HAL open science

Modélisation écosystémique de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent

Fanny Rioual

▶ To cite this version:

Fanny Rioual. Modélisation écosystémique de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent. Biodiversité. 2012. dumas-00728258

HAL Id: dumas-00728258

https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-00728258v1

Submitted on 5 Sep 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

université de bretagne occidentale

MASTER SML

SCIENCES DE LA MER ET DU LITTORAL

MENTION

Sciences Biologiques Marines

Fanny Rioual

Modélisation écosystémique de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent

Mémoire de stage de Master 2

Année Universitaire **2011-2012**

Structure d'accueil : **Institut Maurice-Lamontagne, Ministère des Pêches et Océans Canada**

Maître de stage : **Claude Savenkoff**

université de bretagne occidentale

UNIVERSITÉ EUROPÉENNE DE BRETAGNE

Pêches et Océans Canada

Fisheries and Oceans Canada

L'Université est une chance

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement mon directeur de stage Claude Savenkoff, pour sa disponibilité, sa patience et sa gentillesse, ainsi que ses conseils et critiques qui m'ont été d'une très grande aide pour bien comprendre comment fonctionnait notre modèle et pour réussir à le synthétiser dans mon rapport.

Je voudrais aussi remercier l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM), pour avoir rendu possible mon stage à l'IML.

Un grand merci à Marie-Noëlle pour le temps qu'elle a consacré à mes cartes.

Je tiens à remercier Luc, Alicia et Félix pour leur compagnie à l'IML, les promenades au bord du fleuve le midi vont me manquer !

Merci beaucoup à Sylvain, JB, Max, Pierrick, Edvin, Florian, Anne-Claire, Nicho, Lise, Val, Manon, Lionel et Pierre pour leurs conseils et leur soutien, et sans qui la vie ici ne serait pas aussi l'fun !

Enfin, j'aimerais adresser un merci particulier à Pap' et Mam' pour avoir si bien fait le lien entre Rimouski et Brest.

Ce stage a bénéficié du soutien du LabexMER, sous la forme d'une aide de l'état gérée par l'Agence Nationale de la Recherche au titre du programme Investissements d'avenir portant la référence ANR-10-LABX-19.

Table des matières

Remerciements i
Introduction 1
1. Matériel et méthodes 3
1.1. Site d'étude 3
1.2. Groupes fonctionnels 5
1.3. Principe et structure du modèle 6
1.3.1. Données d'entrée 7
Abondance et biomasse 7
Production 8
Consommation 8
Captures et prises accidentelles 8
Régime alimentaire 8
FishBase 9
2. Résultats 9
2.1. Collecte et synthèse des données 9
2.2. Débarquements commerciaux 14
2.3. Proies et prédateurs principaux de l'écosystème 15
2.4. Élaboration du modèle écosystémique 17
3. Discussion 20
3.1. Structure de l'écosystème 20
3.2. Validité du modèle 22
Conclusion 23
Références bibliographiques 24
ANNEXES 28

Introduction

La gestion des pêcheries a souvent été menée de façon inappropriée, en se focalisant sur la maximisation des captures d'une seule ou d'un petit nombre d'espèces, et en délaissant l'habitat, les prédateurs et les proies de ces mêmes espèces d'intérêt commercial (Pikitch *et al*., 2004). Il est de plus en plus reconnu que la pêche intensive, additionnée aux prises accidentelles d'espèces non ciblées et la destruction des habitats marins par les activités anthropiques, ont abouti à des modifications dans la structure écologique des populations et dans le fonctionnement et la structure des écosystèmes marins, dues principalement à la disparition ou au déclin de certaines espèces (Jackson *et al.*, 2001 ; Coleman et Williams, 2002). Dans le golfe du Saint-Laurent notamment, la surpêche de la morue Atlantique (*Gadus morhua*) et d'autres espèces de poissons de fond a engendré une réorganisation de l'écosystème. Dominé par les poissons démersaux (comme la morue et le sébaste *Sebastes* spp.) et les petites espèces fourragères (capelan *Mallotus villosus*, hareng *Clupea harengus*, crevette nordique *Pandalus borealis*) dans les années 1980, l'écosystème est maintenant dominé uniquement par les petites espèces fourragères (Savenkoff *et al*., 2007a et b). Les grands poissons piscivores ont quasiment disparu de l'écosystème, au profit des mammifères marins, qui sont devenus les prédateurs supérieurs dominants à partir des années 1990 (Savenkoff *et al*., 2007a).

Depuis quelques années, le concept d'approche écosystémique a été avancé comme une solution possible à ces problèmes de gestion liés à la détérioration des écosystèmes marins et de leurs ressources découlant de l'activité humaine, incluant les pêches, le développement industriel, l'aquaculture, les changements climatiques, etc. (NOAA, 1999 ; FAO, 2003 ; Browman et Stergiou, 2004 ; MPO, 2007 ; CCE, 2007 ; Curtin et Prellezo, 2010). En effet, approfondir nos connaissances des écosystèmes marins et notre compréhension des relations entre les différentes espèces qui le composent semble nécessaire pour parvenir à une gestion durable des pêcheries (Christensen *et al*., 1996). Plus particulièrement, les relations proies-prédateurs sont au centre de cette approche. Il a en effet été démontré que la prédation est une importante source de mortalité pour beaucoup d'espèces, bien que son impact reste souvent perçu comme plus faible que celui de la pêche (Bax, 1998 ; Whipple *et al*., 2000). La construction, la validation, ainsi que l'application de modèles constituent une méthode proposée pour évaluer la part relative de la prédation et de la mortalité par pêche, ainsi que leur répercussion sur la dynamique des populations (Whipple *et al*., 2000).

De nombreux modèles ont été mis au point afin de représenter mathématiquement les flux trophiques, incluant les relations proies-prédateurs, de différents écosystèmes marins (Baretta

et al., 1995). Parmi plusieurs approches (empirique, qualitative, quantitative, statique, ou dynamique), les modèles d'équilibre de masse sont largement utilisés et permettent d'obtenir une vue d'ensemble des interactions interspécifiques au sein d'un écosystème donné (Jarre-Teichmann, 1998 ; Whipple *et al*., 2000 ; Christensen *et al.*, 2005). Cependant, nous ne disposons que très rarement de l'information complète pour l'ensemble des composantes de l'écosystème et il est difficile de mesurer tous les flux entre les différents compartiments d'un écosystème, nécessaires à la construction des modèles. Vézina et Platt (1988) ont donc adapté à l'écologie aquatique une technique de modélisation inverse déjà utilisée en géophysique, permettant d'estimer l'ensemble des flux dans un contexte de données limitées (Parker, 1994 ; Wunsch, 1996). Les valeurs de ces paramètres sont estimées suivant une méthode d'optimisation basée sur les observations et les données disponibles, dans le but de produire un réseau de flux basique ou "snapshot", représentant une image de l'écosystème à une période de temps donnée (Vézina et Platt, 1988 ; Savenkoff *et al*., 2004).

L'objectif de ce stage était d'effectuer dans un premier temps la collecte, la validation, la synthèse et l'analyse des données afin d'élaborer un modèle écosystémique pour l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent, pour la période de 2006 à 2010. La construction d'un tel modèle nécessite en effet un grand nombre de données de base (paramètres d'entrée : biomasse, production, consommation, prises commerciales et composition alimentaire) pour chaque groupe utilisé. Ces différentes données sont récoltées pour différentes périodes de temps (mois, années) et avec différents engins ou techniques. Elles ont donc dû être rassemblées dans un même format (unités uniformes). Cette première étape avant la modélisation est primordiale et spécifique à chaque fois et fait l'objet d'un rapport technique détaillé en cours de réalisation (Rioual et Savenkoff, 2012). La qualité et l'incertitude entourant les données vont influencer les résultats de la modélisation. Les données ont été analysées pour déterminer la structure du modèle (nombre de groupes, nombre d'interactions trophiques, proies principales, etc.) et identifier des balises ou outils de diagnostic du modèle lors de son fonctionnement pour obtenir une solution (par exemple, la biomasse observée de cette proie est-elle suffisante pour combler les besoins potentiels de ses prédateurs ?).

Un modèle a ensuite été élaboré et codé en utilisant le logiciel Microsoft Excel à partir des données précédentes, qui ont permis d'intégrer l'ensemble des connaissances de cet écosystème pour la période étudiée, depuis le phytoplancton et les détritus, jusqu'aux oiseaux et mammifères marins incluant les principales espèces pélagiques, démersales, et benthiques. La technique de modélisation inverse a finalement été utilisée en utilisant certains programmes du logiciel Matlab pour son fonctionnement. Cette dernière étape n'est pas

encore complétée. La solution finale permettra d'obtenir une description globale du fonctionnement de l'écosystème, des interactions trophiques et des impacts relatifs de la prédation et de la pêche sur les communautés de vertébrés et invertébrés de cet écosystème pour la période de temps étudiée.

1. Matériel et méthodes

1.1. Site d'étude

Le fleuve Saint-Laurent est situé au Québec, à l'est du Canada, entre 46° et 52°N et 70° et 60°O. Avec un débit moyen de $11x10^3$ m^3 s^{-1}, il est l'un des principaux fleuves d'Amérique du Nord (Bourgault et Koutitonsky, 1999). Son estuaire débute à la pointe est de l'île d'Orléans, près de Québec, là où l'eau douce commence à se mélanger à l'eau salée, et finit 400 km en aval, à Pointe-des-Monts, où commence le golfe (D'Anglejan et Smith, 1973) (Figure 1).

L'estuaire s'élargit progressivement, passant de 2 à 60 km, tout en devenant plus profond et plus salé, et deux parties distinctes, séparées par un brusque changement de bathymétrie au niveau de Tadoussac, peuvent être identifiées (El-Sabh et Silverberg, 1990 ; Dolgopolova et Isupova, 2010). L'estuaire moyen, situé en amont, est caractérisé par une faible profondeur (de 15 à 100 m) et une faible salinité. L'estuaire maritime, en aval, présente une profondeur allant jusqu'à 350 m et une salinité plus grande (D'Anglejan et Smith, 1973). Le golfe du Saint-Laurent est une mer semi-fermée et hautement stratifiée, qui est connectée à l'océan Atlantique, au sud, par le détroit de Cabot, et au nord, par le détroit de Belle-Isle (Figure 1) (El-Sabh, 1976). Le détroit de Cabot (104 km de largeur et 480 m de profondeur) est plus large et plus profond que le détroit de Belle-Isle (16 km de largeur et 60 m de profondeur) et représente la seule entrée significative des eaux profondes nord Atlantiques dans le golfe (El-Sabh, 1977).

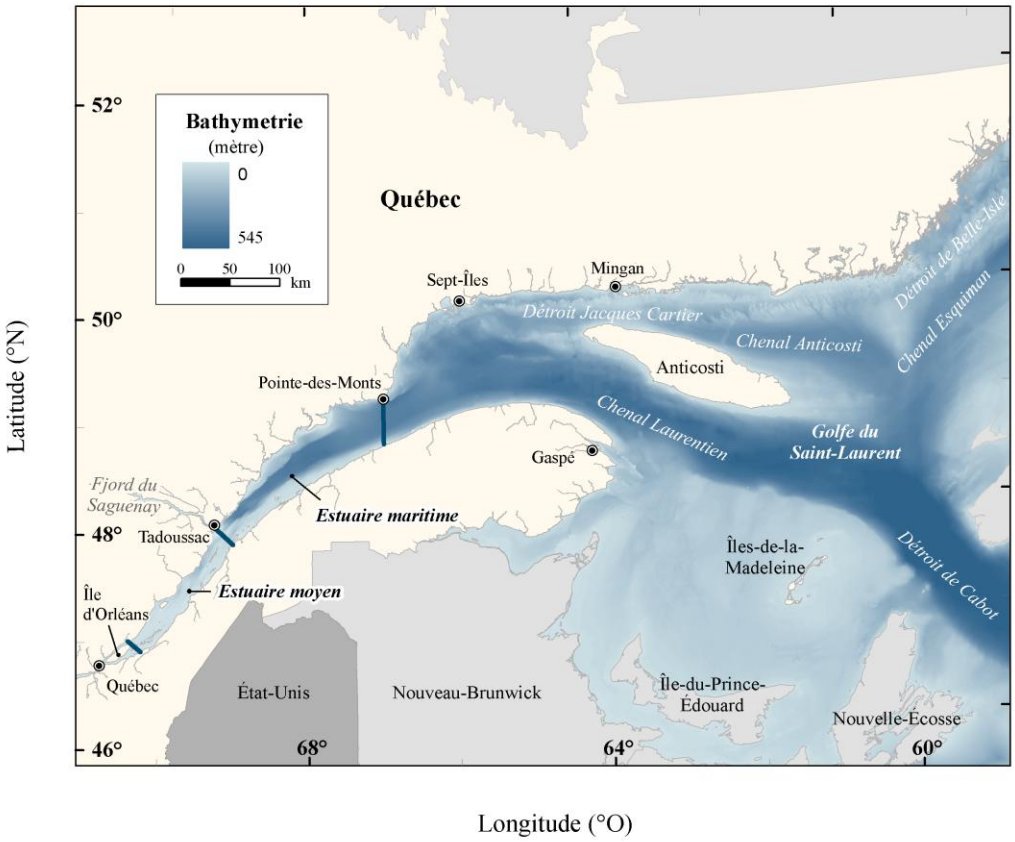


Figure 1 : Estuaire et golfe du Saint-Laurent.

