalement vers des profondeurs préférées propres à l'espèce selon des modèles statistiques des distributions verticales régionales de *Calanus* (Krumhansl et al. 2018, Plourde et al. 2019). Les *Calanus* simulés ont connu un développement de stade et une mortalité en fonction de la température le long de la voie; en outre, l'abondance de *C. finmarchicus* a été augmentée par le recrutement de CI, représentant les contributions de la production continue au cours du printemps et de l'été. Après 30 jours de simulation, l'abondance aux stades tardifs associée à la position finale de chaque particule a été cartographiée sur la grille du modèle, afin de prédire l'abondance spatiale tridimensionnelle des stades tardifs de chaque espèce de *Calanus* disponible en tant que proie pour la baleine noire de l'Atlantique Nord. Comme les simulations du modèle ont été lancées tous les deux jours du printemps à l'automne, la moyenne mensuelle de l'abondance spatiale en 3D a été utilisée pour prédire l'évolution saisonnière de l'abondance spatiale du *Calanus* au stade tardif. Cette approche intègre des observations à la fois des estimations de la distribution horizontale de *C. finmarchicus* et de *C. hyperboreus* et de leur positionnement vertical pendant les périodes de croissance active et de diapause. Des simulations de modèles dans des années mises en contraste représentant des périodes de températures plus fraîches et plus chaudes ont été utilisées pour examiner les effets relatifs des niveaux de population régionaux et de l'environnement physique (y compris l'hydrographie et la circulation) sur l'approvisionnement du sGSL (Brennan et al. 2021).

Le modèle couplé a démontré que l'apport advectif de *Calanus* actifs au sGSL provient principalement des zones adjacentes du chenal Laurentien, en particulier via le courant de Gaspé (Brennan et al. 2019). Les niveaux de population en amont et les courants océaniques influencent l'apport de *Calanus* dans le sGSL. *C. hyperboreus* entre dans le sGSL principalement au printemps, tandis que l'apport de *C. finmarchicus* au sGSL augmente à partir du printemps jusqu'à un maximum estival, avant de décliner à l'automne. Les schémas d'apport par advection de *Calanus* actifs à la vallée de Shediac peuvent être perturbés par la variabilité environnementale due au ruissellement fluvial et aux vents au printemps et au début de l'été (Brennan et al. 2021). Dans le modèle, les particules sont sensibles à la dynamique des courants et peuvent se déplacer soit vers le sud dans la vallée de Shediac et le plateau madelinien, soit vers l'est, le long de la bordure du plateau. Ce dernier phénomène a été observé à la fois dans le modèle et dans les observations en juin 2012, lorsque la circulation a inversé le flux normalement orienté vers le sud de la pointe de la péninsule gaspésienne à la vallée de Shediac (Brennan et al. 2021). Cette inversion de courant coupe l'afflux de *Calanus* dans le sud du sGSL tout en alimentant la bordure nord du sGSL et met en évidence la façon dont la dynamique océanique peut affecter l'habitat favorable à l'alimentation dans le sGSL. La variabilité de l'abondance de la population de *Calanus* a également été simulée afin d'évaluer l'influence des augmentations de *C. hyperboreus* et des diminutions de population de *C. finmarchicus* observées au cours des dernières années chaudes dans le GSL. Alors que les augmentations de population de *C. hyperboreus* ont aidé à tamponner l'approvisionnement variable dans le sGSL en mai-juillet 2012 dans le modèle, les déclin de population de *C. finmarchicus* ont réduit l'afflux actif de *Calanus* dans le sGSL à la fin de l'été et à l'automne (Brennan et al. 2021). La modélisation a posteriori démontre que l'approvisionnement en *Calanus* actifs dans le sGSL est sensible à la variabilité de la circulation océanique au printemps et au début de l'été, alors qu'à la fin de l'été et à l'automne, l'approvisionnement est plus sensible à la variation de la population de *C. finmarchicus* en amont.

La distribution des proies le long de la bordure nord du plateau du sGSL ou plus au sud dans l'intérieur du sGSL a une incidence sur la distribution des baleines noires de l'Atlantique Nord et leur exposition aux risques de collision avec les navires et d'empêtements au début du printemps, lorsque les baleines noires de l'Atlantique Nord migrent vers le sGSL (Davies et Brillant 2019, Simard et al. 2019, Crowe et al. 2021). Un modèle de prévision rétrospectif a été développé pour *C. hyperboreus* afin de simuler cette dynamique, en examinant les interactions entre le moment de la prolifération printanière et le développement de nouvelles cohortes, la distribution verticale, la mortalité et le transport dans les champs de circulation du modèle de prévision CIOPS-E d'Environnement Canada (Paquin et al. 2021, 2022, Le Corre et al. 2023). Les particules ont été libérées (stade CI) dans les eaux profondes du GSL au cours des quatre années simulées (2016 à 2019), la période de prolifération printanière étant paramétrée pour contrôler le cycle de développement de *C. hyperboreus* dans chaque sous-région (Lehoux et al. 2021). Les migrations verticales des particules et leur positionnement dans la colonne d'eau simulée dans le modèle varient en fonction du stade de développement des copépodites (CI à CIV), qui dépend de la température, de sorte que les interactions entre les courants océaniques, la période de prolifération printanière et la température ont produit des distributions spatiales de l'abondance et de la biomasse de *C. hyperboreus* dans le sGSL propres à chaque année. Les régions sources en amont des particules en diapause dans les différentes sous-zones du sGSL étaient principalement situées dans le nord-ouest et le centre du GSL (c'est-à-dire au sud de l'île d'Anticosti), avec des variations interannuelles dans la quantité relative apportée par chaque région. Dans le modèle, les différences dans le cycle de développement de *C. hyperboreus* ont fortement contribué à déterminer le moment de l'entrée en diapause, alors que l'effet des différences de température au printemps était mineur. Le modèle a prédit l'emplacement horizontal et vertical de la biomasse maximale accumulée dans le sGSL et son évolution saisonnière et interannuelle. La phénologie de la diapause, étroitement liée à la prolifération printanière dans le modèle, a été un facteur clé dans l'évolution saisonnière des lieux à forte densité de biomasse dans le sGSL. L'emplacement des fortes densités de *C. hyperboreus* dans le sGSL a varié d'une année à l'autre en réponse à la phénologie et au transport. Le modèle a reproduit avec succès le cycle de production saisonnier de *C. hyperboreus*, les variations interannuelles de la biomasse de *C. hyperboreus* en juin et l'indice nord-sud, une mesure de la distribution de *Calanus* le long de la bordure du plateau ou à l'intérieur du sGSL. Cet indice et ce modèle ont été mis à l'essai pour prévoir les emplacements probables des proies et des baleines noires de l'Atlantique Nord en quête de nourriture au printemps (Le Corre et al. 2023).

REGROUPEMENT ET DISPONIBILITÉ

Les mécanismes de concentration des particules dans l'océan dépendent intrinsèquement des déplacements verticaux des particules (c'est-à-dire qu'elles coulent, flottent ou « nagent ») [p. ex. Flierl et Woods 2015]. Les mécanismes biophysiques d'accumulation du zooplancton, qui peuvent conduire à des couches denses de zooplancton dans la colonne d'eau, résultent d'une interaction entre le déplacement vertical et les champs d'écoulement à l'échelle locale (p. ex. Simard et al. 1986, Franks 1992, Epstein et Beardsley 2001). La surface et le fond de la mer bloquent les mouvements verticaux du zooplancton, ce qui peut également contribuer à leur accumulation près de ces interfaces (Genin 2004). En effet, des couches de zooplancton très concentré près de la surface, sous la surface et près du fond, en particulier des copépodites *Calanus* à un stade avancé, ont été observées dans les habitats d'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord (p. ex. Beardsley et al. 1996, Baumgartner et Mate 2003, Baumgartner et al. 2017, Sorochan et al. 2023). Près de la surface, le maintien de la profondeur ou la nage ascendante dans un flux convergent peuvent conduire à l'accumulation de zooplancton en association avec des caractéristiques telles que les fronts, les cellules de

circulation de Langmuir et les nappes d'ondes internes (Shanks et Wright 1987, Pineda 1999, Stevick et al. 2008, Kingsford et al. 1991). Des *Calanus* aux stades avancés ont été observés en train d'effectuer des migrations verticales nyctémérales (p. ex. Baumgartner et al. 2011) et sont capables de résister à des flux descendants allant jusqu'à 2 cm s^{-1} , ce qui indique un potentiel d'accumulation dans les zones de convergence ou de divergence (Franks 1992, Weidberg et al. 2021). Ce type de mécanisme d'accumulation de proies près de la surface a été proposé dans le contexte de la recherche de nourriture des baleines noires de l'Atlantique Nord dans le Grand chenal Sud et la baie du Massachusetts (Epstein et Beardsley 2001, Flierl et Woods 2015).

Sur le plateau continental, des couches denses de copépodes *Calanus* à un stade avancé peuvent se former près du fond en raison de la migration saisonnière associée à l'apparition de la diapause (p. ex. Krumhansl et al. 2018). Les particules qui recherchent la profondeur s'accumulent dans les bassins du plateau si la migration vers le bas se produit lorsque les individus sont transportés sur les dépressions du fond (p. ex. Johnson et al. 2006). Cela pourrait expliquer les observations de fortes concentrations de copépodes *Calanus* dans les bassins dont les seuils sont moins profonds que la profondeur de diapause de prédilection (p. ex. Sameoto et Herman 1990, Osgood et Checkley 1997, Johnson 2007). Le ballotement par la marée des couches de zooplancton proches du fond peut accroître la disponibilité de ces proies pour la baleine noire de l'Atlantique Nord sur les marges du bassin et potentiellement contribuer davantage à l'accumulation (Davies et al. 2013, 2014). Des plaques de zooplancton très concentrées près du fond ont été documentées dans des zones où les écoulements près du fond traversent des isobathes; dans cet exemple, le maintien de la profondeur dans l'écoulement à travers les isobathes conduirait à une accumulation de zooplancton près du fond (p. ex. Mackas et al. 1997, Davies et al. 2013). Dans les environnements relativement peu profonds du plateau, la migration verticale nyctémérale contribue probablement aussi aux regroupements de copépodes près du fond (p. ex., Sorochan et al. 2023).

La présence récurrente d'un large sous-ensemble de la population de baleine noire de l'Atlantique Nord dans le sGSL du printemps à l'automne depuis le milieu des années 2010 (Crowe et al. 2021) indique un fort potentiel d'accumulation prévisible de proies dans cette zone relativement vaste. Dans le sGSL, la faible profondeur du fond, principalement $< 100 \text{ m}$, semble jouer un rôle important dans l'accumulation des *Calanus* près du fond marin (Plourde et al. 2019, Sorochan et al. 2023). En outre, l'interaction entre la circulation océanique et les fonds marins peu profonds contribue à la variabilité à relativement petite échelle du flux et à la formation de caractéristiques océanographiques locales telles que les tourbillons, les fronts et les ondes internes (Koutitonsky et Bugden 1991) qui pourraient faciliter l'accumulation de zooplancton dans les zones de convergence près de la surface. Le côté ouest du sGSL est typiquement caractérisé par de forts gradients d'hydrographie et de débit associés à l'intrusion du courant de Gaspé (Koutitonsky et Bugden 1991). Les filaments de la surface de la mer associés à ces caractéristiques peuvent être détectés par l'analyse de la rugosité de la surface de la mer à l'aide d'un radar à synthèse d'ouverture. Cet outil peut potentiellement être utilisé dans le sGSL pour caractériser la variabilité spatiale et temporelle des caractéristiques de la circulation de surface à petite échelle, qui pourraient faciliter l'accumulation de zooplancton près de la surface (Danielson et al. 2023).

Des baleines noires de l'Atlantique Nord ont été occasionnellement observées en train de se nourrir dans le sGSL près de la surface lors de relevés aériens en juin, juillet, octobre et novembre (Crowe et al. 2021; Franklin et al. 2022). On suppose que le déclin apparent des observations d'alimentation près de la surface de la baleine noire de l'Atlantique Nord en août est la conséquence d'un changement vers une alimentation principalement près du fond alors que la distribution verticale de *Calanus* se déplace principalement vers des eaux plus profondes

(Plourde et al. 2019). Actuellement, il n'y a pas d'information publiée sur le comportement alimentaire de la baleine noire de l'Atlantique Nord en profondeur dans le sGSL. Cependant, des regroupements de proies ont été observés près du fond en été (Sorochan et al. 2023), et les observations de baleines noires de l'Atlantique Nord ayant de la boue sur la tête dans le GSL indiquent que des individus plongent au moins occasionnellement vers le fond (Hamilton et Kraus 2019).

Observations de terrain à petite échelle de *Calanus* dans le sud du golfe du Saint-Laurent

Les missions d'échantillonnage menées sur le terrain au printemps, en été et en automne ont principalement porté sur la caractérisation des distributions verticales des *Calanus* dans le sGSL. Des profils de plancton à haute résolution ont été réalisés à l'aide du VPR, qui a été déployé à quelques mètres de la surface et du fond lors de profils répétés à chaque station (tableau 1). La distance entre la surface et le fond dépendait de l'état de la mer et des variations locales de la bathymétrie, qui se situaient généralement entre 1 et 10 m. En raison des difficultés liées à l'échantillonnage à proximité du fond, les observations à moins de 3 m du fond marin sont extrêmement rares. La profondeur et l'ampleur des regroupements de *Calanus* ont été évaluées à partir des concentrations maximales obtenues à partir de l'échantillonnage par VPR, en faisant la moyenne des profils réalisés pendant l'occupation d'une station (moyenne maximale) et du maximum global observé dans les échantillons de 3 m (maximum observé; figure 8). La moyenne maximale est une mesure prudente de l'abondance maximale et est représentative de l'ensemble du déploiement à des intervalles de 3 m de profondeur. En revanche, le maximum observé est sensible à la dispersion à petite échelle et constitue probablement un meilleur indicateur des concentrations maximales potentielles qui peuvent se produire dans la zone de déploiement. Aucune de ces deux mesures ne permet d'évaluer directement la concentration moyenne de proies à laquelle une baleine noire de l'Atlantique Nord a accès sur une trajectoire de recherche de nourriture donnée. Cependant, étant donné que les baleines noires de l'Atlantique Nord sont probablement adaptées pour trouver des parcelles de proies à haute densité, le maximum observé est une mesure plus pertinente pour les champs de proies potentiels que peut rencontrer une baleine noire de l'Atlantique Nord. Les observations par VPR présentées ici représentent une synthèse des observations publiées lors des missions d'échantillonnage sur le terrain de l'été 2019 et de l'automne 2018 (Sorochan et al. 2021 b, 2023) et des observations non publiées de la mission du printemps 2022 (tableau 1). Les données de VPR du printemps 2022 comprennent le sous-ensemble de stations pour lesquelles la classification des images a été achevée.

