



Pêches et Océans
Canada

Fisheries and Oceans
Canada

Sciences des écosystèmes
et des océans

Ecosystems and
Oceans Science

Secrétariat canadien des avis scientifiques (SCAS)

Document de recherche 2023/047

Région du Québec

Modèle de population intégrée des bélugas (*Delphinapterus leucas*) de l'estuaire du Saint-Laurent

M. Tim. Tinker¹, Arnaud Mosnier², Anne P. St-Pierre², Jean-François Gosselin², Stéphane Lair², Robert Michaud², Véronique Lesage²

¹ Nhydra Ecological Consulting
St. Margaret's Bay (Nouvelle-Écosse) B3Z

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

Avant-propos

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

Publié par :

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

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



© Sa Majesté le Roi du chef du Canada, représenté par le ministre du
ministère des Pêches et des Océans, 2024

ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-72096-8 N° cat. Fs70-5/2023-047F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Tinker, M.T., Mosnier, A., St-Pierre, A.P., Gosselin, J.-F., Lair, S., Michaud, R. et Lesage, V. 2024. Modèle de population intégrée des bélugas (*Delphinapterus leucas*) de l'estuaire du Saint-Laurent. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2023/047. iv + 65 p.

Also available in English:

Tinker, M.T., Mosnier, A., St-Pierre, A.P., Gosselin, J.-F., Lair, S., Michaud, R. and Lesage, V. 2024. An Integrated Population Model for St. Lawrence Estuary Belugas (Delphinapterus leucas). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2023/047. iv + 61 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
MÉTHODES.....	3
SOURCES DE DONNÉES.....	3
Données tirées des relevés aériens.....	4
Données sur les carcasses.....	4
Données tirées des relevés à l'aide d'une embarcation.....	5
Autres sources de données	5
APERÇU DU MODÈLE.....	6
MODÈLE DE PROCESSUS.....	6
DYNAMIQUE HISTORIQUE ET RÉCENTE	11
MODÈLE DE DONNÉES	13
A PRIORI DU MODÈLE	17
AJUSTEMENT DU MODÈLE.....	18
SIMULATION DE LA DYNAMIQUE POUR LES SCÉNARIOS FUTURS	19
RÉSULTATS.....	20
ANALYSES RÉTROSPECTIVES.....	20
ANALYSES PROSPECTIVES : SEUILS DE GESTION ET SCÉNARIOS FUTURS	23
DISCUSSION.....	24
REMERCIEMENTS	28
RÉFÉRENCES CITÉES	29
TABLEAUX	35
FIGURES	40
ANNEXE 1. DONNÉES SUR LES CARCASSES ÉCHOUÉES UTILISÉES POUR L'AJUSTEMENT DU MODÈLE DE POPULATION INTÉGRÉ.....	52
ANNEXE 2. DONNÉES SUR LA PROPORTION D'INDIVIDUS GRIS PROVENANT DES RELEVÉS À PARTIR D'UNE EMBARCATIION	54
ANNEXE 3. FIGURES SUPPLÉMENTAIRES	55

RÉSUMÉ

Les bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent (ESL) forment une population remontant à la glaciation du Wisconsin qui comptait probablement 10 000 individus ou plus au milieu des années 1800. En raison d'une chasse intensive qui a débuté dans les années 1700 et de la dégradation de l'environnement, la population a décliné considérablement dans les années 1980, ce qui a mené à leur classification comme espèce en voie de disparition par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada en 1983 et à la mise en œuvre d'une série de programmes de surveillance de la santé, de la démographie et de la dynamique de la population. Les bélugas de l'ESL sont exposés à de multiples facteurs de stress, dont les contaminants environnementaux, la réduction de proies, la prolifération d'algues toxiques, le bruit des navires et divers autres facteurs de risque. Nous avons compilé les jeux de données disponibles sur les tendances en matière d'abondance, les profils de mortalité, la cause de décès et la structure par âge. Nous avons utilisé ces données pour mettre au point et adapter un modèle de population intégratif dans le but d'évaluer l'état actuel et les tendances de la population de béluga de l'ESL, d'estimer le risque de quasi-extinction selon différents scénarios et d'établir de nouvelles cibles de rétablissement de cette population en voie de disparition. Le modèle de processus consistait en un modèle étagé de matrice de projection qui intégrait les différences d'âge et de sexe dans les processus de survie et de reproduction. Nous avons utilisé des méthodes hiérarchiques bayésiennes pour estimer la variation des indices vitaux selon le temps et la densité en les adaptant simultanément aux données des relevés aériens (à l'aide de méthodes visuelles et photographiques), aux données sur la structure par âge de la population vivante et les animaux morts (selon l'estimation de l'âge des carcasses échouées) et aux analyses de la cause de décès concernant les fréquences relatives de mortalité naturelle, de mortalité due à la chasse et de mortalité dystocique ou post-partum chez les femelles reproductrices adultes. Nous avons trouvé des données probantes sur l'augmentation de la mortalité liée à la densité et la mortalité indépendante de la densité (MID) au 20^e siècle, qui ont empêché la population de croître à nouveau après l'arrêt de la chasse en 1979. Les résultats de notre modèle ont fait état de tendances complexes de mortalité selon l'âge et le sexe au cours des dernières décennies : par exemple, les risques de MID touchant les animaux plus âgés ont diminué entre 2010 et 2018, ce qui pourrait indiquer une diminution des taux de cancer associés à une exposition moindre aux contaminants. Cette diminution entraîne une tendance à la hausse de l'abondance. En revanche, la mortalité liée à la densité des veaux a augmenté au cours de cette période, de même que la mortalité dystocique ou post-partum chez les femelles gestantes, ce qui a entraîné une diminution de la proportion de jeunes dans la population vivante, alors que la proportion de jeunes dans les animaux morts a augmenté. Ces variations démographiques, combinées à une hausse des risques de MID après 2018, ont entraîné une tendance à la stabilisation de l'abondance après 2018 et à un début éventuel de déclin, bien que la tendance actuelle soit aléatoire en raison d'un niveau accru d'incertitude typique de la fin d'une série chronologique.

INTRODUCTION

Le béluga (*Delphinapterus leucas*) de l'estuaire du Saint-Laurent (ESL) est une population remontant à la glaciation du Wisconsin qui s'est probablement établie dans l'ESL il y a 10 000 à 12 000 ans, lorsque la mer de Champlain recouvrait la majeure partie des basses-terres du Saint-Laurent (Harington 2008). La population semble limiter ses déplacements saisonniers : elle reste dans l'ESL toute l'année, bien qu'une partie de ses membres se déplacent vers le nord-ouest du golfe du Saint-Laurent pendant l'hiver; voir Mosnier *et al.* (2015) pour une revue. Même si la taille maximale de la population est incertaine, les données historiques de récolte et la modélisation laissent entendre que la population comptait probablement de 8 000 à 10 000 individus à la fin du 19^e siècle (Reeves et Mitchell 1984; Mosnier *et al.* 2015). L'exploitation intense a considérablement réduit la population, qui a été estimée à quelques centaines d'individus à la fin des années 1970 (Pippard et Malcolm 1978; Sergeant et Hoek 1988; Kingsley 1998). Ces résultats ont conduit à leur classification comme espèce en voie de disparition par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada en 1983 (Pippard 1985) et à la mise en œuvre d'une série de programmes visant à surveiller la santé, la démographie et la dynamique de la population (MPO 2014; Lesage 2021; voir aussi ci-dessous). Ces programmes ont été rigoureusement maintenus au fil du temps, ce qui a mené à la constitution de l'un des plus longs ensembles de données à multiples facettes pour un cétacé. Le béluga de l'ESL est ainsi la population de bélugas (Norman *et al.* 2022) et l'une des populations de cétacés les mieux surveillées dans le monde.

À la suite de l'interdiction de la chasse au béluga en 1979, la population a continué à montrer peu de signes de rétablissement. Même si le taux de mortalité des adultes semblait comparable à celui des populations de l'Arctique et que le taux d'émigration était minime, le taux de recrutement était jugé faible et désigné comme étant la cause probable de la stagnation apparente de la population (Hammill *et al.* 2007). Ces observations donnent à penser que des facteurs de stress anthropiques ou des conditions environnementales sous-optimales associées au climat local, ou les deux, ont restreint la croissance démographique au début des années 1980 (Lesage 2021). Dans les années 1980, les programmes de surveillance ont confirmé que la population était petite (Kingsley 1998) et qu'elle comptait parmi les populations marines les plus contaminées de la planète (Martineau *et al.* 1987 et 1994; Wagemann *et al.* 1990; Béland *et al.* 1993; Lebeuf 2009). Elle affiche une incidence de tumeurs et d'autres lésions graves beaucoup plus élevée que celle observée dans toute autre population de mammifères sauvages (Béland *et al.* 1993; De Guise *et al.* 1994).

Les bélugas de l'ESL sont exposés à de multiples facteurs de stress en plus des contaminants, ce qui pourrait compliquer la recherche de l'unique cause de leur absence apparente de rétablissement (Beauchesne *et al.* 2020; Lesage 2021). Ils vivent dans une importante voie maritime vers le centre de l'Amérique du Nord et sont régulièrement exposés au bruit des navires et à la présence de plusieurs traversiers, d'embarcations récréatives et d'une industrie d'observation des baleines très développée dans leur habitat (Simard *et al.* 2010 et 2014; McQuinn *et al.* 2011; Gervaise *et al.* 2012; Chion *et al.* 2021). Ces activités et les bruits connexes peuvent perturber les activités normales des bélugas et réduire les possibilités qu'ont les femelles de maintenir le contact avec leur nouveau-né (Richardson *et al.* 2013; Erbe *et al.* 2018; Southall *et al.* 2021; Vergara *et al.* 2021). La surpêche ainsi que la variabilité et le réchauffement du climat ont modifié la structure des communautés de nombreux écosystèmes, dont l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (Worm et Myers 2003; Savenkoff *et al.* 2007; Cairns *et al.* 2014). Ces facteurs, combinés à l'augmentation de la population de concurrents potentiels, comme le phoque gris (*Halichoerus grypus*) et le phoque du Groenland (*Pagophilus groenlandicus*) [Hammill et Sauvé 2017], ont probablement modifié la trophodynamique du

Saint-Laurent (Savenkoff *et al.* 2007). Ces facteurs influent potentiellement sur la qualité des proies et leur disponibilité pour les bélugas de l'ESL (Lesage *et al.* 2020). Des algues toxiques prolifèrent de façon sporadique dans l'estuaire du Saint-Laurent. En 2008, la mortalité de plusieurs espèces marines, dont le béluga, à la suite d'un événement bien documenté, a mis en évidence la vulnérabilité de la population à de tels événements stochastiques (Starr *et al.* 2017).

Une importante mortalité de veaux nouveau-nés (égale à cinq ou six fois les valeurs habituelles) en 2012 a soulevé de nouvelles inquiétudes sur l'état de la population. On a alors entrepris un examen approfondi de plusieurs séries chronologiques disponibles pour documenter l'évolution de leur santé, la dynamique de la population et les diverses menaces au fil du temps (MPO 2014). Dans le cadre de cet exercice, on a mis en œuvre, dans un cadre bayésien, un modèle de dynamique de la population intégrant plusieurs sources de données issues de programmes de surveillance à long terme pour fournir un contexte biologiquement plausible des changements démographiques observés (Mosnier *et al.* 2015). Cette analyse a indiqué que plusieurs aspects de la démographie des bélugas de l'ESL avaient changé au fil des années. La population est passée d'un état stable à un état instable vers 1999, alors que la variabilité interannuelle de la mortalité des veaux s'est apparemment accrue. On a également estimé que la proportion de juvéniles au sein de la population était plus faible durant la dernière période (33 % contre 42 % avant 1999), alors que les cycles reproductifs des femelles avaient changé vers la fin de la série chronologique (la mortalité des veaux étant anormalement élevée), avec des pics tous les deux ans et environ 50 % des femelles gestantes, au lieu du cycle normal de trois ans et du tiers des femelles en gestation chaque année. Par conséquent, et compte tenu de l'estimation de faible abondance obtenue en 2009 (Gosselin *et al.* 2014), le modèle a prédit une évolution de la population, qui était stable ou affichait une tendance légèrement à la hausse entre 1990 et 2002 ($\sim 0,13$ % année⁻¹), pour afficher une tendance à la baisse ($\sim -1,13$ % année⁻¹) entre 2003 et 2012 (Mosnier *et al.* 2015).

Les raisons de ce déclin apparent et de l'augmentation de la mortalité des veaux étaient incertaines (MPO 2014; Lesage 2021). Le déclin prévu par le modèle coïncidait avec des périodes de chaleur extrême dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (Galbraith *et al.* 2022). Les effets sur la trophodynamique et la structure des communautés de ces écosystèmes demeurent nébuleux. Durant la même période, nous avons observé une diminution de la quantité d'acides gras essentiels dans le lard du béluga de l'ESL, ce qui semble indiquer une détérioration de l'état corporel au cours des dernières années (Bernier-Graveline *et al.* 2021). Alors que certaines substances toxiques telles que les BPC et les DDT ont diminué dans l'environnement et les tissus des bélugas après leur interdiction (Lebeuf *et al.* 2014a), d'autres, comme les produits ignifuges polybromés (PBDE), ont augmenté de manière exponentielle dans l'environnement et sont à leur maximum dans les tissus des bélugas (De Wit 2002; Lebeuf *et al.* 2014a et 2014b; Simond *et al.* 2017). Le trafic maritime est demeuré élevé dans de nombreuses parties de l'habitat du béluga de l'ESL, sans indication de diminution au fil du temps (Ménard *et al.* 2014). Les activités visant les bélugas qui pourraient nuire à la mise bas ou à la lactation ont augmenté dans les secteurs utilisés particulièrement par les femelles et leurs veaux, ce qui pourrait perturber les comportements essentiels (Ménard *et al.* 2014; Lair *et al.* 2016). Les analyses nécropsiques des carcasses récupérées ont révélé une augmentation apparente de la mortalité chez les femelles adultes associée à des complications dystociques ou post-partum à la naissance (Lair *et al.* 2016). Parallèlement, d'autres facteurs semblaient incompatibles avec une population en déclin, notamment le fait que l'incidence des cancers diminuait chez les animaux nés à partir des années 1970 (Lair *et al.* 2016), ce qui a probablement augmenté le taux de survie des adultes (Lesage 2021).

Depuis la dernière évaluation effectuée en 2013 (MPO 2014), plusieurs relevés aériens ont été réalisés pour estimer l'abondance des bélugas. Des données supplémentaires ont été acquises

sur la santé et la démographie ainsi que sur les facteurs environnementaux et les menaces (p. ex. examinées dans Lesage 2021; voir aussi St-Pierre *et al.* 2023). Selon une analyse de la viabilité de la population incorporant les BPC comme indicateur des charges de contaminants, les effets du bruit sur l'accès aux proies et l'abondance de celles-ci comme menaces au rétablissement, la hausse des températures à la surface de la mer pendant les mois d'été devrait affecter la survie des veaux, tandis que la biomasse des harengs au printemps et des espèces benthiques ainsi que l'étendue et le volume de la glace de mer devraient y contribuer (Williams *et al.* 2021). La disponibilité des proies et d'autres facteurs environnementaux n'ont pas été de bons indicateurs de la mortalité et de la fécondité des femelles adultes, ce qui laisse supposer que de tels effets sur la survie ou le succès de la reproduction seraient probablement dus à des changements extrêmes de l'état corporel des femelles adultes. Williams *et al.* (2021) ont conclu que pour que la population puisse augmenter et surmonter les effets négatifs du réchauffement climatique, il faut prendre des mesures relativement aux trois facteurs de stress. Il est également devenu évident, d'après cette analyse, que les cibles de rétablissement établies à un taux de croissance de 2 % par année et qu'une population de 7 000 individus (c.-à-d. 70 % de la taille historique) d'ici 2100 étaient peu susceptibles d'être atteintes, même selon les scénarios les plus optimistes (Williams *et al.* 2021).

Dans la présente étude, nous avons pour objectif d'évaluer l'état actuel et les tendances de la population de bélugas de l'ESL, d'estimer le risque de quasi-extinction selon différents scénarios et d'établir de nouvelles cibles de rétablissement de cette population en voie de disparition en utilisant les meilleures données dont nous disposons. Nous avons mis à jour le modèle précédent (Mosnier *et al.* 2015) de plusieurs façons. Par exemple, nous avons prolongé la série chronologique incorporée dans le modèle précédent à 2022 et inclus les estimations de la taille de la population obtenues à partir de relevés aériens visuels et photographiques fondés sur des analyses récentes (St-Pierre *et al.* 2023). Nous avons aussi incorporé plusieurs nouvelles sources de données, dont l'âge à la mort à partir des carcasses; le modèle de processus est maintenant plus finement structuré par âge et comprend la dépendance à la densité, est élargi pour y inclure les mâles et non seulement les femelles, comprend plusieurs causes de décès et permet d'examiner l'incidence de différents scénarios sur le rétablissement et le risque de quasi-extinction. Nous nous attendions donc à obtenir de nouveaux renseignements sur les processus démographiques et les facteurs qui influent sur le rétablissement de la population de bélugas de l'ESL.

MÉTHODES

SOURCES DE DONNÉES

La démographie et la dynamique de la population de bélugas de l'ESL sont surveillées depuis les années 1980 dans le cadre de trois programmes principaux. D'abord, des relevés aériens photographiques et visuels systématiques couvrant l'ensemble de l'habitat estival du béluga de l'ESL sont effectués régulièrement depuis 1988 pour suivre l'abondance (révisés dans St-Pierre *et al.* 2023). Les mesures de la longueur des animaux dans les photographies prises lors de ces relevés ont été utilisées pour surveiller la composition de la population par phase : les animaux dont la longueur du corps était égale ou inférieure à 0,5 fois celle des animaux nageant à proximité ont été considérés comme des veaux nouveau-nés ou d'un an (Gosselin *et al.* 2014; St-Pierre *et al.* 2023). Deuxièmement, un programme utilisant une méthodologie cohérente de surveillance du nombre de carcasses de bélugas échouées, de leur âge et de leur sexe est en place depuis 1983 (Lesage *et al.* 2014; Lair *et al.* 2015; Lesage 2021). Des nécropsies complètes de presque toutes les carcasses relativement fraîches récupérées dans le cadre de ce programme ont également permis un examen systématique et approfondi des pathologies et

le diagnostic des causes de décès (Lair *et al.* 2016). Enfin, des relevés à partir d'embarcations réalisés chaque année depuis 1989 pour la photo-identification des bélugas ont fourni des indices annuels de la proportion de veaux et de juvéniles dans la population des bélugas de l'ESL (Michaud 2014).

Données tirées des relevés aériens

Des relevés photographiques de transects par bandes ont fourni des estimations de l'abondance et de la composition par âge tous les 3 à 5 ans entre 1988 et 2009, avec un écart de 10 ans entre 2009 et le plus récent relevé réalisé en 2019 (St-Pierre *et al.* 2023). Le relevé de 1988 a été rejeté en raison de nombreux problèmes relatifs à sa conception et à ses résultats (Gosselin *et al.* 2014), ce qui n'a donné que huit estimations d'abondance pour l'analyse actuelle (St-Pierre *et al.* 2023). Pour ce qui est de la composition par âge, nous avons compté le nombre de veaux nouveau-nés et d'un an (âgés de 0 à 1 an) observés dans les photos à des fins de comparaison avec le nombre d'animaux plus âgés. Les nouveau-nés et les jeunes d'un an sont plus petits et foncés. On les distingue donc clairement sur les photos, bien que cette coloration puisse également causer un certain degré de biais négatif sur le plan de la détection. Inversement, les nouveau-nés et les jeunes d'un an passent probablement une plus grande partie de leur temps près de la surface que les adultes, ce qui pourrait causer un biais positif sur le plan de la disponibilité. À l'heure actuelle, il n'existe aucun moyen de déterminer l'équilibre relatif entre ces biais concurrents ou l'incertitude qui y est associée, ce qui fait en sorte que, pour l'ajustement du modèle, nous avons traité le nombre brut de nouveau-nés et de jeunes d'un an par rapport aux animaux plus âgés et comme échantillon binomial non corrigé.

Des relevés visuels de transects linéaires ont été entrepris en 2001 et menés régulièrement (tous les 1 à 3 ans), souvent en reproduisant plusieurs relevés chaque année (St-Pierre *et al.* 2023). Cet ensemble de données composé de 51 relevés a été réalisé au cours de 13 années de relevés entre 2001 et 2022 (St-Pierre *et al.* 2023). Des écarts dans les estimations d'abondance entre les relevés photographiques et visuels (voir St-Pierre *et al.* 2023) nous ont amenés à les considérer comme deux sources indépendantes de données pour l'ajustement du modèle, la pondération relative de chacune (à titre de contribution à la probabilité du modèle) étant déterminée en fonction des estimations de variance associées.

Données sur les carcasses

Un total de 606 bélugas ont été déclarés morts entre 1983 et 2022, y compris 283 qui ont été entièrement autopsiés (annexe I; Lair *et al.* 2016; Lesage 2021; S. Lair, données non publiées). L'âge de 544 baleines, qui a été estimé à partir du nombre de groupes de couches d'accroissement (GCA) dans la dentine (voir Lesage *et al.* 2014), a ainsi été déterminé. Il y avait 61 autres carcasses dont l'âge n'a pas été déterminé : pour 30 d'entre elles, des catégories d'âge (adultes, juvéniles ou nouveau-nés) leur ont été attribuées en fonction d'autres mesures, y compris la longueur corporelle (< 3 m : juvénile; > 3,5 m : femelle adulte; > 3,8 m : mâle adulte; < 1,80 m : nouveau-né; Lesage *et al.* 2014), couleur (blanc/blanc cassé : adulte), absence de dents (adultes âgés) ou appareil reproducteur (spermatogenèse et taille des testicules chez les mâles; présence de *corps* dans les ovaires chez les femelles). Nous n'avons observé aucun biais apparent dans la composition par classe d'âge entre ces deux groupes. Pour l'ajustement du modèle, nous avons donc restreint l'analyse aux animaux échantillonnés à l'aide des estimations de GCA.

La principale cause de décès peut généralement être déterminée dans la majorité (~75 %) des animaux morts faisant l'objet de nécropsies complètes (Lair *et al.* 2016). Les complications dystociques et post-partum en tant que principales causes de mortalité ont été entrées dans le modèle comme étant le nombre de cas par rapport au nombre de carcasses de femelles à

maturité sexuelle examinées chaque année (Lair *et al.* 2016; Lair, données non publiées). Dans les cas où une femelle morte avait un veau *in utero*, seule la femelle était considérée comme un cas. Nous avons supposé que le veau ne serait pas représenté dans l'ensemble de données sur les carcasses échouées. Les femelles présentant des complications post-partum, mais sans veau *in utero*, ont été considérées comme ayant mis bas un veau non viable, que nous avons supposé pouvoir être représenté dans l'ensemble de données sur les carcasses échouées (sous réserve des probabilités de détection de la carcasse).

Une dernière source d'information a été tirée des données sur les carcasses, soit la relation empirique entre la couleur (gris contre blanc ou blanc cassé) et l'âge. Nous avons adapté un modèle de régression logistique simple avec des termes linéaires et quadratiques à l'ensemble de données de couleur (gris = 1, blanc ou blanc cassé = 0) par rapport à l'âge. Le modèle a fourni une excellente compatibilité avec les données ($R^2 > 0,95$). La relation fonctionnelle estimée nous a permis de déduire de façon probabiliste la proportion d'individus d'un âge donné qui serait gris. Nous avons utilisé cette fonction pour relier les estimations visuelles de la proportion d'individus gris dans divers ensembles de données (voir ci-dessous) à la structure par âge estimée par le modèle.