La principale caractéristique topographique de ce système est le chenal Laurentien, profonde vallée glaciaire de 1000 km formée lors du Wisconsinien supérieur, entre 18 Ka BP et 10 Ka BP (Syvitski et Praeg, 1989 ; Koutitonsky et Bugden, 1991), qui s'étend de la pente continentale Atlantique, en passant par le détroit de Cabot, jusqu'à la tête de l'estuaire maritime (Figure 1) (Desrosiers *et al*., 2000). Deux autres chenaux se détachent du chenal Laurentien : le chenal Esquiman, qui continue vers le détroit de Belle-Isle, et le chenal d'Anticosti, situé au nord de l'île d'Anticosti (Figure 1). Ces chenaux profonds représentent près de 50 % de la surface du golfe du Saint-Laurent. La portion sud du golfe, quant à elle, est constituée du plateau des Îles-de-la-Madeleine, large et peu profond (inférieur à 80 m de profondeur) (Koutitonsky et Bugden, 1991).

Les masses d'eau de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent sont divisées en trois couches distinctes, en été et en automne. La couche de surface (0 à 20-30 m de profondeur) est alimentée essentiellement par l'eau provenant du bassin versant du Saint-Laurent et possède une salinité faible (27,0-32,0) et une température relativement élevée (supérieure à 6°C). La

couche intermédiaire (20 à 150 m de profondeur) présente des températures très froides (inférieures à 2°C) et une salinité plus élevée que la couche de surface (31,5-33,0). Cette couche est constituée majoritairement des eaux de surface de l'hiver précédent, ainsi que des eaux provenant du courant du Labrador par le détroit de Belle Isle (Bugden, 1981). Enfin, la couche profonde (à partir de 150 m de profondeur), originaire de l'océan Atlantique, est caractérisée par une très forte salinité (supérieure à 34,0) et une température variant entre 4,5 et 6°C (El-Sabh, 1975 ; Syvitski *et al*., 1983). Lorsque les conditions hivernales s'installent, le faible apport d'eau douce, ainsi que le refroidissement de l'eau de surface provoquent le mélange des couches superficielle et intermédiaire, aboutissant ainsi à un milieu à deux couches, une couche glaciale en surface et la couche d'eau profonde toujours présente (Bugden, 1981).

La zone d'intérêt de cette étude couvre les divisions 4R et 4S de l'Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO), ainsi que la partie la plus profonde de la division 4T située dans l'estuaire, d'une superficie totale de 113 632 km^2 (Figure 2). Les zones côtières (profondeur inférieure à 37 m) ne sont pas incluses dans le modèle, car elles n'ont pas été échantillonnées lors des campagnes annuelles de pêche au chalut de fond du Ministère des Pêches et Océans Canada (MPO). Les espèces infra-littorales, telles que le homard américain (*Homarus americanus*), ne sont donc pas incluses dans cette étude, qui couvre la période de 2006 à 2010.

1.2. Groupes fonctionnels

Selon la disponibilité des données, l'intérêt commercial et le rôle écologique des espèces répertoriées, 30 à 45 compartiments ou groupes fonctionnels sont définis, depuis le phytoplancton et les détritus jusqu'aux oiseaux et mammifères marins, incluant les principales espèces des domaines pélagique, démersal et benthique.

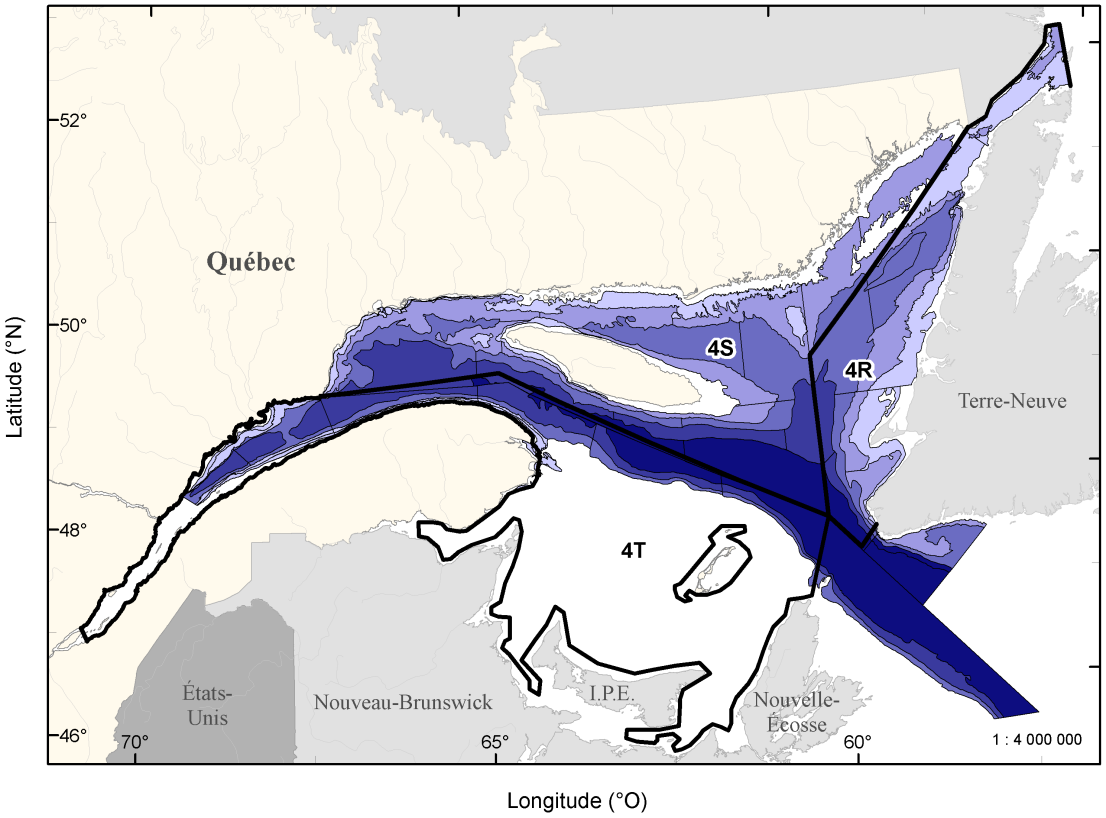


Figure 2 : La zone d'étude, représentée en gradients de bleu en fonction de la profondeur, comprend les divisions 4R et 4S de l'OPANO, ainsi que la partie profonde de la division 4T. Sa superficie totale est de 113 632 km^2.

1.3. Principe et structure du modèle

Le réseau trophique étudié est représenté par un certain nombre de groupes fonctionnels qui sont interconnectés par des flux de matière. Pour pouvoir estimer les différents flux métaboliques de chaque groupe et les flux trophiques entre ces groupes, le modèle a besoin d'informations concernant la structure de l'écosystème (régime alimentaire des différents groupes), ainsi que les données de biomasse, de consommation, de production et d'export (débarquements commerciaux par exemple) concernant ces groupes. Ces paramètres sont appelés données d'entrée ou intrants par opposition aux flux de sortie ou flux estimés par le modèle, tels que la respiration, l'égestion, la mortalité par prédation et la mortalité naturelle autre que la prédation.

1.3.1. Données d'entrée

Pour chaque groupe fonctionnel, des données d'abondance et biomasse, de production, de consommation, d'export et d'alimentation ont été récoltées et utilisées comme paramètres d'entrée du modèle. Les données provenant de la zone et la période d'intérêt, sont utilisées dans la mesure du possible, cependant, pour certaines espèces (notamment les invertébrés benthiques), les informations sont peu nombreuses ou non-existantes. Les données présentes dans la littérature, pour une zone et/ou une période de temps différente sont alors utilisées. Ces données permettent ensuite d'estimer les limites inférieures et supérieures de chaque paramètre utilisé pour la modélisation inverse.

Abondance et biomasse

Les estimations d'abondance et de biomasse pour la plupart des poissons et les crevettes ont été déterminées à partir des relevés au chalut de fond effectués chaque été par le MPO dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. Les valeurs ainsi obtenues sont considérées comme des valeurs minimales, car les régions côtières (profondeur < 37 m) ne sont pas couvertes lors du relevé et certaines espèces ne sont pas correctement échantillonnées par le chalut (faible capturabilité des espèces pélagiques par exemple). Pour les autres groupes, elles ont été estimées à partir d'autres études, de modèles de populations, ou de la littérature lorsque les données n'étaient pas disponibles pour la zone étudiée. Les données concernant les cétacés proviennent ainsi d'un relevé aérien effectué en 2007 par le MPO, s'inscrivant dans le cadre du Trans North Atlantic Sightings Survey (TNASS) (Lawson et Gosselin, 2009). Pour la baleine bleue *Balaenoptera musculus*, ces données proviennent de campagnes de photo-identifications réalisées par la Station de Recherche des Îles Mingan (MICS) depuis 1979 (Comtois *et al*., 2010). L'abondance des phoques est obtenue grâce à un modèle de population (Hammill et Stenson, 2000), et cette dernière est multipliée par le poids moyen de chaque classe d'âge, pour obtenir la biomasse. Pour le maquereau *Scomber scombrus*, les valeurs de biomasse sont obtenues à partir d'un index basé sur la production des œufs (DFO 2003). Des études acoustiques ont été menées pour estimer la biomasse et l'abondance du hareng *Clupea harengus*, ainsi que du zooplancton (DFO, 2010 ; Ian McQuinn, Institut Maurice Lamontagne, données non-publiées) et pour les invertébrés benthiques, des données provenant des plateaux de Terre-Neuve et Labrador et de Nouvelle-Écosse sont utilisées (Bundy *et al*., 2000 ; Bundy, 2004). Seules les valeurs de biomasse sont

utilisées dans le calcul de certains paramètres d'entrée pour la modélisation et sont exprimées en biomasse par unité de surface (tonne de poids humide km^{-2}).

Production

La production (P) est la quantité de tissu produit par un individu ou un groupe pendant un temps donné (Christensen et Pauly, 1998). Elle est estimée pour chaque consommateur en multipliant (1) la biomasse (B) par le rapport production sur biomasse (P/B), (2) la biomasse par la mortalité naturelle (M) plus les captures (C) ($P = [B \times M] + C$), ou (3) la consommation (Q) par l'efficacité de croissance ($EC = P/Q$). P est un flux exprimé en biomasse par unité de surface par année (t km^{-2} an^{-1}).

Consommation

La consommation (Q) représente la quantité de nourriture utilisée par chacun des groupes, pour la période de temps considérée par le modèle (Christensen et Pauly, 1998). Elle est estimée (1) en multipliant la biomasse (B) par le rapport consommation sur biomasse (Q/B), couramment trouvé dans la littérature, ou (2) en divisant la production (P) par l'efficacité de croissance ($EC = P/Q$), d'après les intervalles d'EC donnés dans Christensen et Pauly (1992). Q est un flux exprimé en biomasse par unité de surface par an (t km^{-2} an^{-1}).

Captures et prises accidentelles

Les débarquements commerciaux annuels des divisions 4RS sont estimés à partir des statistiques de l'OPANO (NAFO, 1999). Pour l'estuaire, les valeurs de débarquements sont obtenues à partir des fichiers ministériels ZIFF (Zonal Interchange File Format : fichier informatisé sur les échanges entre les zones). De plus, les données de prises accidentelles pour la pêcherie du turbot et de la crevette sont incluses dans le modèle. Les captures totales pour chaque groupe fonctionnel sont calculées à partir de ces trois sources différentes et sont exprimées en tonne par unité de surface par an (t km^{-2} an^{-1}). Pour les mammifères marins et les oiseaux, les mortalités liées aux activités anthropiques (prises accidentelles dans des engins de pêche, collisions avec les navires, mort par arme à feu, etc.) sont comptabilisées.