Les déploiements de VPR et les autres échantillonnages de zooplancton ont été réalisés à des endroits associés ou non à la détection visuelle de baleines noires de l'Atlantique Nord par les observateurs de mammifères marins à bord du navire. La présence de baleines noires de l'Atlantique Nord a été documentée par les observateurs pendant la journée (voir p. ex. Sorochan et al. 2023) et l'échantillonnage du zooplancton était considéré comme « associé à la présence de baleine noire de l'Atlantique Nord » s'il était effectué pendant la journée et à portée de vue d'une ou plusieurs baleines noires de l'Atlantique Nord, ou encore s'il était effectué pendant la nuit, à un endroit à partir duquel une baleine noire de l'Atlantique Nord avait été observée le jour précédent ou le jour suivant. L'absence réelle de baleine noire de l'Atlantique Nord n'a pas pu être confirmée, car il est possible que la présence de baleine noire de l'Atlantique Nord n'ait pas été détectée par les observateurs pendant la journée, et il n'y a pas eu d'opérations d'observation pendant l'échantillonnage du zooplancton pendant la nuit. Dans tous les cas, il n'y a pas eu de tentative d'échantillonnage aussi près que possible d'une baleine noire de l'Atlantique Nord ou à des endroits où une baleine noire de l'Atlantique Nord avait été observée en plongée. Au printemps 2022, l'échantillonnage par VPR associé à la présence de

baleine noire de l'Atlantique Nord a été réalisé pendant la journée (n = 6). Au cours de l'été 2019, l'échantillonnage par VPR associé à la présence de baleine noire de l'Atlantique Nord a été réalisé pendant la journée (n = 4) et de nuit (n = 4). À l'automne 2018, aucune baleine noire de l'Atlantique Nord n'a été détectée par les observateurs de mammifères marins.

Des déploiements de filets à plancton ont été effectués dans les mêmes stations que les lieux d'utilisation des VPR, afin de fournir des renseignements complémentaires sur la composition de la communauté et la distribution verticale. Des échantillons de plancton stratifiés en profondeur ont été collectés à l'automne 2018 avec un BIONESS de 1 m² équipé de filets à mailles de 333 µm et d'un stroboscope (Sorochan et al. 2021 b). Au printemps 2022, des échantillons stratifiés en profondeur ont été collectés soit avec un filet à fermeture de 0,75 m de diamètre doté d'un maillage de 200 µm et tracté verticalement, soit avec un MultiNet de 0,125 m² équipé d'un maillage de 200 µm et tracté verticalement. Aucun échantillon stratifié en profondeur n'a été obtenu avec filet au cours de l'été 2019.

Les données des échantillons stratifiés en profondeur recueillis avec filets ont été résumées par la représentation graphique de l'abondance médiane par espèce et par stade (individus m⁻²). Pour les stations dont la profondeur du fond est inférieure à 140 m, les données ont été réparties en strates supérieures (< 50 m) et inférieures (> 50 m) de la colonne d'eau; pour les stations dont la profondeur du fond est ≥ 140 m, les données ont été réparties en strates supérieures (< 50 m), moyennes (≥ 50 m et < 100 m) et inférieures (≥ 100 m) de la colonne d'eau. Un examen qualitatif de ces données a révélé des différences dans la composition des espèces et des stades de *Calanus* entre les strates supérieures et inférieures ou moyennes de la colonne d'eau (figure 9). Par rapport à la colonne d'eau inférieure ou moyenne, la colonne d'eau supérieure était caractérisée par des abondances globales plus élevées de *C. finmarchicus* composées de copépodites de stades divers et des abondances plus faibles de *C. hyperboreus*. Les abondances médianes de *C. hyperboreus* de stades CIV et CV étaient plus élevées dans la colonne d'eau inférieure ou moyenne, tandis que celles de *C. glacialis* (tous les stades) et de *C. finmarchicus* de stade CV étaient similaires entre la colonne d'eau supérieure et la colonne d'eau inférieure ou moyenne. Au printemps 2022, les copépodites *Calanus* présents dans la partie inférieure ou moyenne de la colonne d'eau étaient dominés par des *C. hyperboreus* de stade CIV, ce qui indique un potentiel de début précoce de la diapause. Cela est cohérent avec une phénologie plus précoce associée à une prolifération printanière très précoce dans une grande partie du GSL en 2022 (Blais et al. 2023). À l'automne 2018, la colonne d'eau inférieure ou moyenne était dominée par des *C. finmarchicus* de CV, ce qui est cohérent avec la présence d'une population en diapause de cette espèce à cette période de l'année. Cependant, dans la partie supérieure de la colonne d'eau, le mélange des premiers et derniers stades copépodites de *C. finmarchicus* et la présence occasionnelle de *C. hyperboreus* au stade tardif indiquaient une production continue de *C. finmarchicus* et une perturbation potentielle des individus en diapause à l'automne 2018, peut-être associée à un fort mélange vertical lors de tempêtes (Sorochan et al. 2021 b).

Dans toutes les stations échantillonnées avec le VPR, les concentrations maximales de *Calanus* couvraient une large gamme d'abondances. Cependant, dans presque toutes les stations associées aux observations de baleine noire de l'Atlantique Nord, les données maximales moyennes et maximales observées étaient > 1 000 m⁻³ (figure 10). Les mesures de la concentration maximale moyenne et de la concentration maximale observée diffèrent par leur ampleur, mais sont généralement similaires en ce qui concerne l'abondance et la profondeur maximales (figure 10). La concordance de la profondeur entre ces mesures a été interprétée comme un indicateur que la profondeur de la concentration maximale reflète le mode principal de la distribution verticale. Une incohérence dans le positionnement vertical entre les mesures peut se produire lorsque le profil vertical est très variable ou multimodal.

Au printemps 2022, les concentrations maximales près du fond étaient probablement composées principalement de *C. hyperboreus* CIV, qui dominaient la strate de profondeur inférieure de la colonne d'eau (figure 9). Au cours de l'été 2019, les concentrations maximales les plus élevées ont également été observées près du fond dans la région de la vallée de Shediac et ont souvent été associées à la détection visuelle de baleines noires de l'Atlantique Nord. Nos observations de l'été 2019 ont montré que les regroupements de proies sont dispersés dans l'espace et dans le temps, de quelques jours à quelques semaines (Sorochan et al. 2023). La composition associée de *Calanus* (à partir d'échantillons de filets intégrés en profondeur correspondants) était caractérisée par une forte densité de *C. finmarchicus*, une densité plus faible, mais substantielle de *C. hyperboreus* et une densité encore plus faible, mais variable, de *C. glacialis* (Sorochan et al. 2023). La composition des couches proches du fond pendant l'été 2019 est incertaine en raison de l'absence d'échantillonnage au filet stratifié en profondeur. À l'automne 2018, les concentrations maximales les plus élevées de *Calanus* étaient inférieures à celles observées lors des autres missions (figure 10). Au cours de cette mission, le nombre d'occupations de stations et l'étendue spatiale de l'échantillonnage par VPR ont été considérablement réduits par rapport aux missions suivantes. Dans ces stations, les concentrations maximales ont été observées dans toute la colonne d'eau; toutefois, les concentrations maximales les plus élevées ont été observées près de la surface à $> 1\ 000$ ind. m^{-3} dans plusieurs stations. À l'heure actuelle, les caractéristiques des regroupements de proies près de la surface et l'environnement de circulation à petite échelle qui leur est associé ne sont pas connus. La composition des espèces à partir des échantillons de filets associés à l'automne 2018 indique une dominance de *C. finmarchicus* (figure 7; Sorochan et al. 2021 b).

En général, la distribution verticale des *Calanus* échantillonnée par VPR (profils non présentés) était variable, mais des abondances plus élevées de *Calanus* ont été observées près du fond ou de la surface (Sorochan et al. 2021 b, 2023, données non publiées). Au printemps 2022 et à l'été 2019, les concentrations les plus élevées de *Calanus* au stade final ont été observées à moins de 20 m au-dessus du fond, à des profondeurs allant d'environ 50 à 100 m (figure 10). Les pics de concentration ont généralement été observés par VPR dans les tranches de profondeur moins profondes que la profondeur maximale échantillonnée (figure 10). Les observations à moins de 1 à 3 m du fond étaient rares et bien qu'on ne puisse exclure la possibilité de couches de proies hyperbenthiques non observées, qui pourraient être ciblées par la baleine noire de l'Atlantique Nord, cette caractéristique n'a pas été observée dans les profils échantillonnés par VPR le plus près du fond. La migration saisonnière de la diapause a probablement contribué à la présence de couches proches du fond à forte concentration (p. ex. Krumhansl et al. 2018, Plourde et al. 2019), mais il est également probable qu'une migration verticale nyctémérale ait contribué à la variation de la profondeur, de la concentration et de la compacité de ces couches au cours de l'été 2019 (Sorochan et al. 2023). Lorsque le VPR a été tracté à travers des gradients bathymétriques (c.-à-d. les marges des bassins ou des cuvettes), les concentrations les plus élevées étaient généralement stables autour de la profondeur du seuil de la caractéristique bathymétrique (p. ex. Sorochan et al. 2021 b, 2023). On suppose que la profondeur de la couche de *Calanus* est fixée à proximité du fond, près des dépressions bathymétriques. Cela peut expliquer les quantités maximales de *C. hyperboreus* dans la strate de la colonne d'eau moyenne dans les stations plus profondes (figure 9). Bien que les fosses des Chaleurs, de Shediac et Bradelle du sGSL soient relativement peu profondes et caractérisées par de faibles gradients bathymétriques, les copépodes qui recherchent la profondeur peuvent quand même s'y accumuler. La modélisation couplée du transport et de l'apport de *C. hyperboreus* au sGSL a mis en évidence l'importance de la position verticale et de la bathymétrie dans la variation de la rétention et de la densité des particules dans les dépressions bathymétriques, contribuant à la cohérence de la distribution spatiale d'une année à l'autre (Le Corre et al. 2023). Néanmoins, des couches de *Calanus* proches du fond à des

concentrations d'environ $2\ 000\ \text{m}^{-3}$, probablement dominées par le stade CIV de *C. hyperboreus*, ont été mesurées à des profondeurs aussi faibles qu'environ 50 m en juin 2022 (figure 10).

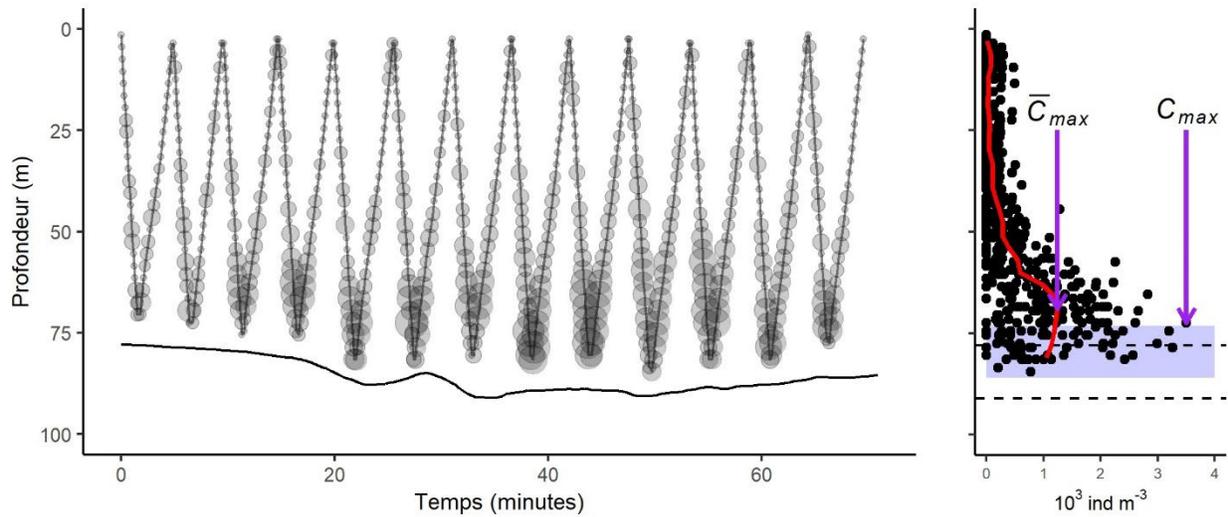


Figure 8. Exemple d'un tractage d'enregistreur vidéo de plancton (VPR) avec l'abondance proportionnelle des copépodites Calanus au stade final indiquée par la taille des bulles et la profondeur du fond indiquée par la ligne noire (graphique de gauche) et la répartition verticale correspondante de l'abondance avec l'abondance moyenne dans des tranches de 3 m de profondeur indiquée par la ligne rouge (graphique de droite). Les flèches violettes indiquent les paramètres de concentration maximale \bar{C}_{max} (moyenne maximale) et C_{max} (maximum observé). Dans le graphique de droite, la fourchette de profondeur du fond est indiquée par des lignes pointillées et la fourchette de profondeur maximale du VPR est indiquée par le polygone bleu.

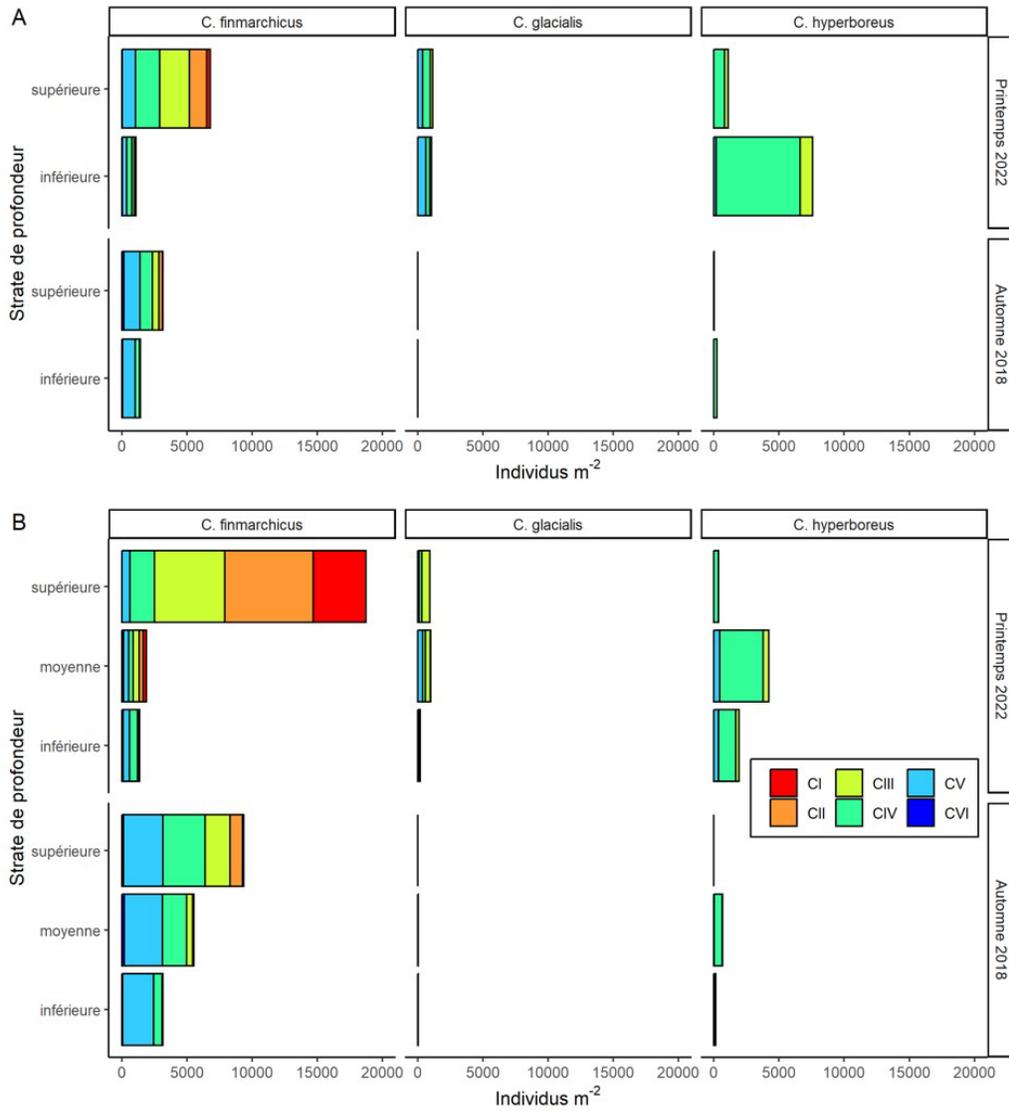


Figure 9. Abondance médiane intégrée à la profondeur des Calanus dans différentes strates de profondeur au printemps 2022 et à l'automne 2018 pour une profondeur de fond (A) $z < 140$ m et (B) $z \geq 140$ m. Les échantillons ont été obtenus à l'aide de MultiNet ou ClosingNet (maillage : 200 μ m) au printemps 2022 et BIONESS (maillage : 333 μ m) à l'automne 2018. Les strates supérieure et moyenne représentent respectivement des couches d'environ 50 m à la surface et de 100 m à 50 m. La strate inférieure représente la couche la plus profonde échantillonnée près du fond jusqu'à environ 50 m (graphique A) ou 100 m (graphique B).