Données tirées des relevés à l'aide d'une embarcation

Un programme visant divers objectifs, principalement la photo-identification des bélugas de l'ESL, est mené chaque année depuis 1989, suivant un protocole de relevé cohérent explicitement décrit ailleurs (Michaud 2014). En bref, ces relevés ont porté sur la partie centrale de l'habitat d'été du béluga entre le début de juin et la mi-octobre, alternant entre les secteurs pour échantillonner tous les segments de la population et la variété des habitats utilisés par le béluga en été. Lorsqu'un troupeau était aperçu, des données sur sa composition et son comportement étaient acquises au cours des 15 premières minutes tout en restant à une distance de 300 à 500 m du troupeau, puis toutes les 30 minutes jusqu'à la fin de la rencontre, habituellement de 2 à 4 heures plus tard. Les membres du troupeau étaient classés comme nouveau-nés (< 1 an), bleuvets (de 1 à 2 ans), juvéniles (gris) ou adultes (blanc ou blanc cassé). Un indice annuel de la proportion de veaux nouveau-nés et d'animaux gris (catégories bleuvet et juvénile combinées) a été déterminé pour chaque année entre 1989 et 2021, conformément à la méthodologie décrite dans Michaud (2014). Seule la proportion d'individus gris a été utilisée dans le modèle (annexe 2), car la faible proportion de veaux (de 1 à 4 %) obtenus par Michaud (2014) laisse supposer que la sous-estimation systématique de leur occurrence est probablement due à leur petite taille, leur couleur foncée et la proximité des femelles.

Autres sources de données

Le modèle intègre également des données provenant de trois autres sources. Nous avons estimé la structure étagée du béluga de l'ESL en 1938-1939 en fonction du sexe, de la longueur, de la couleur et de la maturité sexuelle d'un échantillon de 161 bélugas chassés dans l'ESL (Vladykov 1944). Nous avons utilisé le nombre d'individus gris par rapport au nombre total d'animaux chassés (à l'exception des veaux nouveau-nés, qui ont été considérés comme potentiellement biaisés) comme échantillon binomial de la répartition de l'âge de la population vivante.

Nous avons utilisé les données annuelles sur les captures de 1866 à 1979 pour déduire la dynamique historique et fournir un contexte pour les récentes tendances démographiques. Les données recueillies jusqu'en 1960, qui ont été extraites directement de Reeves et Mitchell (1984, tableau VII), comprenaient un taux moyen d'animaux abattus et perdus de 0,2. Les données de la période allant de 1960 à 1979 (c'est-à-dire jusqu'à ce que la chasse soit

officiellement interdite) ont été plus difficiles à déterminer avec précision. Laurin (1982) et Pippard et Malcolm (1978) ont signalé qu'au moins 20 bélugas ont été abattus par année après 1960 jusqu'aux années 1970 et qu'un petit nombre d'animaux (21 sur 7 ans) ont été pris dans les années 1960 au moyen de la pêche à la fascine (voir Reeves et Mitchell 1984). Nous avons ajouté à ces chiffres cinq baleines chaque année pour tenir compte du nombre minimal d'animaux abattus et perdus déclarés par Laurin (1982).

Enfin, nous avons examiné les indices à long terme (date de début : 1969 à 1990) de cinq facteurs environnementaux concernant leur relation éventuelle avec le taux de mortalité des veaux nouveau-nés selon les résultats d'une étude précédente (Williams *et al.* 2021). Les indices comprenaient la durée de la période sous couvert de glace (en jours) dans l'ESL, le volume de glace (maximum saisonnier) et la température moyenne de l'eau à 200 m dans le golfe du Saint-Laurent (Galbraith *et al.* 2022), la biomasse de capelan moyenne dans le nord du golfe du Saint-Laurent (biomasse échantillonnée standard; Duplisea *et al.* 2020) et la biomasse de hareng reproducteur de printemps dans le sud du golfe du Saint-Laurent. (Rolland *et al.* 2022) Toutes les variables ci-dessus ont été centrées et mises à l'échelle en fonction de la variance de l'unité avant l'ajustement du modèle.

APERÇU DU MODÈLE

Nous avons utilisé un modèle de population intégré pour analyser les tendances démographiques au sein de la population de bélugas de l'ESL. Bien que nous nous intéressions aux facteurs de la dynamique de la population de bélugas au cours des dernières décennies (des années 1980 à aujourd'hui), nous avons prolongé notre étude pour qu'elle couvre une période beaucoup plus longue (de 1865 à 2022) afin de mieux comprendre l'abondance potentielle historique et de nous assurer que notre modèle a été initialisé avec une structure par âge et sexe réaliste (la longue espérance de vie des bélugas signifie que la structure par âge de l'assemble des animaux morts tient compte des processus démographiques au cours du demi-siècle précédent). Notre modèle de processus incorporait à la fois la structure par âge et par sexe, avec un mélange de classes d'âge d'un an et de plusieurs années, de manière à fournir un nombre d'étapes analytiquement raisonnable pour ce mammifère à longue durée de vie, tout en permettant le traitement réaliste des tendances fondées sur l'âge en matière d'abondance et de survie. Nous avons évalué les effets de plusieurs sources de mortalité sur la dynamique de la population, y compris les risques liés à l'âge et au sexe, les facteurs liés à la densité, les facteurs de risque environnementaux, les prélèvements par l'homme (au cours de la première partie de la période à l'étude) et la stochasticité environnementale. Nous avons utilisé des méthodes hiérarchiques bayésiennes pour adapter le modèle de processus à plusieurs ensembles de données : données des relevés aériens photographiques et visuels sur l'abondance et la structure étagée, données sur l'âge et le sexe à la mort provenant de carcasses échouées, données nécropsiques sur la cause de la mort, données sur la composition étagée provenant des relevés à partir d'une embarcation et des animaux récoltés ainsi que les dossiers historiques de récolte.

Afin de faciliter le suivi du grand nombre de processus, de paramètres et de variables inclus dans le modèle, nous présentons des tableaux sommaires de toutes les transitions démographiques possibles (tableau 1) et des symboles et définitions des paramètres (tableau 2).

MODÈLE DE PROCESSUS

Nous avons utilisé un modèle de processus discret avec un intervalle de temps de 1 an et supposé que l'étude post-reproduction se serait déroulée à la fin de l'été (de la mi-août au début de septembre), après la plupart des naissances, de sorte que les veaux de l'année (0 an)

représentaient la première classe d'âge du modèle. Nous avons considéré les individus âgés de moins de 8 ans comme des juvéniles et de plus de 8 ans comme des adultes (Robeck *et al.* 2005; Suydam 2009; Inyakina *et al.* 2022). Pour le modèle, nous avons évalué une série de structures de classification par âge possibles dans le but de définir les limites des stades faisant en sorte que les différences fondées sur l'âge en matière de survie et de fécondité se produisent principalement entre les stades plutôt qu'à l'intérieur de ceux-ci (Caswell 2001). En nous basant sur des comparaisons graphiques des statistiques sur la pertinence concernant la structure par âge des carcasses selon différentes structures (voir la section sur l'ajustement du modèle ci-dessous), nous avons constaté que nous obtenions une résolution suffisante des indices vitaux variables en fonction de l'âge par paliers de 1 an pour les animaux de 0 à 3 ans, de 4 ans pour ceux de 4 à 15 ans et de 8 ans pour ceux de plus de 15 ans. Un diagramme en boucle (figure 1) illustre la suite complète des transitions démographiques possibles entre les 13 classes d'âge résultantes (indiquées par l'indice a), que nous avons ensuite subdivisées en deux sexes et trois classes de reproduction des femelles adultes pour un total de 37 stades (indiqués par l'indice i). L'utilisation de plusieurs classes de reproduction (selon Mosnier *et al.* 2015) nous a permis d'estimer les risques de mortalité propres à chaque stade en tenant compte des périodes prolongées de gestation (de 12 à 16 mois; Brodie 1971; Robeck *et al.* 2005) et de dépendance du veau (de 12 à 24 mois; Matthews et Ferguson 2015), où les femelles peuvent être affectées à une des trois classes en fonction de leur état de reproduction au moment du relevé : prête à devenir gestante (av), gestante avec veau (pr) ou accompagnée d'un veau nouveau-né (wc). Les transitions entre les classes d'âge et l'état de reproduction ont été déterminées selon trois indices vitaux : survie (S), croissance (G) et reproduction (R), le dernier comprenant deux processus distincts : 1) la probabilité (P) qu'une femelle disponible durant l'année t devienne gestante au cours de l'année $t+1$ et 2) la probabilité qu'une femelle gestante durant l'année t produise un veau nouveau-né au cours de l'année $t+1$ (déterminée par le taux de survie du nouveau-né, S_n). Le tableau 1 présente une liste complète des transitions démographiques définies par ces indices vitaux.

Pour examiner les modèles et les causes potentielles de variation des indices vitaux des bélugas, nous avons calculé la survie en fonction des risques instantanés : cette méthode fournit un cadre mathématique utile avec lequel examiner plusieurs causes de décès « concurrentes » ainsi que les facteurs de mortalité dépendant de l'âge et du sexe et les variables environnementales qui en entraînent les effets (Fine et Gray 1999; Gelfand *et al.* 2000). Chaque risque (Λ) représente le taux de mortalité instantané d'une cause particulière de décès et le taux de survie annuel (S) peut ainsi être calculé comme étant l'exposant de la somme négative des taux de risque instantanés de toutes les causes de décès. Nous avons analysé les sources de variation des risques sous forme logarithmique, car cela permet d'exprimer les variables prédictives sous forme de simples fonctions linéaires additives. Les facteurs prédictifs de risques logarithmiques pour les individus de stade i au moment t peuvent être conceptuellement catégorisés comme des effets fixes (p. ex. l'âge, le sexe et les variables environnementales) ou des effets aléatoires (sources inexplicables de variation).

Nous avons défini deux principaux types de risques concurrents : les sources naturelles ou environnementales de mortalité (risques de base, Λ_B) et la mortalité découlant directement du prélèvement par l'homme (Λ_H). Nous avons également défini un troisième risque, la mortalité dystocique ou post-partum (Λ_Z), une cause majeure de décès chez les femelles reproductrices adultes (Lair *et al.* 2016; S. Lair, données non publiées). Bien que la mortalité dystocique ou post-partum puisse également être considérée comme une composante de la mortalité de base, nous avons décidé de la suivre comme un risque distinct parce que : 1) elle se limite à un seul élément de la population (femelles adultes ayant l'état pr); 2) nous craignons qu'elle ait pu augmenter ces dernières années, ce qui pourrait avoir une incidence sur le rétablissement de la population, et le fait de la suivre séparément permettrait de faire des

recommandations à la direction; 3) l'existence de données nécropsiques sur la fréquence relative des décès dystociques ou post-partum au fil du temps nous donne l'occasion d'en mesurer les répercussions comme un risque distinct (tout comme les données sur les récoltes nous ont permis de mesurer les répercussions des risques de mortalité associés à la chasse).

Dans le cas des risques de base, les principaux facteurs comprenaient l'âge et le sexe, les facteurs dépendant de la densité, les facteurs environnementaux et les effets stochastiques :

$$\log(\Lambda_{B,i,t}) = \zeta + \gamma_0 + \Delta_i \cdot \gamma_1 + \Omega_i \cdot \gamma_2 + \Gamma_i \cdot \gamma_3 + \Delta_i \cdot \left[\phi \left(\frac{N_t}{1000} \right) + \sum_j \mathbf{X}_{j,t} \beta_j + \varepsilon_{D,t} \right] + \varepsilon_{A,t} \quad 1$$

Le premier paramètre de l'équation 1, ζ , représente un taux minimum de risque logarithmique (un paramètre dérangent auquel nous avons attribué une faible valeur arbitraire, $\zeta = -10$, qui correspond à un taux de survie de 0,9999). Tous les autres paramètres peuvent donc être interprétés comme des rapports de risque logarithmiques par rapport à ce minimum. Le paramètre γ_0 a déterminé la mortalité adulte de base en l'absence d'autres effets, γ_1 a déterminé l'effet des « risques précoces » sur les jeunes animaux (en fonction du vecteur de modification de l'âge Δ_i , qui passe d'une valeur de 1 pour $a = 1$ à une valeur de 0 pour $a = 13$) et γ_2 a déterminé l'effet des « risques tardifs » sur les animaux plus âgés (en fonction du vecteur de modification de l'âge Ω_i , qui passe d'une valeur de 0 pour $a = 1$ à une valeur de 1 pour $a = 13$). Des analyses précédentes (Mosnier *et al.* 2015) ont indiqué que les taux de survie chez les mâles et les femelles étaient identiques chez les juvéniles, mais qu'ils différaient chez les adultes. En conséquence, nous avons inclus le paramètre γ_3 pour représenter le rapport des risques logarithmiques moyens chez les mâles adultes par rapport aux femelles, où γ_3 a été multiplié par la variable de substitution Γ_i afin de limiter les effets chez les mâles adultes ($\Gamma_i = 1$ pour les mâles adultes et 0 pour tous les autres stades). L'ampleur des risques liés à la densité a été déterminée par le produit du paramètre ϕ et de la taille actuelle de la population (N , divisée par 1/1000 pour simplifier l'interprétation du paramètre ϕ), tandis que les effets de diverses variables environnementales ($\mathbf{X}_{j,t}$, centrée et mise à l'échelle en fonction de la variance unitaire et de la moyenne de 0) ont été déterminés par les paramètres β_j estimés (voir la section *Autres sources de données* pour obtenir plus de renseignements). Les analyses antérieures (Williams *et al.* 2021) et la théorie de l'évolution biologique des mammifères (Fowler 1987; Holser *et al.* 2021) suppose que les effets des risques liés à la densité, des facteurs environnementaux et de la stochasticité environnementale supplémentaire (déterminée par l'effet aléatoire ε_D) se limiteraient principalement aux classes d'âge plus jeunes (principalement les veaux et les jeunes d'un an). Tous ces effets dans l'équation 1 ont donc été multipliés par le vecteur de modification de l'âge Δ_i . Cependant, certaines sources de mortalité (maladie infectieuse et intoxication) ne se limitent pas aux jeunes animaux, alors que d'autres facteurs de mortalité, comme le cancer, pourraient toucher principalement les animaux plus âgés (Lair *et al.* 2016). Nous avons donc inclus un terme d'effet aléatoire non lié à l'âge (ε_A) pour tenir compte de la variation de ces risques supplémentaires. Nous avons supposé que les termes d'effet aléatoire ε_D et ε_A étaient normalement répartis avec une moyenne de 0 et des écarts-types σ_D et σ_A (respectivement).

Nous soulignons que l'inclusion de paramètres de risque propres à l'âge γ_1 et γ_2 dans l'équation 1 est comparable à un modèle de risques proportionnels de Siler (Breslow 1975). Toutefois, nous nous sommes inspirés de la formulation des risques proportionnels de base pour assouplir quelque peu la forme fonctionnelle des vecteurs de modification de l'âge. Plus précisément, la variation de l'importance relative des risques précoces fondée sur l'âge a été déterminée par la forme fonctionnelle du vecteur de modification de l'âge Δ_i :

$$\Delta_i = \frac{\hat{\Delta}_i - \min(\hat{\Delta}_i)}{\max(\hat{\Delta}_i) - \min(\hat{\Delta}_i)} \quad \hat{\Delta}_i = \exp\left(\delta \cdot \log\left(\frac{1}{v[i]}\right)\right) \quad 2$$

La variation de l'importance des risques tardifs fondée sur l'âge, quant à elle, a été déterminée par la forme fonctionnelle de Ω_i :

$$\Omega_i = \frac{v[i]^{\omega+1}}{\max(v[i])^{\omega+1}} \quad 3$$

Dans les équations 2 et 3, \mathbf{v} était un vecteur de l'âge médian (en années) de chaque stade démographique i et les paramètres estimés δ et ω ont déterminé le degré de non-linéarité dans les formes fonctionnelles de Δ et Ω , respectivement, permettant ainsi un degré de flexibilité dans la forme de la relation globale entre l'âge et la survie (figure 2).

Nous avons modélisé la mortalité due aux prélèvements par l'homme comme un risque distinct, Λ_H , calculé pour chaque étape et année comme suit :

$$\Lambda_{H,i,t} = \exp(\zeta + \gamma_H + \varepsilon_{H,t}) \cdot \Theta_i \quad 4$$

où ζ représentait le taux minimal de risque logarithmique (défini comme dans l'équation 1), γ_H représentait le rapport moyen de risque logarithmique associé à la mortalité due à la chasse et le terme d'effet aléatoire ε_H a permis de tenir compte des différences annuelles sur le plan des efforts de récolte (ε_H est normalement réparti avec une moyenne = 0 et un écart-type = σ_H). Nous avons supposé que les risques de récolte varient selon l'âge, ce que nous avons réalisé en utilisant le vecteur de modification de l'âge (Θ) : nous avons établi que $\Theta_i = 1$ pour tous les stades adultes et $0 < \Theta_i < 1$ pour les stades juvéniles, en nous fondant sur des données probantes démontrant que les chasseurs ont tendance à éviter les classes d'âge les plus jeunes (Vladykov 1944; Reeves et Mitchell 1984). Les différentes méthodes de récolte ont été associées à différents degrés de biais relatifs à l'âge (Reeves et Mitchell 1984). Dans la plupart des cas, il n'y avait aucune information directe sur la répartition de l'âge de la récolte de bélugas de l'ESL, mais, d'après des rapports anecdotiques et l'échantillon de bélugas chassés en 1938-1939 (Vladykov 1944), nous avons établi que $\Theta_i = 0,5$ pour les veaux nouveau-nés, $\Theta_i = 0,75$ pour les jeunes juvéniles (de 1 à 3 ans) et $\Theta_i = 0,9$ pour les juvéniles plus âgés (de 4 à 7 ans).

La troisième classe de risques suivie par notre modèle était la mortalité dystocique ou post-partum chez les femelles reproductrices adultes (nous soulignons que la mortalité chez les femelles comporte en outre implicitement la mortalité d'un veau nouveau-né ou d'un fœtus). Il existe des données probantes démontrant qu'un mauvais état corporel, une carence en micronutriments essentiels ou l'exposition à des substances toxiques affectant l'activité de la thyroïde sont des facteurs de risque de mortalité dystocique ou post-partum chez d'autres espèces (voir Lair *et al.* 2016). Nous avons donc supposé que cette source de mortalité serait à la fois liée à la densité et indépendante de la densité. Nous avons donc calculé les risques de mortalité dystocique ou post-partum comme suit :

$$\log(\Lambda_{Z,i,t}) = \zeta + \gamma_Z + \rho \cdot \phi\left(\frac{N_t}{1000}\right) + \varepsilon_{Z,t} \quad 5$$

où le paramètre γ_Z a déterminé le rapport des risques logarithmiques de base pour la mortalité dystocique ou post-partum, le paramètre ϕ a déterminé une augmentation des risques liée à la densité (définie dans l'équation 1), le paramètre ρ est un paramètre de remise à l'échelle ($0 < \rho < 1$) qui détermine les incidences liées à la densité sur les risques de mortalité dystociques ou post-partum par rapport à l'effet sur les risques de base et le terme d'effet aléatoire ε_Z représente la variation temporelle inexpliquée de la mortalité dystocique ou post-partum (ε_Z était normalement réparti avec une moyenne = 0 et un écart-type = σ_Z).

Nous avons combiné les trois types de risques pour calculer les taux de survie annuels propres à chaque stade comme suit :

$$S_{i,t} = \exp\left(-(\Lambda_{B,i,t} + \Lambda_{H,i,t} + Y_i \cdot \Lambda_{Z,i,t})\right) \quad 6$$

Dans l'équation 6, les risques de mortalité dystocique ou post-partum (Λ_Z) ont été multipliés par la variable de substitution Y_i afin de limiter les effets chez les femelles gestantes ($Y_i = 1$ pour les femelles adultes ayant l'état pr et $Y_i = 0$ pour tous les autres stades).

Les transitions de reproduction dans notre modèle ont été divisées en deux composantes : les taux de gestation (P) et les taux de production de veaux. Nous avons supposé que les femelles ayant l'état av durant l'année t passeront à l'état pr au cours de l'année $t+1$ avec une probabilité P , sous réserve de leur survie. Nous avons calculé les taux de gestation à l'aide d'une méthode mathématique semblable à celle du calcul du taux de survie, bien que, dans ce cas, le « risque » correspond à la probabilité instantanée de ne pas devenir gestante. Par conséquent, le taux annuel de gestation lié à l'âge pour les femelles adultes « disponibles » a été calculé comme suit :

$$P_{i,t} = \exp\left(-\exp\left(\eta + \rho \cdot \left[\phi \cdot \left(\frac{N_t}{1000}\right) + \varepsilon_{D,t}\right]\right)\right) \cdot \varsigma_i \quad 7$$

où le paramètre η a déterminé la probabilité moyenne prévue de gestation à de faibles tailles de population, ϕ a déterminé les réductions des taux de gestation liées à la densité, le paramètre ρ est un paramètre de remise à l'échelle ($0 < \rho < 1$) qui détermine les incidences liées à la densité sur les taux de gestation par rapport à l'effet sur les risques de base et le terme d'effet aléatoire ε_D a déterminé les effets de la stochasticité environnementale (comme dans l'équation 1). Le terme final de l'équation 7, ς_i , est un facteur d'ajustement de la variation d'âge qui tient compte des effets de la sénescence reproductive. D'après des données publiées précédemment sur la sénescence reproductive des bélugas (Suydam 2009; Ellis *et al.* 2018), nous avons établi que $\varsigma_i = 1$ pour les femelles de moins de 40 ans, $\varsigma_i = 0,8$ pour celles de 40 à 47 ans, $\varsigma_i = 0,4$ pour celles de 48 à 55 ans et $\varsigma_i = 0,2$ pour celles de 56 ans et plus, car ces valeurs ont donné des taux de gestation liés à l'âge qui se rapprochaient de ceux dont ont fait état Ellis *et al.* (2018) et étaient en outre généralement conformes aux autres données publiées sur les taux de reproduction des bélugas chez les animaux âgés (Brodie 1972; Burns et Seaman 1986; Heide-Jørgensen et Tielman 1994).

La deuxième composante de la reproduction est la production de veaux, définie comme étant la probabilité que les femelles gestantes durant l'année t produisent des veaux qui survivent au moment du relevé au cours de l'année $t+1$. Nous avons supposé qu'après les premiers jours suivant la mise bas (à l'exclusion des complications dystociques ou post-partum, où l'on suppose que la femelle et le fœtus ou le veau nouveau-né meurent rapidement, comme nous l'avons décrit ci-dessus), pratiquement toutes les gestations ont produit des veaux viables au-delà de ce point. Par conséquent, le taux de production de veaux chez les femelles gestantes, sous réserve de la survie des femelles, correspond à la probabilité de survie des veaux nouveau-nés de la naissance à la date du relevé, un paramètre que nous avons défini comme S_n . Les naissances commencent à la fin de juin dans l'ESL, culminent en juillet et, au moment du relevé (fin août ou début septembre), pratiquement toutes les naissances ont eu lieu (Michaud 2014). Les nouveau-nés doivent donc survivre de 0 à 3 mois entre leur naissance et le relevé, moment auquel ils sont inscrits au stade des veaux de 0 an du modèle. En supposant que le taux de survie des nouveau-nés au cours des premiers mois est semblable ou inférieur au taux de survie au cours des 12 mois suivants, nous avons calculé $S_{n,t}$ comme étant égal au taux de survie des veaux de 0 an ($S_{1,t}$) à la puissance $\frac{1}{4}$ (qui, de façon prudente, suppose une période de survie de trois mois de la naissance au relevé). Les femelles ayant l'état pr durant l'année t dont le veau nouveau-né a survécu jusqu'au relevé de l'année $t+1$ sont passées à l'état wc , tandis que celles qui ont perdu leur veau avant le relevé sont passées à l'état av , mais avec une probabilité réduite de devenir immédiatement gestantes (figure 1).