Régime alimentaire

La composition du régime alimentaire de chaque groupe est déterminée grâce aux études de terrains réalisées dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, lorsque celles-ci sont disponibles. Dans le cas contraire, les données de la littérature, pour une autre zone et/ou une

autre période, sont utilisées. La contribution minimum et maximum de chaque proie potentielle au régime alimentaire est alors déterminée et utilisée dans le modèle inverse. Les valeurs sont exprimées en % de la masse totale des proies.

FishBase

Les informations sur les différents paramètres ne sont pas toujours disponibles. Celles-ci sont alors obtenues grâce à FishBase, une base de données biologiques développée par le Centre International de Gestion des Ressources Aquatiques Vivantes (ICLARM) en collaboration avec l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO), ainsi que d'autres organisations. Cette base de données est mise à jour régulièrement et comprend des informations sur la taille, la croissance, la mortalité naturelle, ou la composition du régime alimentaire, pour différentes espèces de poissons. La mortalité naturelle et le ratio Q/B sont déterminés en utilisant FishBase et en se basant sur certains paramètres, tels que la température de l'eau, la taille maximale de l'espèce, le poids moyen ou le régime alimentaire (Froese et Pauly, 2002).

2. Résultats

2.1. Collecte et synthèse des données

44 groupes fonctionnels ont été déterminés, représentant les principales espèces d'intérêt de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent pour les années 2006 à 2010. Ainsi, huit groupes sont distingués pour les mammifères marins, un groupe pour les oiseaux marins, dix-neuf groupes pour les poissons, quatorze groupes pour les invertébrés, un groupe pour le phytoplancton et un groupe pour les détritus (Annexe 1). Certains de ces groupes fonctionnels sont composites, car ils sont composés de plusieurs espèces différentes, regroupées par similarité de taille ou de rôle dans l'écosystème (par exemple, les grands poissons pélagiques, les grands poissons démersaux, etc.). De plus, la morue (*Gadus morhua*) et le flétan du Groenland ou turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*) sont séparés en deux groupes, d'après leur régime alimentaire, leur taille à la première capture dans la pêcherie et leur taille à maturité. En effet, les individus de petite taille s'alimentent principalement d'invertébrés, tandis que les individus plus grands sont généralement piscivores. Dans le cadre du modèle, il a été défini que les valeurs de taille pour lesquelles ce changement a lieu sont 35 cm et 40 cm pour la morue et le turbot, respectivement (Lilly, 1991 ; Bowering et Lilly, 1992). Les crabes ont été aussi séparés en deux groupes distincts, les petits (largeur de la carapace [LC] $\leq$ 45 mm) et les gros (LC > 45 mm) individus n'ayant pas le même régime alimentaire (Lovrich et

Sainte-Marie, 1997). Le groupe du mésozooplancton a lui aussi été séparé en deux, afin de représenter son cycle de vie dans la zone étudiée. Ainsi, le mésozooplancton de surface, qui constitue la partie active, a été distingué du mésozooplancton de profondeur, qui constitue la partie inactive, en diapause, de la population (Plourde *et al*., 2003).

La biomasse totale de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent est répartie à 98 % entre 4 groupes : zooplancton (371,21 t km^{-2}), macroinvertébrés benthiques non commerciaux (155,47 t km^{-2}), détritus (139,80 t km^{-2}) et phytoplancton (25,65 t km^{-2}), les mammifères et oiseaux marins, les poissons et les crustacés commerciaux ne représentent, quant à eux que 2 % de la biomasse totale (Figure 3).

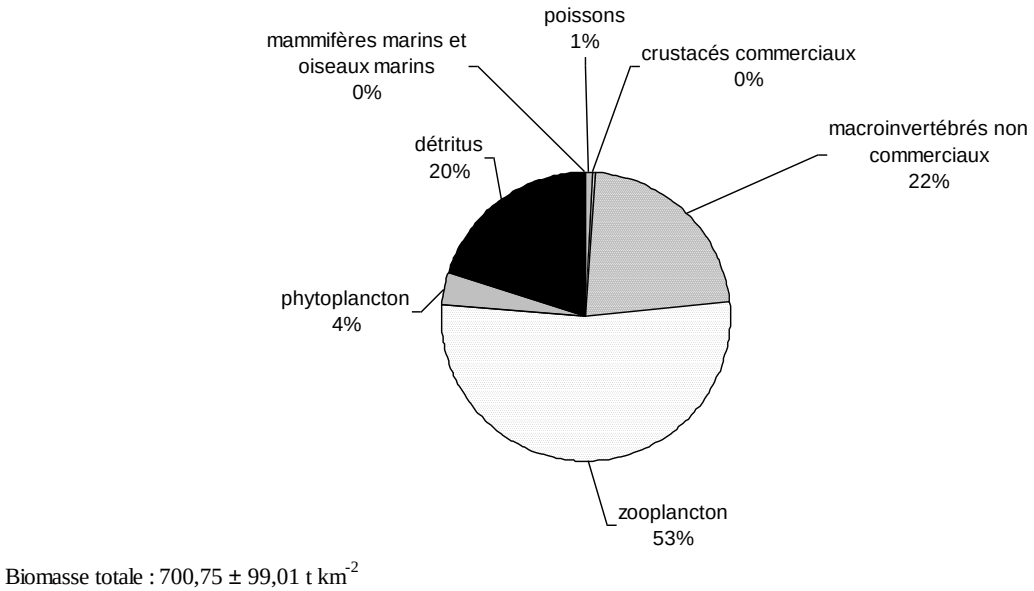


Figure 3 : Distribution de la biomasse (en t km^{-2}) par groupe fonctionnel, pour la période 2006-2010, dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent.

L'estuaire et le golfe du Saint-Laurent représentent une zone importante en termes de diversité spécifique des mammifères marins. En effet, certaines espèces telles que le béluga *Delphinapterus leucas* et le phoque commun *Phoca vitulina* y résident toute l'année (principalement dans l'estuaire), tandis qu'une dizaine d'autres espèces visite cette zone saisonnièrement, principalement pour s'alimenter (Lesage *et al*., 2007). Ainsi, plusieurs espèces de cétacés, allant des grands mysticètes aux petits odontocètes, sont présentes dans cette zone. En se basant sur l'alimentation et la masse corporelle, les mysticètes et les odontocètes ont été séparés dans le modèle. De plus, la baleine bleue et le béluga sont des espèces en péril et constituent également des groupes à part (Annexe 1). Quatre espèces de

phoque sont présentes dans le Saint-Laurent. Leur poids moyen varie selon l'espèce, allant de 70-90 kg pour le phoque commun, à 275-400 kg pour le phoque à capuchon *Cystophora cristata*, et chaque espèce constitue un groupe fonctionnel dans le modèle (Annexe 1). Le phoque du Groenland *Pagophilus groenlandica* est l'espèce la plus abondante des mammifères marins du Canada Atlantique, et représente à lui seul 68 % de la biomasse de ce groupe (Figure 4).

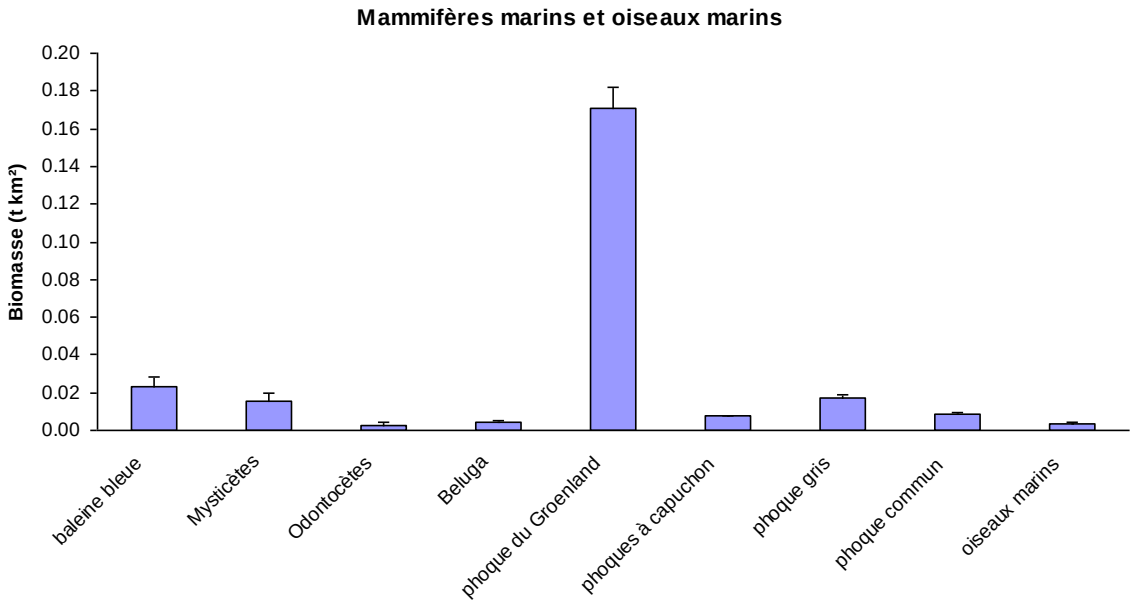


Figure 4 : Distribution de la biomasse au sein du groupe des mammifères marins et des oiseaux marins en t km^{-2}. L'écart-type est représenté par les segments verticaux.

Peu d'informations sont disponibles en ce qui concerne les oiseaux marins. Les données d'abondance et de biomasse sont basées sur des relevés effectués en 1990 et dans le modèle, ils sont représentés par 13 espèces (Annexe 1). Leur biomasse est faible, ce groupe représente en effet 1 % de la biomasse des mammifères et oiseaux marins confondus (Figure 4).

Les 19 groupes de poissons déterminés dans le modèle représentent les principales espèces d'intérêt commercial (maquereau, hareng, capelan *Mallotus villosus*, turbot). De plus, certaines espèces (morue, sébastes) ont vu leur stock décliner et le suivi de leur population est nécessaire pour donner un avis quant aux quotas de pêche à adopter. D'autres espèces, comme les loups, sont des espèces en péril et forment des groupes à part dans le modèle. Les espèces d'abondance et de biomasse faibles, ne faisant pas l'objet de prises commerciales, ou n'ayant pas de statut à risque sont regroupées et forment les groupes des « grands démersaux », « petits démersaux », « grands pélagiques » et « petits pélagiques » (Annexe 1). Les quatre espèces dominantes de l'écosystème du Saint-Laurent, en termes de biomasse, sont : le sébaste, le turbot, le hareng et la morue (Figure 5). Cependant, à l'exception du hareng et du

maquereau, les données de biomasse pour les poissons sont acquises au chalut de fond, ce qui engendre certainement un biais pour les valeurs de biomasse des autres espèces pélagiques (capelan, grands poissons pélagiques).

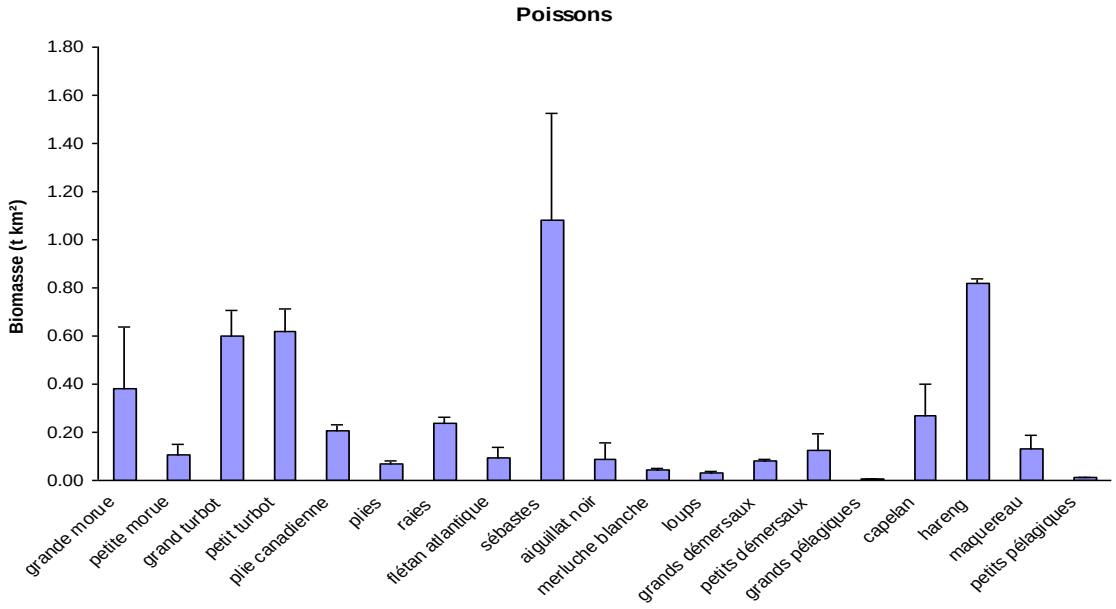


Figure 5 : Distribution de la biomasse au sein du groupe des poissons en t km^{-2}. L'écart-type est représenté par les segments verticaux.