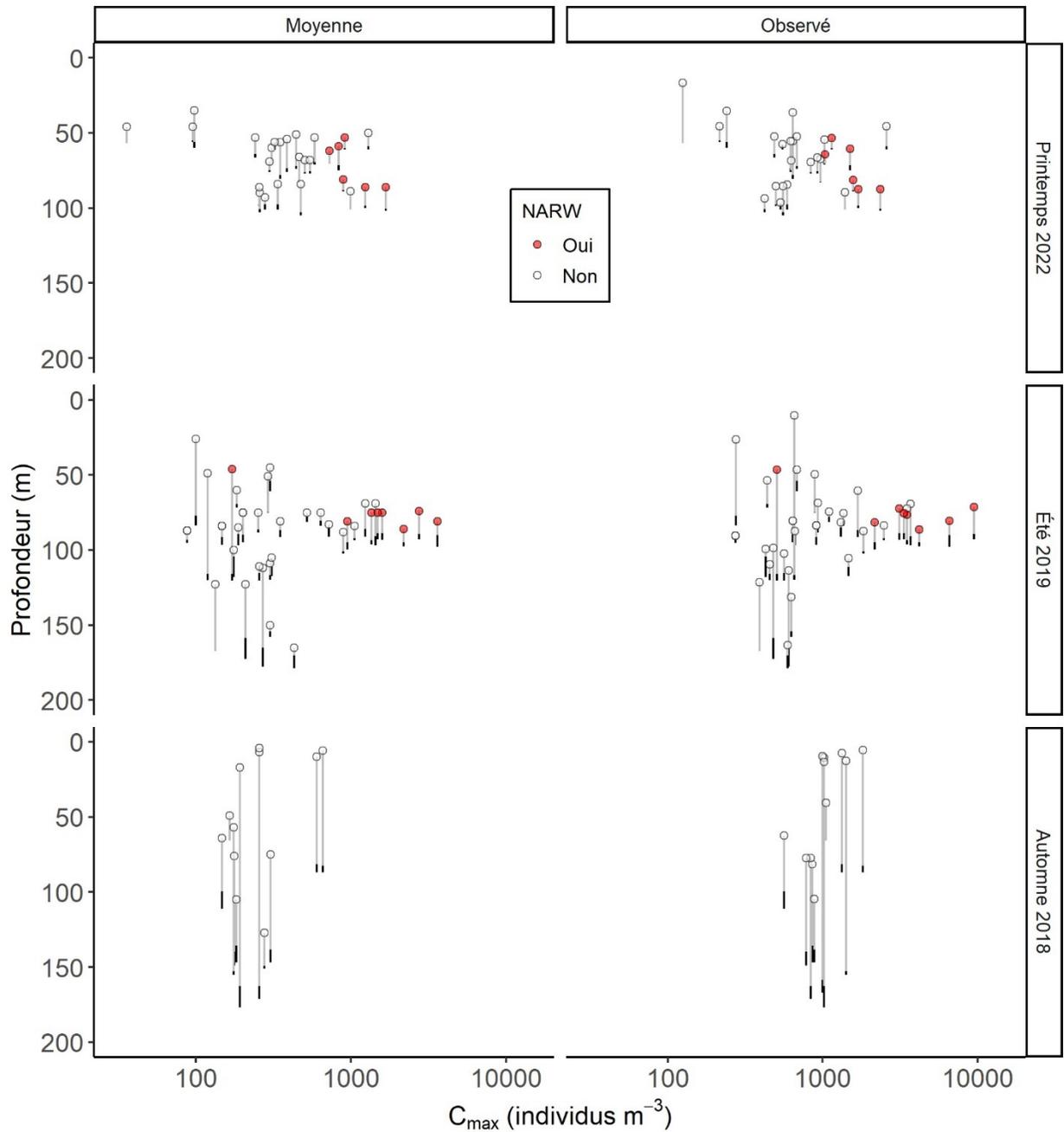


Figure 10. Profondeur et ampleur des concentrations maximales moyennes et maximales observées de copépodites *Calanus* à un stade avancé lors des échantillonnages du printemps 2022, de l'été 2019 et de l'automne 2018. Le nombre d'échantillons a été le plus faible à l'automne 2018 (voir tableau 1) et aucun échantillon n'a été associé à des observations de baleine noire de l'Atlantique Nord. Les segments verticaux indiquent la distance entre la profondeur de la concentration maximale (cercle) et la profondeur maximale d'échantillonnage par VPR (gris) et la profondeur maximale du fond (noir). Les marqueurs rouges indiquent l'échantillonnage par VPR associé à la présence visuelle de baleine noire de l'Atlantique Nord. Les marqueurs clairs indiquent un échantillonnage sans présence confirmée de baleine noire de l'Atlantique Nord.

QUALITÉ DES PROIES ET DENSITÉ ÉNERGÉTIQUE

L'énergie, motif essentiel de la recherche de nourriture de la baleine noire de l'Atlantique Nord

L'énergie est la mesure de la qualité des proies la plus pertinente pour relier la concentration des proies aux besoins bioénergétiques des baleines noires de l'Atlantique Nord (p. ex. Gavrilchuk et al. 2021). Le contenu énergétique particulier aux *Calanus* augmente généralement avec le stade de développement jusqu'au stade de vie où le stockage des lipides est maximal (c'est-à-dire généralement les stades de diapause), en raison des changements dans la biomasse et la composition du corps qui surviennent pendant la croissance, ainsi que du développement et du stockage de l'énergie à chaque stade (Kattner et Krause 1987, Hygum et al. 2000 a). Aux stades adultes, le coût énergétique de maintenance somatique et de reproduction diminue par rapport aux stades tardifs des copépodites (Comita et al. 1966). Les stades qui entrent en diapause (p. ex. *C. finmarchicus* CV, *C. hyperboreus* CIV, CV, CVI) varient en énergie particulière à l'individu au cours des périodes d'accumulation de lipides (augmentation de l'énergie) et de diapause (déclin) (p. ex. Helenius et al. 2023 a). Pendant la diapause, les lipides sont utilisés pour répondre aux besoins métaboliques et maintenir la profondeur de la diapause (Pasternak et al. 2001, Pepin et Head 2009).

L'énergie propre à chaque individu varie également selon les régions et les saisons en fonction des conditions environnementales présentes au cours du développement et de la croissance. La capacité maximale de stockage des lipides est déterminée par la longueur du prosome (Miller et al. 2000), qui est principalement déterminée par les effets de la température et de la nourriture sur le développement et la croissance (Campbell et al. 2001). Les copépodes qui se développent dans des conditions plus chaudes sont plus petits que ceux qui se développent dans des conditions plus froides, et la disponibilité de la nourriture pendant le développement peut également influencer la taille et la teneur en lipides (Båmstedt 1988, Hygum et al. 2000 b, Wilson et al. 2015, et les références qui s'y rapportent). Cette variabilité intraspécifique de la taille et du contenu énergétique peut influencer sur la variation spatiale et temporelle de la qualité des champs de proies des baleines noires de l'Atlantique Nord. Une analyse des données historiques sur la taille et le contenu en lipides de *C. finmarchicus* (1990-2020) dans l'Atlantique Nord-Ouest a révélé une taille corporelle et un contenu en lipides plus importants au stade CV dans le GSL et sur le plateau de Terre-Neuve que dans les régions plus chaudes du golfe du Maine et du plateau néo-écossais, ce qui indique des différences régionales substantielles dans le contenu énergétique inféré (Helenius et al. 2023 b).

Les changements saisonniers dans le contenu énergétique individuel moyen ont été estimés pour *C. finmarchicus* au stade CV et *C. hyperboreus* au stade CIV et CV dans le sGSL d'après les missions relatives aux habitats d'alimentation menées au début du printemps et à l'été au moyen de la calorimétrie (tableau 2, y compris le contenu énergétique individuel d'études précédemment publiées aux fins de comparaison). Le cycle biologique et le moment des transitions vers la diapause diffèrent d'une espèce à l'autre et influencent probablement les schémas contrastés observés en matière d'accumulation de lipides et de contenu énergétique. L'augmentation saisonnière des réserves de lipides en préparation de la diapause du début du printemps à l'été a été enregistrée chez les copépodites de stade CV de *C. finmarchicus* et de *C. hyperboreus* et s'est reflétée dans l'augmentation du contenu énergétique. Pendant ce temps, *C. hyperboreus* de stade CIV avait un contenu énergétique globalement faible dans le sGSL en été, ce qui indique soit une absence d'accumulation de lipides pendant une prolifération printanière atypiquement courte et faible en 2019, soit une forte réduction des réserves de lipides après l'initiation de la diapause qui peut être due à l'interruption ou à

l'inhibition de l'entrée complète en diapause dans les faibles profondeurs du sGSL (Helenius et al. en révision¹, Lehoux et al. 2020, Blais et al. 2023).

Estimations de la densité énergétique dans le sud du golfe du Saint-Laurent

La densité énergétique des proies (énergie volume⁻¹) est la concentration d'énergie dans une couche de proies donnée. Lorsqu'elle est mesurée à des échelles pertinentes pour la recherche de nourriture par la baleine noire de l'Atlantique Nord et comparée aux exigences de densité énergétique de la baleine noire de l'Atlantique Nord, cette mesure peut être utilisée pour évaluer l'adéquation potentielle d'un habitat de recherche de nourriture pour l'espèce. Les seuils de densité énergétique (c'est-à-dire la densité énergétique minimale requise pour répondre à la demande énergétique des baleines noires de l'Atlantique Nord) ont été calculés pour différents groupes démographiques de baleines noires de l'Atlantique Nord femelles à partir des estimations des besoins énergétiques quotidiens et du taux de filtration de ces dernières (volume filtré temps⁻¹), conformément à Gavrilchuk et al. (2021). Les paramètres utilisés pour calculer les seuils de densité énergétique sont indiqués dans le tableau 3. Des seuils de densité énergétique de 28 kJ m⁻³, 38 kJ m⁻³ et 86 kJ m⁻³ ont été calculés pour les groupes démographiques des baleines noires de l'Atlantique Nord au repos, en gestation et en lactation, respectivement.

Les densités maximales d'énergie des proies (DE_{max} , énergie m⁻³) dans le sGSL ont été calculées à partir des informations suivantes obtenues lors des missions d'échantillonnage sur le terrain (tableau 2) : 1) contenu énergétique individuel propre à l'espèce et au stade (énergie ind.⁻¹) mesuré à partir de l'analyse calorimétrique des échantillons dans un sous-ensemble d'occupations de stations; 2) concentration maximale observée de *Calanus* à un stade avancé (ind. m⁻³) obtenue à partir de l'échantillonnage VPR associé à la présence de baleines noires de l'Atlantique Nord (figure 10); et 3) composition globale par espèce et par stade de *Calanus* à un stade avancé, obtenue à partir des échantillons correspondants de filets à plancton (tableau 4). Étant donné que l'identification taxonomique des copépodes *Calanus* à partir des images VPR n'a été résolue que pour le genre des stades principalement tardifs (*C. hyperboreus* CIV-CVI; *C. finmarchicus* CV-CVI et *C. glacialis*), cette approche a supposé que les proportions d'espèces et de stades dans la strate nette de la colonne d'eau inférieure au printemps 2022 représentaient celles à la profondeur de la concentration maximale observée. Au cours de l'été 2019, la composition des couches proches du fond a été déduite d'échantillons de filets à plancton intégrés en profondeur, car aucun échantillonnage stratifié en profondeur n'a été réalisé.

Le contenu énergétique individuel a été estimé pour chaque mission à partir des proportions des stades de diapause dominants de l'espèce et des contenus énergétiques individuels propres à chaque mission. Étant donné qu'il existe peu de données sur le contenu énergétique individuel de *C. glacialis* et des stades adultes de *Calanus*, le contenu énergétique de *C. glacialis* de stade CV a été supposé égal à celui de *C. finmarchicus*, et le stade adulte de *Calanus* a été exclu de l'analyse. Au printemps 2022, l'abondance de *Calanus* adultes était négligeable dans la strate inférieure de la colonne d'eau et les *C. finmarchicus* adultes représentaient 10 % de l'abondance des *Calanus* au stade tardif dans les échantillons intégrés en profondeur de l'été 2019. Au printemps 2022, la concentration globale de *Calanus* au stade tardif dans la strate inférieure de la colonne d'eau aux stations où des baleines noires de

¹ Helenius L.K., Sorochan K. A., Plourde S., Perrin G., Walsh H. J., Orphanides C. D. et Johnson C. L. (en révision) Size and energy content of *Calanus* spp. in a foraging habitat of the North Atlantic right whale, *Eubalaena glacialis*: copepod environmental and life history as determinants of seasonal variability in prey quality.

l'Atlantique Nord ont été observées était dominée par *C. hyperboreus* CIV (79 %), complétée par *C. hyperboreus* CV (2 %) et par *C. finmarchicus* et *C. glacialis* CV (19 % ensemble), ce qui a donné un contenu énergétique moyen pondéré de 11,8 J ind⁻¹ (tableau 4). Au cours de l'été 2019, l'abondance de *Calanus* était dominée par *C. finmarchicus* CV (53 %) et *C. hyperboreus* CIV (37 %), avec une contribution mineure de *C. hyperboreus* CV (10 %), résultant en un contenu énergétique moyen pondéré de 15,1 J ind⁻¹ (tableau 4).