L'indice vital final requis pour calculer les transitions démographiques (tableau 1) était G , défini comme étant la probabilité qu'un individu passe à la classe d'âge suivante, sous réserve de sa survie. Pour les stades d'une durée de 1 an ($i \leq 4$; figure 1), $G = 1$. Cependant, pour les stades qui représentent des classes d'âge comptant plusieurs années ($i > 4$), $G < 1$. Lorsque le nombre d'années durant lequel les individus restent à un stade est fixe, la valeur exacte de G dépendra de la durée du stade ($D_i =$ nombre de classes d'année du stade i), du taux de survie des individus au stade i ($S_{i,t}$) et du taux de croissance de la population actuelle ($\lambda_t = N_t / N_{t-1}$). Nous avons calculé G à l'aide d'une formule standard pour les taux de croissance de la durée fixe d'un stade (Caswell 2001) :

$$G_{i,t} = \frac{\left[\left(\frac{S_{i,t}}{\lambda_t} \right)^{D_i} - \left(\frac{S_{i,t}}{\lambda_t} \right)^{D_i-1} \right]}{\left[\left(\frac{S_{i,t}}{\lambda_t} \right)^{D_i} - 1 \right]} \quad 8$$

Nous avons combiné les indices vitaux propres au stade décrits dans les équations 1 à 8 pour créer un ensemble de 17 équations composites (tableau 1) qui définissent ensemble toutes les transitions démographiques possibles dans notre modèle de processus (figure 1). Nous avons utilisé ces équations composites pour remplir les cellules d'une matrice de projection (\mathbf{M}) de dimensions 37 x 37 (figure S1). L'abondance de bélugas à chaque stade i durant l'année t a été compilée dans un vecteur de population de longueur 37 (\mathbf{n}_t), dont la somme a donné l'abondance totale estimée pour cette année-là ($N_t = \sum \mathbf{n}_t$). Nous avons ensuite utilisé la multiplication matricielle (Caswell 2001) pour calculer l'abondance attendue de bélugas à chaque étape au cours de l'année $t+1$ à l'aide de l'équation réursive :

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{M}_t \times \mathbf{n}_t \quad 9$$

Nous soulignons que la paramétrisation de la matrice \mathbf{M}_t est propre à chaque année en raison des variables environnementales qui fluctuent dans le temps, de la dépendance à la densité et des effets aléatoires.

DYNAMIQUE HISTORIQUE ET RÉCENTE

Le modèle de processus décrit dans la section précédente est indépendant du temps, c'est-à-dire que tous les paramètres et effets démographiques sont censés s'appliquer également d'une année à l'autre (à l'exception des variables environnementales qui fluctuent dans le temps et de la variation stochastique des effets aléatoires). Cependant, on sait que plusieurs changements majeurs sont survenus au cours de la période d'intérêt (de 1865 à 2022), ce qui nous oblige à assouplir l'hypothèse de l'invariance du temps. À la suite d'analyses antérieures (Mosnier *et al.* 2015), nous avons divisé la période à l'étude en deux phases : la phase 1 (de 1865 à 1978) représente une période historique au cours de laquelle des prélèvements ont eu lieu et pour laquelle nous disposons de données limitées aux fins du modèle; la phase 2 (de 1979 à 2022) s'étend sur les récentes décennies suivant l'interdiction de la chasse pour lesquelles nous disposons de données plus exhaustives pour l'ajustement du modèle et, par conséquent, d'une meilleure capacité d'estimation de la variation des indices vitaux (les relevés relatifs à la structure par âge des carcasses ont commencé en 1983, mais nous avons choisi un point de rupture 5 ans plus tôt pour permettre l'équilibrage des classes d'âge les plus jeunes au plus tard en 1983). Nous avons supposé que la population était à sa capacité environnementale limite historique ou près de celle-ci au début de la phase 1 de la période à l'étude (1865) et qu'elle était approximativement plus abondante d'un ordre de grandeur que la population actuelle (Reeves et Mitchell 1984; Mosnier *et al.* 2015). Les premières récoltes consignées ont commencé en 1866 et se sont poursuivies jusqu'en 1979, lorsque la chasse au béluga a été interdite, ce qui a entraîné une baisse spectaculaire de l'abondance (Reeves et Mitchell 1984; Hammill *et al.* 2007; Mosnier *et al.* 2015). Après l'arrêt des prélèvements, la population était

approximativement stable (Hammill *et al.* 2007) et n'a donné aucun signe de rétablissement substantiel depuis (Mosnier *et al.* 2015). Un tel schéma indique que les taux de mortalité sous-jacents ont dû augmenter par rapport aux niveaux de la prérecolte; sinon, quelle que soit l'hypothèse raisonnable de croissance logistique de la population (telles que celles décrites par Hammill *et al.* 2007), la population devrait avoir au moins triplé au cours de ces 42 ans. L'accroissement de la mortalité pourrait être signe d'une augmentation de l'intensité des risques liés à la densité, de l'ajout de facteurs de risque non liés à la densité ou des deux. Nous avons donc apporté plusieurs ajustements à notre modèle de processus pour tenir compte de ces changements.

Tout d'abord, nous avons établi les risques de mortalité associés à la chasse (Λ_H) à 0 pour la phase 2 de la période à l'étude (toutes les années après 1979). Nous avons ensuite modifié nos calculs des risques de base et de mortalité dystocique ou post-partum afin de permettre une augmentation directionnelle de la mortalité pendant la période à l'étude, comme nous l'expliquons ci-dessous. La mesure dans laquelle les augmentations de la mortalité étaient ou non liées à la densité est incertaine : les signes de mauvais état corporel et nutritionnel des animaux au cours des dernières décennies (Simond *et al.* 2020; Bernier-Graveline *et al.* 2021) laissent envisager à tout le moins une certaine augmentation des effets liés à la densité, tandis que d'autres facteurs de mortalité, comme ceux qui sont associés à l'exposition aux contaminants (Martineau *et al.* 1994; Lair *et al.* 2016), ne sont probablement pas liés à la densité et à l'âge. Nous avons donc spécifié deux paramètres de mortalité accrue, l'un pour les effets liés à la densité (θ) et l'autre pour les effets non liés à la densité (α), qui étaient tous deux limités à ≥ 0 . Le paramètre θ représentait la valeur logarithmique de l'augmentation proportionnelle des effets liés à la densité (déterminée par le paramètre ϕ de l'équation 1), alors que α représentait le rapport des risques logarithmiques associés à l'accroissement des effets non liés à la densité.

Un deuxième domaine d'incertitude porte sur le moment et le taux d'augmentation de la mortalité pendant la période à l'étude. Les rapports précédents laissent supposer une augmentation potentielle de la mortalité non liée à la chasse qui a commencé durant la première moitié des années 1900 à cause d'une diminution des stocks de poissons, de l'altération de l'habitat, de harcèlement et de la pollution (Reeves et Mitchell 1984). Ils indiquent aussi que l'augmentation de l'exposition aux contaminants remonte au moins aux années 1950 (Martineau *et al.* 1994). Toutefois, ces rapports sont insuffisants pour quantifier la variation temporelle des risques au cours de cette période. Il serait possible de limiter l'accroissement des risques à la phase 2 seulement (c.-à-d. établir implicitement que $\theta = 0$ pour la phase 1). Cependant, il est peu probable que cela soit réaliste étant donné que les taux de cancer étaient déjà prévalents au début des années 1980. De plus, une telle variation soudaine de la mortalité serait à la fois irréaliste sur le plan biologique et problématique du point de vue de l'ajustement du modèle. Nous avons donc défini une fonction simple, régulièrement croissante, χ_t , pour déterminer la variation de l'ampleur relative de la hausse des risques au fil du temps. Nous avons supposé que $\chi_t = 0$ au début de la période à l'étude ($t = 0$) et qu'il augmenterait en tant que fonction sigmoïde pour atteindre une asymptote de 1 durant l'année $t = t_c$ (où t_c est la première année de la phase 2 de l'étude), étant donné que la variation continue de la mortalité pendant la phase 2 a déjà été prise en compte par d'autres effets fixes et aléatoires dans le modèle. Nous avons calculé χ_t comme une fonction logit :

$$\chi_t = \begin{cases} \text{logit}^{-1}(6 - [1 + \xi] \cdot [t_c - t]^{0,5}) & \text{for } t < t_c \\ 1 & \text{for } t \geq t_c \end{cases} \quad 10$$

Dans l'équation 10, le moment et le taux d'augmentation dans χ sont contrôlés par un seul paramètre, ξ , où $0 < \xi < 1$ et où les valeurs $\xi \rightarrow 0$ produisent une fonction qui augmente

graduellement à partir du début de la phase 1 et où les valeurs $\xi \rightarrow 1$ produisent une fonction qui augmente considérablement avec un point d'inflexion vers la fin de la phase 1 (figure 2). Les limites des données ont empêché l'estimation de ξ lors de l'ajustement du modèle. Nous avons donc plutôt évalué plusieurs valeurs de ξ entre 0 et 1 pour déterminer ses répercussions sur d'autres paramètres du modèle.

Nous avons ensuite modifié les équations pour calculer les risques de base et les risques dystociques ou post-partum, de même que les taux de gestation, afin de tenir compte des augmentations temporelles des risques liés et non liés à la densité :

$$\log(\Lambda_{B,i,t}) = \zeta + \gamma_0 + \Delta_i \gamma_1 + \Omega_i \gamma_2 + \Gamma_i \gamma_3 + \Delta_i \left[\exp(\chi_t \theta) \phi \left(\frac{N_t}{1000} \right) + \sum_j \mathbf{X}_{j,t} \beta_j + \varepsilon_{D,t} \right] + \chi_t \alpha + \varepsilon_{A,t} \quad 11$$

$$\log(\Lambda_{Z,i,t}) = \zeta + \gamma_Z + \rho \cdot \exp(\chi_t \theta) \phi \left(\frac{N_t}{1000} \right) + \chi_t \alpha + \varepsilon_{Z,t} \quad 12$$

$$P_{i,t} = \exp \left(- \exp \left(\eta + \rho \left[\exp(\chi_t \theta) \phi \left(\frac{N_t}{1000} \right) + \varepsilon_{D,t} \right] \right) \right) \cdot \chi_i \quad 13$$

Nous soulignons que les taux de risque de base et de mortalité dystocique ou post-partum sont présumés être affectés par l'augmentation de la mortalité liée et non liée à la densité (paramètres θ et α , respectivement), tandis que les taux de gestation sont présumés être affectés uniquement par une augmentation des effets liés à la densité.

Enfin, nous établissons tous les effets aléatoires à 0 pour la phase 1 de l'étude, étant donné le manque de données dont nous disposons pour estimer la variation à petite échelle des indices vitaux au cours de ces années. De même, en raison de l'absence de couverture des données des covariables environnementales pour cette période, nous avons également établi que $\beta_j = 0$ pour la phase 1. Puisque les effets aléatoires et les variables environnementales centrées et proportionnées étaient tous considérés comme ayant une moyenne de 0, ces changements n'ont eu aucun effet sur l'ajustement des paramètres pour la phase 2 de l'étude. Cela signifie toutefois que le modèle de processus était effectivement déterministe pour la phase 1.

MODÈLE DE DONNÉES

L'adaptation du modèle de processus aux données observées nous a obligés à définir les relations probabilistes entre chaque ensemble de données et les prédictions correspondantes générées par le modèle de processus. Les données brutes des relevés aériens (relevés photographiques des transects par bande et relevés visuels des transects linéaires) ont été analysées séparément (voir St-Pierre *et al.* 2023) pour fournir des estimations des points d'abondance et des mesures d'incertitude connexes (valeurs SE). Les distributions d'incertitude associées aux estimations des relevés ont été distribuées de façon lognormale. Nous avons donc lié les estimations ponctuelles observées à partir des relevés photographiques ($ObsP_t$) et des relevés visuels ($ObsV_t$) aux valeurs d'abondance estimées du modèle (N_t) en utilisant des distributions lognormales :

$$ObsP_t \sim \text{lognormal} \left(\mu = \log \left(\frac{N_t^2}{\sqrt{N_t^2 + SE_{P_t}^2}} \right) \quad \sigma = \sqrt{\log \left(1 + \frac{SE_{P_t}^2}{N_t^2} \right)} \right) \quad 14$$

$$ObsV_t \sim \text{lognormal} \left(\mu = \log \left(\frac{N_t^2}{\sqrt{N_t^2 + SE_{V_t}^2}} \right) \quad \sigma = \sqrt{\log \left(1 + \frac{SE_{V_t}^2}{N_t^2} \right)} \right) \quad 15$$

Les relevés photographiques ont également fourni des dénombrements non corrigés de veaux et de jeunes d'un an (Ncy_t) par rapport aux nombres totaux ($Ntotal_t$). Nous avons supposé que ces dénombrements seraient décrits par une distribution binomiale dont les probabilités sont calculées à partir des proportions de la population estimées par le modèle pour les deux premiers stades (c.-à-d. les âges de 0 et 1 an) :

$$Ncy_t \sim binomial \left(prob = \left(\frac{n^{[1]_t} + n^{[2]_t}}{\sum n_t} \right) Ntotal_t \right) \quad 16$$

L'ensemble de données sur les carcasses comprenait le nombre d'animaux morts échoués (avec les estimations de l'âge de GCA), classés par âge et par sexe, pour chaque année entre 1983 et 2022. Nous avons compilé ces données dans les vecteurs annuels $\mathbf{c}_t = \langle C_{g=1}, C_{g=2}, \dots, C_{g=26} \rangle$, où l'indice g indique une combinaison unique de classe d'âge et de sexe (13 classes d'âge pour chaque sexe; voir la figure 1). Nous avons utilisé le modèle de processus pour dériver des vecteurs équivalents de la proportion attendue de décès par classe d'âge et de sexe. Plus précisément, nous avons pris le produit par élément du vecteur de population durant l'année $t-1$ (\mathbf{n}_{t-1}) et un vecteur de probabilités de mortalité annuelles propres à un stade ($\mathbf{m}_t = \langle 1-S_{1,t}, 1-S_{2,t} \dots 1-S_{37,t} \rangle$), qui a donné le nombre prévu d'animaux morts par stade au cours de l'année t . Nous avons combiné les nombres prévus de décès pour différentes classes de femelles reproductrices afin d'obtenir un vecteur des décès prévus par classe d'âge et de sexe (\mathbf{d}_t) qui pouvait être comparé au nombre observé de carcasses (\mathbf{c}_t). Nous avons rajusté le premier élément de \mathbf{d}_t (veaux de 0 an) en ajoutant le nombre estimé de veaux nouveau-nés de l'année qui n'avaient pas survécu jusqu'au relevé (c.-à-d. transitions démographiques k et l dans le tableau 1 et la figure 1), y compris ceux associés aux décès de femelles causés par des risques de mortalité dystocique ou post-partum où le veau mort a été libéré dans l'environnement (voir la section *Sources de données* ci-dessus). Nous avons également rajusté \mathbf{d}_t pour tenir compte de la sous-représentation des veaux morts dans l'ensemble de données, car les carcasses de nouveau-nés sont beaucoup moins susceptibles d'être récupérées que celles des animaux plus âgés ou plus gros (Mosnier *et al.* 2015; Lesage 2021) : nous avons multiplié le premier élément de \mathbf{d}_t par ψ_1 , un paramètre de probabilité de détection qui a été estimé dans le cadre de l'ajustement du modèle. Nous avons supposé que la répartition de la fréquence du nombre de carcasses observé serait décrite par une distribution multinomiale dont les probabilités sont déterminées par les distributions par âge et par sexe au moment du décès prévues par le modèle de processus :

$$\mathbf{c}_t \sim multinomial \left(prob = \frac{\mathbf{d}_t}{\sum \mathbf{d}_t} \right) \quad 17$$

En plus des distributions par âge et par sexe au moment du décès, les données d'un sous-ensemble de carcasses ont fourni des renseignements sur la cause du décès. Pour chaque année, nous avons présenté sous forme de tableau le nombre de nécropsies de femelles adultes pour lesquelles la mortalité dystocique ou post-partum a été déterminée comme étant la principale cause de décès ($AFDz_t$), par rapport au nombre total de nécropsies de femelles adultes effectuées ($AFDtotal_t$). Nous avons supposé que ces données seraient décrites par une distribution binomiale dont les probabilités sont calculées à partir des proportions estimées par le modèle de décès chez les femelles adultes attribuables à des risques de mortalité dystocique ou post-partum :

$$AFDz_t \sim binomial \left(prob = \frac{\sum_{i=14:21} n^{[i]_{t-1}} m^{[i]_t} \left(\frac{\Lambda_{Zit}}{\Lambda_{Zit} + \Lambda_{Bit}} \right)}{\sum_{i=6:29} n^{[i]_{t-1}} m^{[i]_t}} AFDtotal_t \right) \quad 18$$

Dans l'équation 18, la probabilité binomiale a été calculée comme étant le ratio des décès de femelles gestantes résultant des risques de mortalité dystocique ou post-partum par rapport aux décès de toutes les femelles adultes (la somme du numérateur est supérieure aux valeurs de

l'indice i correspondant aux stades de femelles gestantes, alors que la somme du dénominateur est supérieure aux valeurs de l'indice i correspondant à tous les stades de femelles adultes). Pour les femelles gestantes, nous avons calculé la fraction de décès découlant des risques de mortalité dystocique ou post-partum en tant que ratio de Λ_Z par rapport à $\Lambda_B + \Lambda_Z$, en soulignant que les risques liés à la chasse (Λ_H) étaient en effet nuls au moment où les suivis des carcasses ont été entrepris.

Les données utilisées à partir des relevés à partir d'une embarcation consistaient en des proportions annuelles moyennes d'individus gris (à l'exclusion des veaux) dans la population (Pgr_t), estimées dans le cadre d'une analyse précédente (Michaud 2014). Ces proportions correspondaient au nombre d'individus gris (à l'exclusion des veaux) divisé par le nombre total de baleines. Nous avons supposé que ces données proportionnelles seraient bien décrites par une distribution bêta dont les paramètres a et b sont calculés à partir des proportions estimées par le modèle d'individus gris dans la population durant l'année t :

$$Pgr_t \sim \text{beta} \left(a = \left(\psi_2 \cdot \frac{\sum_{i \neq 1} n[i]_t \cdot f_g[i]}{\sum_i n[i]_t} \right) \cdot \nu \quad b = \left(1 - \psi_2 \cdot \frac{\sum_{i \neq 1} n[i]_t \cdot f_g[i]}{\sum_i n[i]_t} \right) \cdot \nu \right) \quad 19$$

où ν représente un paramètre de précision, estimé dans le cadre de l'ajustement du modèle, et $f_g[i]$ représente la probabilité de la couleur grise en fonction du stade, dérivée de la relation empirique entre l'âge et la couleur estimée à partir des données sur les carcasses (voir la section *Sources de données* ci-dessus). Les proportions d'individus gris estimées à partir des relevés fait sur une embarcation ont tendance à être légèrement biaisées (en moyenne) par rapport à la structure par âge présumée en fonction du nombre de relevés photographiques des juvéniles de 0 à 1 an. Nous avons donc inclus un paramètre d'ajustement estimé (ψ_2) pour tenir compte de ce biais.

Des données sur le nombre d'individus gris ($NGhv$) par rapport à l'abondance totale ($NThv$) étaient également à notre disposition à partir d'un échantillon d'animaux récoltés en 1938-1939 (Vladykov 1944). Pour éviter les effets des biais d'échantillonnage, nous avons exclu les veaux de 0 an de ces deux comptes. Nous avons supposé que ces données seraient décrites par une distribution binomiale dont les probabilités sont calculées à partir des proportions estimées par le modèle d'individus gris dans la population en 1939 (calculées de la même manière que pour les relevés à partir d'une embarcation, paragraphe précédent) :

$$NGhv \sim \text{binomial} \left(\text{prob} = \left(\frac{\sum_{i \neq 1} n[i]_{t=1939} \cdot f_g[i]}{\sum_{i \neq 1} n[i]_{t=1939}} \right) \quad NThv \right) \quad 20$$

On a supposé que le nombre de bélugas récoltés déclaré ou estimé par année (H_t) serait décrit par une distribution de Poisson dont le paramètre de taux correspond au nombre moyen de mortalités dues à la chasse prévues par le modèle :

$$H_t = \text{Poisson} \left(\sum_i n[i]_{t-1} \mathbf{m}[i]_t \left(\frac{\Lambda_{H i t}}{\Lambda_{H i t} + \Lambda_{B i t} + \gamma_i \Lambda_{Z i t}} \right) \right) \quad 21$$

Trois constantes de données supplémentaires ont été incluses dans l'ajustement du modèle afin d'assurer des résultats fiables sur le plan démographique. Ces valeurs représentent effectivement les distributions a priori placées sur certaines propriétés émergentes du modèle, correspondant à des hypothèses explicitement énoncées (et aux incertitudes connexes) qui correspondaient à des résultats publiés, mais pour lesquelles il n'y avait aucune donnée empirique pouvant être utilisée pour l'ajustement. Le premier était le taux annuel moyen de croissance démographique au début de la série chronologique ($\lambda_{t=0}$). Bien qu'elle ne soit pas connue avec certitude, on suppose que la population pré-récolte doit avoir été à la valeur historique de K , la capacité environnementale limite (Hammill *et al.* 2007). Nous avons donc déduit que le taux annuel moyen de croissance au moment 0, compte tenu des effets liés à la

densité, devait être d'environ 1. Pour nous assurer que c'était le cas, nous avons, pour chaque ensemble de valeurs de paramètres et chaque taille initiale de population ($N_{t=0}$) évalués lors de l'ajustement du modèle, calculé la matrice de projection de la population associée (en résolvant les équations 1 à 8 et en établissant à 0 les risques liés à la chasse et les effets environnementaux/aléatoires) et avons effectué une multiplication itérative de la matrice (équation 9) pour un nombre suffisant d'intervalles (200) afin de permettre la stabilisation de la structure étagée et du taux de croissance prévu ($\lambda_{exp,t=0}$). Nous avons supposé que le taux de croissance « observé » ($\lambda_{t=0}$, fixé à 1,0) était tiré d'une distribution normale avec une moyenne de $\lambda_{exp,t=0}$ et une erreur-type arbitrairement petite :

$$\lambda_{t=0} \sim normal(\lambda_{exp,t=0}, SE = 0,0001) \quad 22$$

En incluant l'équation 22 dans le cadre de l'ajustement du modèle, nous avons limité la distribution conjointe a posteriori de tous les paramètres de sorte que la valeur asymptotique de K (la densité à laquelle $\lambda \rightarrow 1$) correspondait à l'abondance estimée pré-récolte, tout en assurant une structure étagée stable appropriée à $t=0$.

La deuxième constante était le taux de croissance maximal à faible densité de population (λ_{max}), que nous avons supposé être près du taux de croissance maximal de 4 % signalé pour de nombreuses populations de cétacés (Wade 1998), y compris le béluga (Lowry *et al.* 2019). Pour chaque ensemble de valeurs de paramètres évaluées lors de l'ajustement du modèle et une « faible » taille de population de $N=100$ animaux, nous avons calculé la matrice de projection de la population associée (en résolvant les équations 1 à 8 et en établissant à 0 les risques liés à la chasse et les effets environnementaux/aléatoires) et avons effectué une multiplication itérative de la matrice (équation 9) pour un nombre suffisant d'intervalles (200) afin de permettre la stabilisation de la structure étagée et du taux de croissance prévu ($\lambda_{exp,N100}$). Nous avons supposé que le taux de croissance maximal observé ($\lambda_{t=0}$, fixé à 1,04) était tiré d'une distribution normale avec une moyenne de $\lambda_{exp,N100}$ et une erreur-type arbitrairement petite :

$$\lambda_{max} \sim normal(\lambda_{exp,N100}, SE = 0.0025) \quad 23$$

Nous soulignons que l'erreur-type dans l'équation 23 était plus importante que dans l'équation 22, faisant état d'une plus grande incertitude au sujet du taux de croissance prévu à une faible taille de population. En incluant l'équation 23 dans le cadre de l'adaptation du modèle, nous avons limité la distribution conjointe a posteriori de tous les paramètres de sorte que le taux de croissance prévu à une faible densité de population (à l'exclusion des effets des variables environnementales, de la récolte ou d'autres sources de mortalité accrue) concordait avec les estimations publiées de λ_{max} .