Les crustacés commerciaux regroupent les crevettes (principalement la crevette nordique *Pandalus borealis*) et les crabes (principalement le crabe des neiges *Chionoecetes opilio*) et ces espèces forment deux groupes distincts dans le modèle (Annexe 1). Cependant, certaines espèces côtières, comme le homard américain (*Homarus americanus*) ne sont pas prises en compte dans le modèle. Les autres macroinvertébrés benthiques sont séparés selon leurs principaux traits biologiques, peu d'informations étant disponibles à leur sujet (Annexe 1). La biomasse de ce groupe est dominée par les échinodermes et les mollusques, les crevettes et les crabes ne représentant que 2 % des invertébrés benthiques (Figure 6).

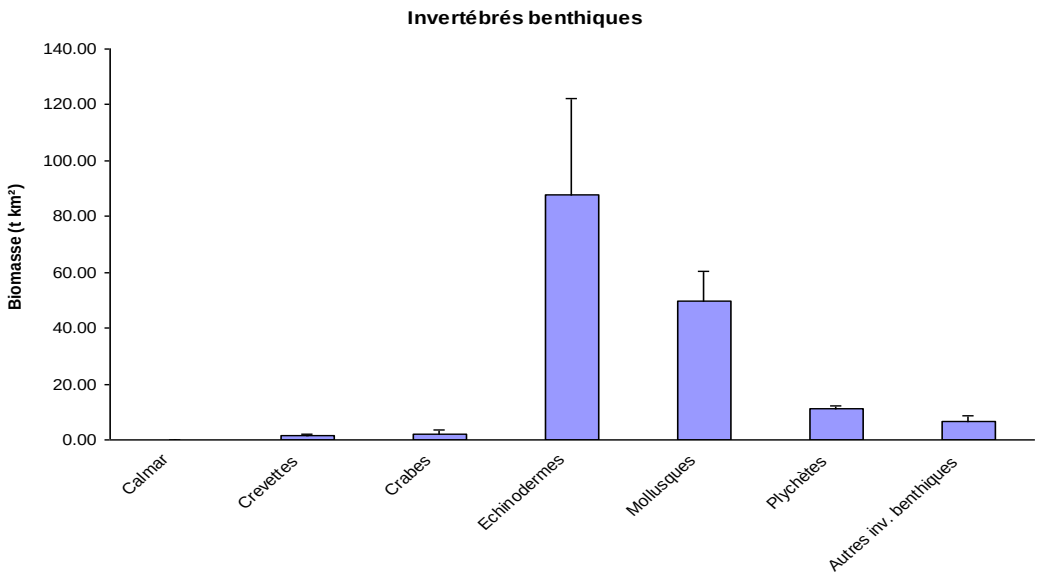


Figure 6 : Distribution de la biomasse au sein du groupe des invertébrés en t km^{-2}. L'écart-type est représenté par les segments verticaux.

Le groupe du zooplancton a été séparé en deux selon un critère de taille. Les espèces de plus de 5 mm de longueur constituent le macrozooplancton, tandis les autres constituent le mésozooplancton. Le mésozooplancton est dominé par les espèces de copépodes et les grands copépodes calanoïdes (*Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus*) sont les plus nombreux. Afin de prendre en compte la phase de diapause du cycle biologique des copépodes, pendant laquelle les individus ne se nourrissent pas et ont un métabolisme ralenti, ce dernier groupe est divisé en deux parties : la première constituée du mésozooplancton de surface actif qui est constitué des jeunes stades larvaires (0-100 m de profondeur) et la deuxième composée du mésozooplancton de profondeur, qui est dominé par des grands copépodes adultes en diapause (100–320 m) (Annexe 1). Parmi les quatre groupes de macrozooplancton, les euphausiacés représentent la plus forte biomasse, bien que le groupe soit dominé par le mésozooplancton (respectivement 66 et 23 % pour le mésozooplancton de profondeur et le mésozooplancton de surface) (Figure 7).

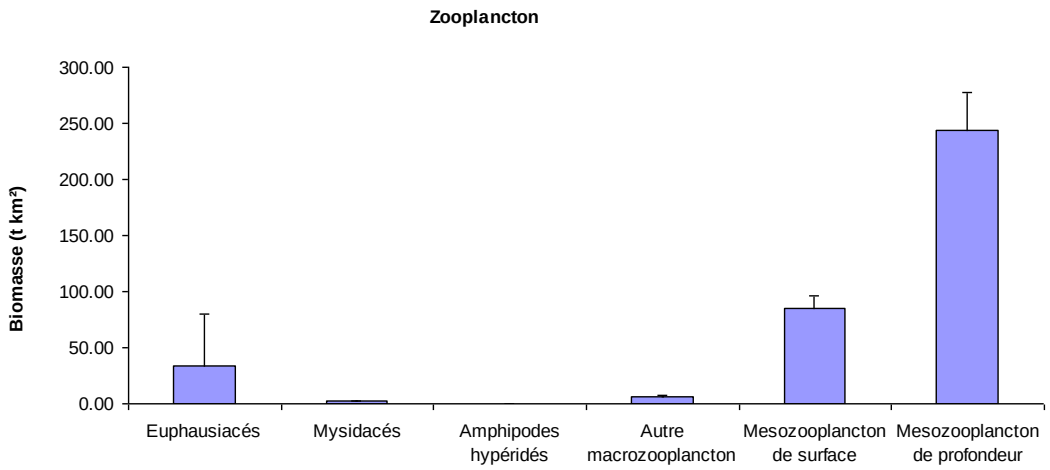
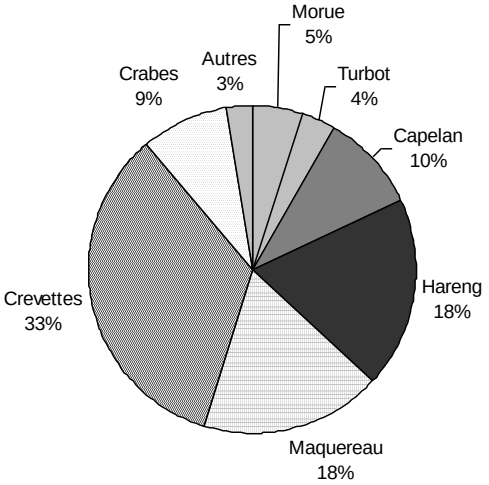


Figure 7 : Distribution de la biomasse au sein du groupe du zooplancton en t km^{-2}. L'écart-type est représenté par les segments verticaux.

Le phytoplancton est représenté majoritairement par les diatomées au printemps et à l'hiver, tandis qu'en été et à l'automne, un mélange d'organismes autotrophes et mixotrophes, incluant les diatomées, domine (Annexe 1). Seules des données de biomasse et de production primaire sont utilisées pour ce groupe. Les détritus comprennent les particules en suspension dans la colonne d'eau, ainsi que les bactéries (Annexe 1), c'est pourquoi des valeurs de respiration sont obtenues pour ce groupe.

2.2. Débarquements commerciaux

Avec 0,31 t km^{-2} an^{-1} débarqués, les crevettes représentent 33 % des prises commerciales de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent. Viennent ensuite le hareng et le maquereau, avec respectivement 0,17 et 0,16 t km^{-2} an^{-1} débarqués (18 % chacun), puis le capelan avec 0,09 t km^{-2} an^{-1} débarqués (10 %). Le crabe, la morue, le turbot et les autres espèces d'intérêt commercial représentent chacun moins de 10 % des prises commerciales de la zone (Figure 8).



Prises commerciales totales : 0,91 ± 0,09 t km^{-2} an^{-1}

Figure 8 : Répartition des prises commerciales (en %) pour les principales espèces d'intérêt commercial, pour la période 2006-2010, dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent.

2.3. Proies et prédateurs principaux de l'écosystème

Les proies principales de l'écosystème, pour les mammifères marins et les poissons, sont résumées dans le Tableau 1. D'après le nombre de prédateurs de chaque proie, ainsi que le nombre de fois où celle-ci fait partie des trois proies préférées d'un prédateur, il apparaît que le groupe des euphausiacés constitue la proie principale de l'écosystème (Tableau 1). Le groupe des crevettes est la deuxième proie la plus consommée. Le capelan, le hareng, ainsi que les petits poissons pélagiques constituent également des proies d'importance considérable dans l'écosystème du Saint-Laurent (Tableau 1).

Un des principaux prédateurs des euphausiacés est la baleine bleue, dont le régime alimentaire est constitué à 95% de ce groupe, les 5 % restant sont distribués entre les autres groupes de zooplancton (Rioual et Savenkoff, 2012). Les euphausiacés sont aussi consommés par des poissons démersaux (plies, sébaste), des poissons pélagiques (hareng, petits poissons pélagiques), des invertébrés benthiques (calmar, crevettes) et par les amphipodes hypéridés.

Tableau 1 : Proies principales de l'écosystème pour les mammifères marins et les poissons, pour la période de 2006 à 2010. Nombre de fois où l'espèce considérée est la première (1), la deuxième (2) ou la troisième (3) principale proie en se basant sur les données d'alimentation. Total : nombre de fois où l'espèce est dans les trois premières proies.

Proie	Total	**1**	**2**	**3**
Mysticètes	0	0	0	0
Baleine bleue	0	0	0	0
Odontocètes	0	0	0	0
Bélugas	0	0	0	0
Phoque du Groenland	0	0	0	0
Phoque à capuchon	0	0	0	0
Phoque gris	0	0	0	0
Phoque commun	0	0	0	0
Oiseaux marins	0	0	0	0
Grande morue	3	1	0	2
Petite morue	3	0	0	3
Grand turbot	1	0	0	1
Petit turbot	2	0	1	1
Plie canadienne	0	0	0	0
Autres plies	0	0	0	0
Raies	0	0	0	0
Flétan atlantique	0	0	0	0
Sébaste	4	1	1	2
Aiguillat noir	0	0	0	0
Merluche blanche	0	0	0	0
Loups	0	0	0	0
Grands poissons démersaux	1	0	0	1
Petits poissons démersaux	5	0	1	4
Capelan	6	2	4	0
Grands poissons pélagiques	3	1	1	1
Hareng	6	4	1	1
Maquereau	1	0	1	0
Petits poissons pélagiques	6	1	3	2
Calmars	2	1	1	0
Crevettes	9	7	2	0
Grands crabes	0	0	0	0
Petits crabes	3	1	2	0
Échinodermes	2	0	1	1
Mollusques	1	1	0	0
Polychètes	2	1	1	0
Autres invertébrés benthiques	2	0	0	2
Euphausiacés	12	5	4	3
Mysidacés	0	0	0	0
Amphipodes hypéridés	3	0	1	2
Autre macrozooplancton	2	0	1	1
Mésozooplancton de surface	3	0	1	2
Mésozooplancton de profondeur	5	2	1	2
Phytoplancton	0	0	0	0
Détritus	0	0	0	0

Les crevettes sont consommées principalement par des poissons démersaux, tels que le la morue, le turbot, les raies, le sébaste, ou l'aiguillat noir *Centroscyllium fabricii*.

Le capelan, qui est une espèce fourragère, est consommé par un large éventail de prédateurs, allant des mammifères marins (mysticètes) et des oiseaux marins, aux poissons (morue, turbot, maquereau) et aux invertébrés (calmar).