Au printemps 2022 et à l'été 2019, la médiane et le maximum de la DE_{max} se situaient dans la plage des mesures de densité d'énergie d'autres études dans la partie inférieure de la baie de Fundy et du bassin Roseway en été, mais la profondeur de la DE_{max} était plus faible dans le sGSL (tableau 4; Baumgartner et Mate 2003, Michaud et Taggart 2011, Davies et al. 2014). Au printemps 2022, la DE_{max} médiane était inférieure à l'exigence pour les baleines noires de l'Atlantique Nord femelles en repos; seule la DE_{max} maximale était conforme à l'exigence. Au cours de l'été 2019, la DE_{max} médiane a dépassé les besoins énergétiques d'une baleine noire de l'Atlantique Nord femelle au repos et en gestation, et la DE_{max} maximale a dépassé celles de tous les groupes démographiques (tableau 4). Bien que les estimations de la densité énergétique et des besoins énergétiques des baleines noires de l'Atlantique Nord soient très incertaines (p. ex. Gavrilchuk et al. 2021, Hütt et al. 2023) et qu'un nombre limité d'observations aient été effectuées, ces résultats indiquent que les baleines noires de l'Atlantique Nord pourraient trouver des regroupements de proies compatibles avec leurs demandes métaboliques dans le sGSL. Nos observations de la DE_{max}, associée à la présence visuelle de baleines noires de l'Atlantique Nord sous-estiment probablement les densités d'énergie réelles auxquelles ont accès les baleines noires de l'Atlantique Nord, puisque les concentrations de *Calanus* n'ont pas été échantillonnées le long de la trajectoire de recherche de nourriture de l'espèce.

Tableau 2. Comparaison entre régions du contenu énergétique moyen individuel déterminé par calorimétrie (CE_{IND} , $J\ ind^{-1}$) de *Calanus* à partir de diverses études réalisées dans les zones d'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord-Ouest (les régions sont le plateau néo-écossais [PNE], la baie de Fundy [BF], le golfe du Maine [GM] et le golfe du Saint-Laurent [GSL]). (Remarque : Les effets de profondeur ne sont pas pris en compte ici.)

Espèce et stade du cycle	Zone (région)	Mois et année	Phase d'accumulation des lipides	CE_{IND} ($J\ ind^{-1}$) (ÉT)	Source
<i>C. finmarchicus</i> CV	Bassin Roseway (PNE)	Septembre 2007	diapause	4,4 (0,79) 10,9 (2,2)	Davies <i>et al.</i> 2012
<i>C. finmarchicus</i> CV	Bassin Grand Manan (BF)	Mai à octobre 2002	début diapause	2 à 8 (selon la classe de taille), moyenne de 2,5 à 3,5 dans toutes les classes	Michaud et Taggart 2007
<i>C. finmarchicus</i> CV	Bassin Grand Manan (BF)	Juillet à septembre 2006 à 2010	diapause	7,34 (0,67) à 12,67 (0,45)	McKinstry <i>et al.</i> 2013
<i>C. finmarchicus</i> CV	Nantucket Shoals (GM)	Février et mars 2020	émergence, activation, croissance	3,27 (0,18) (conservés dans le formol)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. finmarchicus</i> CV	Sud du GSL (GSL)	Mai à juin 2022	croissance	7,89 (1,02)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. finmarchicus</i> CV	Sud du GSL (GSL)	Juin 2023	croissance	6,61 (2,89)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. finmarchicus</i> CV	Sud du GSL (GSL)	Août à septembre 2019	début	9,4 (1,31)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. hyperboreus</i> CIV	Bassin Roseway (PNE)	Septembre 2007	diapause	9,4 (1,5) 12,7 (2,5)	Davies <i>et al.</i> 2012
<i>C. hyperboreus</i> CIV	Sud du GSL (GSL)	Mai à juin 2022	début	12,24 (3,1)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. hyperboreus</i> CIV	Sud du GSL (GSL)	Juin 2023	début	14,01 (2,61)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. hyperboreus</i> CIV	Sud du GSL (GSL)	Août à septembre 2019	diapause	9,58 (1,81)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. hyperboreus</i> CV	Sud du GSL (GSL)	Mai à juin 2022	début de la 1 ^{re} ou 2 ^e diapause	31,85 (3,48)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. hyperboreus</i> CV	Sud du GSL (GSL)	Juin 2023	début de la 1 ^{re} ou 2 ^e diapause	49,03 (9,38)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹
<i>C. hyperboreus</i> CV	Sud du GSL (GSL)	Août à septembre 2019	1 ^{re} ou 2 ^e diapause	65,21 (0,51)	Helenius <i>et al.</i> en révision ¹

Tableau 3. Paramètres pour le calcul des besoins en matière de densité énergétique des proies de la baleine noire de l'Atlantique Nord pour les groupes démographiques au repos, en gestation et en lactation (valeurs obtenues de Gavrilchuk et al. 2021, et de ses références). Le temps d'alimentation par jour est présumé indépendant de la profondeur de plongée pour les profondeurs de < 150 m.

Paramètre	Valeur ou calcul
Besoin énergétique journalier médian (MJ jour ⁻¹)	Repos : 1 533 Gestation : 1 855 Lactation : 4 233
Ouverture de la bouche (m ²)	1,8
Vitesse de nage (pendant l'alimentation) (m s ⁻¹)	1
Vitesse de déplacement (m s ⁻¹)	1,45
Angle de montée (radians)	sin(62*[pi/180])
Angle de descente (radians)	sin(74*[pi/180])
Efficacité de l'assimilation	0,86
Temps de recherche de nourriture par jour (h)	16
Période de plongée (durée d'une seule plongée) (s)	temps à la surface + temps de déplacement + temps au fond
Temps au fond	0,070 4*profondeur de plongée*60
Temps de descente	(profondeur de plongée/angle de descente)/vitesse de déplacement
Temps de remontée	(profondeur de plongée/angle de remontée)/vitesse de déplacement
Temps de déplacement	Temps de descente + temps de remontée
Temps à la surface - repos (s)	0,211*(temps de descente + temps de déplacement)
Temps à la surface – en gestation ou lactation (s)	0,342*(temps de descente + temps de déplacement)
Nombre de plongées par jour	(1/temps de plongée)*temps de quête de nourriture par jour
Temps d'alimentation par jour (s)	Nombre de plongées par jour*temps au fond
Densité énergétique requise (kJ m ⁻³)	Besoins énergétiques quotidiens/(ouverture de la bouche*vitesse de nage*temps d'alimentation par jour*efficacité d'assimilation)*1 000

Tableau 4. Résumé des estimations de la densité énergétique des copépodites *Calanus* au stade tardif, à partir d'observations sur le terrain réalisées à l'aide d'un enregistreur vidéo de plancton dans le sud du golfe du Saint-Laurent et d'un compteur optique de plancton dans la baie de Fundy et à l'ouest du plateau néo-écossais. Dans le sud du golfe du Saint-Laurent, les concentrations n'ont été examinées que pour les données associées à la présence de la baleine noire de l'Atlantique Nord, et les moyennes pondérées du contenu énergétique ont été calculées en utilisant l'abondance relative globale des différentes combinaisons d'espèces et de stades obtenues à partir de l'échantillonnage au filet à plancton (voir le texte). Les espèces et stades analysés sont *C. finmarchicus* au cinquième copépodite (*CfinCV*), *C. glacialis* au cinquième copépodite (*CglaCV*) et *C. hyperboreus* au quatrième, cinquième et sixième copépodite (*ChypC 4*, *ChypCV*, *ChypCVI*). S.O. indique que les mesures ne sont pas disponibles.

Lieu, étude	Saison, année	Énergie individuelle (J ind ⁻¹)	Profondeur de la concentration maximale (m)	Concentration maximale (ind. m ⁻³)	Densité énergétique maximale (kJ m ⁻³)
sGSL, présente étude	Printemps 2022	<i>CfinC 5</i> et <i>CglaCV</i> (7,9) <i>ChypC 4</i> (12,2) <i>ChypC 5</i> (31,9) Moyenne pondérée : 11,8	40-100	Médiane : 1 540 Maximale : 2 350	Médiane : 18 Maximale : 28
sGSL, présente étude	Été 2019	<i>CfinC 5</i> et <i>CglaCV</i> (9,4) <i>ChypC 4</i> (9,6) <i>ChypC 5</i> (65,2) Moyenne pondérée : 15,1	70-90	Médiane : 3 420 Maximale : 9 460	Médiane : 52 Maximale : 143
Entrée de la baie de Fundy, Michaud et Taggart 2011	Été 2002	<i>CfinC 5</i> (4,5)	> 140	Médiane : s.o. Maximale : 10 100	Médiane : s.o. Maximale : 45
Entrées de la baie de Fundy et bassin de Roseway, Baumgartner et Mate 2003	Été 2000 et 2001	<i>CfinC 5</i> (6,8) <i>Comita et al.</i> 1966 dans les eaux du Royaume-Uni	100-170	Médiane : 6 220 Maximale : 20 610	Médiane : 42 Maximale : 140
Bassin Roseway, Davies <i>et al.</i> 2014	Été 2008 et 2009	<i>CfinC 5</i> et <i>ChypCVI</i> (en fonction de la taille, allant de 3,9 à 12,2; voir Davies <i>et al.</i> 2014)	100-150	Médiane : s.o. Maximale : s.o.	Médiane : s.o. Maximale : 23

DISCUSSION

LE SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT COMME HABITAT D'ALIMENTATION IMPORTANT

Des observations récurrentes de la présence de baleines noires de l'Atlantique Nord et de leur comportement de quête de nourriture dans le sGSL indiquent que la région est un habitat d'alimentation important (Simard et al. 2019, Crowe et al. 2021). Des preuves supplémentaires ont été fournies par l'analyse climatologique de la biomasse de proies *Calanus* en 3D identifiant une proportion substantielle du sGSL comme étant une zone où de fortes densités de proies sont susceptibles de se former à des profondeurs accessibles pour l'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord (Plourde et al. 2019). Les observations sur les proies du sGSL décrites ci-dessus et dans des publications connexes (Gavrilchuk et al. 2021, Sorochan et al. 2023) apportent la preuve que des couches de proies dépassant les exigences minimales d'abondance et de densité énergétique pour plusieurs groupes démographiques de baleine noire de l'Atlantique Nord peuvent se former dans le sGSL et fournir un habitat d'alimentation approprié pour les baleines noires de l'Atlantique Nord dans la région, bien que cela ne soit pas nécessairement le cas chaque année (Gavrilchuk et al. 2021). La présence de *C. finmarchicus* au stade CV en quantité et en qualité suffisantes pour l'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord est un attribut clé identifié pour les habitats d'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord historiquement importants dans le golfe du Maine et dans l'ouest du plateau néo-écossais. Dans le GSL, les champs de proies comprennent également les deux plus grandes espèces arctiques de *Calanus*, ce qui devrait être considéré comme une composante clé de l'habitat d'alimentation. Contrairement au golfe du Maine où *C. finmarchicus* est l'espèce dominante et où les stades de diapause riches en lipides sont les plus abondants en été et en automne, les différences dans le moment de la diapause des trois espèces de *Calanus* dans le GSL pourraient favoriser la disponibilité de *Calanus* riches en lipides aux derniers stades (principalement *C. hyperboreus*) dans les couches denses proches du fond dès la mi-mai.

Sur la base des observations récentes et de la modélisation de la dynamique des proies, le sGSL satisfait au paramètre clé « des conditions environnementales, océanographiques et bathymétriques qui soutiennent et favorisent les concentrations de proies » identifié dans le plan d'action pour la baleine noire de l'Atlantique Nord du MPO (MPO 2021). Les conditions importantes dans le sGSL comprennent 1) une source rapprochée de proies relativement abondantes dans les secteurs nord-ouest et central du chenal Laurentien; 2) un apport advectif saisonnier relativement prévisible selon les caractéristiques de la circulation locale, y compris le courant de Gaspé; 3) un phénomène de regroupement provenant de l'interaction de la migration verticale et de la faible profondeur du fond; et 4) des profondeurs de fond à grande échelle plus faibles que la profondeur maximale de recherche de nourriture de la baleine noire de l'Atlantique Nord. La compréhension actuelle de la dynamique des proies du sGSL au niveau le plus simple consiste en un cycle annuel d'approvisionnement, de regroupement et d'épuisement par la mortalité et l'écoulement d'eau. Après l'épuisement des *Calanus* dans le sGSL durant l'automne et l'hiver, lorsque les populations de *Calanus* sont principalement en diapause dans les profondeurs du chenal Laurentien, les premiers stades de *Calanus* sont transportés dans le sGSL depuis les zones profondes adjacentes durant leurs périodes d'activité en surface, à partir de mars environ, avec une présence accrue de *Calanus* arctiques à la fin de l'hiver et au printemps, qui passe principalement à *C. finmarchicus* en été et au début de l'automne. L'advection est sensible à la variabilité du courant de Gaspé et à la circulation de manière plus large, en particulier pour *C. hyperboreus* pendant sa courte période de transport. Les observations effectuées au printemps 2022 indiquent que des couches de *C. hyperboreus* proches du fond peuvent se former dans le sGSL dès la mi-mai. *Calanus finmarchicus* apporte une biomasse supplémentaire aux couches situées près du fond à la fin du printemps et au

début de l'automne, lorsque les individus transportés dans le sGSL ou produits localement atteignent le stade CV et migrent vers les eaux profondes. À la fin de l'automne, l'abondance de *Calanus* diminue, probablement en raison d'un changement de la circulation qui peut les entraîner hors du sGSL, d'une réduction de l'approvisionnement à partir des eaux de surface et de la mortalité due à la prédation ou à une perturbation à faible profondeur qui peut nuire à une diapause soutenue. Étant donné que la couche intermédiaire froide, formée par le mélange hivernal induit par le vent, atteint le fond dans une grande partie du sGSL (Galbraith et al. 2023), le maintien de *Calanus* en profondeur dans la zone pendant l'hiver est finalement improbable.

INCERTITUDES LIÉES AUX PROCESSUS ET AUX ÉCHELLES

Bien que les observations et les simulations des modèles aient permis de mieux comprendre les conditions environnementales, océanographiques et bathymétriques qui favorisent la formation de concentrations de proies dans le sGSL, des lacunes subsistent en matière d'information. Les lacunes en matière d'information sur la répartition et l'abondance des *Calanus* à l'échelle régionale, leur migration verticale, leur cycle de vie ainsi que leurs interactions avec les caractéristiques de la circulation à échelle fine et l'échelle moyenne sont examinés ci-dessous. Les estimations de l'abondance et de la répartition spatiale de *Calanus* dans les zones situées en amont du sGSL, lesquelles influencent le flux de *Calanus* dans le sGSL, sont réalisées à une résolution spatiale relativement faible sur une base saisonnière. Les observations soutenues de la phénologie des *Calanus* et du moment de la diapause sont limitées à la station d'échantillonnage temporel à haute fréquence de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Rimouski), qui est éloignée du sGSL, et à la station de la vallée de Shediac, qui reflète les conditions du zooplancton à l'intérieur du sGSL. La disponibilité des données obtenues avec les filets à zooplancton est généralement décalée d'au moins 69 mois par rapport à leur collecte. Par conséquent, les simulations du modèle doivent établir des hypothèses sur la distribution et l'abondance en amont, généralement basées sur des modèles statistiques de répartition spatiale climatologique et de populations moyennes annuelles à grande échelle (p. ex. Brennan et al. 2019, 2021) et les relations entre le moment du développement des *Calanus* et les signaux environnementaux annuels (p. ex. Le Corre et al. 2023). Étant donné que les cycles annuels de développement de la population de zooplancton et la distribution spatiale ont des schémas de récurrence similaires chaque année dans les écosystèmes marins des latitudes moyennes à élevées, l'estimation basée sur les observations passées peut fournir une évaluation raisonnable des conditions en amont (Mackas et al. 2012, Blais et al. 2023). Cependant, la variabilité interannuelle et les changements de population induits par des tendances environnementales à l'extérieur de la gamme historique de variabilité introduiront des incertitudes dans les simulations de modèle du flux dans le sGSL. Comme le transport de *Calanus* dans le sGSL est sensible aux interactions entre le cycle saisonnier de *Calanus*, la distribution verticale et la variabilité du courant de Gaspé, la variabilité à courte échelle de temps et d'espace de ces processus est également une source d'incertitude dans l'approvisionnement du sGSL (Brennan et al. 2019, 2021).