Une troisième constante, fondée sur l'opinion d'experts, a été utilisée pour limiter le partitionnement relatif de la mortalité accrue au cours du 20^e siècle entre les effets liés et non liés à la densité (paramètres α et θ). Il n'existe actuellement aucune base rigoureuse pour vérifier ce rapport. Toutefois, d'après l'examen des tendances signalées dans la documentation en matière de mortalité et de facteurs de risque (Martineau *et al.* 1994; Lebeuf *et al.* 2014a; Lair *et al.* 2016; Poirier *et al.* 2019; Lesage 2021), il semblait raisonnable de supposer une augmentation plus importante des effets non liés à la densité par rapport aux effets liés à la densité au cours de cette période précoce. Nous définissons R_{DiD} comme étant le rapport de l'augmentation des risques logarithmiques non liés à la densité (α) par rapport à l'augmentation réalisée des risques logarithmiques liés à la densité à une certaine densité spécifiée (nous avons choisi arbitrairement l'abondance estimée au début de la phase 2 de la période à l'étude, $N_{t=c}$). Nous avons établi une valeur moyenne de 1,5 pour ce rapport et une erreur-type associée de 0,25, ce qui sous-entend que nous avons la certitude à 95 % que la valeur réelle de R_{DiD} est comprise entre 1 et 2. Nous avons supposé une erreur de distribution gamma (appropriée pour

un ratio) ayant un ensemble de paramètres d'échelle inverse pour produire le niveau d'incertitude souhaité :

$$R_{DiD} \sim \text{gamma} \left(\frac{\alpha}{\exp(\theta) \cdot \phi \cdot \left(\frac{N_{t=t\ell}}{1000}\right) - \phi \cdot \left(\frac{N_{t=t\ell}}{1000}\right)} \cdot 8,57 \text{ inv, scale} = 8,57 \right) \quad 24$$

A PRIORI DU MODÈLE

Nous avons utilisé de vagues distributions a priori pour la plupart des paramètres du modèle, que nous définissons comme étant faiblement informés sur le plan de la faisabilité biologique, mais sans information se rapportant spécifiquement à cette analyse. Nous avons utilisé des distributions a priori de Cauchy pour les paramètres non limités et des demi-distributions a priori de Cauchy pour les paramètres devant être positifs (comme les paramètres de variance), avec des paramètres d'emplacement de 0 et des paramètres d'échelle définis à des valeurs appropriées compte tenu de la plage de valeurs biologiquement possibles. La distribution de Cauchy a été suggérée comme une distribution a priori efficace et non informative, car elle a un pic plus élevé que la distribution normale, est leptocurtique (« queue importante »), n'a pas de moyenne définie et offre donc de grandes limites potentielles dans l'espace des paramètres, a tendance à diminuer vers 0 pour les paramètres non significatifs et réduit au minimum l'influence de la distribution a priori sur l'estimation de la distribution a posteriori (Gelman et al. 2008). Pour les paramètres de probabilité de détection des veaux (ψ_1 et ψ_2), qui étaient limités à la plage de 0 à 1, nous avons utilisé une distribution a priori *bêta* plane avec les paramètres $a = b = 1$. Dans le cas de la taille initiale de la population ($N_{t=0}$), nous avons utilisé une distribution lognormale peu informative avec les paramètres $\mu = 9,3$ et $\sigma = 0,3$, étant donné que cette distribution comprenait une vaste plage de valeurs correspondant à toutes les estimations historiques déjà signalées, et avec un mode proche de 10 000 (la valeur supérieure proposée par Hammill *et al.* 2007).

Dans le cas de deux paramètres, η (taux de gestation de base) et ρ (échelle des effets liés à la densité sur les risques de mortalité dystocique et les taux de gestation par rapport aux effets sur la survie des veaux), nous n'avons pas été en mesure d'utiliser des distributions a priori vagues, puisque les ensembles actuellement disponibles pour l'ajustement du modèle étaient insuffisants pour distinguer les réductions des taux de gestation et celles de la survie néonatale, ce qui empêche la convergence du modèle. Nous avons donc établi des distributions a priori sur ces questions en fonction de l'opinion d'experts et des valeurs signalées dans la documentation. Pour le paramètre des taux de gestation de base (η), nous avons utilisé une distribution a priori normale avec une moyenne = -1,7 et SE = 0,1, car cette distribution a donné une plage de probabilités maximales de gestation (de 0,80 à 0,85) et une prévalence des femelles gestantes (de 30 % à 40 % des femelles adultes), ce qui correspond aux valeurs précédemment publiées (Vladykov 1944; Burns et Seaman 1986; Heide-Jørgensen et Teilmann 1994; Suydam 2009). Pour le paramètre ρ , nous avons utilisé une distribution a priori *bêta* avec les paramètres $a = b = 50$, ce qui a entraîné une distribution en cloche centrée à 0,5. Une valeur de $\rho = 0,5$ pour la mise à l'échelle des effets liés à la densité a entraîné une réduction des taux de gestation de 0,85 à 0,75 (ou une réduction de 35 % à 25 % des femelles gestantes) à mesure que la densité augmentait de près de 0 à près de K , ce qui est généralement compatible avec la plage de taux de reproduction mesurés pour différents états de population (Kleinenberg *et al.* 1964; Suydam 2009; McGuire *et al.* 2020).

Le tableau 2 présente une liste complète des distributions a priori pour tous les paramètres du modèle.

AJUSTEMENT DU MODÈLE

Les variables des données observées ont limité les valeurs possibles des paramètres inconnus dans le modèle de processus, ce qui nous a permis d'estimer les distributions a posteriori pour ces paramètres à l'aide des méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC). Nous avons utilisé les logiciels R (R.Core.Team 2022) et Stan (Carpenter *et al.* 2017) pour coder et ajuster le modèle, ce qui nous a permis d'économiser 20 000 échantillons après le rodage fonctionnel de 1 000 échantillons. Nous avons évalué la convergence du modèle à l'aide d'un examen graphique de tracés à partir de 20 chaînes indépendantes et en nous assurant que le diagnostic de convergence Gelman-Rubin (R-hat) était $< 1,05$ et que la taille effective des échantillons (SS_{eff}) était > 500 pour tous les paramètres de modèle ajustés. Nous avons tracé et comparé visuellement les distributions a priori et a posteriori pour tous les paramètres afin d'évaluer dans quelle mesure les distributions a posteriori étaient distinctes des distributions a priori (figure S2). Nous avons effectué une vérification prédictive graphique des distributions a posteriori afin d'évaluer le bon ajustement du modèle en nous assurant que 1) les distributions prédictives hors échantillon de l'abondance concordaient avec les distributions des données des relevés aériens (relevés photographiques et visuels), 2) les distributions prédictives hors échantillon de la composition des stades étaient conformes aux estimations des relevés relatives à la proportion de gris et à celle de veaux/jeunes d'un an et 3) les distributions prédictives hors échantillon de la structure par âge de la mortalité étaient conformes à l'ensemble de données sur les carcasses. Nous avons évalué l'influence relative de différentes sources de données sur les prédictions du modèle en effectuant une analyse de validation croisée avec suppression d'un élément des probabilités logarithmiques ponctuelles (Vehtari *et al.* 2017). Nous avons plus précisément utilisé l'échantillonnage d'importance lissé de Pareto pour estimer les statistiques Pareto- k pour chaque observation, qui peuvent servir à mesurer l'influence de l'observation sur la distribution a posteriori du modèle.

Nous avons répété l'ajustement du modèle pour trois valeurs différentes du paramètre ξ , qui détermine le moment et le taux d'augmentation de la mortalité au 20^e siècle : $\xi = 0,1$, $\xi = 0,5$ et $\xi = 0,9$. Nous présentons des résumés graphiques des tendances démographiques estimatives associées à chaque valeur de ξ et nous présentons un rapport sur les différences qui y sont associées dans les estimations des paramètres. Toutefois, en raison de l'absence de différences importantes pour la plupart des paramètres entre les diverses valeurs de ξ , nous avons utilisé le modèle ajusté avec $\xi = 0,5$ pour générer tous les tableaux et tracés restants.

Nous avons évalué les effets potentiels de cinq variables environnementales différentes sur la survie (voir la section *Sources de données* pour obtenir plus de renseignements). Nous avons d'abord adapté un modèle avec les cinq variables, puis nous avons rajusté le modèle après avoir supprimé de façon séquentielle les variables non significatives (définies comme des variables pour lesquelles le quantile de 80 % de la distribution a posteriori du paramètre associé β chevauche 0) en ordre inverse d'importance. Le modèle finalement retenu n'a conservé que les variables environnementales ayant des effets importants sur les taux de risques. Nous soulignons que la série chronologique limitée dont nous disposons nous a restreints à prendre en compte les relations linéaires simples entre les taux logarithmiques de risque et les variables environnementales (voir l'équation 11), qui, nous l'admettons, sont probablement une simplification de relations non linéaires plus complexes entre les facteurs environnementaux et la mortalité.

Nous présentons des statistiques sommaires sur les distributions a posteriori des paramètres estimés (y compris les intervalles moyens, ÉT et les intervalles de crédibilité à 95 %, ou IC) ainsi que sur les paramètres dérivés clés, notamment l'abondance estimée en 2022 (tableau 3). Nous avons examiné graphiquement la dynamique prédite par le modèle pendant la période à

l'étude, y compris les tendances en matière d'abondance, la mortalité liée à la récolte, les taux de gestation et de survie, les décès de femelles dus aux risques de mortalité dystocique ou post-partum, les variations de la survie en fonction de l'âge et la composition étagée de la population vivante et de l'assemble des animaux morts.

D'après l'estimation de l'abondance effectuée par le modèle pour 2022 et l'incertitude qui y est associée, nous avons calculé le retrait biologique potentiel (RBP) en suivant les procédures standard pour les cétacés (Wade 1998). Nous avons ensuite utilisé le modèle pour estimer la capacité limite fonctionnelle (K) dans les conditions actuelles, que nous distinguons du K historique (c.-à-d. l'abondance prérécolte, estimée dans le cadre de l'ajustement du modèle). Pour estimer le K actuel, nous avons conservé les valeurs estimées de l'accroissement des effets liés à la densité (θ), mais défini le paramètre α (risques accrus non liés à la densité) à 0, puisque nous avons supposé que α représentait les effets combinés des facteurs de mortalité émergents sous réserve des mesures de prise en charge et d'atténuation. Nous avons également fixé les fluctuations stochastiques (ε) à 0 (c.-à-d. leurs valeurs moyennes au cours de la phase 2 de la période à l'étude), mais dans le cas des variables environnementales (p. ex. la température du golfe à 200 m), nous avons utilisé la valeur moyenne pour la période 2000-2022 afin de tenir compte des changements irréversibles des variables dictées par le climat. Nous avons retiré de façon itérative tous les paramètres de leurs distributions a posteriori conjointes pour paramétrer la matrice, puis nous avons fait varier N de façon séquentielle pour trouver l'abondance à laquelle la valeur propre dominante de la matrice paramétrée = 1. Nous avons répété ce processus 10 000 fois afin de caractériser avec précision l'incertitude relative à l'estimation de K , que nous présentons comme étant la valeur médiane et l'IC à 95 %. D'après l'estimation ponctuelle de K et l'hypothèse prudente selon laquelle le niveau de productivité maximale nette (NPMN) se produirait à environ 60 % de K (que nous avons validé dans le cadre de simulations numériques à l'aide du modèle), nous avons calculé deux seuils d'abondance à des fins de gestion : un niveau de référence de précaution (NRP), aussi appelé limite supérieure des stocks, et un niveau de référence limite (NRL), indiquant le niveau au-dessous duquel des dommages importants peuvent survenir (MPO 2013; Hammill *et al.* 2017). Nous avons établi le NRP à 80 % du NPMN, soit 48 % de K estimé, et nous avons établi le NRL à 40 % du NPMN, soit 24 % de K estimé (Hammill *et al.* 2017).

SIMULATION DE LA DYNAMIQUE POUR LES SCÉNARIOS FUTURS

Nous avons fait des projections de la dynamique de la population future selon divers scénarios en exécutant des simulations de Monte-Carlo avec le modèle de processus, paramétrées en fonction des distributions a posteriori conjointes de tous les paramètres ainsi qu'avec des covariables environnementales et des effets aléatoires tirés au hasard des distributions d'échantillonnage appropriées. Nous avons supposé que les conditions récentes seraient les plus symptomatiques des conditions futures et nous avons donc utilisé les distributions des covariables environnementales observées et les effets aléatoires pour la période de 2010-2022 comme point de référence pour les futures projections (sauf indication contraire). Nous avons effectué des simulations selon divers scénarios afin d'évaluer les sensibilités du modèle et les répercussions sur la gestion. Nous avons plus précisément évalué les scénarios de changement climatique selon différents niveaux d'augmentation de la température de l'eau (nous indiquons en pourcentage les augmentations de la température moyenne de l'eau après 100 ans, en supposant un taux continu d'augmentation par rapport aux valeurs actuelles) et des augmentations ou réductions proportionnelles des taux moyens de risque (Λ_B ou Λ_Z). Le tableau 4 présente une liste complète des scénarios évalués.

Pour chaque scénario, nous avons réitéré des projections démographiques sur 100 ans pour 10 000 itérations afin de quantifier les effets de l'incertitude des paramètres et de la variance

d'échantillonnage. Nous avons présenté les résultats des simulations de plusieurs façons : 1) nous avons résumé l'abondance minimale moyenne sur la période de projection (\min_N), l'abondance moyenne à la fin de la période de projection et l'IC à 95 % pour l'abondance à la fin de la période de projection, 2) nous avons comparé la taille finale de la population attendue au scénario de référence (conditions actuelles sans mesures de gestion ou changement directionnel des variables environnementales), 3) nous avons résumé la proportion de simulations itératives selon chaque scénario pour lequel l'abondance finale estimée était supérieure à chacun des quatre seuils de référence : NPMN, NRP, NRL et un seuil de quasi-extinction (QE) que nous avons défini aux fins de cette analyse comme une population de 50 femelles adultes ou moins et 4) nous avons résumé la proportion de simulations itérées selon chaque scénario où le taux de croissance instantané moyen (r) sur une même génération (28 ans) était supérieur à 1 % ou inférieur à -1 %.

RÉSULTATS

ANALYSES RÉTROSPECTIVES

L'ajustement du modèle aux multiples ensembles de données indépendants a permis une excellente convergence, comme l'indiquent $R\text{-hat} < 1,05$ et $SS_{eff} > 500$ pour tous les paramètres (tableau 3). Les distributions a posteriori pour les paramètres du modèle étaient très différentes des distributions a priori (figure S2), ce qui indique que les ensembles de données contiennent suffisamment d'information pour réduire au minimum l'influence des distributions a priori (dans le cas des paramètres η et ρ , les ensembles de données disponibles ne contenaient pas suffisamment d'information pour mettre à jour les distributions a priori). Les vérifications prédictives des distributions a posteriori graphiques ont fait état d'un bon ajustement du modèle, les distributions de données observées correspondant étroitement aux distributions des estimations projetées hors échantillon (figure S3), et les distributions a posteriori pour tous les paramètres estimés étaient biologiquement réalisables et concordaient généralement avec les analyses publiées précédemment (Hammill *et al.* 2007; Lesage *et al.* 2014; Mosnier *et al.* 2015; Williams *et al.* 2021). Une analyse de l'influence relative des diverses sources de données sur les distributions a posteriori du modèle a fait état d'une influence relativement élevée des données sur la structure par âge des carcasses, la cause de la mort et les estimations photographiques de l'abondance et de la composition par âge ainsi que d'une influence relativement faible des données provenant des relevés visuels (figure S4).

Les résultats de l'ajustement de trois versions du modèle avec des valeurs différentes de ξ (0,1, 0,5 et 0,9) ont fait état de tendances légèrement différentes pendant la phase 1 de la période à l'étude, mais des tendances identiques pendant la phase 2 (figure 3). Le seul paramètre de base qui a considérablement changé entre les trois modèles correspond à l'estimation de l'abondance préréalte (N_0), qui variait inversement par rapport à ξ . Le paramètre déterminant l'intensité de base de la dépendance à la densité (ϕ) a également diminué légèrement pour les valeurs inférieures de ξ et les valeurs supérieures de N_0 . Toutefois, cela a été contrebalancé par des augmentations correspondantes de θ , de sorte que les risques cumulatifs liés à la densité pendant la phase 2 de la période à l'étude sont demeurés constants entre les trois ajustements du modèle, comme tous les autres paramètres. Pour les trois ajustements du modèle, les taux de risques moyens de la phase 2 de l'étude étaient beaucoup plus élevés qu'au début de la phase 1, les estimations combinées de θ et α (tableau 3) produisant une augmentation globale des risques de base de 17 % (IC₉₅ = de 2 % à 56 %) au début de la phase 2, bien que l'augmentation du risque réalisée dépendît de l'abondance actuelle et de la mesure dans laquelle les risques supplémentaires étaient liés à la densité. L'estimation de l'abondance préréalte moyenne pour les trois ajustements du modèle était de 13 558.

L'association des distributions a posteriori des trois ajustements du modèle a donné lieu à un intervalle de crédibilité de 95 % pour l'abondance prérécolte (c.-à-d. K historique) de 12 428 à 17 432. Les résultats restants sont indiqués pour l'ajustement du modèle dont $\xi = 0,5$, bien que nous soulignons que ces résultats sont presque identiques à ceux des modèles ayant des valeurs différentes de ξ (à l'exception des différences mentionnées ci-dessus).

Les taux de risque étaient plus élevés (par rapport aux adultes de 10 à 20 ans) chez les très jeunes animaux (principalement les veaux et les jeunes d'un an) et chez les animaux plus âgés, produisant un schéma de survie en fonction de l'âge en « U inversé », typique des grands mammifères (figure 4). Les effets liés à la densité sur les taux de risque ont été associés à une réduction des taux de survie des veaux de 0 an de 61 % pour une population dont la croissance est r_{max} , à 31 % pour une population à K (figure 4). Les variables environnementales ont également eu une incidence sur la survie des veaux, bien que sur les cinq covariables environnementales différentes évaluées (voir la section *Sources de données*), seule la température moyenne du golfe à 200 m a entraîné des effets importants sur les risques de base (figure S5). L'augmentation de la température annuelle moyenne de 4,6 degrés (moyenne à long terme) à 5,2 degrés (moyenne après 2010) a été associée à une hausse de 40 % du taux de risque pour les veaux de 0 an. Il y a également eu une relation négative constante, mais non importante entre le volume de glace dans le golfe et le taux de risque, ce qui pourrait être interprété comme une tendance vers une augmentation de la survie des veaux dans les années où le volume de glace est plus élevé (figure S5).

En plus de la variation de la survie attribuable aux effets fixes inclus dans le modèle, il y a eu un degré important de variation inexpliquée des taux de risque, que nous appelons génériquement stochastique (tout en reconnaissant que cela reflète en réalité l'incidence des facteurs non inclus dans le modèle). Il est intéressant de noter que les modèles de stochasticité différaient souvent entre les risques liés à la densité (qui touchent principalement les veaux et les femelles gestantes) et les risques non liés à la densité qui ont touché tous les âges (figure 5). Par exemple, les risques liés à la densité étaient généralement supérieurs à la moyenne entre 2010 et 2020, tandis que les risques non liés à la densité étaient généralement inférieurs à la moyenne au cours de la même décennie. Les effets aléatoires liés et non liés à la densité ont subi une volatilité accrue entre la fin des années 1990 et le début des années 2000 (figure 5), ce qui concorde avec les résultats d'un modèle précédent (Mosnier *et al.* 2015).

Le modèle de processus a intégré plusieurs risques, tenant compte des effets fixes et aléatoires, afin d'estimer la variation temporelle des taux de survie des différentes classes de population (figure 6). Comme nous l'avons déjà signalé (Mosnier *et al.* 2015), les veaux ont affiché la plus grande variation du taux de survie, suivie des jeunes d'un an. Dans certains cas, les tendances estimatives étaient constantes dans toutes les classes d'âge et de sexe : par exemple, toutes les classes d'âge et de sexe ont connu un creux en matière de survie au début des années 2000 (figure 6), bien que cette période de survie inférieure ait été la plus grave et la plus prolongée chez les veaux. Toutefois, au cours de la décennie 2010, les tendances en matière de survie semblent avoir quelque peu divergé entre les classes d'âge et de sexe. Les taux de survie durant cette période étaient surtout supérieurs à la moyenne pour les classes d'âge plus âgées, bien qu'il y ait eu une tendance à la baisse au cours des 3 à 5 dernières années (de 2018 à 2022), surtout chez les femelles gestantes qui sont exposées à des risques de mortalité dystocique ou post-partum en plus des risques de base. En revanche, il y a eu une baisse constante de la survie des veaux depuis 2010, le taux de survie des dernières années s'approchant des valeurs les plus basses observées depuis 1980 (figure 6). Bien que les taux de gestation pour les femelles « disponibles » (av) ne semblent pas avoir changé considérablement (figure 7), le taux inférieur de survie des veaux combiné à la hausse des taux de mortalité chez les femelles gestantes (figure 6) a entraîné une diminution de la proportion de

femelles adultes ayant des veaux depuis 2010 (figure 8) ainsi qu'une augmentation de la proportion de décès de femelles adultes en raison des risques de mortalité dystocique ou post-partum (figure 9).

Les tendances décrites ci-dessus en matière de survie et de production de veaux ont entraîné des changements de la structure par âge et par sexe au fil du temps, tant pour la population vivante que pour les animaux morts. Le pourcentage estimé de veaux et de jeunes d'un an dans la population avait tendance à suivre d'assez près les taux de survie des veaux, avec un degré élevé de volatilité à la fin des années 1990 et au début des années 2000, affichant une tendance à la baisse depuis 2010 (figure 10A). Le pourcentage de la catégorie de gris, qui englobait un plus grand éventail d'âges (principalement des juvéniles, même si certains jeunes adultes y étaient compris) et qui était donc moins sensible aux variations de la survie au sein d'une seule cohorte, a affiché une tendance à la hausse de 1980 à 2003, suivie d'une tendance à la baisse entre 2003 et 2010. Après 2010, le pourcentage de gris s'est stabilisé à environ 30 % de la population, bien qu'il y ait vraisemblablement eu une baisse au cours des trois dernières années (figure 10B). Nous soulignons que le modèle temporel de pourcentage de gris suit approximativement les tendances du pourcentage de veaux/jeunes d'un an, mais avec un décalage de 2 à 5 ans, comme nous nous y attendons sur le plan démographique.

La distribution statistique des animaux morts a ouvert une autre fenêtre sur les processus démographiques, mais nous attirons l'attention sur le fait que les distributions des animaux vivants et des animaux morts sont à la fois liées et pourtant divergentes parce qu'elles sont le produit d'un processus démographique opposé (survie c. décès). De façon générale, la structure par âge et par sexe des animaux morts s'est déplacée vers la « gauche » depuis le début des années 1980, passant d'une distribution dominée par les classes d'âge les plus anciennes à une distribution dominée par les veaux (ainsi que par les classes d'âge adulte les plus jeunes; figure 11). La hausse démographique des animaux âgés mourants dans les années 1980 (figure 11A) était révélatrice d'une population plus abondante au cours des décennies précédentes qui avait décliné, en accord avec les prévisions de notre modèle (figure S4). La prépondérance de juvéniles plus âgés et de jeunes adultes durant la période de 2001 à 2010 (figure 11C) était révélatrice d'une mortalité élevée dans toutes les classes d'âge au début des années 2000 (figure 6). La représentation accrue de veaux depuis 2011 (figure 11D) reflétait probablement une baisse de la survie des veaux par rapport aux autres classes d'âge au cours de cette période (figure 6). Les tendances prévues par le modèle dans la structure par âge de la population vivante et des animaux morts (figures 10 et 11) correspondaient généralement aux tendances des données observées dans les trois ensembles de données pertinents (pourcentage de veaux/jeunes d'un an à partir des relevés photographiques, pourcentage de gris provenant des relevés à partir d'une embarcation et répartition par âge et par sexe des carcasses échouées), après correction des biais de détection contre les veaux (déterminés par les paramètres ψ_1 et ψ_2 ; tableau 3). Une exception est à noter, soit le fait que les estimations par notre modèle du pourcentage de veaux/jeunes d'un an étaient légèrement inférieures aux valeurs observées entre 1990 et 2000. Cependant, cela n'a pas été surprenant étant donné que le modèle était limité par des tendances incohérentes relativement à la structure par âge entre les trois ensembles de données au cours de cette période.