La morue, qui est une espèce prédatrice, est consommée presque exclusivement par les mammifères marins (béluga et phoques). En se basant sur les données observées d'alimentation et de consommation (intrants du modèle), le phoque du Groenland pourrait être à lui seul responsable de 63 % de la mortalité des morues et l'ensemble des autres mammifères marins atteindrait 19 % de cette mortalité. La pêche serait, quant à elle, responsable de 22 % de la mortalité des morues (Rioual et Savenkoff, 2012).

Les invertébrés benthiques se nourrissent principalement de phytoplancton, mésozooplancton et détritus. Cela vient du fait que les espèces représentées sont surtout des bivalves, ainsi que des filtreurs et détritivores.

D'après les données observées d'alimentations, le phoque du Groenland compte 26 proies potentielles, dont 6 constituent plus de 5 % de son régime alimentaire. Pour la morue, 25 proies potentielles sont dénombrées, dont 9 constituent plus de 5 % de son alimentation. Les plies comptent 10 proies potentielles, mais seulement 2 constituent plus de 5 % de leur régime alimentaire. En effet, les plies se nourrissent à 67 % de polychètes. Les loups, quand à eux, comptent 14 proies potentielles et 10 constituent plus de 5 % de leur régime alimentaire.

2.4. Élaboration du modèle écosystémique

La méthodologie inverse utilisée lors de cette étude a été développée par Vézina et Platt (1988) pour les réseaux trophiques zooplanctoniques et adaptés par Savenkoff *et al*. (2004) pour l'écosystème entier. L'estimation des flux métaboliques de chaque groupe fonctionnel et des interactions trophiques entre ces groupes repose sur la résolution d'équations mathématiques appelées équations d'équilibre de masse. En effet, chaque groupe est représenté par une équation d'équilibre de masse. A l'état d'équilibre, la consommation, qui représente les gains de matière pour chaque groupe, doit être égale à la somme des pertes, qui sont la production (matière utilisée pour la croissance), la respiration et l'égestion (matière non assimilée).

(1) Consommation = production + respiration + égestion

ou

(2) Consommation - production - respiration - égestion = 0

Pour le phytoplancton, la production nette (corrigée pour la respiration) doit être égale à la somme des pertes (mortalité et consommation de phytoplancton par les autres groupes). Pour le détritus, les gains (constitués des flux d'égestion et des organismes morts des autres groupes, soit les autres causes de mortalité) doivent être égaux à la somme des pertes (consommation de détritus, dégradation bactérienne ou respiration, enfouissement dans les sédiments). Comme les bactéries font partie du groupe "détritus" dans le modèle, le détritus a un terme pour la respiration.

De plus, la production dans le modèle est équivalente à la biomasse ou matière qui est perdue par la migration nette, le changement de biomasse, la mortalité par les pêches et par la mortalité naturelle (prédation et autres causes naturelles de décès [maladie, vieillesse, etc.] soit « autres causes ») (mortalité naturelle et mortalité par les pêches formant la mortalité totale).

(3) Production = migration nette + changement de biomasse + mortalité par pêche + mortalité par prédation + autres causes

L'équation générale d'équilibre de masse pour chaque groupe est la suivante :

(4) Consommation - respiration - égestion - migration nette - changement de biomasse - mortalité par pêche - mortalité par prédation - autres causes = $0 \pm \varepsilon$

Où ε représente les résidus. Si ε est différent de zéro, c'est que la somme des entrées et des sorties pour le groupe concerné n'est pas équilibrée et qu'il y a un changement de biomasse au cours du temps. La modélisation inverse peut en effet calculer des solutions qui ne sont pas parfaitement équilibrées. En général, nous assumons que durant la période étudiée, il n'y a pas de changement de biomasse et que la migration nette est égale à zéro (migration à l'extérieur ou à l'intérieur de l'aire d'étude, consommation de nourriture à l'extérieur du système, etc.).

En plus des équations d'équilibre de masse propres à chaque groupe fonctionnel, la modélisation inverse fait intervenir des équations de données et des contraintes. Les équations de données, ou équations d'égalité, permettent d'intégrer les informations relatives à la période étudiée pour l'écosystème considéré. Elles servent ainsi à fixer les valeurs de certains flux (ou combinaison de flux), comme l'export (débarquements commerciaux), ou certains paramètres mesurés localement comme la production ou la consommation. Elles permettent

d'introduire dans le modèle les données d'alimentation de faible valeur (< 0,5 %) ou ayant un faible écart-type (< 0,6 %). Pour les équations de données, les valeurs moyennes ou les valeurs seules sont utilisées dans le modèle qui devra les reproduire avec la plus faible valeur de résidu.

(5) Valeur observée = valeur estimée ± ε

Ainsi, 277 équations, dont 44 d'équilibres de masse (une pour chaque groupe), 29 débarquements commerciaux et 204 valeurs d'alimentation, ont été déterminées, pour estimer 787 flux inconnus (Annexe 2). Cela nous donne donc un système fortement indéterminé car le nombre d'équations est largement inférieur au nombre d'inconnues ou de flux à estimer. C'est pour cela que l'on rajoute des contraintes, ou relations d'inégalité (la valeur du paramètre doit être comprise entre un minimum et un maximum) pour obtenir une solution et également pour limiter l'éventail des solutions possibles. Les contraintes servent à introduire les connaissances générales éco-physiologique dans le modèle. Chaque flux doit être non-négatif. De plus, certains flux ou rapports de flux (efficacités métaboliques et écotrophiques) sont compris dans un intervalle connu de valeurs. Des contraintes ont ainsi été définies sur certains flux comme la production, la consommation, les autres valeurs d'alimentation (> 0,5 %), etc. Certaines contraintes ont été ajoutées afin de s'assurer que les besoins métaboliques de base des différents organismes étaient satisfaits. Les contraintes sont notamment définies pour l'efficacité de croissance EC. Elle doit être comprise entre 25 et 50 % pour le mésozooplancton de surface, entre 9 et 30 % pour les invertébrés benthiques, entre 0,1 et 1 % pour les mammifères marins et les oiseaux marins, et entre 10 et 30 % pour les poissons, crevettes, crabes et macrozooplancton (Christensen et Pauly, 1992). L'efficacité d'assimilation EA doit être comprise entre 50 et 90 % pour le macrozooplancton et le mésozooplancton de surface, et entre 70 et 90 % pour les autres groupes (Christensen et Pauly, 1992). L'efficacité écotrophique EE représente la partie de la production utilisée dans l'écosystème (prédation et exports) et doit être comprise entre 0 et 0,95 pour tous les groupes (Christensen et Pauly, 1992, 1998). Finalement, nous obtenons, avec l'ajout de 2040 contraintes, 2317 équations pour estimer 787 flux inconnus. L'ensemble de ces équations et contraintes a formé deux matrices construites dans le logiciel Excel. Chaque ligne correspond à une équation (matrice des égalités) ou à une contrainte (matrice des contraintes) alors que les colonnes représentent les flux à estimer par le modèle (Annexe 3).

Les flux sont estimés en utilisant une méthode objective d'optimisation (méthode des moindres carrés) qui donne une solution optimale. Le processus de résolution produit ainsi une solution qui minimise les écarts entre les données d'entrée du modèle et les sorties (ou flux) estimées par celui-ci. Il produit donc les plus petites sommes des carrés des résidus pour les équations d'équilibre de masse et les équations de données. De plus, cette méthode permet d'obtenir le réseau de flux le plus petit (sommes des carrés des flux minimisées, donc somme des flux dans le système aussi faible que possible) qui satisfait à la fois les équations d'équilibre de masse et les contraintes. Ces différentes opérations sont effectuées avec le logiciel Matlab.

De plus, nous calculons 30 solutions dont les paramètres d'entrées ont été perturbés aléatoirement à l'intérieur de leurs écarts types. À partir de ces 30 nouvelles solutions et de la solution initiale (sans perturbation des données), la moyenne des solutions est calculée et c'est cette solution que nous considérons comme finale. Elle permet d'avoir une plus grande confiance dans les résultats obtenus et les réseaux trophiques estimés.

3. Discussion

Lors de la construction du modèle pour la période de 2006 à 2010, le nombre de groupes fonctionnels introduits a augmenté par rapport aux modèles des années précédentes (Savenkoff *et al*., 2004, 2007a). Les espèces en péril (béluga, baleine bleue, loup Atlantique) ont notamment été ajoutées en tant que groupe à part. En effet, pour toutes les espèces inscrites dans le registre des espèces en péril, le MPO doit prévoir un programme de rétablissement. Or, pour cela, une bonne connaissance de l'écosystème et des liens trophiques entre ces espèces est nécessaire. Ces informations peuvent être obtenues par la modélisation écosystémique, c'est pourquoi ces nouveaux groupes ont été ajoutés. De plus, il est important de prendre en compte toutes les espèces clés de l'écosystème, pour arriver à une représentation réaliste du réseau trophique. Une représentation plus réaliste tenant compte du cycle de vie des principales espèces de copépodes dans la zone d'étude a également été obtenue en séparant le mésozooplancton en deux groupes, mésozooplancton de surface actif et mésozooplancton de profondeur en diapause.

3.1. Structure de l'écosystème

La structure de l'écosystème de l'estuaire et du nord du Saint-Laurent est complexe. Elle est constituée d'un grand nombre d'espèces, dont le rôle est varié. Les groupes fonctionnels

de la base du réseau trophique dominent le système, en termes de biomasse. L'énergie à la base du fonctionnement de l'écosystème est la production primaire assurée par le phytoplancton, qui est brouté principalement par le zooplancton. Le zooplancton est ensuite consommé par les mysticètes, dont principalement la baleine bleue, mais aussi par d'autres espèces de mammifères marins (phoque du Groenland), de poissons (capelan, hareng), ou d'invertébrés (calmar, crevettes, crabes). Les espèces de poissons fourragères, comme le capelan, jouent un rôle clé dans le réseau trophique. Ils permettent en effet de transférer l'énergie des producteurs primaires et secondaires sur lesquels ils se nourrissent, vers les niveaux trophiques supérieurs, c'est-à-dire leurs prédateurs (Savenkoff *et al*., 2004).

Les groupes fonctionnels de l'écosystème du Saint-Laurent présentent des régimes alimentaires variés. En effet, certaines espèces sont plutôt spécialistes, comme les plies qui se nourrissent principalement de polychètes (67 % de l'alimentation totale observée) ou les raies qui consomment majoritairement des crevettes (64 % de l'alimentation totale observée). D'autres sont plus généralistes et ont un régime alimentaire plus diversifié, sans avoir une proie prédominante. C'est le cas du phoque à capuchon dont 8 proies sur 17 ont une proportion supérieure à 5 % dans son alimentation. La plie canadienne est un bon exemple : 7 proies sur 23 ont une proportion supérieure à 5 % dans son alimentation. De même, les loups, dont la majorité des proies constitue entre 7 et 11 % de leur régime alimentaire. Ces espèces sont donc bien installées dans leur environnement et si une de leurs proies préférentielles vient à disparaître, cela ne devrait pas affecter leur survie. Ce n'est cependant pas le cas des espèces plus spécialistes, qui sont très vulnérables aux fluctuations dans l'abondance de leurs proies (Olivieri et Vitalis, 2001).

De plus, il est intéressant de constater que la morue et le phoque du Groenland se nourrissent sur un nombre élevé de proies et ont de nombreuses proies préférentielles en commun (crevettes, capelan, hareng, grands et petits poissons démersaux, sébastes). Cela permet de mieux comprendre pourquoi le phoque du Groenland a remplacé la morue comme prédateur supérieur important de l'écosystème et a pu occuper la niche écologique laissée suite au déclin des stocks de morue (Savenkoff *et al*., 2007a ; Bundy *et al*., 2009).

D'après les données de prises commerciales, les crevettes, ainsi que les espèces fourragères (hareng, maquereau, capelan), constituent la majorité des espèces débarquées dans la zone d'étude. Ces espèces sont aussi d'une grande importance écologique, car elles sont des proies majeures de l'écosystème. Il est donc crucial d'évaluer la part relative de la mortalité par pêche et par prédation, pour arriver à une bonne gestion des pêcheries. En effet, il semble évident que la pêche affecte la population de poissons ciblée, mais elle affecte aussi les proies

et les prédateurs de cette dernière (Harvey *et al*., 2003). Ainsi, un effort de pêche trop important concentré sur une espèce clé de l'écosystème (comme les espèces fourragères) peut avoir des conséquences alarmantes sur l'ensemble de cet écosystème (Daskalov *et al*., 2007). De plus, ces interactions peuvent jouer un rôle dans le rétablissement de certaines espèces en déclin. Ainsi, il semblerait que le stock de morue du golfe du Saint-Laurent ait décliné à cause de la surpêche, mais, malgré un moratoire mis en place entre 1994 et 1996, elle ne semble pas se rétablir, car la pression de prédation par le phoque du Groenland est trop forte (Bundy, 2001). L'approche écosystémique et l'étude du réseau trophique d'un écosystème sont donc capitales pour permettre une gestion durable des pêcheries et permettre au MPO de donner un avis par rapport à l'état des stocks du Saint-Laurent et aux mesures à prendre en conséquence.