Les modes dominants de migration verticale chez les *Calanus* sont considérés comme étant la migration verticale nycthémerale et la migration verticale saisonnière, qui est associée à la diapause. En général, dans tous les milieux pélagiques, la migration verticale nycthémerale des *Calanus* peut présenter une plasticité substantielle, probablement liée à des facteurs associés, mais non observés, tels que la condition nutritionnelle, les niveaux de faim et la répartition de prédateurs, introduisant une incertitude sur la répartition verticale pendant la phase active du développement (p. ex. Irigoien et al. 2004, Baumgartner et al. 2011, Bandara et al. 2021). Dans le sGSL, des observations jumelées jour-nuit montrant une répartition relativement compacte près du fond de *Calanus* pendant la journée et une répartition verticale plus diffuse et une

abondance élevée près de la surface pendant la nuit en été sont cohérentes avec une partie de la population effectuant la migration verticale nyctémérale (Sorochan et al. 2023). Cependant, les observations étant limitées, il n'est pas certain que la proportion de la population qui pratique la migration verticale nyctémérale soit suffisante et qu'elle varie dans l'espace et selon les saisons. Pendant la diapause, les *Calanus* cessent de se nourrir et de croître, ralentissent considérablement leur développement et deviennent inactifs et torpides, affichant des mouvements minimes, même en réponse à une perturbation mécanique (p. ex. Miller et al. 1991, Hirche 1998). Si les *Calanus* proches du fond dans le sGSL sont entièrement en diapause, leurs répartitions verticales devraient rester relativement constantes en l'absence d'advection et de mélange verticaux de l'eau. Par conséquent, les changements dans la structure verticale de la couche de proies près du fond entre le jour et la nuit indiquent qu'une grande proportion de *Calanus* sGSL vivant en profondeur (> 50 m de profondeur) pourrait ne pas être complètement en diapause. En outre, des *Calanus* vivants prélevés dans la couche profonde au printemps ont été observés avec des viscères pleins et produisant des boulettes fécales (observations non publiées). Même si l'alimentation a commencé après la collecte (c'est-à-dire lorsque les copépodes ont été stockés pendant plusieurs heures dans des bocaux d'eau de mer froide avant l'imagerie), cela indique une capacité d'initiation immédiate de l'alimentation qui serait absente chez les individus en diapause complète (Hirche 1998). Cela confirme l'interprétation selon laquelle les individus de la couche profonde peuvent ne pas être complètement en diapause, soit parce qu'ils n'ont pas encore terminé l'initiation de la diapause au début de la saison, soit parce qu'ils sont incapables d'entrer en diapause complète dans l'habitat peu profond du plateau (p. ex. Hirche 1998, Coguiec et al. 2023). Ces observations indiquent une incertitude quant au cycle biologique et à la migration verticale de *Calanus* dans le sGSL du printemps à l'automne, et par le fait même aux mouvements verticaux qui influencent la disponibilité d'agrégations à forte concentration au cours du cycle diurne, la persistance de leur localisation dans l'espace horizontal et la rétention globale des *Calanus* dans le sGSL.

Comme décrit ci-dessus, les interactions entre le mouvement vertical des *Calanus* et les caractéristiques environnementales conduisant au regroupement des proies sont rarement observées directement (Sorochan et al. 2021 a). On ne sait pas si les agrégations se forment au niveau de la circulation de surface selon certaines caractéristiques, comme les fronts de salinité qui sont fréquents dans la vallée de Shediac au printemps et à l'été, particulièrement autour du courant de Gaspé (Doyon et Ingram 2000). On ne sait pas non plus si les baleines noires de l'Atlantique Nord dans le sGSL peuvent concentrer leurs efforts d'alimentation sur les regroupements de surface qui se forment de manière prévisible en association avec des caractéristiques de circulation persistantes, ou si elles se nourrissent plutôt de manière fortuite sur des entités transitoires.

Les interactions entre la bathymétrie peu profonde dans le sGSL et la migration verticale des *Calanus* fournissent un mécanisme pour l'agrégation des proies près du fond dans la région (Sorochan et al. 2021 a). Bien que des couches proches du fond à forte concentration soient observées sur de nombreux sites du sGSL, elles ne sont pas présentes dans toute la région et des incertitudes persistent sur les processus qui régissent leur dynamique, la structure verticale des couches proches du fond, et leur répartition horizontale (Sorochan et al. 2021 b, 2023). La variabilité horizontale et verticale des concentrations de proies près du fond reflète l'équilibre entre l'apport et la perte de copépodes dans les couches proches du fond, y compris le mouvement vertical local des copépodes, le mouvement horizontal des eaux profondes, les interactions entre le mouvement vertical des copépodes et les caractéristiques de la circulation à mésoéchelle près du fond, ainsi que la mortalité dans les eaux profondes, ce qui comprend la prédation par les consommateurs pélagiques et benthiques. Comme les observations à haute résolution temporelle et spatiale sont limitées dans le sGSL, ces dynamiques sont difficiles à

distinguer. La distribution verticale des proies dans la couche la plus proche du fond est une source particulière d'incertitude, car les filets et l'équipement d'imagerie ne peuvent généralement effectuer des échantillonnages en toute sécurité qu'à une hauteur de 35 m au-dessus du fond. Des concentrations élevées de copépodes épibenthiques diapausants ont été signalées dans quelques publications peu nombreuses (p. ex. Hirche et al. 2006) et lors d'observations anecdotiques (p. ex. J. Kirkham, réunion annuelle du Consortium sur la baleine noire de l'Atlantique Nord 2023), mais il n'est pas clair à quel point ce phénomène est prévalent dans le sGSL ni à quel point il est persistant face à la perturbation par le brassage du fond et la prédation.

Contrairement aux bassins du plateau, qui sont des zones de rétention pour le zooplancton à des profondeurs inférieures à la profondeur du seuil du bassin (p. ex. Sameoto et Herman 1990, Davies et al. 2013, 2014), le faible relief de la bathymétrie du fond dans le sGSL fournit probablement peu de caractéristiques pour entraver le mouvement horizontal de l'eau et du zooplancton dans la couche proche du fond. En effet, les observations des profils de copépodes et de rétrodiffusion acoustique à travers les dépressions bathymétriques à faible relief dans le sGSL en été ont souvent montré les plus fortes densités à des profondeurs légèrement supérieures à la profondeur apparente du seuil de la dépression, ce qui suggère que les couches les plus denses pourraient être transportées à partir de zones proches moins profondes sur le dessus des dépressions (mission d'échantillonnage de terrain de l'été 2019, données non publiées). Le potentiel de transport horizontal à proximité du fond contribue probablement à la dispersion des regroupements dans l'espace et à leur variabilité sur de courtes échelles de temps, de fortes variations de la concentration des couches proches du fond ayant été observées sur des échelles de temps aussi courtes que deux semaines (Sorochan et al. 2023). Les processus conduisant à l'appauvrissement des couches profondes à la fin de l'été et en automne sont également incertains, mais le transport horizontal, le mélange vertical et la prédation y contribuent probablement. Alors que de larges zones avec la plus grande probabilité de formation d'habitats de recherche de nourriture dans le sGSL peuvent être définies par l'analyse 3D de proies et la modélisation de la répartition des espèces (Plourde et al. 2019, Plourde et al. 2024), les limites précises des zones d'alimentation importantes dans le sGSL à tout moment ne sont pas bien définies en raison des processus dynamiques du fond dans cette zone de bathymétrie de fond à faible relief, conduisant probablement à une plus grande dépense d'énergie par la baleine noire de l'Atlantique Nord à la recherche d'agréments de proies appropriées.

RISQUES IMPORTANTS POUR LES HABITATS D'ALIMENTATION DANS LE SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT

En identifiant les processus qui influent sur la répartition et la dynamique des proies dans le sGSL, il est possible d'évaluer les risques pour l'habitat de recherche de nourriture de la baleine noire de l'Atlantique Nord dans la région. Les diminutions de l'abondance de *C. finmarchicus* dans le golfe du Maine et sur le plateau néo-écossais, à l'extrémité sud de son aire de répartition contemporaine, et de l'abondance de *C. hyperboreus* et de *C. glacialis* sur le plateau néo-écossais ont été associées à des conditions plus chaudes dans les années 2010 et à des changements à grande échelle dans la circulation de l'océan Atlantique Nord-Ouest (Meyer-Gutbrod et al. 2021, Sorochan et al. 2019). Le réchauffement de l'océan dans le GSL s'est poursuivi au début des années 2020, atteignant des températures globales plus élevées qu'à la fin des années 2010, y compris des températures de surface record dans le sGSL, le nord du GSL et l'estuaire, des volumes records de la couche intermédiaire froide et des températures record des eaux profondes (200 à 300 m) dans le détroit de Cabot observées au cours de cette période (MPO 2023, Galbraith et al. 2023). L'étendue spatiale des maximums de température anormalement chauds en profondeur dans le GSL s'est élargie depuis 2015, avec des

températures supérieures à 7 °C s'étendant au nord-ouest du GSL, à l'estuaire du Saint-Laurent et au nord-est du GSL au début des années 2020, reflétant les changements dans les eaux profondes du large qui alimentent le chenal Laurentien à l'accroissement du plateau continental (Galbraith et al. 2023). Ces changements laissent croire qu'un réchauffement futur en dehors de la fourchette historiquement observée pourrait constituer un risque pour les populations de *Calanus* dans le GSL; en effet, de faibles abondances record de *C. hyperboreus* ont été observées dans le nord-ouest du GSL en 2022 (Blais et al. 2023). *Calanus hyperboreus* et *C. glacialis* se trouvent à l'extrémité sud de leur aire de reproduction contemporaine dans le GSL, là où ils devraient être les plus vulnérables aux conditions de réchauffement (Lehoux et al. 2024).

Pendant la diapause, les *Calanus* réduisent leur taux métabolique afin de ralentir leur développement et de préserver leurs réserves d'énergie en vue de la reprise du développement et de la reproduction avant la prolifération printanière (Miller et al. 1991, Hirche 1996). Les températures plus chaudes dans les eaux profondes augmentent les taux métaboliques pendant la diapause, ce qui entraîne un appauvrissement accru en lipides et un potentiel de mortalité plus élevé pendant la diapause, une production d'œufs plus faible après la diapause et un décalage de l'émergence par rapport à l'efflorescence printanière (Plourde et al. 2003, Saumweber et Durbin 2006, Maps et al. 2012, Pierson et al. 2015). Les changements dans les moments de la saison auxquels se produit la variabilité environnementale de surface peuvent également influencer la dynamique de production de *Calanus*. Parallèlement au réchauffement de la surface, le volume saisonnier de glace de mer diminue également dans la mer du Nord depuis 1990, avec une variabilité interannuelle relativement élevée dans les années 2010 et au début des années 2020. Le moment de l'efflorescence printanière dans le GSL est lié à la stratification de la colonne d'eau après la rupture de la couverture de glace saisonnière (de Lafontaine et al. 1991, Lavoie et al. 2021). Le retrait des glaces et la période de prolifération printanière plus précoce sont associés à une période de développement plus précoce de *C. hyperboreus*, tandis que la période de développement et l'abondance de *C. finmarchicus* sont davantage liées à la période de réchauffement printanier (Lehoux et al. 2021). Cela donne à penser que des modifications futures de ces propriétés de l'habitat pourraient perturber la synchronisation inhérente entre les événements clés de leur cycle vital et avoir une incidence sur l'ensemble de leurs cycles de production.

Les changements environnementaux, en particulier le réchauffement, peuvent affecter la qualité des proies pour la baleine noire de l'Atlantique Nord. La taille et la teneur en lipides des *Calanus* sont influencées par la température et les conditions alimentaires rencontrées au cours de la croissance et du développement (Campbell et al. 2001, Helenius et al. 2023 b). Chez les copépodes, la croissance et le développement dans des environnements à température plus élevée entraînent une réduction de la taille du corps (Campbell et al. 2001), et les petites espèces de *Calanus* ont une capacité maximale de stockage de lipides plus faible dans leurs sacs huileux (Miller et al. 2000, Renaud et al. 2018, Helenius et al. 2023 b). Le stockage réel des lipides (c'est-à-dire la proportion de la capacité maximale qui est remplie) est affecté négativement par une faible disponibilité de nourriture pendant la préparation à la diapause, en raison de la dépense d'énergie allouée au stockage (Båmstedt 1988, Hygum et al. 2000 b, Miller et al. 2000, Wilson et al. 2015). Les changements interannuels de la qualité des proies dans la baie de Fundy et la variation régionale de la qualité des proies entre les régions plus chaudes et plus froides démontrent l'incidence potentielle des conditions plus chaudes et plus stratifiées sur la qualité des proies (McKinstry et al. 2013, Helenius et al. 2023 b).