En fin de compte, tous les processus démographiques ont entraîné une variation de l'abondance au fil du temps. Les tendances estimées par le modèle de 1980 à 2007 (figure 12) étaient assez cohérentes avec les tendances estimées par un modèle antérieur (Mosnier et al. 2015), mais nous soulignons que les valeurs d'abondance absolue dans le modèle actuel étaient supérieures d'environ cinq cents animaux aux estimations du modèle antérieur en raison d'une mise à jour des données des relevés aériens utilisées par les deux modèles (à la suite

d'une nouvelle analyse complète; voir St-Pierre *et al.* 2023). Les deux modèles présentent une tendance à la stabilité globale jusqu'en 1999, suivie d'une forte augmentation, d'une diminution, puis d'une stabilité de l'abondance en 2007. Toutefois, après 2007, les tendances inférées divergent : le modèle précédent prévoyait une tendance à la baisse jusqu'en 2012 (mais avec un IC extrêmement grand), tandis que le modèle actuel laissait voir une tendance à la hausse jusque vers 2018. Cette tendance à la hausse s'est stabilisée en 2018 et il n'y a eu aucune croissance nette (ou peut-être une légère baisse) entre 2018 et 2022 (figure 12). La tendance à la hausse de 2010 à 2018 estimée par le modèle actuel était probablement attribuable à une survie plus élevée chez les adultes au cours de cette période (figure 6), alors que la stabilisation/diminution à la fin de la série chronologique était probablement due à la baisse continue de la survie des veaux associée à une hausse de la mortalité non liée à l'âge au cours des dernières années (figure 5). Nous soulignons que les tendances en matière d'abondance estimées par notre modèle semblent concorder avec les séries chronologiques combinées d'estimations découlant des relevés photographiques et visuels. Les estimations du modèle s'interpolent effectivement entre les deux ensembles de données, mais se rapprochent davantage des relevés photographiques (figure 12). On s'y attendait étant donné que les données provenant des relevés visuels comportaient des estimations plus élevées d'incertitude connexe et, par conséquent, influençaient moins sur les paramètres estimés (figure S4). L'abondance estimée pour la dernière année de la série chronologique (2022) était de 1 850 (IC₉₅ = 1 528 à 2 180).

ANALYSES PROSPECTIVES : SEUILS DE GESTION ET SCÉNARIOS FUTURS

D'après une valeur estimative de N_{min} de 1 711 (le 20^e centile de la distribution a posteriori de l'abondance estimée en 2022), nous avons calculé la RBP comme suit :

$$RBP = 0.5 \cdot r_{max} \cdot N_{min} \cdot F_R = 0.5 \cdot 0.04 \cdot 1,711 \cdot 0.1 = 3.4 \quad 25$$

Nous avons utilisé les résultats du modèle pour estimer la capacité limite fonctionnelle (K) dans les conditions actuelles. L'estimation ponctuelle de K était de 6 706, avec IC₉₅ = 4 309 à 10 435. C'est nettement inférieur à l'estimation de l'abondance prérécolte (13 558, IC₉₅ = 12 428 à 17 432), qui correspond au K historique. D'après l'estimation ponctuelle du K actuel, nous pouvons déduire les valeurs des autres seuils de référence : NPMN = 4 024, NRP = 3 219 et NRL = 1 609. Nous avons utilisé ces seuils pour évaluer l'état de la population au moment de l'estimation la plus récente et son état futur prévu en supposant que les conditions environnementales récentes (de 2010 à 2022) et les modèles de stochasticité demeurent les mêmes. L'estimation ponctuelle de l'abondance pour 2022 est inférieure au NRP et supérieure au NRL, bien que la limite inférieure de l'IC₉₅ soit inférieure au NRL. Les projections de la population sur 100 ans laissent entrevoir une probabilité de 87 % que la population future soit inférieure au NPMN (si les conditions actuelles persistent) ainsi qu'une probabilité de 78 % qu'elle tombe sous le NRP, une probabilité de 41 % qu'elle tombe sous le NRL et une probabilité de 0,06 % qu'elle tombe sous le seuil QE. Il y avait une probabilité de 16 % que le scénario de référence affiche un taux de croissance instantané moyen de < -1 % au cours des 28 prochaines années (tableau 5).

Nous avons répété l'évaluation ci-dessus pour six scénarios de projection différents (définis au tableau 4) afin d'évaluer comment l'aggravation des conditions ou les effets d'atténuation des mesures de gestion pourraient influencer sur l'état projeté de la population (tableau 5, figure S6). En raison de la forte relation entre la température du golfe et les risques de base, nous avons constaté que même une augmentation supplémentaire de 10 % des températures moyennes du golfe au cours du prochain siècle (une augmentation d'un demi-degré C) pouvait entraîner une réduction de 26 % de l'abondance projetée par rapport au scénario de référence et des augmentations connexes des probabilités de chute sous les seuils de gestion (figure S6 A). À

titre de référence, les températures moyennes du golfe au cours de la période de 2010 à 2022 ont déjà augmenté de trois quarts de degrés C par rapport à la moyenne de 1970 à 2009. Une augmentation de 20 % des températures du golfe (une augmentation d'un degré C) aurait des conséquences encore plus graves (une réduction de 44 % de l'abondance projetée) et augmenterait la probabilité de quasi-extinction à 1,4 % (figure S6 B]). Inversement, si les efforts de conservation pouvaient réduire de 25 % les risques non liés à la densité (comme ceux qui sont associés aux effets de la pollution, aux proliférations d'algues toxiques ou aux éclosions de maladies), cela pourrait augmenter l'abondance projetée de 34 % par rapport au scénario de référence et réduire la probabilité d'être en dessous du NRP à 23 % (figure S6 C]). Des améliorations semblables, bien que moins spectaculaires, pourraient être réalisées en réduisant la mortalité dystocique ou post-partum (tableau 5).

DISCUSSION

Le modèle intégré présenté ici s'appuie sur les idées et les méthodes des précédentes analyses quantitatives de la population de bélugas de l'ESL (Kingsley 1998; Hammill *et al.* 2007; Lesage *et al.* 2014; Michaud 2014; Mosnier *et al.* 2015; Lesage, 2021; Williams *et al.* 2021). Nous nous sommes beaucoup inspirés de ces analyses précédentes pour ébaucher la structure de notre modèle, nos hypothèses et notre paramétrisation. En intégrant plusieurs ensembles de données à l'aide de la modélisation hiérarchique bayésienne, nous avons été en mesure d'augmenter la résolution de la structure démographique dans notre modèle de processus, ce qui nous a permis de mieux comprendre l'incidence de certaines menaces sur les processus démographiques et les composantes de la population. Plus particulièrement, en combinant les données historiques sur les récoltes, les estimations de l'abondance provenant de plusieurs types de relevés, la cause du décès et les données sur l'âge au décès provenant du suivi des carcasses ainsi que les données sur la structure par âge provenant de plusieurs plateformes de relevé, nous avons été mieux en mesure de déterminer les tendances temporelles concernant la mortalité à chaque stade, notamment les effets des facteurs liés et non liés à la densité et des variables environnementales. Diverses sources d'information ont permis de restreindre les paramètres du modèle et de tenir compte des biais particuliers inhérents à divers types de données, comme le biais de détection associé à l'observation des petits veaux (tant visuellement que dans le suivi des carcasses). L'utilisation de plusieurs types de données pour mieux comprendre les processus démographiques est bien entendu la caractéristique déterminante des modèles de population intégrés (Besbeas *et al.* 2005; Abadi *et al.* 2010; Rhodes *et al.* 2011; Zipkin et Saunders 2018). Bien que cette caractéristique présente des avantages évidents, dans certains cas, elle peut produire des résultats qui pourraient remettre en question les inférences précédentes en fonction de chaque ensemble de données. Ce point est mis en évidence par la sous-estimation apparente par le modèle de la proportion de veaux/jeunes d'un an avant 2000, déduite des données provenant des relevés photographiques (figure 10A). L'écart relativement mineur entre les estimations du modèle et les estimations fondées sur les photos de 1990 à 1999 reflète le « compromis » sur le plan de la modélisation entre les valeurs plus élevées qu'impliquent les données des relevés photographiques et les valeurs inférieures inférées à partir des distributions par âge des carcasses contemporaines et des données des relevés à partir d'une embarcation sur le pourcentage de gris dans la population (figure 11, figure 10B). Toutefois, les déductions qui en découlent au sujet de la structure par âge soulèvent des questions sur une hypothèse antérieure voulant que la proportion de juvéniles dans la population ait subi une baisse soutenue après 1999 (Michaud 2014; Mosnier *et al.* 2015). Cet exemple illustre à la fois les avantages et les défis inhérents à l'utilisation de modèles intégrés pour la conservation.

La structure de notre modèle actuel est semblable à celle d'un modèle bayésien antérieur qui a utilisé certaines des mêmes sources de données (Mosnier *et al.* 2015). Une comparaison superficielle des tendances prévues par les deux modèles laisse entrevoir des incohérences graves (p. ex. comparer la figure 12 du présent rapport à la figure 4 de Mosnier *et al.* 2015). Toutefois, un examen plus approfondi des résultats démontre que bon nombre des principales conclusions sont remarquablement cohérentes entre les deux modèles. Plus important encore, les différences absolues concernant l'abondance résultent entièrement de la modification de l'ampleur des estimations découlant des relevés aériens (d'après la réanalyse des données) et ne reflètent aucune différence intrinsèque entre la dynamique et les projections des modèles. De plus, les tendances estimées relatives à la survie des veaux, à la gestation et à l'abondance globale étaient très semblables entre les deux modèles jusque vers 2007 (c.-à-d. pour toutes les années d'inférence pour le modèle précédent, sauf les cinq dernières). L'écart entre les tendances après 2007 n'est pas du tout surprenant étant donné la série chronologique prolongée des données de relevés et les ensembles de données supplémentaires (particulièrement les données sur la structure par âge des carcasses) dont nous avons disposé pour ajuster le modèle actuel, mais pas le modèle précédent.

Le modèle précédent (Mosnier *et al.* 2015) et l'analyse actuelle présentent une autre similitude, à savoir l'utilisation de la longue série chronologique des rapports de récolte pour réaliser la simulation rétrospective des tendances sur une période historique où la disponibilité d'autres données est limitée. Il est important de comprendre cette période historique parce que la dynamique passée prépare la voie à la dynamique actuelle et aussi parce qu'elle peut fournir un aperçu du potentiel de la population dans des conditions plus « propices » (avant l'arrivée des polluants modernes, des changements climatiques et de l'effondrement de la pêche). Comme pour les analyses précédentes (Reeves et Mitchell 1984; Hammill *et al.* 2007; Mosnier *et al.* 2015), les résultats de notre modèle indiquent que l'ampleur des récoltes sur de nombreuses décennies, combinée au cycle biologique et de reproduction ainsi qu'aux tables de survie du béluga, est compatible avec une abondance historique beaucoup plus élevée et une baisse spectaculaire à la fin du 19^e siècle et au début du 20^e siècle (figure S4). Toutefois, notre méthode de modélisation s'est appuyée sur les analyses précédentes pour incorporer et estimer explicitement les effets liés à la densité sur la survie des veaux et les taux de gestation, de même que les changements directionnels des risques liés et non liés à la densité qui ont dû se produire pour expliquer l'écart entre l'abondance historique et les tendances actuelles. Le fait d'explicitement ces phénomènes au sein du modèle (au lieu de simples hypothèses implicites, comme c'était le cas dans les analyses précédentes) a servi à souligner la sensibilité des estimations rétrospectives de l'abondance aux incertitudes concernant la nature des variations des taux de survie au cours du 20^e siècle. Par conséquent, nos projections sur l'abondance historique ont un degré d'incertitude plus élevé que celui des estimations précédentes, ce qui, selon nous, est une représentation réaliste de la véritable incertitude concernant la dynamique passée. De plus, l'ampleur de notre estimation historique de l'abondance moyenne (13 558 individus) est plus élevée que celle des estimations antérieures, qui tient compte à la fois de l'analyse à jour des données des relevés aériens (qui a fait remonter toutes les estimations de l'abondance) et de notre traitement plus détaillé et démographiquement rigoureux des différences par âge et par sexe relativement à la mortalité et aux effets liés à la densité. Compte tenu de ce degré élevé d'incertitude et des nouvelles connaissances sur la dynamique passée, nous formulons une mise en garde contre l'utilisation continue des estimations antérieures du K historique comme cibles de rétablissement ou points de référence de gestion. Nous ne recommandons pas non plus de passer à notre estimation actuelle de l'abondance historique. Nous suggérons plutôt des méthodes différentes qui conviennent davantage à la dynamique actuelle et qui reconnaissent que la capacité limite effective du béluga de l'ESL dans

l'environnement actuel a fondamentalement changé par rapport aux niveaux historiques, comme nous le verrons ci-dessous.

En plus de nouvelles données sur la dynamique historique, les résultats de notre modèle fournissent une mise à jour des tendances récentes en matière de survie et d'abondance. L'augmentation signalée précédemment de la volatilité des taux de survie (en particulier la survie des veaux) à partir de 1999 (Mosnier *et al.* 2015) a également été corroborée par notre modèle (voir la figure 6). Toutefois, notre analyse nous a permis de constater que les tendances relatives aux taux de survie des veaux et à ceux des animaux plus âgés ont commencé à diverger après 2010. Nos résultats démontrent que les juvéniles plus âgés et les adultes ont connu une augmentation des taux de survie à partir de 2010 (figure 6), ce qui est signe d'une diminution stochastique des risques liés à la densité (figure 5). Bien que ce changement ait été incorporé à titre d'effet aléatoire dans notre modèle, il est raisonnable de supposer qu'il reflète la réduction des cancers gastro-intestinaux observée chez les bélugas de l'ESL qui est survenue en même temps et attribuée à une exposition réduite aux contaminants environnementaux, comme les HAP et les BPC (Lair *et al.* 2016; Poirier *et al.* 2019). Quoiqu'il en soit, l'augmentation de la survie des animaux plus âgés semble avoir contribué à une tendance à la hausse de l'abondance entre 2010 et 2018, contrairement aux conclusions antérieures de diminution de la population au cours de cette période. Parallèlement, les taux de survie des veaux ont affiché une tendance opposée à celle des animaux plus âgés en raison d'une diminution des taux de survie (figure 6) et d'une hausse des risques liés à la densité (figure 5) survenant après 2010, ce qui a entraîné une augmentation considérable du nombre de veaux apparaissant dans les rapports sur les carcasses (figure 11). Les femelles gestantes ont également connu un taux de mortalité plus élevé pendant cette période (figure 6), car les risques de mortalité dystocique ou péripartum n'ont pas diminué parallèlement aux risques de base, ce qui a également entraîné une augmentation de leur représentation dans les rapports sur des carcasses (figure 9). Le déclin continu de la survie des veaux et des femelles gestantes, combiné à une hausse plus récente des risques de base après 2018, semble avoir renversé la tendance à la hausse de l'abondance au cours des dernières années de la série chronologique (figure 12).

Le modèle de population intégré présenté ici fournit de nouveaux renseignements sur les principaux processus démographiques du béluga de l'ESL, mais il existe également d'importantes limites et d'autres défis. Notre modèle de processus combine actuellement plusieurs sources de mortalité dans un seul terme « risques de base ». Idéalement, ces divers facteurs de mortalité pourraient être divisés en risques distincts. Notre modèle ne tient pas non plus explicitement compte des poussées soudaines de mortalité, comme celles qui sont associées à des événements de mortalité inhabituels (Lair *et al.* 2016; Lesage 2021). Le degré élevé d'incertitude de bon nombre de paramètres estimés (et donc, par extension, de projections du modèle) est une restriction qui réduit l'utilité du modèle pour tirer des conclusions précises sur l'état et les tendances. L'une des sources évidentes de cette incertitude est l'écart important entre les deux ensembles de données des relevés aériens concernant l'abondance estimée. L'algorithme bayésien de Monte-Carlo par chaînes de Markov pondère automatiquement la contribution des données à la probabilité globale en fonction de la variance (voir la figure S4), ce qui permet d'éviter que les points de données infondés influent excessivement sur les résultats. Néanmoins, les grands écarts, qui contribuent largement à l'incertitude globale du modèle, devraient être résolus dans la mesure du possible. Compte tenu du nombre relativement faible de relevés, le modèle est également potentiellement sensible aux relevés individuels comportant des estimations de variance plus faibles : par exemple, les estimations visuelles et photographiques de 2019 pourraient exercer une influence assez forte sur les tendances estimées au cours de la dernière décennie.

Deux autres facteurs importants contribuent à l'incertitude des résultats et des prédictions de notre modèle, chacun pouvant être traité de différentes façons :

1. Incertitude quant aux contributions relatives des facteurs liés et non liés à la densité à l'augmentation de la mortalité. Les données utilisées pour l'ajustement du modèle dans les analyses actuelles n'ont pas pu résoudre cette question. Nous nous sommes donc fondés sur une gamme de valeurs présumée pour établir une distribution a priori. Pourtant, les différentes implications démographiques de la mortalité liée et non liée à la densité sont importantes (Ohlberger *et al.* 2014); c'est peut-être le principal facteur d'incertitude en ce qui a trait aux futures projections. On ne sait pas non plus à quel point les effets Allee (facteurs qui entraînent une corrélation positive entre la densité de la population et la forme physique des individus et qui pourraient devenir importants à un faible taux d'abondance chez certaines espèces sociales [Angulo *et al.* 2018]) ou la dépression de consanguinité (Paternaude *et al.* 1994) ont contribué à l'échec du rétablissement du béluga de l'ESL, bien que nous soulignons que ces deux facteurs se manifesteraient démographiquement comme étant soit une réduction du taux de survie, soit une diminution de la fécondité dans des populations plus faibles. Par conséquent, ils sont implicitement pris en compte dans notre modèle. Nous croyons qu'une grande partie de cette incertitude pourrait être éliminée dans les analyses futures en incorporant plus d'information sur les causes de décès (c.-à-d. à la suite de nécropsies) et sur leur variation au fil du temps et entre les groupes démographiques. L'intégration de plusieurs causes de décès dans la structure du modèle à titre de risques concurrents serait simple si l'on utilisait la même méthode que celle que nous avons employée dans le modèle actuel pour les risques de mortalité dystocique ou post-partum. Dans de nombreux cas, les données ou les opinions d'experts indiqueraient clairement dans quelle mesure les risques particuliers de mortalité étaient liés à la densité (Tinker *et al.* 2021).
2. Incertitude quant aux mécanismes réels ou facteurs externes qui entraînent la variation des taux de risque. Notre modèle a permis d'évaluer plusieurs variables environnementales comme facteurs prédictifs potentiels de mortalité (dont la température du golfe à 200 m, qui était très importante) et aussi de faire explicitement le suivi des risques de mortalité dystocique ou post-partum. Toutefois, à l'exception de ces deux facteurs (et des décès dus aux captures, historiquement), tous les autres facteurs sous-jacents responsables des fluctuations de la mortalité au cours des deux dernières décennies n'ont pas été explicitement inclus et ont donc été effectivement combinés en ce qui concerne les effets aléatoires. Il s'agissait d'une solution appropriée étant donné le peu de données dont nous disposions, mais elle n'est pas idéale pour comprendre le processus ou évaluer des mesures de gestion particulières, et elle contribue en fin de compte à l'incertitude sur les tendances futures relatives à la population. Une solution bien meilleure (quoique difficile) consisterait à déterminer et inclure dans le modèle les données relatives aux facteurs qui influent vraiment sur les tendances en matière de mortalité. Cela pourrait inclure l'ajout de données empiriques sur les causes de décès (voir ci-dessus) ainsi que d'autres covariables environnementales (p. ex. divers niveaux de polluant, données plus précises sur les proies, etc.). Par exemple, l'arrêt des émissions de HAP en 1976 et l'interdiction des BPC en 1979 pourraient être le facteur causal de la réduction observée des cancers gastro-intestinaux chez les bélugas de l'ESL (Lair *et al.* 2016; Poirier *et al.* 2019) qui a entraîné une diminution des risques pour les adultes après 2010 (figure 6), mais, à l'heure actuelle, cela ne reste qu'une hypothèse, car les variables pertinentes n'ont pas été explicitement incluses dans le modèle. Dans le cas de la relation significative entre la température moyenne du golfe et la mortalité des veaux, notre modèle suppose actuellement une relation linéaire simple entre la température et le taux de risque logarithmique. Nous reconnaissons que les fondements mécanistiques de cet effet de température résultent probablement de la dynamique des

proies et qu'ils sont donc probablement hautement non linéaires et complexes, mais des travaux futurs seront nécessaires pour élucider ces mécanismes.

Même sans que nous ayons abordé les principales sources d'incertitude mentionnées ci-dessus, les résultats de notre modèle permettent d'éclairer les décisions de gestion et les cibles de rétablissement. Les cibles de rétablissement passées du béluga de l'ESL comprenaient l'atteinte d'un taux de croissance annuel de 2 %, d'une cible provisoire de 1 000 individus matures et d'une population à long terme de 7 070 individus, considérée comme étant égale à 70 % de la valeur « initiale » estimée de K (MPO 2012). Comme nous l'avons mentionné ci-dessus, nous ne recommandons pas de continuer à utiliser les estimations antérieures de la valeur initiale de K comme cible de rétablissement, car nos analyses actuelles indiquent que cette valeur sous-estime l'ampleur et l'incertitude de l'abondance historique et, plus important encore, parce que l'abondance prérecolte fournit une cible de rétablissement irréaliste qui n'est plus pertinente (Williams *et al.* 2021). Nous utilisons notre modèle pour estimer une valeur « K actuelle » fonctionnelle qui représente l'abondance équilibrée qui pourrait être réalisée dans l'environnement que le béluga de l'ESL occupe actuellement. Cette estimation actuelle de K (6 706 individus) est légèrement inférieure à la cible précédente de population à long terme de 7 070. Nous faisons une mise en garde indiquant que l'estimation de la valeur K actuelle présentée ici est sensible à nos hypothèses sur le degré relatif de dépendance à la densité des facteurs de mortalité émergents et que les travaux futurs pour mieux comprendre ces processus pourraient donner des estimations plus rigoureuses de K . Toutefois, bien que la perspective de baser les cibles de rétablissement sur une estimation de la valeur K actuelle (plutôt que sur une estimation historique de K) puisse susciter une résistance compréhensible au risque de « changement des bases », nous soulignons que l'estimation historique de K comprend encore plus d'hypothèses et d'incertitudes non testées que l'estimation actuelle de K . À plusieurs égards, elle constitue une base encore plus arbitraire de gestion.

Selon l'estimation actuelle de K , nous fournissons les valeurs estimées correspondantes de NPMN, NRP et NRL (tableau 5). Nous suggérons que le maintien de l'abondance de la population au-dessus du seuil révisé du NRL avec un certain niveau de confiance (p. ex. une certitude de 80 %) permettrait d'atteindre une cible de gestion minimale raisonnable. D'autres critères cibles de rétablissement pourraient inclure une probabilité minimale que les prévisions ne diminuent pas de façon significative (p. ex. 90 % de probabilités de dépasser un taux de croissance moyen de -1 % sur une seule génération). L'abondance estimée par le modèle pour 2022 était encore bien inférieure à la valeur estimée de K actuelle. Compte tenu de la plage de variation des conditions environnementales et des risques inexplicables observés depuis 2010, il y a une forte probabilité que la population demeure en dessous du NPMN (87 %) ou du NRP (78 %) au cours des 100 prochaines années si les conditions actuelles persistent (tableau 5). D'autres simulations pourraient être utilisées pour explorer l'étendue des résultats probables des mesures de gestion visant à atténuer des risques particuliers ou pour tenir compte de l'émergence de nouveaux risques (p. ex. les polluants émergents ou les changements de productivité liés au climat), comme dans les exemples du tableau 4 (voir aussi le tableau 5, la figure S6).