3.2. Validité du modèle

La modélisation écosystémique requiert la collecte d'une très grande quantité d'informations et la validité des résultats obtenus est influencée par l'exactitude, ou plus particulièrement par l'incertitude, des paramètres utilisés dans le modèle. En effet, plus il y a d'incertitudes dans les valeurs des paramètres d'entrée, en raison du manque de données ou de connaissances scientifiques, moins les résultats de la modélisation sont fiables (Whipple *et al*., 2000). Dans le cas de cette étude, un bon nombre des paramètres d'entrée constitue une bonne estimation des données concernant la zone et la période d'intérêt. Pour les poissons par exemple, le relevé au chalut de fond de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, qui s'effectue tous les étés depuis 1990, permet d'obtenir de bonnes estimations de biomasse et d'abondance pour les espèces démersales. Ce relevé n'est toutefois pas très efficace pour les poissons pélagiques, c'est pourquoi des études d'abondance utilisant l'acoustique ou se basant sur la production d'œufs sont utilisées en complément. De plus, pour certaines espèces, notamment les invertébrés benthiques et les oiseaux marins, les informations sont rares ou inexistantes pour la zone et la période étudiée. Les données provenant de la littérature sont alors utilisées, mais elles concernent soit une zone géographique différente, soit une période de temps antérieure, et sont une source potentielle de biais pour le modèle (Savenkoff *et al*., 2004).

Afin de minimiser l'impact de la variation dans les données récoltées, des perturbations aléatoires dans les données d'entrée sont effectuées, suivant les écart-types associés. Ainsi, un ensemble de 31 solutions est construit, dont la solution finale en est la moyenne. Le principe de la modélisation est de rechercher la solution la plus simple possible (Vézina et Platt, 1988), cependant, cela engendre un risque de simplification, en sous-estimant les flux les plus forts et en surestimation les flux les plus faibles (Kones *et al*., 2006). Il en résulte une diminution de

l'hétérogénéité des flux du système, ce qui ne représente pas la complexité réelle de l'écosystème. Chaque méthode de modélisation a ses propres forces et faiblesses. La méthode de modélisation inverse procure un bon outil pour estimer les flux trophiques d'un écosystème à partir de données incomplètes (Niquil *et al*., 1998 ; Vézina et Pahlow, 2003). Elle constitue de plus une base pour des études de comparaison de réseaux trophiques entre différents écosystèmes marins, ou entre différentes périodes de temps du même écosystème (Vézina et Platt, 1988 ; Leguerrier *et al*., 2004 ; Savenkoff *et al*., 2007a et b).

Un des modèles d'équilibre de masse les plus utilisés actuellement est celui issu du logiciel Ecopath, qui permet d'obtenir une représentation statique du réseau trophique d'un écosystème marin (Polovina, 1984). Cependant, contrairement à la méthode de modélisation inverse, Ecopath ne permet pas une grande liberté dans l'incorporation d'équations au modèle. De plus, ce modèle n'utilise pas de méthode objective d'optimisation (méthode des moindres carrés dans le cas de la modélisation inverse) pour déterminer quelle solution, parmi le nombre infini de solutions potentielles, est optimale (Savenkoff *et al*., 2007a). C'est pourquoi la méthode de modélisation inverse a été choisie pour cette étude.

Conclusion

Un modèle écosystémique a été construit pour l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent, pour la période de 2006 à 2010. Le modèle a été construit à partir de données acquises sur le terrain, ou provenant de la littérature. Ainsi, le réseau trophique est représenté par 44 groupes fonctionnels, mettant en évidence les espèces clés de l'écosystème, incluant les espèces d'intérêt commercial et les espèces en péril. À partir de ces données, un modèle écosystémique utilisant la technique de modélisation inverse a été élaboré pour intégrer l'ensemble des connaissances de cet écosystème pour la période étudiée. Actuellement, nous faisons fonctionner le modèle pour obtenir une solution optimale finale (moyenne de la solution initiale et de 30 solutions avec perturbations aléatoires des données). Cette étape n'est pas encore complétée, mais une fois la solution finale obtenue, il sera possible de connaître le fonctionnement de l'écosystème et d'estimer l'impact relatif de la prédation et de la pêche sur les communautés de vertébrés et invertébrés pour la période étudiée.

La méthode de la modélisation inverse est en effet un bon outil pour estimer les flux trophiques entre les différents compartiments d'un écosystème. Elle permet, de plus, l'étude comparative de plusieurs systèmes marins, ou le même écosystème au cours de différentes périodes de temps.

Références bibliographiques

Baretta J.W., W. Ebenhöh & P. Ruardij, 1995. The European regional seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model. Netherlands Journal of Sea Research, 33: 233-246.

Bax N.J., 1998. The significance and prediction of predation in marine fisheries. Journal of Marine Science, 55: 997-1030.

Bourgault D. & V.G. Koutitonsky, 1999. Real-time monitoring of the freshwater discharge at the head of the St. Lawrence Estuary. Atmosphere-Ocean, 37: 203-202.

Bowering W.R. & G.R. Lilly, 1992. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) off southern Labrador and northeastern Newfoundland (northwest Atlantic) feed primarily on capelin (*Mallotus villosus*). Netherlands Journal of Sea Research, 29: 211-222.

Browman H.I. & K.I. Stergiou, 2004. Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. Marine Ecology Progress Series, 274: 269-303.

Bugden G.L., 1981. Salt and heat budgets for the Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38: 1153-1167.

Bundy A., 2001. Fishing on ecosystem: the interplay of fishing and predation in Newfoundland-Labrador. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58: 1153-1167.

Bundy A., 2004. Mass balance models of the eastern Scotian Shelf before and after cod collapse and other ecosystem changes. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2520.

Bundy A., S.J.J. Heymans, L. Morissette & C. Savenkoff, 2009. Seals, cod and forage fish: a comparative exploration of variations in the theme of stock collapse and ecosystem change in northwest Atlantic ecosystems. Progress in Oceanography, 81: 188-206.

Bundy A., G.R. Lilly & P.A. Shelton, 2000. A mass balance model of the Newfoundland-Labrador Shelf. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2310.

CCE, Commission des Communautés Européennes, 2007, Communication de la Commission au Parlement européen, au Conseil, au Comité économique et social européen et au Comité des régions du 10 octobre 2007 sur une politique maritime intégrée pour l'Union européenne, Bruxelles, 2007.

Christensen V. & D. Pauly, 1992. ECOPATH II – A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecological Modelling, 61: 169-185.

Christensen V. & D. Pauly, 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approching carrying capacity. Ecological Applications, 8: S104-S109.

Christensen N.L., A.M. Bartuska, J.H. Brown, S. Carpenter, C. D'Antonio, R. Francis, J.F. Franklin, J.A. MacMahon, R.F. Noss, D.J. Parsons, C.H. Peterson, M.G. Turner & R.G., Woodmansee, 1996. The report of the Ecological Society of America Committee on the scientific basis for ecosystem management. Ecological Applications, 6: 665-691.

Christensen V., C.J. Walters & D. Pauly, 2005. Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Available from: <http://www.ecopath.org/modules/Support/Helpfile/EweUserGuide51.pdf>.

Coleman F.C. & S.L. Williams, 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. Trends in Ecology & Evolution, 17: 40-44.

Comtois S., C. Savenkoff, M.-N. Bourassa, J.-C. Brêthes & R. Sears, 2010. Regional distribution and abundance of blue and humpback whales in the Gulf of St. Lawrence. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2877: viii + 38 p.

Curtin R. & R. Prellezo, 2010. Understanding marine ecosystem based management: A literature review. Marine Policy, 34: 821-830.

D'Anglejan B. & E.C. Smith, 1973. Distribution, transport, and composition of suspended matter in the St. Lawrence Estuary. Canadian Journal of Earth Sciences, 10: 1380-1396.

Daskalov G.M., A.N. Grishin, S. Rodionov & V. Mihneva, 2007. Trophic cascades trigged by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104: 10518-10523.

Desrosiers G., C. Savenkoff, M. Olivier, G. Stora, K. Juniper, A. Caron, J.-P. Gagné, L. Legendre, S. Mulsow, J. Grant, S. Roy, A. Grehan, P. Scaps, N. Silverberg, B. Klein, J.-É. Tremblay & J.-C. Therriault, 2000. Trophic structure of macrobenthos in the Gulf of St. Lawrence and the Scotian Shelf. Deep-Sea Research II, 47: 663-697.

DFO, 2003. Atlantic Mackerel of the Northwest Atlantic in 2002. DFO Science, Stock-Status Report 2003/010.

DFO, 2010. Assessment of the west coast of Newfoundland (Division 4R) herring stocks in 2009. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Science Advisory Report 2010/032.

Dolgopolova E.N. & M.V. Isupova, 2010. Water and sediment dynamics at St. Lawrence river mouth. Water Resources, 38: 453-469.

El-Sabh M.I., 1975. Transport and currents in the Gulf of St. Lawrence. Bedford Institute of Oceanography, Dartmouth, Nova-Scotia, Report Series, BI-R-75-9, 180 pp.

El-Sabh M.I., 1976. Surface circulation pattern in the Gulf of St. Lawrence. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 33: 124-138.

El-Sabh M.I., 1977. Oceanographic features, currents, and transport in Cabot Strait. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 34: 516-528.

El-Sabh M.I. & N. Silverberg, 1990. The St. Lawrence Estuary: introduction. In: M.I. El-Sabh & N. Silveberg (Eds.), Oceanography of a large-scale estuarine system, the St. Lawrence. Coastal and Estuarine Studies, Springer-Verlag, New York, pp. 1-9.

FAO, Food and Agriculture Organization, 2003. Fisheries management 2. The ecosystem approach to fisheries. FAO, Rome.

Froese R. & D. Pauly (Éditeurs), 2002. FishBase. World Wide Web electronic publication. [On line: September 2002] http://www.fishbase.org/search.php (pages visitées de janvier à mars 2012).

Hammill M.O. & G.B. Stenson, 2000. Estimated prey consumption by Harp seals (*Phoca groenlandica*), Hooded seals (*Cystophora cristata*), Grey seals (*Halichoerus grypus*) and Harbour seals (*Phoca vitulina*) in Atlantic Canada. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 26: 1-23.

Harvey C.J., S.P. Cox, T.E. Essington, S. Hansson & J.F. Kitchell, 2003. An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. Journal of Marine Sciences, 60: 939-950.

Jackson J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, C.B. Lange, H.S Lenihan, J.M. Pandolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner & R.R.Warner, 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science, 293: 629-638.

Jarre-Teichmann A., 1998. The potential role of mass balance models for the management of upwelling ecosystems. Ecological Applications, 8: S93-S103.

Kones J.K., K. Soetaert, D. van Oevelen, J.O. Owino & K. Mavuti, 2006. Gaining insight into food webs reconstructed by the inverse method. Journal of Marine Systems, 60: 153-166.

Koutitonsky V.G. & G.L. Bugden, 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: a review with emphasis on the synoptic variability of the motion. In: J.-C. Therriault (Ed.), The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary? Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 113, pp. 57–90.

Lawson J.W. & J.-F. Gosselin, 2009. Distribution and preliminary abundance estimates for cetaceans seen during Canada's marine megafauna survey – A component of the 2007 TNASS. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2009/031: vi + 28 p.

Leguerrier D., N. Niquil, A. Petiau & A. Bodoy, 2004. Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). Marine Ecology Progress Series, 273: 147-162.

Lesage V., J.-F. Gosselin, M.O. Hammill, M.C.S. Kingsley & J.W. Lawson, 2007. Ecologically and Biologically Significant Areas (EBSAs) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence – A marine mammal perspective. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2007/046: 1-94.

Lilly G.R., 1991. Interannual variability in predation by cod (*Gadus morhua*) on capelin (*Mallotus villosus*) and other prey off southern Labrador and northeastern Newfoundland. ICES Marine Science Symposia, 193: 133-146.