Alors que les changements environnementaux dans le sGSL posent des risques pour l'abondance de la population de *Calanus*, le cycle saisonnier et le contenu énergétique, plusieurs facteurs soutiennent la résilience potentielle de l'habitat de recherche de nourriture du

sGSL. Premièrement, la diapause des trois espèces de *Calanus* dans le sGSL s'exprime différemment dans leur cycle de vie, ce qui leur confère un potentiel de réaction différent aux changements environnementaux. Cela peut atténuer le déclin de l'abondance et de la qualité de l'espèce des *Calanus* dans son ensemble. Jusqu'à la fin du 21^e siècle, les projections de l'abondance de *Calanus* fondées sur des modèles de distribution des espèces et sur la taille du corps dépendant de la température soutiennent cette capacité tampon dans une certaine mesure. De fait, on prédit un déclin de l'abondance de *C. hyperboreus* et de *C. glacialis* dans le GSL, mais une augmentation de l'abondance de *C. finmarchicus*, avec un déclin global de la biomasse de l'espèce *Calanus* entraîné par le changement de l'abondance de *C. hyperboreus* (Lehoux et al. 2024). Les schémas de diapause propres à chaque espèce peuvent atténuer l'impact des changements environnementaux de différentes manières. *C. finmarchicus* est un reproducteur de revenu, qui peut produire plus d'une génération par an, ce qui favorise à la fois une période plus longue d'apport advectif et une production locale dans le sGSL. Cette caractéristique permet d'étaler le moment de l'entrée en diapause sur une plus longue période, ce qui peut atténuer l'impact sur la population d'une durée de diapause plus courte dans les eaux profondes et chaudes si les individus entrant en diapause plus tard peuvent survivre et émerger juste avant la prolifération printanière (Saumweber et Durbin 2006, Maps et al. 2012). En revanche, la grande taille et la capacité élevée de stockage des lipides de *C. hyperboreus* lui permettent de survivre pendant une longue période de diapause, et son cycle de vie pluriannuel ainsi que sa plasticité peuvent atténuer l'impact de la variabilité environnementale interannuelle (Falk-Peterson et al. 2009). Cependant, sa disparition du golfe du Maine après la période froide des années 1960, au cours de laquelle une population s'y maintenait, et les déclinés prévus dans le GSL indiquent les limites de sa capacité à s'adapter au réchauffement (Conover 1988, Lehoux et al. 2024). Deuxièmement, les impacts du réchauffement peuvent être atténués dans les sous-régions où les populations ont des interactions favorables particulières avec la circulation régionale, comme cela a été observé dans le courant côtier du Maine et dans les zones en aval dans l'ouest du golfe du Maine (c.-à-d. Runge et al. 2014, Ji et al. 2017). Le courant côtier du Maine, frais, riche en nutriments et productif, favorise la croissance et la reproduction de *C. finmarchicus* pendant l'été et fournit des individus de stade avancé aux eaux profondes de l'ouest du golfe du Maine, où les stades de diapause sont conservés. Ce processus sous-régional, appelé hypothèse de l'« amplification côtière de l'approvisionnement et du transport » (Coastal Amplification of Supply and Transport ou CAST) (Ji et al. 2017), réduit les effets du réchauffement et de la stratification observés dans l'ensemble du golfe du Maine. La région de l'estuaire du Saint-Laurent et du courant de Gaspé présente également des caractéristiques de circulation pouvant favoriser la production de certaines espèces de zooplancton malgré un réchauffement régional plus important. Dans cette région, les fortes remontées d'eau et le mélange vertical refroidissent et fournissent des nutriments à la couche de surface, stimulant la production de phytoplancton, tandis que le modèle de circulation estuarienne peut transporter du plancton vivant en profondeur, comme les *Calanus* et le krill, dans cette zone productive et l'exporter dans les eaux de surface pour alimenter le GSL du nord-ouest et le courant de Gaspé (Plourde et al. 2003, Zakardjian et al. 2003, Benkort et al. 2020). Cette interaction sous-régionale de la croissance et de la circulation de la population de *Calanus* peut accroître la résilience de l'approvisionnement en amont du sGSL malgré l'augmentation de la température et de la stratification dans le GSL.

Comme expliqué ci-dessus, l'abondance et la distribution de *C. hyperboreus* – la proie dominante de la baleine noire de l'Atlantique Nord dans le sGSL au printemps – sont sensibles à la variabilité de l'apport advectif en raison de leur courte période de développement actif dans les eaux de surface. Cela a été mis en évidence dans les résultats du modèle décrits ci-dessus, simulant des voies de transport alternatives dans le sGSL ou le long de la bordure sud du chenal Laurentien. La courte période de transport potentiel de *C. hyperboreus* représente un

risque pour l'habitat d'alimentation printanier dans le sGSL, puisque l'approvisionnement peut être réduit par un décalage entre la période active et l'advection variable à l'intérieur du sGSL, et entraîne une forte variabilité interannuelle de l'abondance de *C. hyperboreus* dans le sGSL (Sorochan et al. 2019, Blais et al. 2023). Puisque la phénologie des *C. hyperboreus* est liée à la période de prolifération printanière, qui présente une forte variabilité interannuelle (Le Corre et al. 2023, Blais et al. 2023), et que la trajectoire du courant de Gaspé est influencée par des facteurs qui changent sur de courtes échelles de temps (Brennan et al. 2021), la variabilité interannuelle continuera probablement à être une composante importante des changements futurs de l'approvisionnement en *C. hyperboreus* dans le sGSL. Une dynamique similaire est probable pour *C. glacialis*. L'apport advectif de *C. finmarchicus* au sGSL est moins sensible à la variabilité de la circulation en raison de leur période d'activité plus longue dans les eaux de surface en amont du sGSL, ce qui atténue la variabilité de la trajectoire du courant de Gaspé au fil du temps. Dans l'ensemble, cela suggère qu'il y a un plus grand risque de changements dans l'apport advectif au printemps qu'en été pour l'habitat favorable à l'alimentation du sGSL, particulièrement en raison des déclinés futurs prévus dans les populations des *C. hyperboreus* et des *C. glacialis* dans le GSL (Lehoux et al. 2024). La possibilité de changements plus importants dans la circulation du GSL au-delà des observations historiques (p. ex. en raison de changements dans la structure de la densité de la colonne d'eau en amont) n'a pas encore été évaluée.

CONCLUSIONS

Les observations de couches à forte concentration de proies, dont des couches avec des densités d'énergie estimées dans la fourchette requise pour les baleines noires de l'Atlantique Nord adultes dans le sGSL, fournissent la preuve que le sGSL est un important habitat favorable à l'alimentation pour cette espèce. La présence de l'espèce *Calanus* (c.-à-d. *C. finmarchicus*, *C. glacialis* et *C. hyperboreus*), et en particulier de volumes aux stades de diapause, devrait être considérée comme un attribut clé de l'habitat d'alimentation des baleines noires de l'Atlantique Nord dans le sGSL. Dans cette région, les conditions environnementales, océanographiques et bathymétriques favorables à la présence de fortes concentrations de proies se répètent chaque année. Le développement d'un habitat propice à l'alimentation nécessite des volumes populationnels adéquats de *Calanus* en amont et le transport de *Calanus* dans le sGSL par le courant de Gaspé et d'autres courants transversaux au cours de leurs périodes d'activité dans les eaux proches de la surface. Des couches à forte concentration de *Calanus* à un stade avancé (c'est-à-dire $> 1\ 000$ individus m^{-3}) ont été observées principalement près du fond du sGSL au printemps et en été, où l'interaction de la migration verticale saisonnière ou nyctémérale et de la profondeur du fond contribue au regroupement. Comme le sGSL est relativement peu profond, principalement < 100 m, des regroupements près du fond sont disponibles pour l'alimentation de la baleine noire de l'Atlantique Nord. Des couches de *Calanus* peuvent également se former dans les eaux proches de la surface, avec des concentrations inférieures à $1\ 000$ ind. m^{-3} observées sur plusieurs stations à l'automne 2018, mais des couches de proies proches de la surface à forte concentration n'ont pas encore été observées près des baleines noires de l'Atlantique Nord dans le sGSL.

Par rapport aux habitats d'alimentation dans le golfe du Maine et dans l'ouest du plateau néo-écossais, la composition des espèces dans le GSL, notamment les grandes espèces arctiques de *Calanus*, ainsi que les différences régionales dans la taille et le contenu énergétique des *Calanus* aux derniers stades semblent accroître la qualité de l'habitat d'alimentation dans le sGSL. Les premières périodes d'activité des *Calanus* arctiques, en particulier *C. hyperboreus*, favorisent le développement de couches de proies près du fond avec une densité énergétique élevée dès la mi-mai ou la fin mai. L'approvisionnement du sGSL au printemps semble sensible

à l'interaction entre la période d'activité de *C. hyperboreus* et la dynamique du courant de Gaspé, mais une fois que les schémas spatiaux de *C. hyperboreus* près du fond sont établis dans le sGSL lors de leur descente, l'espèce peut devenir une source de proies relativement prévisible dans l'espace pour la baleine noire de l'Atlantique Nord à la fin du printemps et au début de l'été (Le Corre et al. 2023). Comme la dominance de *C. finmarchicus* dans les couches profondes (> 50 m) augmente en été et en automne, une plus grande variabilité des facteurs d'approvisionnement proche de la surface de *C. finmarchicus* et de la production locale, la variabilité spatiale de la circulation proche du fond et la mortalité de *Calanus* peuvent contribuer à une baisse de la prévisibilité de la répartition spatiale des regroupements de proies. Ce changement saisonnier dans les processus influençant la distribution des proies peut contribuer aux changements dans les modèles d'observation des baleines noires de l'Atlantique Nord, qui se regroupent plus étroitement dans la vallée de Shediac de mai à juin et juillet, pour se disperser à travers le sGSL et d'autres zones GSL après juillet (St-Pierre et al. 2024, Crowe et al. 2021). Dans l'ensemble, les changements environnementaux et de circulation qui ont entraîné des modifications de l'habitat d'alimentation dans les années 2010 se poursuivent et pourraient avoir des conséquences supplémentaires sur l'habitat d'alimentation dans l'avenir. L'augmentation de la température des eaux de surface et des eaux profondes du canal Laurentien, ainsi que le changement de la dynamique saisonnière de la glace de mer et du moment de la prolifération printanière pourraient avoir une incidence négative sur les populations de *Calanus*. Toutefois, les différences dans les cycles de vie et le cycle saisonnier des trois espèces de *Calanus* dans le GSL ainsi que la plasticité de leurs réactions à la diapause, pourraient permettre aux *Calanus* du GSL de mieux résister aux changements que la communauté dominée par *C. finmarchicus* dans le golfe du Maine.

REMERCIEMENTS

Le soutien à la recherche pour ce document a été fourni par les programmes Initiative de protection des baleines, Espèces en péril et Stratégies d'adaptation au changement climatique en milieu aquatique du MPO. Nous remercions les nombreux membres d'équipages et d'équipes scientifiques en mer qui ont participé aux missions relatives à la surveillance des océans et à l'habitat d'alimentation dans le cadre de ces projets. Nous remercions également Benoit Casault, Ann Howard, Caroline Lehoux, et Emily O'Grady pour leur aide dans le traitement des données, ainsi que Geneviève Perrin pour son soutien pour les observations sur le terrain et les mesures de l'énergie des proies. Le manuscrit a été amélioré grâce aux commentaires de Véronique Lesage, Hilary Moors-Murphy, Jason Roberts et Anne Provencher St-Pierre et des participants à la réunion du Comité national d'examen par les pairs sur les mammifères marins qui s'est tenue à Montréal (Québec) du 19 au 23 février 2024.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Albouy-Boyer, S., Plourde, S., Pepin, P., Johnson, C.L., Lehoux, C., Galbraith, P.S., Hebert, D., Lazin, G., and Lafleur, C. 2016. Habitat modelling of key copepod species in the Northwest Atlantic Ocean based on the Atlantic Zone Monitoring Program. *J. Plankton Res.* 38: 589-603.
- Båmstedt, U. 1988. Ecological significance of individual variability in copepod bioenergetics. *Hydrobiologia.* 167: 43-59.
- Bandara, K., Varpe, O., Wijewardene, L., Tverberg, V., and Eiane, K. 2021. Two hundred years of zooplankton vertical migration research. *Biol. Rev.* 96: 1547-1589.

-
- Baumgartner, M.F., Lysiak, N.S.J., Schuman, C., Urban-Rich, J., and Wenzel, F.W. 2011. Diel vertical migration behavior of *Calanus finmarchicus* and its influence on right and sei whale occurrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 423: 167-184.
- Baumgartner, M.F. and Mate, B.R. 2003. Summertime foraging ecology of North Atlantic right whales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 264: 123-135.
- Baumgartner, M.F., Mayo, C.A., and Kenney, R.D. 2007. Enormous carnivores, microscopic food, and a restaurant that's hard to find. In *The Urban Whale*. Edited by S.D. Kraus and R.M. Rolland. Harvard University Press, Cambridge, MA. pp. 138-171.
- Baumgartner, M.F., Wenzel, F.W., Lysiak, N.S.J., and Patrician, M.R. 2017. North Atlantic right whale foraging ecology and its role in human-caused mortality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 581: 165-181.
- Beardsley, R.C., Epstein, A.W., Chen, C., Wishner, K.F., MaCaulay, M.C., and Kenney, R.D. 1996. Spatial variability in zooplankton abundance near feeding right whales in the Great South Channel. *Deep-Sea Res. II* 43: 1601-1625.
- Benkort, D., Lavoie, D., Plourde, S., Dufresne, C., and Maps, F. 2020. Arctic and Nordic krill circuits of production revealed by the interactions between their physiology, swimming behaviour and circulation. *Progr. Oceanogr.* 182: 102-270
DOI:[10.1016/j.pocean.2020.102270](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102270).
- Blais, M., Galbraith, P.S., Plourde, S., and Lehoux, C. 2023. [Chemical and Biological Oceanographic Conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2022](#). DFO Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean. Sci. 357: v + 70 p.
- Brennan, C.E., Gentleman, W.C., and Lavoie, D. 2021. Ocean circulation changes drive shifts in *Calanus* abundance in North Atlantic right whale foraging habitat: A model comparison of cool and warm year scenarios. *Prog. Oceanogr.* 197: 118.
- Brennan, C.E., Maps, F., Gentleman, W.C., Plourde, S., Lavoie, D., Chassé, J., Lehoux, C., Krumhansl, K.A., and Johnson, C.L. 2019. How transport shapes copepod distributions in relation to whale feeding habitat: Demonstration of a new modelling framework. *Prog. Oceanogr.* 171: 121.
- Brickman D., and Drozdowski, A. 2012. [Development and validation of a regional shelf model for Maritime Canada based on the NEMO-OPA circulation model](#). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 278: vii + 57 p.
- Campbell, R.G., Wagner, M.M., Teegarden, G.J., Boudreau, C.A., and Durbin, E.G. 2001. Growth and development rates of the copepod *Calanus finmarchicus* reared in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 211: 161-183.
- Casault, B., Johnson, C.L., Devred, D., Head, E., and Beazley, L. 2023. [Optical, chemical and biological oceanographic conditions on the Scotian Shelf and eastern Gulf of Maine during 2021](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2023/016: v + 74 p.
- Coguiac, E., Last, K.S., Cohen, J.H., Hobbs, L., Choquet, M., Ershova, E., Berge, J., and Daase, M. 2023. Photoperiodism and overwintering in boreal and sub-Arctic *Calanus finmarchicus* populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 712: 49-65.
- Comita, G.W., Marshall, S.M., and Orr, A.P. 1966. On the biology of *Calanus finmarchicus*: XIII. Seasonal change in weight, calorific value and organic matter. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 46: 117.
-