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. Moisan pour l'analyse des données des relevés à partir d'une embarcation et Y. Morin, P. Rivard et S. Aucoin pour la détermination de l'âge des carcasses. Nous sommes également reconnaissants au personnel du Réseau québécois d'urgences pour les mammifères marins (RQUMM), à C. Guimont et R. Plante pour la collecte et le transport des carcasses de bélugas ainsi qu'aux vétérinaires et aux étudiants en médecine vétérinaire qui ont réalisé les nécropsies de bélugas, dont S. Lair, D. Martineau, S. DeGuise, C. Girard, I. Mikaelian,

A. Dallaire et S. Larrat. Au fil des ans, le programme de surveillance des carcasses de bélugas a bénéficié des contributions du Plan d'action Saint-Laurent (Entente Canada-Québec) et de Parcs Canada, du Réseau canadien pour la santé de la faune (Faculté de médecine vétérinaire, Université de Montréal), de l'Institut national d'écotoxicologie du Saint-Laurent (INESL), des Industries Filmar (2005) Inc., du Fonds mondial pour la nature et d'Alcan. Cette étude a été financée dans le cadre des programmes sur les espèces en péril et les objectifs de conservation marine de Pêches et Océans Canada.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Abadi, F., Gimenez, O., Arlettaz, R., et Schaub, M. 2010. An assessment of integrated population models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. *Ecology* 91:7–14.
- Angulo, E., Luque, G. M., Gregory, S. D., Wenzel, J. W., Bessa-Gomes, C., Berc, L., et Courchamp, F. 2018. Allee effects in social species. *J. Anim. Ecol.* 87:47–58.
- Beauchesne, D., Daigle, R. M., Vissault, S., Gravel, D., Bastien, A., Bélanger, S., Bernatchez, P., Blais, M., Bourdages, H., et Chion, C. 2020. Characterizing exposure to and sharing knowledge of drivers of environmental change in the St. Lawrence system in Canada. *Front. Mar. Sci.* 7:383.
- Béland, P., DeGuise, S., Girard, C., Lagace, A., Martineau, D., Michaud, R., Muir, D. C., Norstrom, R. J., Pelletier, E., et Ray, S. 1993. Toxic compounds and health and reproductive effects in St. Lawrence beluga whales. *J. Great Lakes Res.* 19:766–775.
- Bernier-Graveline, A., Lesage, V., Cabrol, J., Lair, S., Michaud, R., Rosabal, M., et Verreault, J. 2021. Lipid metabolites as indicators of body condition in highly contaminant-exposed belugas from the endangered St. Lawrence Estuary population (Canada). *Environ. Res.* 192:110272.
- Besbeas, P., Freeman, S. N., et Morgan, B. J. 2005. The potential of integrated population modelling. *Aust. New Zeal. J. Stat.* 47:35–48.
- Breslow, N. E. 1975. Analysis of survival data under the proportional hazards model. *Int. Stat. Rev.* 45–57.
- Brodie, P. F. 1971. A reconsideration of aspects of growth, reproduction, and behavior of the white whale (*Delphinapterus leucas*), with reference to the Cumberland Sound, Baffin Island, population. *J. Fish. Res. Board Can.* 28:1309–1318.
- Brodie, P. F. 1972. Significance of accessory corpora lutea in odontocetes with reference to *Delphinapterus leucas*. *J. Mammal.* 53:614–616.
- Burns, J. J., et Seaman, G. A. 1986. Investigations of belukha whales in coastal waters of western and northern Alaska. II. Biology and ecology. US Department of Commerce, NOAA, OCSEAP Final Report 56:221–357.
- Cairns, D.K., Chaput, G., Poirier, L.A., Avery, T.S., Castonguay, M., Mathers, A., Casselman, J.M., Bradford, R.G., Pratt, T., Verreault, G., Clarke, K., Veinott, G., et Bernatchez, L. 2014. [Recovery Potential Assessment for the American Eel \(*Anguilla rostrata*\) for eastern Canada: life history, distribution, reported landings, status indicators, and demographic parameters.](#) DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/134. xiv + 157 p.
- Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M. D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M., Guo, J., Li, P., et Riddell, A. 2017. Stan: A Probabilistic Programming Language. *J. stat. Softw.* 76:32.

-
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Chion, C., Bonnell, T. R., Lagrois, D., Michaud, R., Lesage, V., Dupuch, A., McQuinn, I. H., et Turgeon, S. 2021. Agent-based modelling reveals a disproportionate exposure of females and calves to a local increase in shipping and associated noise in an endangered beluga population. *Mar. Pollut. Bull.* 173:112977.
- De Guise, S., Lagace, A., et Béland, P. 1994. Tumors in St. Lawrence beluga whales (*Delphinapterus leucas*). *Vet. Pathol.* 31:444–449.
- De Wit, C. A. 2002. An overview of brominated flame retardants in the environment. *Chemosphere* 46:583–624.
- Duplisea, D. E., Merette, D., Roux, M. J., Benoît, H., Blais, M., Galbraith, P., et Plourde, S. 2020. *gslea: the Gulf of St Lawrence ecosystem approach data matrix R-package*. R package version 0.1.
- Ellis, S., Franks, D. W., Natrass, S., Currie, T. E., Cant, M. A., Giles, D., Balcomb, K. C., et Croft, D. P. 2018. Analyses of ovarian activity reveal repeated evolution of post-reproductive lifespans in toothed whales. *Sci. Rep.* 8:12833.
- Erbe, C., Dunlop, R., et Dolman, S. 2018. Effects of noise on marine mammals. *Effects of anthropogenic noise on animals: 277–309*.
- Fine, J. P., et Gray, R. J. 1999. A proportional hazards model for the subdistribution of a competing risk. *J. Am. Stat. Assoc.* 94:496–509.
- Fowler, C. W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. Pages 401–441 *Current mammalogy*. Springer.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Dumas, J., Shaw, J.-L., Caverhill, C., Lefavre, D. et Lafleur, C. 2022. [Conditions océanographiques physiques dans le golfe du Saint-Laurent en 2021](#). *Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech.* 2022/034. iv + 85 p.
- Gelfand, A. E., Ghosh, S. K., Christiansen, C., Soumerai, S. B., et McLaughlin, T. J. 2000. Proportional hazards models: a latent competing risk approach. *J. Royal Statist. Soc. Ser. C (Applied Statistics)* 49:385–397.
- Gelman, A., Jakulin, A., Pittau, M. G., et Su, Y.-S. 2008. A weakly informative default prior distribution for logistic and other regression models. *Annals Appl. Stat.* 2:1360–1383.
- Gervaise, C., Simard, Y., Roy, N., Kinda, B., et Menard, N. 2012. Shipping noise in whale habitat: Characteristics, sources, budget, and impact on belugas in Saguenay–St. Lawrence Marine Park hub. *J. Acoust. Soc. Am.* 132:76–89.
- Gosselin, J-F., Hammill, M.O. et Mosnier, A. 2014. [Summer abundance indices of St. Lawrence Estuary beluga \(*Delphinapterus leucas*\) from a photographic survey in 2009 and 28 line transect surveys from 2001 to 2009](#). *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2014/021. iv + 51 p.
- Hammill, M., et Sauvé, C. 2017. Growth and condition in harp seals: evidence of density-dependent and density-independent influences. *ICES J. Mar. Sci.* 74:1395–1407.
- Hammill, M. O., Measures, L. N., Gosselin, J.-F., et Lesage, V. 2007. [Lack of recovery in St. Lawrence Estuary beluga](#). *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2007/026.
- Hammill, M.O., Stenson, G.B., et Doniol-Valcroze, T. 2017. [A management framework for Nunavik beluga](#). *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2017/060. v + 34 p.
-

-
- Harington, C. R. 2008. The evolution of Arctic marine mammals. *Ecol. Appl.* 18:S23–S40.
- Heide-Jørgensen, M. P., et Teilmann, J. 1994. Growth, reproduction, age structure and feeding habits of white whales (*Delphinapterus leucas*) in West Greenland Waters. *Comm. Greenland Biosci.* 39:195–212.
- Holser, R. R., Crocker, D. E., Robinson, P. W., Condit, R., et Costa, D. P. 2021. Density-dependent effects on reproductive output in a capital breeding carnivore, the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *Proc. R. Soc. B* 288:20211258.
- Inyakina, N. V., Musidray, A. A., Nikitkina, E. V., Mukhachev, E. V., Politov, V. P., et Shiryaev, G. V. 2022. Dependence of the Testosterone Concentration in the Blood of Male Beluga Whales *Delphinapterus leucas* on the Age and Season. *Biol. Bull.* 49:101–106.
- Kingsley, M. C. 1998. Population index estimates for the St. Lawrence belugas, 1973–1995. *Mar. Mamm. Sci.* 14:508–529.
- Kleinenberg, S. E., Yablokov, A. V., Bel'kovich, B. M., et Tarasevich, M. N. 1964. Beluga (*Delphinapterus leucas*): investigation of the species. Akad. Nauk SSSR, Moscow. Translated from Russian. Israel Program for Sci. Transl., Jerusalem, 1969. 376 p.
- Lair, S., Gentes, M-L. et Measures, L.N. 2015. Documentation de l'évolution du protocole d'examen des carcasses de béluga de l'estuaire du Saint-Laurent de 1983 à 2012. *Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat.* 3143 : viii + 65 p.
- Lair, S., Measures, L. N., et Martineau, D. 2016. Pathologic findings and trends in mortality in the beluga (*Delphinapterus leucas*) population of the St Lawrence Estuary, Quebec, Canada, from 1983 to 2012. *Vet. Pathol.* 53:22–36.
- Laurin, J. 1982. Étude écologique et éthologique de la population de bélugas (*Delphinapterus leucas*) du fjord du Saguenay, Québec. Thèse de maîtrise, Université de Montréal (Qc). 145 p
- Lebeuf, M. 2009. La contamination du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent par les polluants organiques persistants en revue. *Rev. Sci. Eau* 22:199–233.
- Lebeuf, M., Measures, L., Noël, M., Raach, M., et Trottier, S. 2014a. A twenty-one year temporal trend of persistent organic pollutants in St. Lawrence Estuary beluga, Canada. *Sci. Total Environ.* 485:377–386.
- Lebeuf, M., Raach, M., Measures, L., Ménard, N., et Hammill, M. 2014b. [Temporal trends of PBDEs in adult and newborn beluga \(*Delphinapterus leucas*\) from the St. Lawrence Estuary](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/120. v + 11 p.
- Lesage, V. 2021. The challenges of a small population exposed to multiple anthropogenic stressors and a changing climate: The St. Lawrence Estuary beluga. *Polar Res.* 40.
- Lesage, V., Measures, L., Mosnier, A., Lair, S., Michaud, R. et Béland, P. 2014. [Mortality patterns in St. Lawrence Estuary beluga \(*Delphinapterus leucas*\), inferred from the carcass recovery data, 1983-2012](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/118. iv + 23 p.
- Lesage, V., S. Lair, S. Turgeon, et P. Béland. 2020. Diet of St. Lawrence Estuary Beluga (*Delphinapterus leucas*) in a changing ecosystem. *Can. Field-Nat.* 134:21–35.
- Lowry, L. F., Citta, J. J., O'corry-Crowe, G., Quakenbush, L. T., Frost, K. J., Suydam, R., Hobbs, R. C., et Gray, T. 2019. Distribution, abundance, harvest, and status of Western Alaska beluga whale, *Delphinapterus leucas*, stocks. *Mar. Fish. Rev.* 81:54–71.
-

-
- Martineau, D., Béland, P., Desjardins, C., et Lagacé, A. 1987. Levels of organochlorine chemicals in tissues of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) from the St. Lawrence Estuary, Quebec, Canada. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 16:137–147.
- Martineau, D., De Guise, S., Fournier, M., Shugart, L., Girard, C., Lagacé, A., et Béland, P. 1994. Pathology and toxicology of beluga whales from the St. Lawrence Estuary, Quebec, Canada. Past, present and future. *Sci Total Environ.* 154:201–215.
- Matthews, C. J., et Ferguson, S. H. 2015. Weaning age variation in beluga whales (*Delphinapterus leucas*). *J. Mamm.* 96:425–437.
- McGuire, T. L., Stephens, A. D., McClung, J. R., Garner, C. D., Shelden, K. E. W., Boor, G. K. H., et Wright, B. 2020. Reproductive natural history of endangered Cook Inlet Beluga whales: insights from a long-term photo-identification study. *Polar Biol.* 43:1851–1871.
- McQuinn, I. H., Lesage, V., Carrier, D., Larrivée, G., Samson, Y., Chartrand, S., Michaud, R., et Theriault, J. 2011. A threatened beluga (*Delphinapterus leucas*) population in the traffic lane: Vessel-generated noise characteristics of the Saguenay-St. Lawrence Marine Park, Canada. *J. Acoust. Soc. Am.* 130:3661–3673.
- Ménard, N., R. Michaud, C. Chion et S. Turgeon. 2014. [Documentation of Maritime Traffic and Navigational Interactions with St. Lawrence Estuary Beluga \(*Delphinaterus leucas*\) in Calving Areas Between 2003 and 2012](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2014/003. v + 24 p.
- Michaud, R. 2014. [St. Lawrence Estuary beluga \(*Delphinapterus leucas*\) population parameters based photo-identification surveys, 1989-2012](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/130. iv + 27 p.
- Mosnier, A., T. Doniol-Valcroze, J.-F. Gosselin, V. Lesage, L. N. Measures, et M. O. Hammill. 2015. Insights into processes of population decline using an integrated population model: the case of the St. Lawrence Estuary beluga (*Delphinapterus leucas*). *Ecol. Model.* 314:15–31.
- MPO. 2012. Programme de rétablissement du béluga (*Delphinapterus leucas*), population de l'estuaire du Saint-Laurent au Canada. Série de Programmes de rétablissement de la *Loi sur les espèces en péril*, Pêches et Océans Canada, Ottawa. xi + 93 p.
- MPO. 2013. [Compte rendu de l'atelier national pour Expertise technique en évaluation de stocks \(ETES\) : Points de référence en matière de rendement maximal soutenu \(RMS\) et approche de précaution en situation de variation de la productivité ; du 13 au 15 décembre 2011](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Compte rendu 2012/055.
- MPO. 2014. [Situation du béluga \(*Delphinapterus leucas*\) de l'estuaire du fleuve Saint-Laurent](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Avis sci. 2013/076.
- Norman, S. A., Dreiss, L. M., Niederman, T. E., et Nalven, K. B. 2022. A Systematic Review Demonstrates How Surrogate Populations Help Inform Conservation and Management of an Endangered Species—The Case of Cook Inlet, Alaska Belugas. *Front. Mar. Sci.* 242.
- Ohlberger, J., Rogers, L. A., et Stenseth, N. C. 2014. Stochasticity and determinism: how density-independent and density-dependent processes affect population variability. *PLoS One* 9:e98940.
- Patenaude, N. J., Quinn, J. S., Beland, P., Kingsley, M., et White, B. N. 1994. Genetic variation of the St. Lawrence beluga whale population assessed by DNA fingerprinting. *Mol. Ecol.* 3:375–381.
-

-
- Pippard, L. 1985. Status of the St. Lawrence River population of Beluga, *Delphinapterus leucas*. Can. Field-Nat. Ottawa ON 99:438–450.
- Pippard, L., et Malcolm, H. 1978. White whales (*Delphinapterus leucas*). Observations on their distribution, population and critical habitats in the St. Lawrence and Saguenay rivers. Unpublished report prepared for Department of Indian and Northern Affairs. Page 161 pp. Parks Canada, Ottawa, Ontario.
- Poirier, M. C., Lair, S., Michaud, R., Hernández-Ramon, E. E., Divi, K. V., Dwyer, J. E., Ester, C. D., Si, N. N., Ali, M., et Loseto, L. L. 2019. Intestinal polycyclic aromatic hydrocarbon-DNA adducts in a population of beluga whales with high levels of gastrointestinal cancers. Environ. Mol. Mutagen. 60:29–41.
- R.Core.Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reeves, R. R., et Mitchell, E. 1984. Catch history and initial population of white whales (*Delphinapterus leucas*) in the river and Gulf of St. Lawrence, eastern Canada. Nat. Can. 111:63–121.
- Rhodes, J. R., Ng, C. F., de Villiers, D. L., Preece, H. J., McAlpine, C. A., et Possingham, H. P. 2011. Using integrated population modelling to quantify the implications of multiple threatening processes for a rapidly declining population. Biol. Conserv. 144:1081–1088.
- Richardson, W. J., Greene, C. R. Jr, Malme, C. I., et Thomson, D. H. 2013. Marine mammals and noise. Academic press.
- Robeck, T. R., Monfort, S. L., Calle, P. P., Dunn, J. L., Jensen, E., Boehm, J. R., Young, S., et Clark, S. T. 2005. Reproduction, growth and development in captive beluga (*Delphinapterus leucas*). Zoo Biol. 24:29–49.
- Rolland, N., Turcotte, F., McDermid, J.L., DeJong, R.A., et Landry, L. 2022. [Évaluation des stocks de hareng Atlantique \(*Clupea harengus*\) de la zone 4TVn de l'OPANO dans le sud du golfe du Saint-Laurent en 2020-2021](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2022/068. xiii + 148 p.
- Savenkoff, C., Castonguay, M., Chabot, D., Hammill, M. O., Bourdages, H., et Morissette, L. 2007. Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: evidence of a fishery-induced regime shift? Estuar. Coast. Shelf Sci. 73:711–724.
- Sergeant, D. E., et Hoek, W. 1988. An update of the status of white whales *Delphinapterus leucas* in the Saint Lawrence Estuary, Canada. Biol. Conserv. 45:287–302.
- Simard, Y., Lepage, R., et Gervaise, C. 2010. Anthropogenic sound exposure of marine mammals from seaways: Estimates for Lower St. Lawrence Seaway, eastern Canada. Appl. Acoust. 71:1093–1098.
- Simard, Y., Roy, N., Giard, S., et Yayla, M. 2014. Canadian year-round shipping traffic atlas for 2013: Volume 1, East Coast marine waters. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci 3091:327.
- Simond, A. E., Houde, M., Lesage, V., et Verreault, J. 2017. Temporal trends of PBDEs and emerging flame retardants in belugas from the St. Lawrence Estuary (Canada) and comparisons with minke whales and Canadian Arctic belugas. Environ. Res. 156:494–504.
- Simond, A. E., Houde, M., Lesage, V., Michaud, R., et Verreault, J. 2020. Metabolomic profiles of the endangered St. Lawrence Estuary beluga population and associations with organohalogen contaminants. Sci. Total Environ. 717:137204.

-
- Southall, B. L., Nowacek, D. P., Bowles, A. E., Senigaglia, V., Bejder, L., et Tyack, P. L. 2021. Marine mammal noise exposure criteria: assessing the severity of marine mammal behavioral responses to human noise. *Aquat. Mamm.* 47:421–464.
- Starr, M., Lair, S., Michaud, S., Scarratt, M., Quilliam, M., Lefaivre, D., Robert, M., Wotherspoon, A., Michaud, R., et Ménard, N. 2017. Multispecies mass mortality of marine fauna linked to a toxic dinoflagellate bloom. *PLoS one* 12:e0176299.
- Suydam, R. S. 2009. Age, growth, reproduction, and movements of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) from the eastern Chukchi Sea. University of Washington.
- Tinker, M. T., Carswell, L. P., Tomoleoni, J. A., Hatfield, B. B., Harris, M. D., Miller, M. A., Moriarty, M. E., Johnson, C. K., Young, C., Henkel, L., Staedler, M. M., Miles, A. K., et Yee, J. L. 2021. An Integrated Population Model for Southern Sea Otters. U.S. Geological Survey Open-File Report 2021–1076, 50 p., <https://doi.org/10.3133/ofr20211076>. Reston, VA.
- Vehtari, A., Gelman, A., et Gabry, J. 2017. Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC. *Stat. Comput.* 27:1413–1432.
- Vergara, V., Wood, J., Lesage, V., Ames, A., Mikus, M.-A., et Michaud, R. 2021. Can you hear me? Impacts of underwater noise on communication space of adult, sub-adult and calf contact calls of endangered St. Lawrence belugas (*Delphinapterus leucas*). *Polar Res.* 40.
- Vladykov, V. 1944. Etudes sur les mammifères aquatiques: III. Chasse, biologie et valeur économique du Marsouin Blanc ou Beluga (*Delphinapterus leucas*) du fleuve et du golfe Saint Laurent. Institut de zoologie, Université de Montréal.
- Wade, P. R. 1998. Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds. *Mar. Mamm. Sci.* 14:1–37.
- Wagemann, R., Stewart, R. E. A., Beland, P., et Desjardins, C. 1990. Heavy metals and selenium in tissues of beluga whales, *Delphinapterus leucas*, from the Canadian Arctic and the St. Lawrence Estuary. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci./Bull. Can. Sci. Halieut. Aquat.* 1990.
- Williams, R., Lacy, R. C., Ashe, E., Hall, A., Plourde, S., McQuinn, I. H., et Lesage, V. 2021. Climate change complicates efforts to ensure survival and recovery of St. Lawrence Estuary beluga. *Mar. Pollut. Bull.* 173:113096.
- Worm, B., et Myers, R. A. 2003. Meta-analysis of cod–shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology* 84:162–173.
- Zipkin, E. F., et Saunders, S. P. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. *Biol. Conserv.* 217:240–250.

TABLEAUX

Tableau 1. Transitions démographiques pour le modèle de béluga du Saint-Laurent. Les codes d'identification (colonne 1) correspondent aux annotations associées aux flèches de transition indiquées dans le diagramme en boucle (figure 1) et le contenu des cellules de la matrice de projection (figure 2). Les femelles adultes sont divisées en trois classes correspondant à l'état de reproduction : disponibles pour la reproduction (FA_{av}), gestantes (FA_{pr}) et ayant un veau à charge (FA_{wc}). Dans les équations, « S » représente la probabilité de survie, « G » représente la probabilité de « croissance » (en progression vers la classe d'âge suivante), à condition que l'animal survive, « P » représente la probabilité de devenir gestante chez les femelles ayant l'état FA_{av} , « S_n » représente la probabilité que les veaux nouveau-nés de l'année survivent jusqu'au relevé de l'automne et l'indice « i » identifie la classe par âge, sexe et état, ou le stade, correspondant au numéro de rangée ou de colonne de la matrice de projection de la population (figure S1) et pouvant être associé au diagramme en boucle (figure 1).