Lovrich G.A. & B. Sainte-Marie, 1997. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricus) (*Brachyura: Majidae*), and its potential importance to recruitment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 211: 225-245.

MPO, Ministère des Pêches et Océans, 2007. Pour un nouveau cadre scientifique écosystémique en faveur d'une gestion intégrée, Pêches et Océans Canada, Disponible à : www.dfo-mpo.gc.ca/science/Publications/Ecosystem/pdf/ecosystem-fra.pdf.

NAFO, Northwest Atlantic Fisheries Organization (Éditeurs), 1999. NAFO annual fisheries statistics databases. World Wide Web electronic publication. [En ligne : 1999] http://www.nafo.int/fisheries/frames/fishery.html (pages visitées de janvier à mars 2012).

Niquil N., G.A. Jackson, L. Legendre & B. Delesalle, 1998. Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). Marine Ecology Progress Series, 165: 17-29.

NOAA, « National Oceanographic and Atmospheric Administration », 1999. Ecosystem-based fishery management. A report to Congress by the ecosystem principles advisory panel. NOAA Fisheries, U.S. Department of Commerce, Washington, DC, URL < http://www.nmfs.noaa.gov/sfa/EPAPrpt.pdf >.

Olivieri I. & R. Vitalis, 2001. La biologie des extinctions. Médecine/Sciences, 17: 63-69.

Parker R., 1994. Geophysical Inverse Theory. Princeton University Press, Princeton, 391 pp.

Pikitch E.K., C. Santora, E.A.Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D.O. Conover, P. Dayton, P. Doukakis, D. Fluharty, B. Heneman, E.D. Houde, J. Link, P.A. Livingston, M. Mangel, M.K. McAllister, J. Pope & K.J. Sainsbury, 2004. Ecosystem-based fishery management. Sciences, 305: 346-347.

Plourde S., P. Joly, J. A. Runge, J. Dodson & B. Zakardjian, 2003. Life cycle of *Calanus hyperboreus* in the lower St. Lawrence Estuary and its relationship to local environmental conditions. Marine Ecology Progress Series, 255: 219-233.

Polovina J.J., 1984. An overview of the Ecopath model. ICLARM Fishbyte, 2: 5-7.

Rioual F. & C. Savenkoff, guest editors, 2012. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the Estuary and the northern Gulf of St. Lawrence (2006–2010). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. XXXX: vii+150 pp. (en préparation).

Runge J.A. & Y. Simard, 1990. Zooplankton of the St. Lawrence Estuary: The imprint of physical processes on its composition and distribution. *In* Oceanography of a large-scale estuarine system, the St. Lawrence. *Edited by* M.I. El-Sabh and N. Silveberg. Coastal and Estuarine Studies, Springer-Verlag, New York, pp. 296-316.

Savenkoff C., M. Castonguay, A.F. Vézina, S.P. Despatie, D. Chabot, L. Morissette & M.O. Hammill, 2004. Inverse modelling of trophic flows through an entire ecosystem: the northern Gulf of St. Lawrence in the mid-1980s. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 61: 2194-2214.

Savenkoff C., M. Castonguay, D Chabot, M.O. Hammill, H. Bourdages & L. Morissette, 2007a. Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: Evidence of a fishery-induced regime shift ? Estuarine, Coastal and Shelf Science, 73: 711-724.

Savenkoff C., D.P. Swain, J.M. Hanson, M. Castonguay, M.O. Hammill, H. Bourdages, L. Morissette & D Chabot., 2007b. Effects of fishing and predation in a heavily exploited ecosystem: Comparing periods before and after the collapse of groundfish in the southern Gulf of St. Lawrence (Canada). Ecological Modelling, 204: 115-128.

Syvitski J.P.M. & D.B. Praeg, 1989. Quaternary sedimentation in the St. Lawrence Estuary and adjoining areas, eastern Canada: an overview based on high resolution seismo-stratigraphy. Géographie physique et Quaternaire, 43: 291-310.

Syvitski J.P.M., N. Silverberg, G. Ouellet & K.W. Asprey, 1983. First observations of benthos and seston from a submersible in the St. Lawrence Estuary. Géographie physique et Quaternaire, 37: 227-240.

Vézina A.F. & M. Pahlow, 2003. Reconstruction of ecosystem flows using inverse methods: how well do they work ? Journal of Marine Systems, 40-41: 55-77.

Vézina A.F. & T. Platt, 1988. Food web dynamics in the ocean. I. Best-estimates of flows networks using inverse methods. Marine Ecology Progress Series, 42: 269-287.

Whipple S.J., J.S. Link, L.P. Garrison & M.J. Fogarty, 2000. Models of predation and fishing mortality in aquatic ecosystems. Fish and Fisheries, 1: 22-40.

Wunsch C., 1996. The ocean circulation inverse problem. Cambridge University Press, Cambridge, 443 pp.

ANNEXES

Annexe 1 : Groupes fonctionnels de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent utilisés pour la modélisation, pour la période 2006-2010.

Nom de groupe	Espèces principales
Baleine bleue	*Balaenoptera musculus*
Autres mysticètes	Rorqual commun *Balaenoptera physalus*, petit rorqual *Balaenoptera acutorostrata*, baleine à bosse *Megaptera novaeangliae*
Béluga	*Delphinapterus leucas*
Autres odontocètes	Marsouin commun *Phocoena phocoena*, dauphin à flancs blancs *Lagenorhynchus acutus*, globicéphale commun *Globicephala melas*
Phoque du Groenland	*Pagophilus groenlandica*
Phoque à capuchon	*Cystophora cristata*
Phoque gris	*Halichoerus grypus*
Phoque commun	*Phoca vitulina*
Oiseaux marins	Cormoran à aigrettes *Phalacrocorax auritus*, goéland à bec cerclé *Larus delawarensis*, goéland argenté *L. argentatus*, goéland marin *L. marinus*, sterne pierregarin *Sterna hirundo*, sterne arctique *S. paradisaea*, guillemot à miroir *Cepphus grylle*, Fou de Bassan *Morus bassanus*, mouette tridactyle *Rissa tridactyla*, guillemot de Troïl *Uria aalge*, pingouin torda *Alca torda*, macareux moine *Fratercula arctica*, océanite cul-blanc *Oceanodroma leucorhoa*
Grande morue (≥ 35 cm)	*Gadus morhua*
Petite morue (< 35 cm)	*Gadus morhua*
Grand turbot (≥ 40 cm)	*Reinhardtius hippoglossoides*
Petit turbot (< 40 cm)	*Reinhardtius hippoglossoides*
Plie canadienne	*Hippoglossoides platessoides*
Plies	Plie grise *Glyptocephalus cynoglossus*, limande à queue jaune *Limanda ferruginea*, plie rouge *Pseudopleuronectes americanus*
Raies	Raie épineuse *Amblyraja radiata*, raie à queue de velour *Malacoraja senta*
Flétan Atlantique	*Hippoglossoides hippoglossus*
Sébastes	*Sebastes fasciatus*, *S. mentella*
Aiguillat noir	*Centroscyllium fabricii*
Merluche blanche	*Urophycis tenuis*
Loups	*Anarhichas* spp.
Grands poissons démersaux	Lycodes *Lycodes* spp., grenadier du Grand Banc *Nezumia bairdii*, grosse poule de mer *Cyclopterus lumpus*, merluche à longues nageoires *Urophycis chesteri*, aiglefin *Melanogrammus aeglefinus*, baudroie d'Amérique *Lophius americanus*, terrassier tacheté *Cryptacanthodes maculatus*, hémitriptère atlantique *Hemitripterus americanus* et leurs juvéniles

Annexe 1 : Suite.

Nom de groupe	Espèces principales
Petits poissons démersaux	Myxine du nord *Myxine glutinosa*, chaboisseau à épines courtes *Myoxocephalus scorpius*, motelle à quatre barbillons *Enchelyopus cimbrius*, faux-trigle armé *Triglops murrayi*, lompénie-serpent *Lumpenus lampretaeformis*, tricorne arctique *Gymnocanthus tricuspis*, lompénie tachetée *Leptoclinus maculatus*, poissons-limaces (Liparidae), molasse atlantique *Melanostigma atlanticum*, agone Atlantique *Leptagonus decagonus* et leurs juvéniles
Grands poissons pélagiques	Merlu argenté *Merluccius bilinearis*, aiguillat commun *Squalus acanthias*, goberge *Pollachius virens*, et leurs juvéniles
Capelan	*Mallotus villosus*
Hareng	Hareng Atlantique *Clupea harengus*
Maquereau	Maquereau bleu *Scomber scombrus*
Petits poissons pélagiques	Lussion blanc *Arctozenus risso*, saïda franc *Boreogadus saida*, grande argentine *Argentina silus*, lançon *Ammodytes* spp., et autres mésopélagiques
Calmars	Encornet rouge nordique *Illex illecebrosus* principalement
Crevettes	Crevette nordique *Pandalus borealis*, crevette striée *P. montagui*, sivade rose *Pasiphaea multidentata*, crevette verte *Argis dentata*, crevette du Groenland *Eualus macilentus*
Grands crabes (LC > 45 mm)	Crabe des neiges *Chionoecetes opilio*, autres espèces non-commerciales (e.g. crabes araignées *Hyas* spp.)
Petits crabes (LC ≤ 45 mm)	Crabe des neiges *Chionoecetes opilio*, autres espèces non-commerciales (e.g. crabes araignées *Hyas* spp.)
Échinodermes	Oursin cœur *Brisaster fragilis*, ophiure *Ophiura robusta*, oursin *Strongylocentrotus pallidus*, dollar des sables *Echinarachnius parma*
Mollusques	Mactre de Stimpson *Spisula polynyma*, pétoncle géant *Placopecten magellanicus*, autres pectinidés, buccins *Buccinum* spp., palourdes *Mesodesma deauratum*, *Cyrtodaria siliqua*
Polychètes	*Exogene hebes* principalement
Autres invertébrés benthiques	Crustacés divers, anémone de mer, nématodes, autre méiofaune
Euphausiacés	*Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii* et *T. inermis*
Mysidacés	*Boreomysis artica*, *Mysis mixta*, et *Erythrops erythrophthalma*
Amphipodes hypéridés	*Themisto libellula*, *T. gaudichaudi*, *T. abyssorum* et *T. compressa*

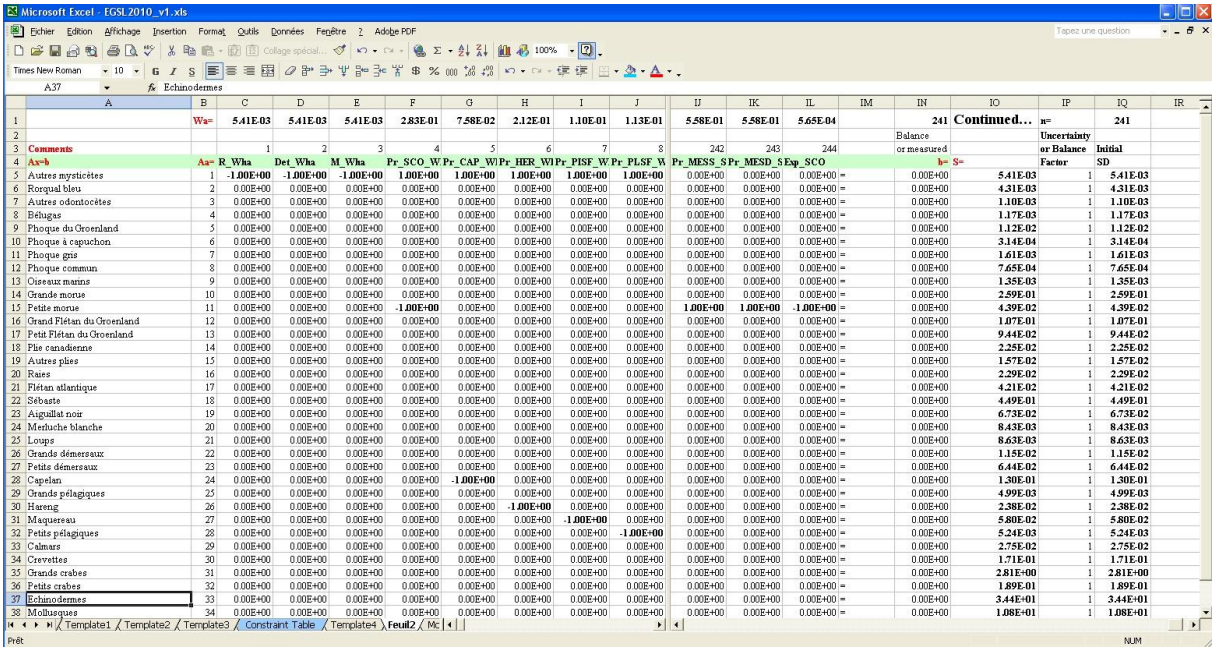
Annexe 1 : Suite.