-
- Conover, R.J. 1988. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia* 167/168: 127-142.
- Crowe, L.M., Brown, M.W., Corkeron, P.J., Hamilton, P.K., Ramp, C., Ratelle, S., Vanderlaan, A.S.M., and Cole, T.V.N. 2021. In plane sight: a mark-recapture analysis of North Atlantic right whales in the Gulf of St. Lawrence. *Endanger. Species Res.* 46: 227-251.
- Daase, M., Falk-Petersen, S., Varpe, Ø., Darnis, G., Søreide, J.E., Wold, A., Leu, E., Berge, J., Philippe, B., and Fortier, L. 2013. Timing of reproductive events in the marine copepod *Calanus glacialis*: A pan-Arctic perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 70: 871-884.
- Danielson, R.E., Shen, H., Tao, J., and Perrie, W. 2023. Dependence of ocean surface filaments on wind speed: an observational study of North Atlantic right whale habitat. *Remote Sens. Environ.* 287: 112-949.
- Davies, K.T.A., and Brilliant, S.W. 2019. Mass human-caused mortality spurs federal action to protect endangered North Atlantic right whales in Canada. *Mar. Policy* 104: 157-162.
- Davies, K.T.A., Ross, T., and Taggart, C.T. 2013. Tidal and subtidal currents affect deep aggregations of right whale prey, *Calanus* spp., along a shelf-basin margin. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 479: 263-282.
- Davies, K.T., Ryan, A., and Taggart, C.T. 2012. Measured and inferred gross energy content in diapausing *Calanus* spp. in a Scotian shelf basin. *J. Plankton Res.* 34: 614-625.
- Davies, K.T.A., Taggart, C.T., and Smedbol, R.K. 2014. Water mass structure defines diapausing copepod distribution in a right whale habitat on the Scotian Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 497: 69-85.
- Davis, G.E., Baumgartner, M.F., Bonnell, J.M., Bell, J., Berchok, C., Thornton, J.B., Brault, S., Buchanan, G., Charif, R.A., Cholewiak, D., Clark, C.W., Corkeron, P., Delarue, J., Dudzinski, K., Hatch, L., Hildebrand, J., Hodge, L., Klinck, H., Kraus, S., Martin, B., Mellinger, D.K., Moors-Murphy, H., Nieukirk, S., Nowacek, D.P., Parks, S., Read, A.J., Rice, A.N., Risch, D., Širović, A., Soldevilla, M., Stafford, K., Stanistreet, J.E., Summers, E., Todd, S., Warde, A., and Van Parijs, S.M. 2017. Long-term passive acoustic recordings track the changing distribution of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) from 2004 to 2014. *Sci. Rep.* 7: 13460.
- Debertin, A.J., Hanson, J.M., and Courtenay, S.C. 2018. Linking zooplankton assemblages with oceanographic zones in an Atlantic coastal ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 75: 868-882.
- de Lafontaine, Y., Demers, S., and Runge, J. 1991. Pelagic food web interactions and productivity in the Gulf of St. Lawrence: a perspective. In: *The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary?* Edited by J.-C. Therriault. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 113: 99-123.
- DFO. 2014. Recovery Strategy for the North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) in Atlantic Canadian waters. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Fisheries and Oceans Canada, Ottawa. vii + 68 pp.
- Diel, S., and Tande, K. 1992. Does the spawning of *Calanus finmarchicus* in high latitudes follow a reproducible pattern? *Mar Biol.* 113: 21-31.
- Doyon, P., and Ingram, R.G. 2000. Seasonal upper-layer T-S structure in the Gulf of St. Lawrence during the ice-free months. *Deep-Sea Res II* 47: 385-413.

-
- El-Sabh, M. 1976. Surface circulation patterns in the Gulf of St. Lawrence. J Fish Res Board Can. 33: 124-138.
- Epstein, A.W., and Beardsley, R.C. 2001. Flow-induced aggregation of plankton at a front: a 2-D Eulerian model study. Deep-Sea Res II. 48: 395-418.
- Falk-Peterson S., Mayzaud, P., Kattner, G., and Sargent, J.R. 2009. Lipids and life strategy of Arctic *Calanus*. Mar Biol Res. 5: 18-39.
- Flierl, G.R., and Woods, N.W. 2015. Copepod aggregations: influences of physics and collective behaviour. J Stat Phys. 158: 665-698.
- Fortune, S.M.E., Trites, A.W., Mayo, C.A., Rosen, D.A.S., and Hamilton, P.K. 2013. Energetic requirements of North Atlantic right whales and the implications for species recovery. Mar Ecol Prog Ser. 478: 253-272.
- Franklin, K.J., Cole, T.V.N., Cholewiak, D.M., Duley, P.A., Crowe, L.M., Hamilton, P.K., Knowlton, A.R., Taggart, C.T., and Johnson, H.D. 2022. Using Sonobuoys and visual surveys to characterize North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) calling behaviour in the Gulf of St. Lawrence. Endang Species Res. 49: 159-174.
- Franks, P.J.S. 1992. Sink or swim: accumulation of biomass at fronts. Mar Ecol Prog Ser. 82: 112.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Shaw, J.-K., Dumas, J., Lefavre, D., and Bourassa, M.-N. 2023. [Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2022](#). Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci. 354: v + 88 p.
- Gavrilchuk, K., Lesage, V., Fortune, S.M., Trites, A.W., and Plourde, S. 2021. Foraging habitat of North Atlantic right whales has declined in the Gulf of St. Lawrence, Canada, and may be insufficient for successful reproduction. Endanger. Species Res. 44: 113-136.
- Genin, A. 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. J. Mar. Syst. 50: 3-20.
- Grainger, E.H. 1961. The copepods *Calanus glacialis* (Jaschnov) and *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) in Canadian Arctic-Subarctic waters. J. Fish. Res. Board Can. 18: 663-678.
- Hamilton, P.K., and Kraus, S.D. 2019. Frequent encounters with the seafloor increase right whales' risk of entanglement in fishing groundlines. Endang. Species Res. 39: 235-246.
- Han, G., Loder, J., Smith, P.C. 1999. Seasonal-mean hydrography and circulation in the Gulf of St. Lawrence and on the Eastern Scotian Shelf and southern Newfoundland Shelves. J. Phys. Oceanogr. 29: 1279-1301.
- Harris, R.P., Irigoien, X., Head, R.N., Rey, C., Hygum, B.H., Hansen, B.W., Niehoff, B., Meyer-Harms, B., and Carlotti, F. 2000. Feeding, growth, and reproduction in the genus *Calanus*. ICES J. Mar. Sci. 57: 1708-1726.
- Head, E.J.H., Harris, L.R., Yashayaev, I. 2003. Distributions of *Calanus* spp. and other mesozooplankton in the Labrador Sea in relation to hydrography in spring and summer (1995-2000). Prog. Oceanogr. 59: 1-30.
- Head, E.J.H., Pepin, P. 2008. Variations in overwintering depth distributions of *Calanus finmarchicus* in the slope waters of the NW Atlantic continental shelf and Labrador Sea. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 39: 49-69.

-
- Helenius, L.K., Head, E.J.H., Jekielek, P., Orphanides, C.D., Pepin, P., Perrin, G., Plourde, S., Ringuette, M., Runge, J.A., Walsh, H.J., and Johnson C.L. 2023a. [Spatial variability of *Calanus* spp. size and lipid content in the northwest Atlantic – Compilation and brief summary of historical observations, 1977-2020](#). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 3549: iv + 58 p.
- Helenius, L.K., Head, E.J.H., Jekielek, P., Orphanides, C.D., Pepin, P., Perrin, G., Plourde, S., Ringuette, M., Runge, J.A., Walsh, H.J., and Johnson C.L. 2023b. Spatial variability in size and lipid content of the marine copepod *Calanus finmarchicus* across the Northwest Atlantic continental shelves: implications for North Atlantic right whale prey quality. J. Plankton Res. 46(1): 25-40.
- Hirche, H.J. 1996. Diapause in the marine copepod, *Calanus finmarchicus* – a review. Ophelia 44: 129-143.
- Hirche, H.J. 1997. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea. Mar. Biol. 128: 607-618.
- Hirche, H.J. 1998. Dormancy in three *Calanus* species (*C. finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus*) from the North Atlantic. Arch. Hydrobiol. Spec. issues Adv. Limnol. 52: 359-369.
- Hirche, H.J., and Kattner, G. 1993. Egg production and lipid content of *Calanus glacialis* in spring: indication of a food-dependent and food-independent reproductive mode. Mar. Biol. 117: 615-622.
- Hirche, H.J., Muyakshin, S., Klages, M., and Auel, H. 2006. Aggregation of the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* over the ocean floor of the Greenland Sea. Deep-Sea Res. Pt I 53: 310-320.
- Hirche HJ, Niehoff B (1996) Reproduction of the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea-field and laboratory observations. Polar Biol 16: 209-219.
- Hütt, J.C., Corkeron, P., van der Hoop, J.M., and Moore, M.J. 2023. Uncertain bioenergetics of North Atlantic right whales. Mar. Ecol. Prog. Ser. 725: 167-184.
- Hygum, B.H., Rey, C., Hansen, B.W., and Carlotti, F. 2000a. Rearing cohorts of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) in mesocosms. ICES J. Mar. Sci. 57: 1740-1751.
- Hygum, B.H., Rey, C., Hansen, B.W., and Tande, K. 2000b. Importance of food quantity to structural growth rate and neutral lipid reserves accumulated in *Calanus finmarchicus*. Mar. Biol. 136: 1057-1073.
- Irigoien, X., Conway, D.V.P., Harris, R.P. 2004. Flexible vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea. Mar. Ecol. Progr. Ser. 267: 85-97.
- Irigoien, X., Head, R., Klenke, U., Meyer-Harms, B., Harbour, D., Niehoff, B., Hirche, H.J., and Harris, R. 1998. A high frequency time series at weathership M, Norwegian Sea, during the 1997 spring bloom: Feeding of adult female *Calanus finmarchicus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 172: 127-137.
- Ji, R., Feng, Z., Jones, B.T., Thompson, C.R.S., Chen, C.S., Record, N.R., and Runge, J.A. 2017. Coastal amplification of supply and transport (CAST): a new hypothesis about the persistence of *Calanus finmarchicus* in the Gulf of Maine. ICES J. Mar. Sci. 74(7):1865-1874.i.
- Johnson, C.L. 2007. Retention of dormant copepods in deep basins of the Southern California Bight. Mar. Ecol. Prog. Ser. 336: 203-210.

-
- Johnson, C.L., Leising, A.W., Runge, J.A., Head, E.H.J., Pepin, P., Plourde, S., and Durbin, E.G. 2008. Characteristics of *Calanus finmarchicus* dormancy patterns in the Northwest Atlantic. ICES J. Mar. Sci. 65: 339-350.
- Johnson, C.L., Pringle, J., and Chen, C. 2006. Transport and retention of dormant copepods in the Gulf of Maine. Deep-Sea Res. II 53: 2520-2536.
- Kattner, G., and Krause, M. 1987. Changes in lipids during the development of *Calanus finmarchicus* s.l. from copepodid I to adult. Mar. Biol. 96: 511-518.
- Kenney, R.D., Hyman, M.A.M., Owen, R.E., Scott, G.P., and Winn, H.E. 1986. Estimation of prey densities required by western North Atlantic right whales. Mar. Mammal Sci. 2: 1-13.
- Kingsford, M.J., Wolanski, E., and Choat, J.H. 1991. Influence of tidally induced fronts and Langmuir circulations on distribution and movements of presettlement fishes around a coral reef. Mar. Biol. 109: 167-180.
- Koutitonsky, V.G., and Bugden, G.L. 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: a review with emphasis on the synoptic variability of the motion. In: The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary? Edited by J.-C. Therriault. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 113: 57-90.
- Krumhansl, K.A., Head, E.J.H., Pepin, P., Plourde, S., Record, N.R., Runge, A., and Johnson, C.L. 2018. Environmental drivers of vertical distribution in diapausing *Calanus* copepods in the Northwest Atlantic. Prog. Oceanogr. 162: 202-222.
- Laliberté, J., and Larouche, P. 2023. Chlorophyll-a concentration climatology, phenology, and trends, in the optically complex waters of the St. Lawrence Estuary and Gulf. J. Mar. Syst. 238: 103-830.
- Lavoie, D., Chassé, J., Simard, Y., Lambert, N., Galbraith, P.S., Roy, N., and Brickman, D. 2016. Large-scale atmospheric and oceanic control on krill transport into the St. Lawrence estuary evidenced with three-dimensional numerical modelling. Atmosphere-Ocean 54: 299-325.
- Lavoie, D., Lambert, N., Starr, M., Chassé, J., Riche, O., Le Clainche, Y., Azetsu-Scott, K., Béjaoui, B., Christian, J.R., and Gilbert, D. 2021. The Gulf of St. Lawrence biogeochemical model: A modelling tool for fisheries and oceans management. Front. Mar. Sci. 8. DOI:[10.3389/fmars.2021.732269](https://doi.org/10.3389/fmars.2021.732269).
- Le Corre, N., Brennan, C.E., Chassé, J., Johnson, C.L., Lavoie, D., Paquin, J.-P., Soontiens, N., and Plourde, S. 2023. A biophysical model of *Calanus hyperboreus* in the Gulf of St. Lawrence: Interannual variability in phenology and circulation drive the timing and location of right whale foraging habitat in spring and early summer. Prog. Oceanogr. 219: 120.
- Lee, R.F. 1974. Lipid composition of the copepod *Calanus hyperboreus* from the Arctic Ocean. Changes with depth and season. Mar. Biol. 26: 313-318.
- Lee, R.F., Hagen, W., Kattner, G. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 307: 273-306.
- Lehoux, C., Lavoie, D., Johnson, C. L., Plourde, S. 2024. [Prédiction de la biomasse des espèces de *Calanus* jusqu'à la fin du siècle dans le golfe du Saint-Laurent, au sud de Terre-Neuve, sur le plateau néo-écossais et dans le nord-est du golfe du Maine](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/040. iv + 55 p.
-

-
- Lehoux, C., Plourde, S., Chamberland, J.-M., et Benoît, H. 2022. [Relier les variations interannuelles des indices d'abondance du capelan dans le golfe du Saint-Laurent aux indicateurs environnementaux de la régulation ascendante de la force des cohortes](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/068. iv + 58 p.
- Lehoux, C., Plourde S., et Lesage, V. 2020. [Importance des espèces dominantes de zooplancton pour les habitats potentiels d'alimentation des baleines noires de l'Atlantique Nord dans le golfe du Saint Laurent : une approche bioénergétique](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/033. iv + 45 p.
- Loring, D.H., and Nota, D.J.G. 1973. Morphology and sediments of the Gulf of St. Lawrence. Bull. Fish. Res. Board Can. 182: 11-47.
- Mackas, D.L., Greve, W., Edwards, M., Chiba, S., Tadokoro, K., Eloire, D., Mazzocchi, M.G., Batten, S., Richardson, A.J., Johnson, C.L., Head, E.J.H., Conversi, A., and Peluso, T. 2012. Changing zooplankton seasonality in a changing ocean: Comparing time series of zooplankton phenology. Progr. Oceanogr. 97: 31-62.
- Mackas, D.L., Kleser, R., Saunders, M., Yelland, D.R., Brown, R.M., and Moore, D.F. 1997. Aggregation of euphausiids and Pacific hake (*Merluccius productus*) along the outer continental shelf off Vancouver Island. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 2080-2096.
- Maps, F., Runge, J.A., Leising, A., Pershing, A.J., Record, N.R., Plourde, S., and Pierson, J.J. 2012. Modelling the timing and duration of dormancy in populations of *Calanus finmarchicus* from the Northwest Atlantic shelf. J. Plankton Res. 34: 36-54.
- Maps, F., Zakardjian, B.A., Plourde, S., and Saucier, F.J. 2011. Modeling the interactions between the seasonal and diel migration behaviors of *Calanus finmarchicus* and the circulation in the Gulf of St. Lawrence (Canada). J. Marine Sys. 88: 183-202.
- Mayo, C.A., and Marx, M.K. 1990. Surface foraging behaviour of the North Atlantic right whale, *Eubalaena glacialis*, and associated zooplankton characteristics. Can. J. Zool. 68: 2214-2220.
- McKinstry, C.A., Westgate, A.J., Koopman, H.N. 2013. Annual variation in the nutritional value of stage V *Calanus finmarchicus*: implications for right whales and other copepod predators. Endanger. Species Res. 20: 195-204.
- McQuinn, I.H., Plourde, S., St-Pierre, J.-F., and Dion, M. 2015. Spatial and temporal variations in the abundance, distribution, and aggregation of krill (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in the lower estuary and Gulf of St. Lawrence. Prog. Oceanogr. 131: 159-176.
- Melle, W., Ellertson, B., and Skjoldal, H.R. 2004. Zooplankton: the link to higher trophic levels. In: The Norwegian Sea Ecosystem. Edited by H.R. Skjoldal. Fagbokforlaget, Bergen, Norway. pp. 137-202. 559 pp.i
- Melle, W., Runge, J.A., Head, E.J.H., Plourde, S., Castellani, C., Licandro, P., Pierson, J., Jonasdottir, S., Johnson, C.L., Broms, C., Debes, H., Falkenhaus, T., Gaard, E., Gislason, A., Heath, M., Niehoff, B., Gissel Nielsen, T., Pepin, P., Stenevik, E.K., and Chust, G. 2014. The North Atlantic Ocean as habitat for *Calanus finmarchicus*: Environmental factors and life history traits. Progr. Oceanogr. 129: 244-284.i
- Meyer-Gutbrod, E.L., Davies, K.T.A., Johnson, C.L., Plourde, S., Sorochan, K.A., Kenney, R.D., Ramp, C., Gosselin, J.-F., Lawson, J.W., and Greene, C.H. 2023. Redefining North Atlantic right whale habitat-use patterns under climate change. Limnol. Oceanogr. 68: S71-S86.