ID	Description	Équation
a	Survie/croissance, juvéniles (juv.) âgés de 0 à 3 ans	$S_i, i = 1, 2, 3, 4$
b	Survie/persistance (même stade), juvéniles âgés de 4 à 7 ans	$S_i \cdot (1 - G_i), i = 5$
c	Survie/croissance (vers mâle adulte), pour les juvéniles de 4 à 7 ans	$0,5 \cdot S_i \cdot G_i, i = 5$
d	Survie/persistance (même stade), mâles adultes	$S_i \cdot (1 - G_i), i = 30, 31, \dots 37$
e	Survie/croissance (au stade suivant), mâles adultes	$S_i \cdot G_i, i = 30, 31, \dots 37$
f	Survie/croissance (vers femelle adulte), juvéniles âgés de 4 à 7 ans	$0,5 \cdot S_i \cdot G_i, i = 5$
g	Survie/persistance, pas de gestation, FA_{av}	$S_i \cdot (1 - G_i) \cdot (1 - P_i), i = 6, 7, \dots 13$
h	Survie/croissance, pas de gestation, FA_{av}	$S_i \cdot G_i \cdot (1 - P_i), i = 6, 7, \dots 13$
i	Survie/persistance, gestante, FA_{av}	$S_i \cdot (1 - G_i) \cdot Pr_i, i = 6, 7, \dots 13$
j	Survie/croissance, gestante, FA_{av}	$S_i \cdot G_i \cdot P_i, i = 6, 7, \dots 13$
k	Survie/persistance, décès du veau nouveau-né, FA_{pr}	$S_i \cdot (1 - G_i) \cdot (1 - S_n), i = 14, 15, \dots 21$
l	Survie/croissance, décès du veau nouveau-né, FA_{pr}	$S_i \cdot G_i \cdot (1 - S_n), i = 14, 15, \dots 21$
m	Survie/persistance, survie du veau nouveau-né, FA_{pr}	$S_i \cdot (1 - G_i) \cdot S_n, i = 14, 15, \dots 21$
n	Survie/croissance, survie du veau nouveau-né, FA_{pr}	$S_i \cdot G_i \cdot S_n, i = 14, 15, \dots 21$
o	Survie/persistance, femelle avec veau (FA_{wc})	$S_i \cdot (1 - G_i), i = 22, 23, \dots 29$
p	Survie/croissance, femelle avec veau (FA_{wc})	$S_i \cdot G_i, i = 22, 23, \dots 29$
q	Reproduction, femelle gestante produisant un veau (0 an)	$S_i \cdot S_n, i = 14, 15, \dots 21$

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

Symbole	Nom	Prior	Description
γ_0	gamma_0	Demi-Cauchy (0, 1)	Risques de base logarithmique : détermine la survie des adultes dans des conditions idéales
γ_1	gamma_1	Demi-Cauchy (0, 1)	Rapport de risque logarithmique, risques précoces (touchant principalement les veaux/juvéniles)
γ_2	gamma_2	Demi-Cauchy (0, 1)	Rapport de risque logarithmique, risques tardifs (touchant principalement les animaux plus âgés)
γ_3	gamma_3	Cauchy (0, 0,5)	Rapport de risque logarithmique, mâles par rapport aux femelles
γ_Z	gamma_Z	Cauchy (0, 1)	Rapport de risque logarithmique pour la mortalité dystocique ou post-partum, femelles gestantes
γ_H	gamma_H	Cauchy (0, 1)	Rapport de risque logarithmique pour la mortalité due aux captures (pour les animaux adultes : réduit pour les juvéniles)
δ	delta	Demi-Cauchy (0, 0,1)	Paramètre déterminant la forme de la fonction d'ajustement fondée sur l'âge pour les risques précoces (Δ)
ω	omega	Demi-Cauchy (0, 0,1)	Paramètre déterminant la forme de la fonction d'ajustement fondée sur l'âge pour les risques tardifs (Ω)
ϕ	phi	Demi-Cauchy (0, 0,1)	Effet de la dépendance à la densité (conditions prérécolte)
β_j	Bêta_j	Cauchy (0, 1)	Effet de la variable environnementale j sur la mortalité des veaux/juvéniles
σ_D	sigma_D	Demi-Cauchy (0, 0,5)	Erreur-type, stochasticité environnementale affectant les veaux/juvéniles
σ_A	sigma_A	Demi-Cauchy (0, 0,5)	Erreur-type, stochasticité des risques affectant tous les âges
σ_F	sigma_F	Demi-Cauchy (0, 0,5)	Erreur-type, stochasticité des risques de mortalité dystocique ou post-partum
σ_H	sigma_H	Demi-Cauchy (0, 0,5)	Erreur-type, variation annuelle des risques de récolte
θ	theta	Demi-Cauchy (0, 0,5)	Logarithme de l'augmentation proportionnelle des effets de la mortalité liée à la densité
α	alpha	Demi-Cauchy (0, 0,5)	Composant de la hausse de la mortalité non liée à la densité
η	eta	Normal (-1,7 0,1)	Paramètre déterminant la probabilité de base qu'une femelle disponible devienne gestante
ρ	rho	Bêta (50, 50)	Paramètre déterminant l'intensité proportionnelle des effets liés à la densité sur la gestation et les risques de mortalité dystocique par rapport aux effets sur la mortalité des veaux
ψ_1	psi_1	Bêta (1, 1)	Paramètre de réglage de biais, proportion de veaux détectés dans les rapports sur les carcasses
ψ_2	psi_2	Bêta (1, 1)	Paramètre d'ajustement du biais, proportion d'individus gris dans les relevés à partir d'une embarcation
ν	nu	Demi-Cauchy (0, 5)	Paramètre de précision, proportion distribuée bêta d'animaux gris dans les relevés à partir d'une embarcation
$N_{t=0}$	N_initial	Distribution lognormale (9,3 0,3)	Abondance au début de la période à l'étude (1865)
$N_{t=T}$	N_final	S. O. (dérivé)	Abondance à la fin de la période à l'étude (2022)

Tableau 3. Résumé des résultats d'ajustement du modèle : distribution a posteriori et statistiques d'ajustement du modèle pour les paramètres de base et certains paramètres dérivés.

Paramètre	Moyenne	ET	2,75 % Q	5 % Q	50 % Q	95 % Q	97,5 % Q	SS_{eff}	R-hat
γ_0	3,2270	0,7078	1,7711	2,0013	3,2470	4,3642	4,5754	950,58	1,0164
γ_1	6,0743	0,7223	4,6785	4,9114	6,0572	7,3097	7,5488	960,23	1,0159
γ_2	4,8303	0,7778	3,4892	3,6581	4,7763	6,2352	6,5152	967,32	1,0187
γ_3	0,0643	0,0986	-0,1085	-0,0810	0,0529	0,2424	0,2865	3 888,17	1,0029
γ_2	5,4792	0,2940	4,8480	4,9727	5,4975	5,9321	6,0033	1 904,27	1,0083
γ_H	6,0378	0,0695	5,9002	5,9217	6,0380	6,1532	6,1740	1 659,13	1,0132
δ	0,2731	0,1365	0,0602	0,0838	0,2560	0,5192	0,5913	1 040,34	1,0162
ω	0,1657	0,2083	0,0038	0,0078	0,0933	0,5893	0,7792	1 821,00	1,0091
ϕ	0,0686	0,0066	0,0564	0,0581	0,0684	0,0800	0,0824	3 649,03	1,0041
β_I	0,3421	0,1633	0,0340	0,0796	0,3378	0,6159	0,6724	2 517,37	1,0058
σ_D	0,4688	0,1847	0,2129	0,2246	0,4421	0,8096	0,8827	1 510,12	1,0124
σ_A	1,0239	0,1821	0,6893	0,7418	1,0144	1,3413	1,4193	1 558,76	1,0105
σ_F	0,1908	0,1972	0,0337	0,0375	0,1220	0,6034	0,7938	2 758,54	1,0056
σ_H	1,5275	0,1172	1,3172	1,3485	1,5202	1,7332	1,7761	5 467,80	1,0039
θ	0,2344	0,2205	0,0204	0,0276	0,1570	0,7090	0,8477	1 897,79	1,0060
α	0,0489	0,0576	0,0032	0,0045	0,0282	0,1654	0,2165	1 956,15	1,0063
η	-1,6971	0,0503	-1,7957	-1,7804	-1,6964	-1,6150	-1,5989	5 650,10	1,0009
ρ	0,5010	0,0501	0,4031	0,4173	0,5016	0,5818	0,5957	4 941,40	1,0010
ψ_1	0,0814	0,0168	0,0512	0,0558	0,0801	0,1107	0,1181	1 862,63	1,0080
ψ_2	0,9195	0,0423	0,8336	0,8469	0,9207	0,9867	0,9933	2 002,87	1,0051
ν	75,40	24,45	37,56	41,73	72,10	119,96	132,05	3 193,08	1,0035
$N_{t=0}$	13 287	504,5	12 395	12 525	13 252	14 166	14 326	4 386,08	1,0035
$N_{t=T}$	1 850	166	1 528	1 582	1 850	2 127	2 180	6 565,03	1,0010

Tableau 4. Description des scénarios évalués à l'aide des projections du modèle le mieux adapté ainsi que des modifications des paramètres. Toutes les projections du modèle ont été exécutées sur une période de 100 ans et ont été reproduites 10 000 fois pour saisir l'incertitude des paramètres et la variance d'échantillonnage.

Scénario	Description	Explication
Scénario 0	Modèle de base	Modèle de projet sans mesure de gestion ou changement prévu des conditions : paramètres tirés de la distribution a posteriori estimative conjointe, variables environnementales et effets aléatoires tirés des distributions observées au cours des 12 dernières années (de 2010 à 2022)
Scénario 1	Augm. 10 % temp.	Même modèle que celui de base, mais la température de l'eau du golfe augmente de 10 % sur 100 ans (c.-à-d. un demi-degré Celsius de plus que les valeurs de 2010 à 2022)
Scénario 2	Augm. 20 % temp.	Même modèle que celui de base, mais la température de l'eau du golfe augmente de 20 % sur 100 ans (c.-à-d. un degré Celsius de plus que les valeurs de 2010 à 2022)
Scénario 3	Réduction de 25 % des risques de base	Même modèle que celui de base, mais avec une réduction de 25 % des risques de base (Λ_B)
Scénario 4	Augmentation de 25 % des risques de base	Même modèle que celui de base, mais avec une augmentation de 25 % des risques de base (Λ_B)
Scénario 5	Réduction de 25 % des risques de mort. dy/pp	Même modèle que celui de base, mais avec une réduction de 25 % des risques de mortalité dystocique ou post-partum (α)
Scénario 6	Augmentation de 25 % des risques de mort. dy/pp	Même modèle que celui de base, mais avec une augmentation de 25 % des risques de mortalité dystocique ou post-partum (α)

Tableau 5. Résumé des résultats des simulations futures générées à l'aide du modèle intégré de population pour le béluga de l'estuaire de Saint-Laurent. Les projections du modèle ont été exécutées sur une période de 100 ans et reproduites 10 000 fois pour saisir l'incertitude des paramètres et la variance d'échantillonnage (voir le tableau 4 pour obtenir les renseignements de chaque simulation). Les distributions des résultats de simulation ont ensuite été comparées aux seuils cibles, y compris 60 % K (NPMN) = 4 024, NRP = 3 219, NRL = 1 609 et QE = 50 femelles adultes. La probabilité que le taux moyen instantané de croissance (r) sur une seule génération (28 ans) risque d'être supérieur à 1 % ou inférieur à -1 % est également indiquée.

Scénario	Description	Moyenne N	CI95_lo	CI95_hi	Min_N	% de variation par rapport à la base	Prob. > 60 % K	Prob. > NPR	Prob. > NRL	Prob. < QE	Prob. r > 1 %	Prob. r > -1 %
K historique	K est. prérecolte	13 558	12 428	17 432	-	-	-	-	-	-	-	-
K actuel	K est. du modèle	6 706	4 309	10 435	-	-	-	-	-	-	-	-
Scénario 0	Modèle de base	2 285	338	6 289	1 235	-	0,1308	0,2230	0,5944	0,0006	0,181 %	0,2592
Scénario 1	Augm. 10 % temp.	1 687	155	5 503	1 043	-26,2	0,0710	0,1264	0,3918	0,0030	0,069 %	0,2312
Scénario 2	Augm. 20 % temp.	1 272	67	4 949	842	-44,3	0,0476	0,0830	0,2660	0,0144	-0,044 %	0,2056
Scénario 3	Réduc. de 25 % Risque de base	5 335	1 352	11 721	1 674	133,5	0,6418	0,7728	0,9582	0,0000	1,419 %	0,6798
Scénario 4	Augm. 25 % Risque de base	945	84	3 148	686	-58,6	0,0098	0,0224	0,1600	0,0098	-0,926 %	0,0602
Scénario 5	Réduc. de 25 % Risque mort. dy/pp	2 484	376	6 738	1 280	8,7	0,1618	0,2570	0,6450	0,0000	0,279 %	0,286
Scénario 6	Augm. 25 % Risque mort. dy/pp	2 099	306	5 861	1 191	-8,1	0,1022	0,1864	0,5380	0,0004	0,087 %	0,2304

FIGURES

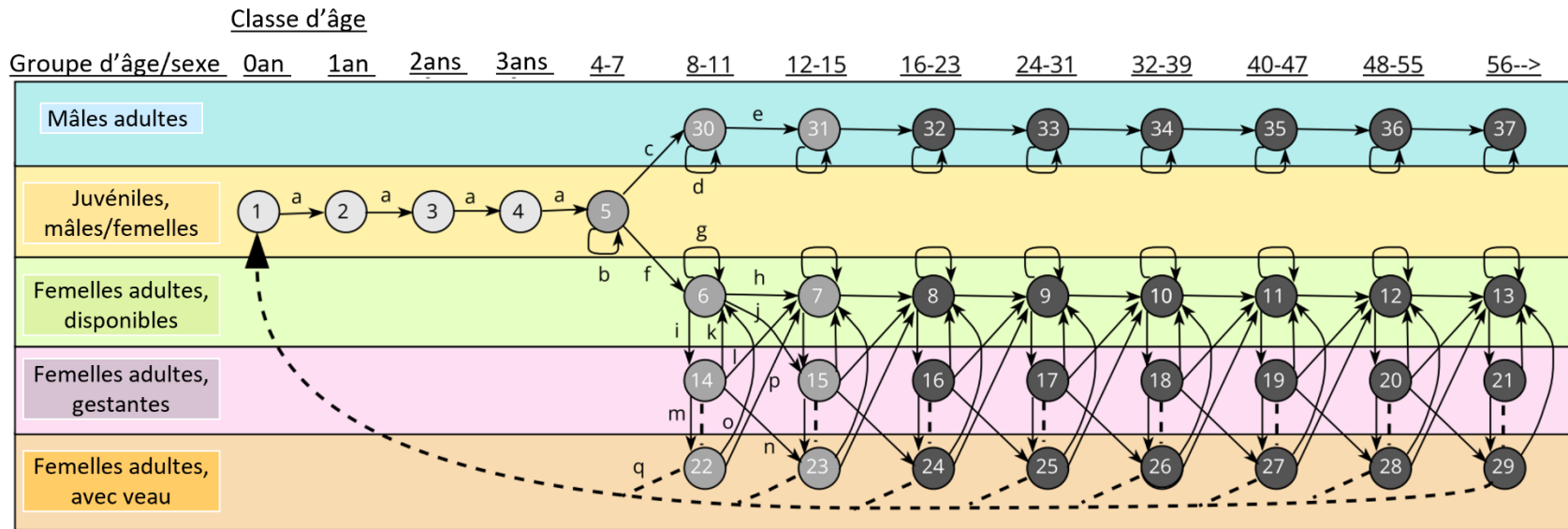


Figure 1. Diagramme en boucle montrant les transitions démographiques pour un modèle de population du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent. Les stades démographiques sont représentés par des cercles (annotés par des numéros de stades séquentiels), où chaque stade est défini par une combinaison unique d'âge, de sexe et d'état de reproduction. Nous soulignons que les classes d'âge sont de durée variable, l'ombrage des cercles indiquant la durée du stade : gris clair = 1 an, gris moyen = 4 ans et gris foncé = 8 ans. Les stades sont organisés en colonnes (correspondant à la classe d'âge) et en rangées (correspondant aux groupes d'âge et de sexe), les flèches de liaison représentant toutes les transitions possibles entre les stades. Les flèches continues représentent les transitions de survie et de croissance, tandis que les flèches pointillées représentent les contributions reproductives à la classe d'âge de 0 an (= veaux nouveau-nés). Les annotations en lettres minuscules associées aux flèches indiquent le type de transition et peuvent être associées par renvoi aux définitions du tableau 2 (dans le cas de transitions identiques répétées dans les classes d'âge, seule la première occurrence est étiquetée).

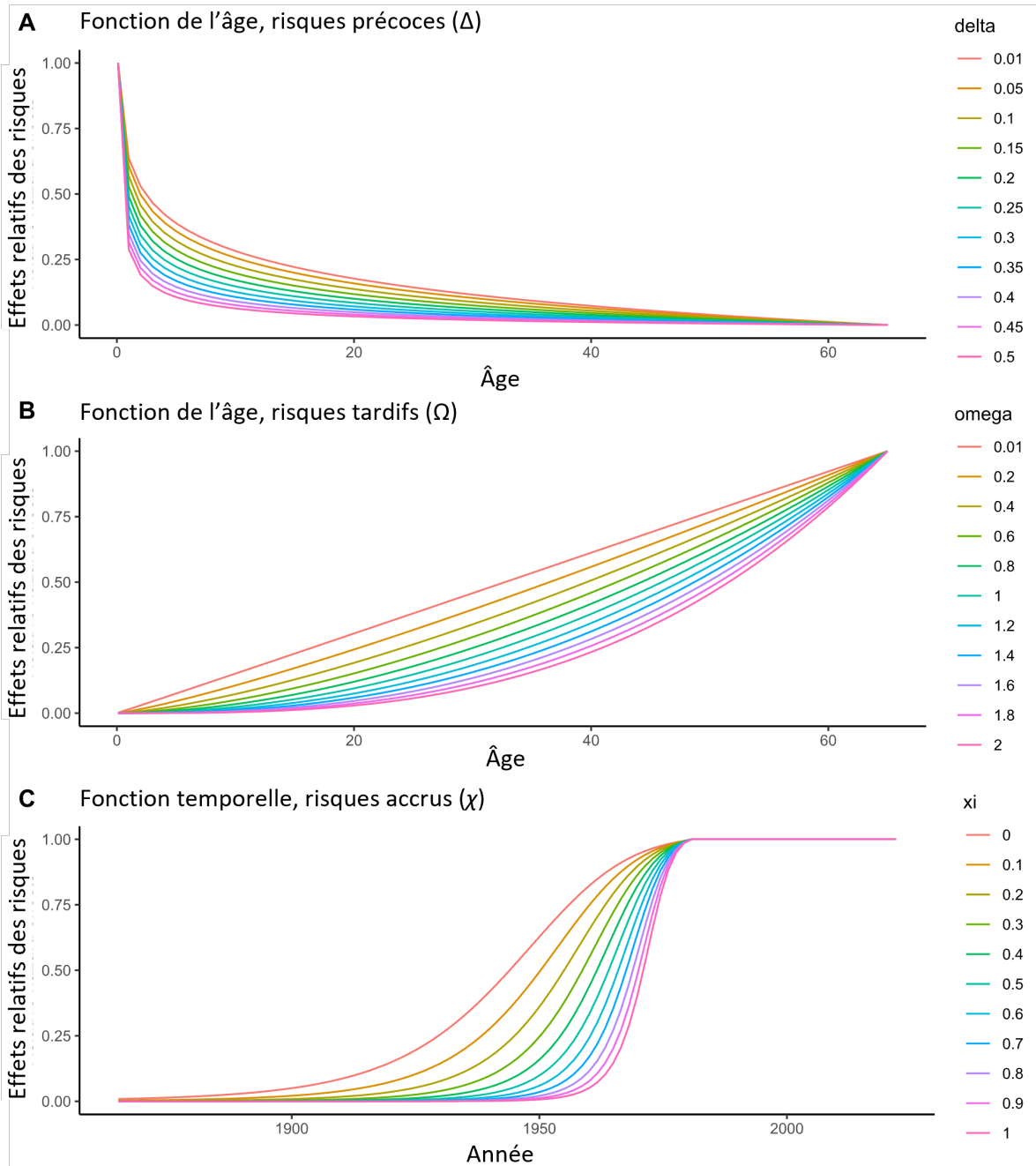


Figure 2. Fonctions de modification des paramètres qui influent sur l'importance de risques particuliers (selon l'âge ou le temps) utilisés dans un modèle de population intégré pour le béluga de l'estuaire du Saint-Laurent.

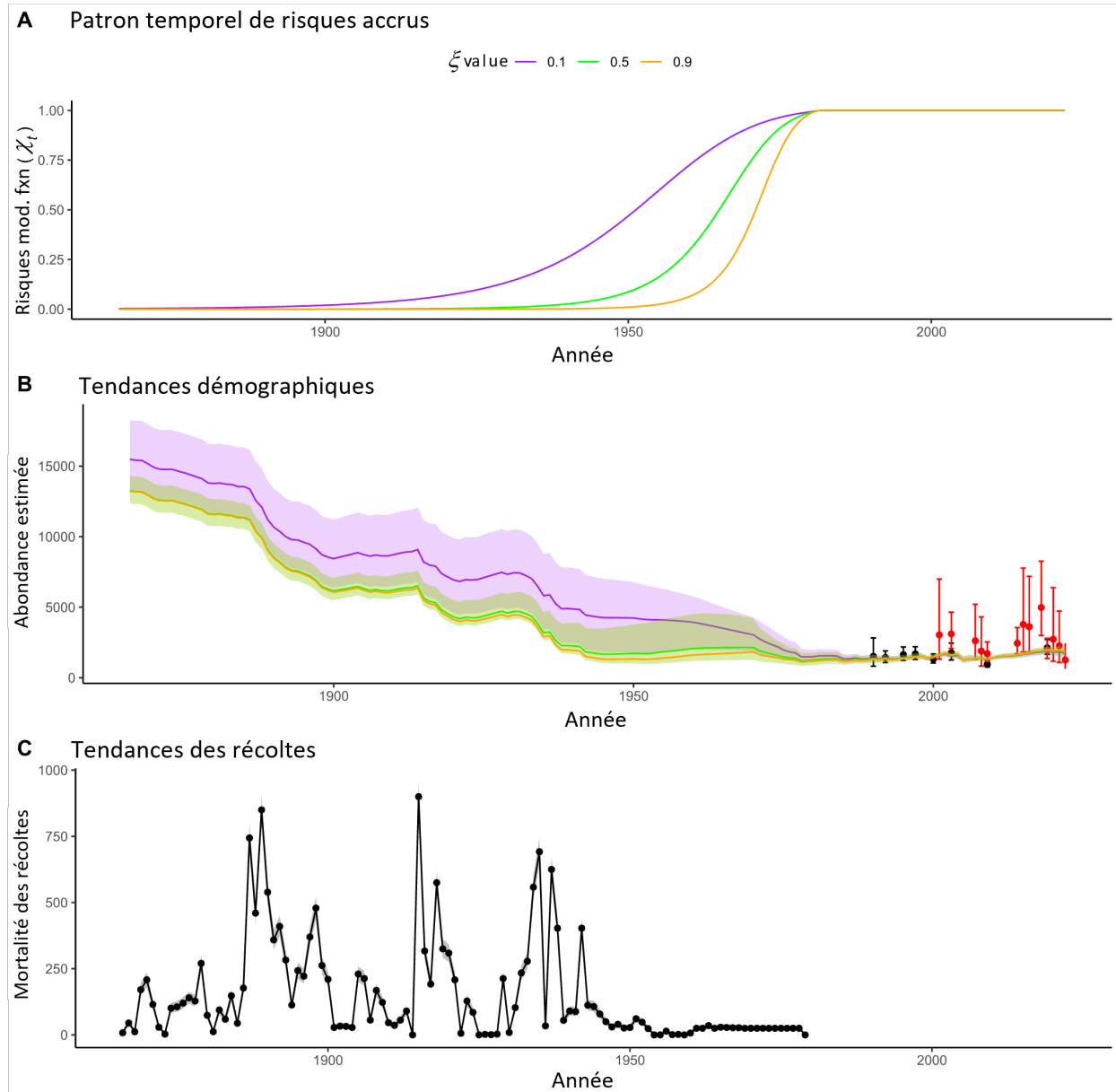


Figure 3. Tendances historiques estimées de la population de bélugas du Saint-Laurent provenant d'un modèle de population intégré. Le graphique A présente trois relations possibles entre la hausse des risques et le temps (fonction temporelle χ) associées aux autres valeurs de ξ . Le graphique B présente les valeurs estimatives d'abondance associées à d'autres fonctions χ (lignes foncées = estimation moyenne et rubans ombrés = IC95) ainsi que les estimations observées associées provenant des relevés photographiques (points noirs) et des relevés visuels (points rouges). Le graphique C présente la mortalité due à la récolte estimée à partir du modèle (ligne = moyenne et ruban ombré = IC95) et les données publiées (points).