Nom de groupe	Espèces principales
Autres espèces de macrozooplancton	Chætognates (principalement *Sagitta elegans*, *Pseudosagitta maxima*, et *Eukrohnia hamata*), cnidaires (principalement *Aglantha digitalis*, *Dimophyes arctica*, et *Obelia* spp.), cténophores (principalement *Beroe* spp.), mollusques (gastéropodes, principalement *Clione limacina* et *Limacina helicina*), larves de décapodes, polychètes (principalement *Tomopteris* spp.), tuniciers > 5 mm, ichtyoplancton
Mésozooplancton de surface (0-100 m de profondeur; composante active)	Copépodes (principalement *Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus* et *Oithona similis*), tuniciers < 5 mm, méroplancton
Mesozooplancton profond (100-320 m de profondeur; composante inactive, en diapause)	Copépodes (*Calanus finmarchicus* et *C. hyperboreus*)
Phytoplancton	Diatomées (*Chaetoceros affinis*, *Chaetoceros* spp., *Fragilariopsis oceanica*, *F. cylindrus*, *Leptocylindrus minimus*, *Thalassiiosira bioculata*, *T. nordenskioldii*, *T. pacifica*, *T. punctigera*), mélange d'organismes autotrophes et mixotrophes incluant Cryptophytes, dinoflagellés, Prasinophytes, Prymnésiophytes, et *Stombidium* spp. mixotrophes
Détritus	Matière organique particulaire, incluant de grosses particules (carcasses d'animaux et débris de plantes terrigènes ou côtières) et des particules fines (provenant principalement d'organismes planctoniques, incluant les fèces, mues, agrégats de phytoplancton et bactéries)

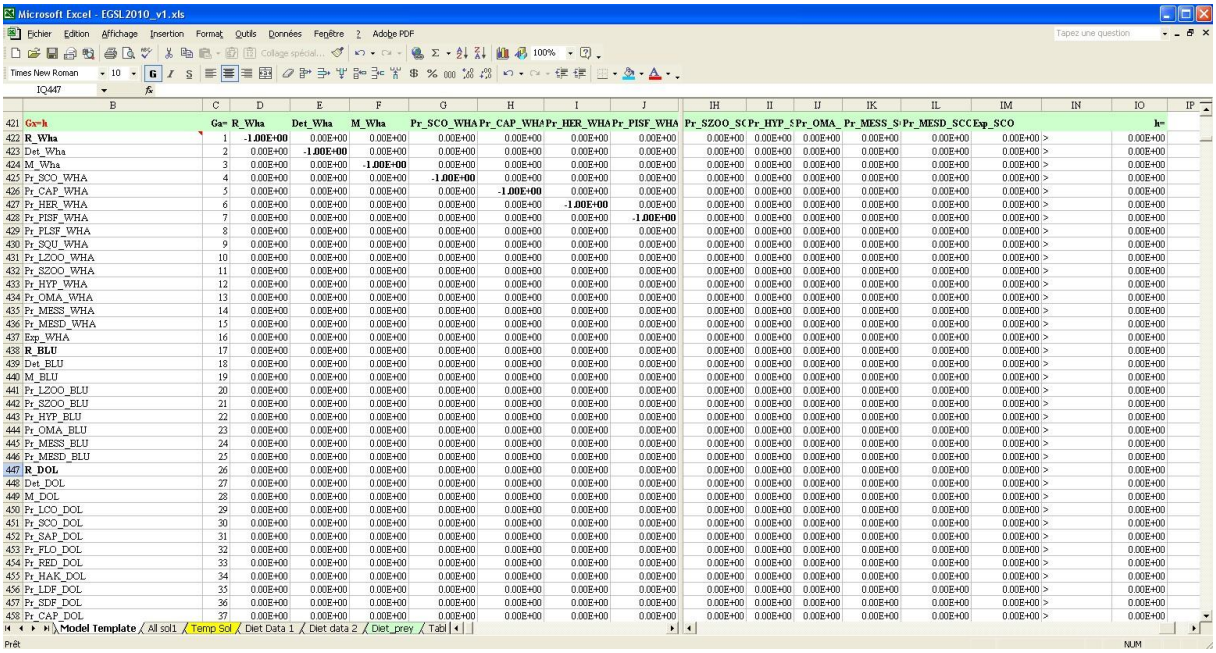
Annexe 2 : Flux (en t km^{-2} an^{-1}; 787 flux) estimés par la modélisation inverse.

Flux	Description
Respiration (44 flux)	Respiration du groupe *y*. Les bactéries faisant partie du groupe des détritus, les détritus ont une valeur de respiration.
Égestion (41 flux)	Flux du groupe *y* vers les détritus (flux détritique ou nourriture non-assimilée). Pas d'égestion pour le mésozooplancton de profondeur, le phytoplancton (inclus dans la mortalité) ou les détritus.
Autres causes de mortalité (43 flux)	Mortalité naturelle autre que la prédation du groupe *y* incluant les maladies et les autres causes naturelles de mortalité (flux vers les détritus). Pas de mortalité pour les détritus.
Prédation (616 flux)	Prédation du groupe *x* par le groupe *y* basée sur la composition du régime alimentaire de chaque groupe.
Export (32 flux)	Export (incluant les captures) du groupe *y* à l'extérieur du système. Pas d'export pour certains groupes (baleine bleue, phoque commun, échinodermes, polychètes, autres invertébrés benthiques, zooplancton et phytoplancton).
Advection (8 flux)	Pour le zooplancton, le phytoplancton et les détritus, le terme "advection" est introduit. C'est un flux résiduel entrant ou sortant requis, si nécessaire, pour équilibrer les modèles dans le but de reproduire le transport passif d'organismes par la circulation estuarienne (Runge et Simard 1990).
Flux de la surface vers le mésozooplancton de profondeur (1 flux)	Flux du mésozooplancton de surface (*x*) vers le mésozooplancton de profondeur (*y*) pour reproduire l'hivernage de la population de surface en profondeur.
Pertes métaboliques du mésozooplancton de profondeur (1 flux)	Pertes métaboliques associées à la diminution du poids sec moyen pendant l'hiver (Plourde *et al*. 2003).
Production phytoplanctonique (1 flux)	Production phytoplanctonique brute (i.e., production primaire mesurée).

Annexe 3 : Représentation simplifiée de la matrice A des équations d'égalité ([277 x 787], illustration du haut) et de la matrice G des équations d'inégalité ou contraintes ([2040 x 787], illustration du bas).



	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	IJ	IK	IL	IM	IN	IO	IP	IQ	IR
1		Wa=	5.41E-03	5.41E-03	5.41E-03	2.83E-01	7.58E-02	2.12E-01	1.10E-01	1.13E-01	5.58E-01	5.58E-01	5.65E-04		241	Continued…	n=	241	
2															Balance		Uncertainty		
3	Comments		1	2	3	4	5	6	7	8	242	243	244		or measured		or Balance	Initial	
4	Ax=b	Aa=	R_Wha	Det_Wha	M_Wha	Pr_SCO_W	Pr_CAP_W	Pr_HER_W	Pr_PISF_W	Pr_PLSF_W	Pr_MESS_S	Pr_MESD_S	Exp_SCO		b=	S=	Factor	SD	
5	Autres mysticètes	1	-1.00E+00	-1.00E+00	-1.00E+00	1.00E+00	1.00E+00	1.00E+00	1.00E+00	1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	5.41E-03	1	5.41E-03	
6	Rorqual bleu	2	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	4.31E-03	1	4.31E-03	
7	Autres odontocètes	3	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.10E-03	1	1.10E-03	
8	Bélugas	4	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.17E-03	1	1.17E-03	
9	Phoque du Groenland	5	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.12E-02	1	1.12E-02	
10	Phoque à capuchon	6	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	3.14E-04	1	3.14E-04	
11	Phoque gris	7	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.61E-03	1	1.61E-03	
12	Phoque commun	8	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	7.65E-04	1	7.65E-04	
13	Oiseaux marins	9	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.35E-03	1	1.35E-03	
14	Grande morue	10	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	2.59E-01	1	2.59E-01	
15	Petite morue	11	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	1.00E+00	1.00E+00	-1.00E+00 =		0.00E+00	4.39E-02	1	4.39E-02	
16	Grand Flétan du Groenland	12	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.07E-01	1	1.07E-01	
17	Petit Flétan du Groenland	13	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	9.44E-02	1	9.44E-02	
18	Plie canadienne	14	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	2.25E-02	1	2.25E-02	
19	Autres plies	15	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.57E-02	1	1.57E-02	
20	Raies	16	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	2.29E-02	1	2.29E-02	
21	Flétan atlantique	17	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	4.21E-02	1	4.21E-02	
22	Sébaste	18	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	4.49E-01	1	4.49E-01	
23	Aiguillat noir	19	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	6.73E-02	1	6.73E-02	
24	Merluche blanche	20	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	8.43E-03	1	8.43E-03	
25	Loups	21	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	8.63E-03	1	8.63E-03	
26	Grands démersaux	22	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.15E-02	1	1.15E-02	
27	Petits démersaux	23	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	6.44E-02	1	6.44E-02	
28	Capelan	24	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.30E-01	1	1.30E-01	
29	Grands pélagiques	25	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	4.99E-03	1	4.99E-03	
30	Hareng	26	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	2.38E-02	1	2.38E-02	
31	Maquereau	27	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	5.80E-02	1	5.80E-02	
32	Petits pélagiques	28	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	5.24E-03	1	5.24E-03	
33	Calmars	29	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	2.75E-02	1	2.75E-02	
34	Crevettes	30	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.71E-01	1	1.71E-01	
35	Grands crabes	31	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	2.81E+00	1	2.81E+00	
36	Petits crabes	32	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.89E-01	1	1.89E-01	
37	Echinodermes	33	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	3.44E+01	1	3.44E+01	
38	Mollusques	34	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00 =		0.00E+00	1.08E+01	1	1.08E+01	



	B	C	D	E	F	G	H	I	J	IH	II	IJ	IK	IL	IM	IN	IO	IP
421	Gx=h	Ga=	R_Wha	Det_Wha	M_Wha	Pr_SCO_WHA	Pr_CAP_WHA	Pr_HER_WHA	Pr_PISF_WHA	Pr_SZOO_SC	Pr_HYP_S	Pr_OMA_	Pr_MESS_S	Pr_MESD_SCC	Exp_SCO		h=	
422	R_Wha	1	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
423	Det_Wha	2	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
424	M_Wha	3	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
425	Pr_SCO_WHA	4	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
426	Pr_CAP_WHA	5	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
427	Pr_HER_WHA	6	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
428	Pr_PISF_WHA	7	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	-1.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
429	Pr_PLSF_WHA	8	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
430	Pr_SQU_WHA	9	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
431	Pr_LZOO_WHA	10	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
432	Pr_SZOO_WHA	11	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
433	Pr_HYP_WHA	12	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
434	Pr_OMA_WHA	13	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
435	Pr_MESS_WHA	14	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
436	Pr_MESD_WHA	15	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
437	Exp_WHA	16	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
438	R_BLU	17	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
439	Det_BLU	18	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
440	M_BLU	19	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
441	Pr_LZOO_BLU	20	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
442	Pr_SZOO_BLU	21	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
443	Pr_HYP_BLU	22	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
444	Pr_OMA_BLU	23	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
445	Pr_MESS_BLU	24	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
446	Pr_MESD_BLU	25	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
447	R_DOL	26	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
448	Det_DOL	27	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
449	M_DOL	28	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
450	Pr_LCO_DOL	29	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
451	Pr_SCO_DOL	30	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
452	Pr_SAP_DOL	31	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
453	Pr_FLO_DOL	32	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
454	Pr_RED_DOL	33	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
455	Pr_HAK_DOL	34	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
456	Pr_LDF_DOL	35	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
457	Pr_SDF_DOL	36	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	
458	Pr_CAP_DOL	37	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00	>	0.00E+00	