-
- Meyer-Gutbrod, E.L., Greene, C.H., and Davies, K.T.A. 2018. Marine Species Range Shifts Necessitate Advanced Policy Planning: The Case of the North Atlantic Right Whale. *Oceanogr.* 31: 19-23.
- Meyer-Gutbrod, E.L., Greene, C.H., Davies, K.T.A., and Johns, D. 2021. Ocean regime shift is driving collapse of the North Atlantic right whale population. *Oceanogr.* 34: 22-31.
- Meyer-Gutbrod, E.L., Greene, C.H., Sullivan, P.J., and Pershing, A.J. 2015. Climate-associated changes in prey availability drive reproductive dynamics of the North Atlantic right whale population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 535: 243-258.
- Michaud, J., and Taggart, C.T. 2011. Spatial variation in right whale food, *Calanus finmarchicus*, in the Bay of Fundy. *Endang. Species Res.* 15: 179-194.
- Miller, C.B., Cowles, T.J., Wiebe, P.H., Copley, N.J., and Grigg, H. 1991. Phenology in *Calanus finmarchicus*; hypotheses about control mechanisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72: 79-91.
- Miller, C.B., Crain, J.A., and Morgan, C.A. 2000. Oil storage variability in *Calanus finmarchicus*. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 1786-1799.
- Morse, R.E., Friedland, K.D., Tommasi, D., and Nye, J. 2017. Distinct zooplankton regime shift patterns across ecoregions of the U.S. Northeast continental Large Marine Ecosystem. *J. Mar. Syst.* 165: 77-91.
- MPO. 2021. [Plan d'action pour la baleine noire de l'Atlantique Nord \(*Eubalaena glacialis*\) au Canada](#). Série de plans d'action de la Loi sur les espèces en péril. Pêches et Océans Canada, Ottawa. vi + 50 p.
- MPO. 2023. [Conditions océanographiques dans la zone atlantique en 2022](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. Avis sci. 2023/019.
- Ohman, M.D., and Runge, J.A. 1994. Sustained fecundity when phytoplankton resources are in short supply: omnivory by *Calanus finmarchicus* in the Gulf of St. Lawrence. *Limnol. Oceanogr.* 39(1): 21-36.
- Osgood, K.E., and Checkley, D.M. 1997. Observations of a deep aggregation of *Calanus pacificus* in the Santa Barbara Basin. *Limnol. Oceanogr.* 42: 997-1001.
- Paquin, J.-P., Roy, F., Smith, G.C., Dupont, F., MacDermid, S., Hata, Y., Huizy, O., Lei, J., Martinez, Y., Blanken, H., Holden, J., and Soontiens, N. 2021. Coastal Ice Ocean Prediction System for the East Coast of Canada (CIOPS-E): Update from version 1.5.0 to 2.0.0. *Can. Cent. Meteorol. Environ. Predict. Tech. Note*: x + 33 p.
- Paquin, J.-P., Roy, F., Smith, G.C., Dupont, F., MacDermid, S., Hata, Y., Huizy, O., Lei, J., Martinez, Y., Blanken, H., Holden, J., and Soontiens, N. 2022. Coastal Ice Ocean Prediction System for the East Coast of Canada version 1 (CIOPS-E). *Can. Cent. Meteorol. Environ. Predict. Tech. Note*: x + 33 p.
- Paradis, V., Sirois, P., Castonguay, M., and Plourde, S. 2012. Spatial variability in zooplankton and feeding of larval Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *J. Plankton Res.* 34: 1064-1077.
- Pasternak, A., Arashkevich, E., Tande, K., and Falkenhaug, T. 2001. Seasonal changes in feeding, gonad development and lipid stores in *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* from Malangen, northern Norway. *Mar. Biol.* 138: 1141-1152.
- Pepin, P., and Head, E.J. 2009. Seasonal and depth-dependent variations in the size and lipid contents of stage 5 copepodites of *Calanus finmarchicus* in the waters of the Newfoundland Shelf and the Labrador Sea. *Deep-Sea Res. Pt I* 56: 989-1002.

-
- Pepin, P., Johnson, C.L., Harvey, M., Casault, B., Chassé, J., Colbourne, E.B., Galbraith, P.S., Hebert, D., Lazin, G., Maillet, G., Plourde, S., and Starr, M. 2015. A multivariate evaluation of environmental effects on zooplankton community structure in the western North Atlantic. *Prog. Oceanogr.* 134: 197-220.
- Pierson, J.J., Batchelder, H., Saumweber, W., Leising, A., and Runge, J.A. 2015. The impact of increasing temperatures on dormancy duration in *Calanus finmarchicus*. *J. Plankton Res.* 35(3): 504-512.
- Pineda, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1400-1414.
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J.A., Dodson, J., and Zakardjian, B. 2003. Life cycle of *Calanus hyperboreus* in the lower St. Lawrence Estuary and its relationship to local environmental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 255: 219-233.
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J.A., Zakardjian, B., and Dodson, J.J. 2001. Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: the imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 647-658.
- Plourde, S., Lehoux, C., Johnson, C.L., Perrin, G., and Lesage, V. 2019. North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) and its food: (I) a spatial climatology of *Calanus* biomass and potential foraging habitats in Canadian waters. *J. Plankton Res.* 41: 667-685.
- Plourde, S., Lehoux, C., McQuinn, I.H., and Lesage, V. 2016. [Describing krill distribution in the western North Atlantic using statistical habitat models](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/111: v + 34 p.
- Plourde, S., Lehoux, C., Roberts, J.J., Johnson, C.L., Record, N., Pepin, P., Orphanides, C., Schick, R.S., Walsh, H.J., Ross, C.H. 2024. [Description de la répartition saisonnière et spatiale des proies du genre *Calanus* et des habitats potentiels d'alimentation de la baleine noire du nord de l'Atlantique dans les eaux canadiennes à l'aide de modèles de répartition des espèces](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/039. v + 75 p.
- Plourde, S., and Runge, J.A. 1993. Reproduction of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: relation to the cycle of phytoplankton production and evidence for a *Calanus* pump. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 102: 217-228.
- Record, N.R., Runge, J.A., Pendleton, D.E., Balch, W.M., Davies, K.T.A., Pershing, A.J., Johnson, C.L., Stamieszkin, K., Ji, R., Feng, Z., Kraus, S., Kenney, R.D., Hudak, C.A., Mayo, C.A., Chen, C., Salisbury, J.E., and Thompson, C.R.S. 2019. Rapid climate-driven circulation changes threaten conservation of endangered North Atlantic right whales. *Oceanogr.* 32: 162-169.
- Renaud, P.E., Daase, M., Banas, N.S., Gabrielsen, T.M., Sørreide, J.E., Varpe, Ø., Cottier, F., Falk-Petersen, S., Halsband, C., Vogedes, D., and Heggland, K. 2018. Pelagic food-webs in a changing Arctic: a trait-based perspective suggests a mode of resilience. *ICES J. Mar. Sci.* 75: 1871-1881.
- Ringuette, M., Fortier, L., Fortier, M., Runge, J.A., Bélanger, S., Larouche, P., Weslawski, J.M., and Kwasniewski, S. 2002. Advanced recruitment and accelerated population development in Arctic calanoid copepods of the North Water. *Deep Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 49: 5081-5099.
- Ross, C.H., Runge, J.A., Roberts, J.J., Brady, D.C., Tupper, B., and Record, N. 2023. Estimating North Atlantic right whale prey based on *Calanus finmarchicus* thresholds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 703: 1-16.
-

-
- Runge, J.A., Castonguay, M., de Lafontaine, Y., Ringuette, M., and Beaulieu, J.-L. 1999. Covariation in climate, zooplankton biomass and mackerel recruitment in the southern Gulf of St. Lawrence. *Fish. Oceanogr.* 8: 139-149.
- Runge, J.A., Ji, R., Thompson, C.R.S., Record, N.R., Chen, C.S., Vandemark, D.C., Salisbury, J.E., and Maps, F. 2014. Persistence of *Calanus finmarchicus* in the western Gulf of Maine during recent extreme warming. *J. Plankton Res.* 37(1): 221-232.
- Sameoto, D.D., Cochrane, N., and Herman, A. 1993. Convergence of acoustic, optical, and net-catch estimates of euphausiid abundance: use of artificial light to reduce net avoidance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 334-346.
- Sameoto, D.D., and Herman, A.W. 1990. Life cycle and distribution of *Calanus finmarchicus* in deep basins on the Nova Scotia shelf and seasonal changes in *Calanus* spp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66: 225-237.
- Sameoto, D.D., and Herman, A.W. 1992. Effect of the outflow from the Gulf of St. Lawrence on Nova Scotia Shelf zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 857-869.
- Saumweber, W.J., and Durbin, E.G. 2006. Estimating potential diapause duration in *Calanus finmarchicus*. *Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr.* 53: 2597-2617.
- Shanks, A.L., and Wright, W.G. 1987. Internal-wave-mediated shoreward transport of cyprids, megalopae, and gammarids and correlated longshore differences in the settling rate of intertidal barnacles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 114: 1-13.
- Simard, Y., de Ladurantaye, R., and Therriault, J.-C. 1986. Aggregation of euphausiids along a coastal shelf in an upwelling environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: 203-215.
- Simard, Y., Roy, N., Giard, S., and Aulancier, F. 2019. North Atlantic right whale shift to the Gulf of St. Lawrence in 2015, revealed by long-term passive acoustics. *Endanger. Species Res.* 40: 271-284.
- Slagstad, D., and Tande, K.S. 1996. The importance of seasonal vertical migration in across shelf transport of *Calanus finmarchicus*. *Ophelia* 44(1-3): 189-205.
- Smith, S.L. 1990. Egg production and feeding by copepods prior to the spring bloom of phytoplankton in Fram Strait, Greenland Sea. *Mar. Biol.* 106: 59-69.
- Sorochan, K.A., Plourde, S., Baumgartner, M.F., and Johnson, C.L. 2021a. Availability, supply, and aggregation of prey (*Calanus* spp.) in foraging areas of the North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*). *ICES J. Mar. Sci.* 78: 3498-3520.
- Sorochan, K.A., Brennan, C.E., Plourde, S., and Johnson, C.L. 2021b. Spatial variation and transport of abundant copepod taxa in the southern Gulf of St. Lawrence in autumn. *J. Plankton Res.* 43(1): 1-19.
- Sorochan, K.A., Plourde, S., and Johnson, C.L. 2023. Near-bottom aggregations of *Calanus* spp. copepods in the southern Gulf of St. Lawrence in summer: significance for North Atlantic right whale foraging. *ICES J. Mar. Sci.* 80: 787-802.
- Sorochan, K.A., Plourde, S., Morse, R., Pepin, P., Runge, J., Thompson, C., and Johnson, C.L. 2019. North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) and its food: (II) interannual variations in biomass of *Calanus* spp. on western North Atlantic shelves. *J. Plankton Res.* 41: 687-708.
- Stevick, P.T., Incze, L.S., Kraus, S.D., Rosen, S., Wolff, N., and Baukus, A. 2008. Trophic relationships and oceanography on and around a small offshore bank. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 363: 15-28.

-
- St-Pierre, A.P., Koll-Egyed, T., Harvey, V., Lawson, J.W., Sauvé, C., Ollier, A., Goulet, P.J., Hammill, M.O., Gosselin, J.F. 2024. [Distribution de la baleine noire de l'Atlantique Nord, *Eubalaena glacialis*, dans l'est du Canada basé sur des relevés aériens par transects effectués entre 2017 et 2022](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/059. iv + 70 p.
- van der Hoop, J.M., Nousek-McGregor, A.E., Nowacek, D.P., Parks, S.E., Tyack, P., and Madsen, P.T. 2019. Foraging rates of ram-filtering North Atlantic right whales. *Funct. Ecol.* 33: 1290-1306.
- Watkins, W.A., and Schevill, W.E. 1976. Right whale feeding and baleen rattle. *J. Mammal.* 57: 58-66.
- Weidberg, N., DiBacco, C., Pezzola, C., and Basedow, S.L. 2021. Swimming performance of subarctic *Calanus* spp. facing downward currents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 665: 47-61.
- Werth, A.J. 2004. Models of hydrodynamic flow in the bowhead whale filter feeding apparatus. *J. Exp. Biol.* 207: 3569-3580.
- Wiebe, P.H., Ashjian, C., Gallager, S., Davis, C., Lawson, G., and Copley, N. 2004. Using a high powered strobe light to increase the catch of Antarctic krill. *Mar. Biol.* 144: 493-502.
- Wilson, R.J., Speirs, D.C., and Heath, M.R. 2015. On the surprising lack of differences between two congeneric calanoid copepod species, *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Prog. Oceanogr.* 134: 413-431.
- Wishner, K.F., Durbin, E., Durbin, A., Macaulay, M., Winn, H., and Kenney, R. 1988. Copepod patches and right whales in the Great South Channel off New England. *Bull. Mar. Sci.* 43: 825-844.
- Wishner, K.F., Schoenherr, J.R., Beardsley, R., and Chen, C. 1995. Abundance, distribution and population structure of the copepod *Calanus finmarchicus* in a springtime right whale feeding area in the southwestern Gulf of Maine. *Cont. Shelf Res.* 15: 475-507.
- Zakardjian, B.A., Sheng, J., Runge, J.A., McLaren, I., Plourde, S., Thompson, K.R., and Gratton, Y. 2003. Effects of temperature and circulation on the population dynamics of *Calanus finmarchicus* in the Gulf of St. Lawrence and Scotian Shelf: Study with a coupled, three-dimensional hydrodynamic, stage-based life history model. *J. Geophys. Res. Oceans* 108(C11): 8016. doi:[10.1029/2002JC001410](https://doi.org/10.1029/2002JC001410).