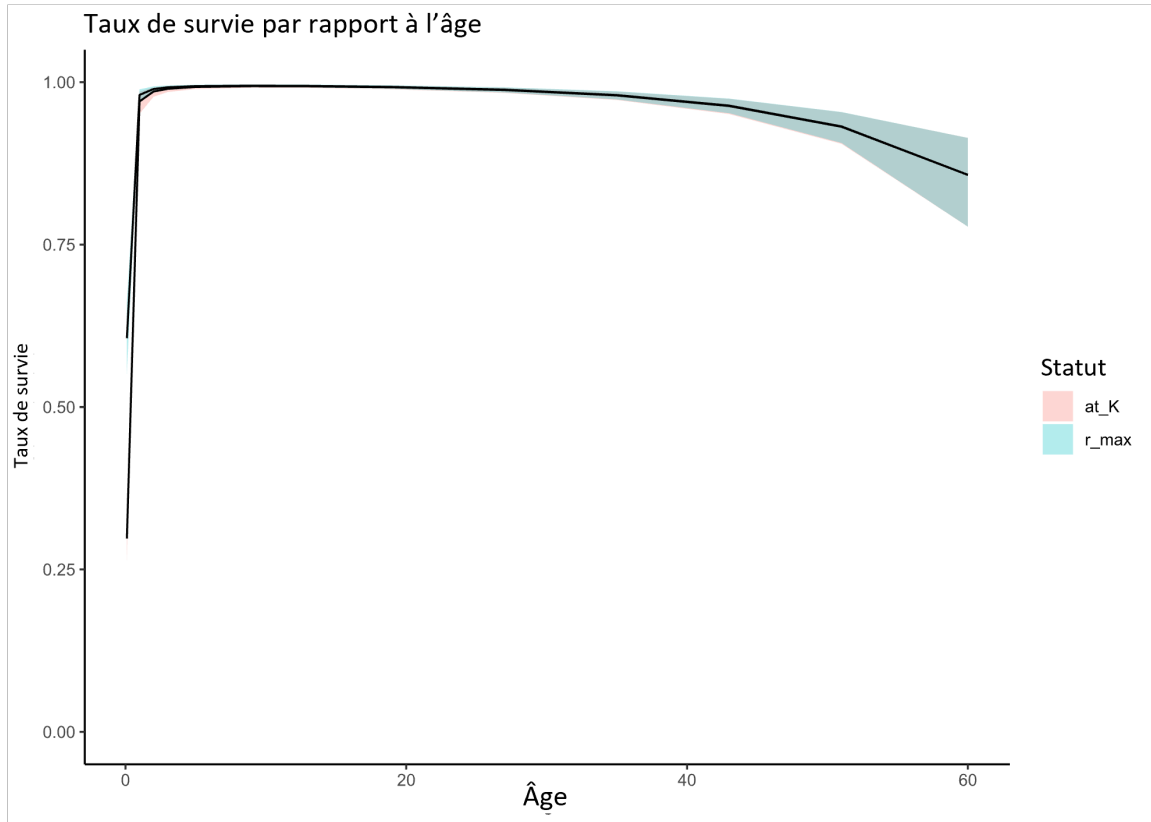


Figure 4. Graphique du taux de survie annuel estimé en fonction de l'âge pour le béluga de l'estuaire du Saint-Laurent. Les taux de survie, qui sont liés à la densité, sont donc tracés pour deux densités relatives différentes : 1) haute densité, à la capacité limite (K) et 2) faible densité, lorsque la population croît au taux de croissance maximum (r_{max}). La survie moyenne dans les deux conditions est représentée par une ligne continue et les bandes d'incertitude de 95 % (les intervalles de crédibilité), par des bandes ombrées.

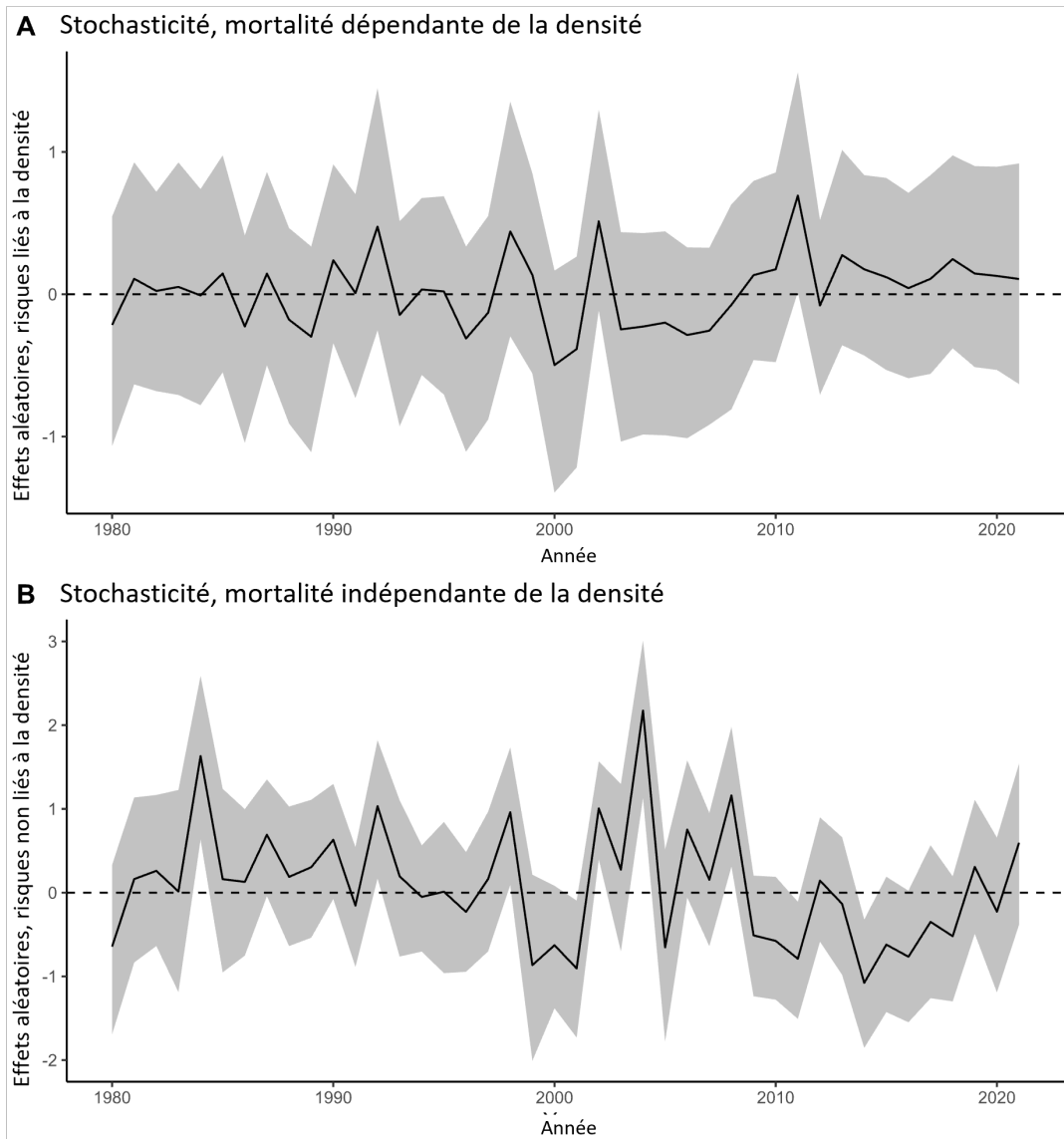


Figure 5. Graphiques des termes d'effet aléatoire pour les risques de base liés à la densité (graphique A) et les risques de base non liés à la densité (graphique B) au cours de la phase 2 de l'étude, à partir d'un modèle intégré des bélugas du Saint-Laurent. Les lignes continues indiquent la valeur estimée moyenne et les bandes ombrées, l'IC à 95 %. La ligne horizontale pointillée montre la valeur moyenne de 0 : lorsque la moyenne est supérieure à cette valeur, la mortalité inexpliquée est plus élevée que la moyenne.

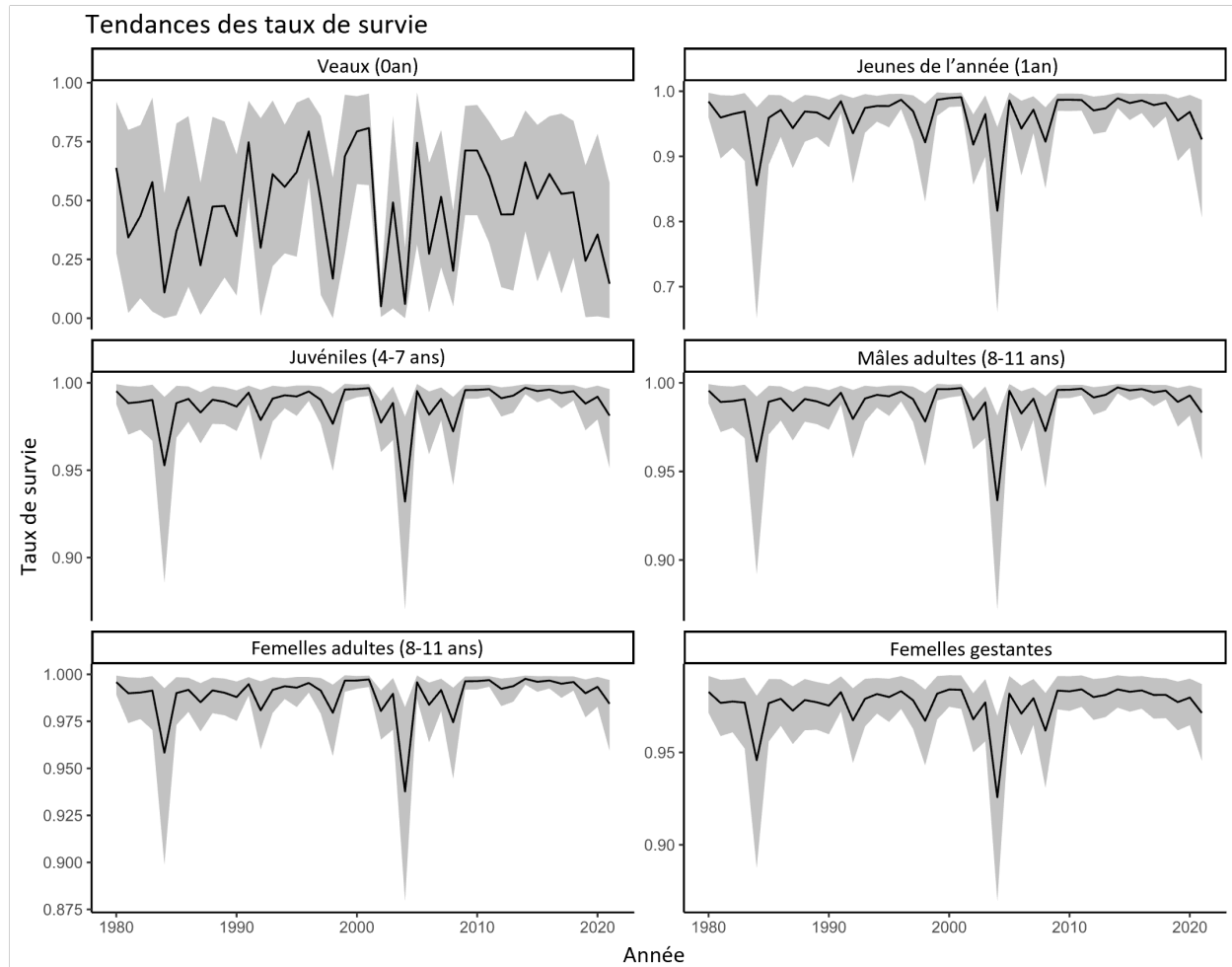


Figure 6 Tracés de la variation temporelle des taux de survie annuels estimés pour six classes d'âge et de sexe, à partir d'un modèle intégré des bélugas du Saint-Laurent. Les lignes continues indiquent la valeur estimée moyenne et les bandes ombrées, l'IC à 95 %.

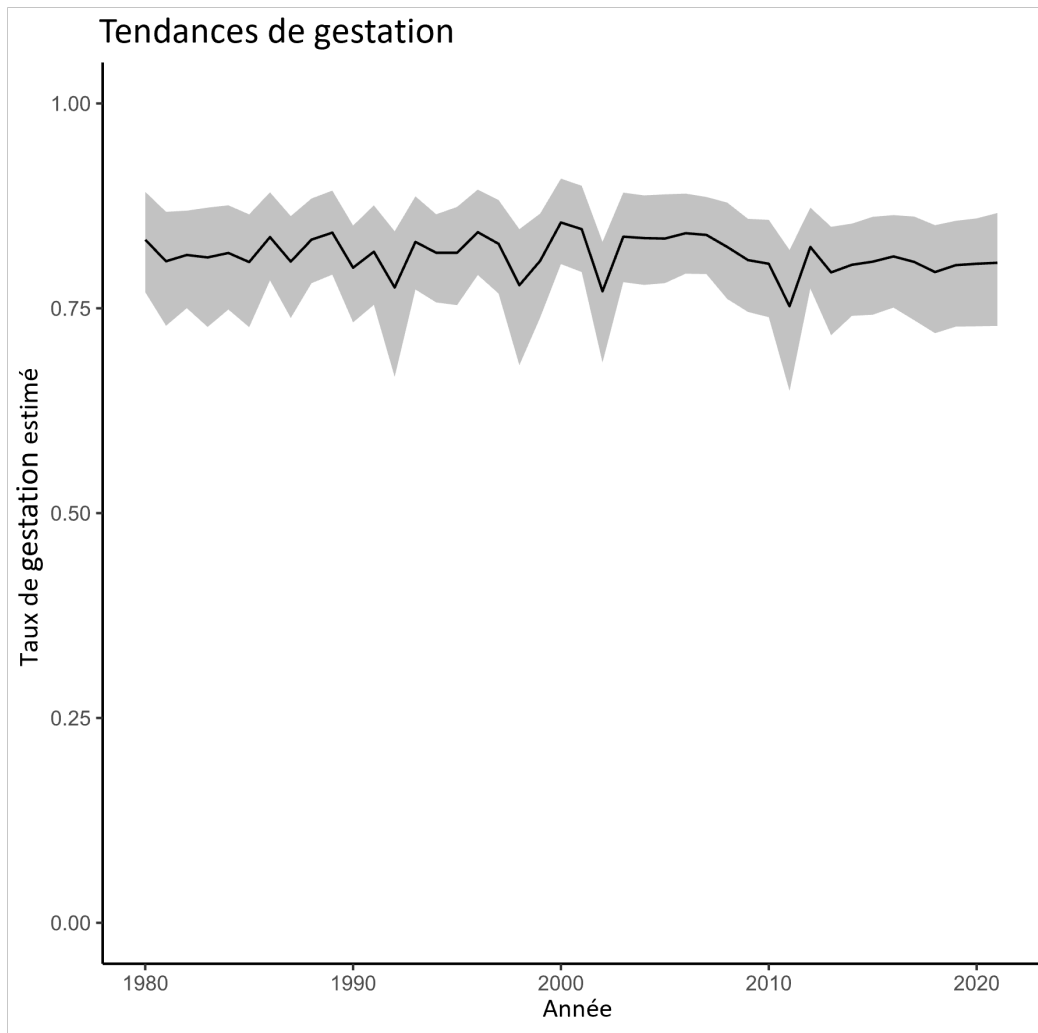


Figure 7 Tracé de la variation temporelle du taux de gestation estimé pour les femelles adultes disponibles, à partir d'un modèle intégré des bélugas du Saint-Laurent. Les lignes continues indiquent la valeur estimée moyenne et la bande ombrée, l'IC à 95 %.

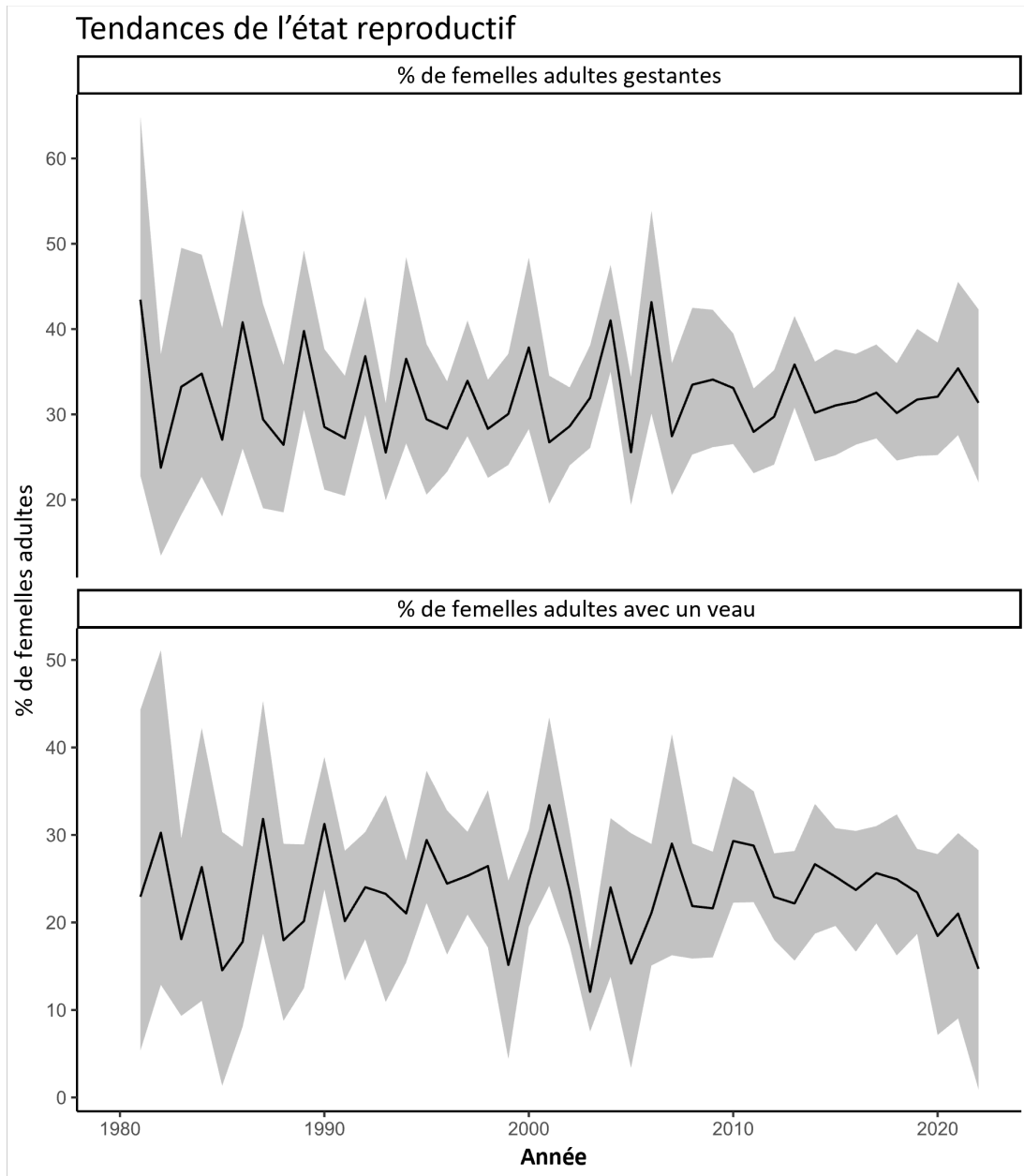


Figure 8. Graphique de la variation temporelle de la proportion estimée de femelles adultes dans chacun des deux états reproducteurs, à partir d'un modèle intégré des bélugas du Saint-Laurent. Le graphique A montre la proportion de femelles adultes qui sont gestantes chaque année et le graphique B, la proportion de femelles accompagnées d'un veau. Les lignes continues indiquent la valeur estimée moyenne et les bandes ombrées, l'IC à 95 %.

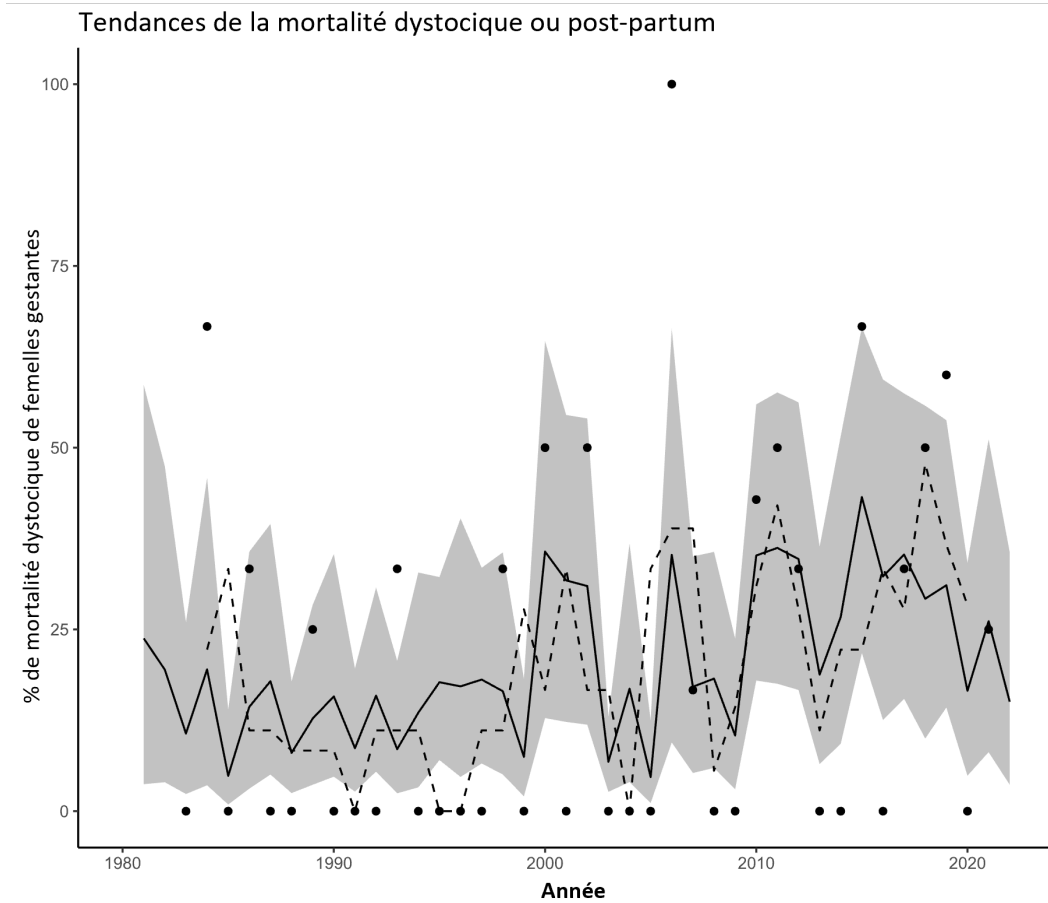


Figure 9. Graphique de la variation temporelle de la proportion estimée de décès de femelles adultes attribuables à des risques de mortalité dystocique ou post-partum, à partir d'un modèle intégré des bélugas du Saint-Laurent. Les lignes continues indiquent la valeur estimée moyenne de chaque année et la bande ombrée, l'IC à 95 % estimé par le modèle. Les points gras représentent les données observées : les proportions binomiales calculées à l'aide du rapport entre le nombre de femelles autopsiées dont la cause principale de décès est la mort dystocique ou post-partum et le nombre total de femelles adultes autopsiées (ces données ont été utilisées pour l'ajustement du modèle). La ligne pointillée indique une correspondance plus fidèle de la moyenne mobile simple sur 3 ans aux données observées, aux fins de comparaison avec les valeurs estimées du modèle.

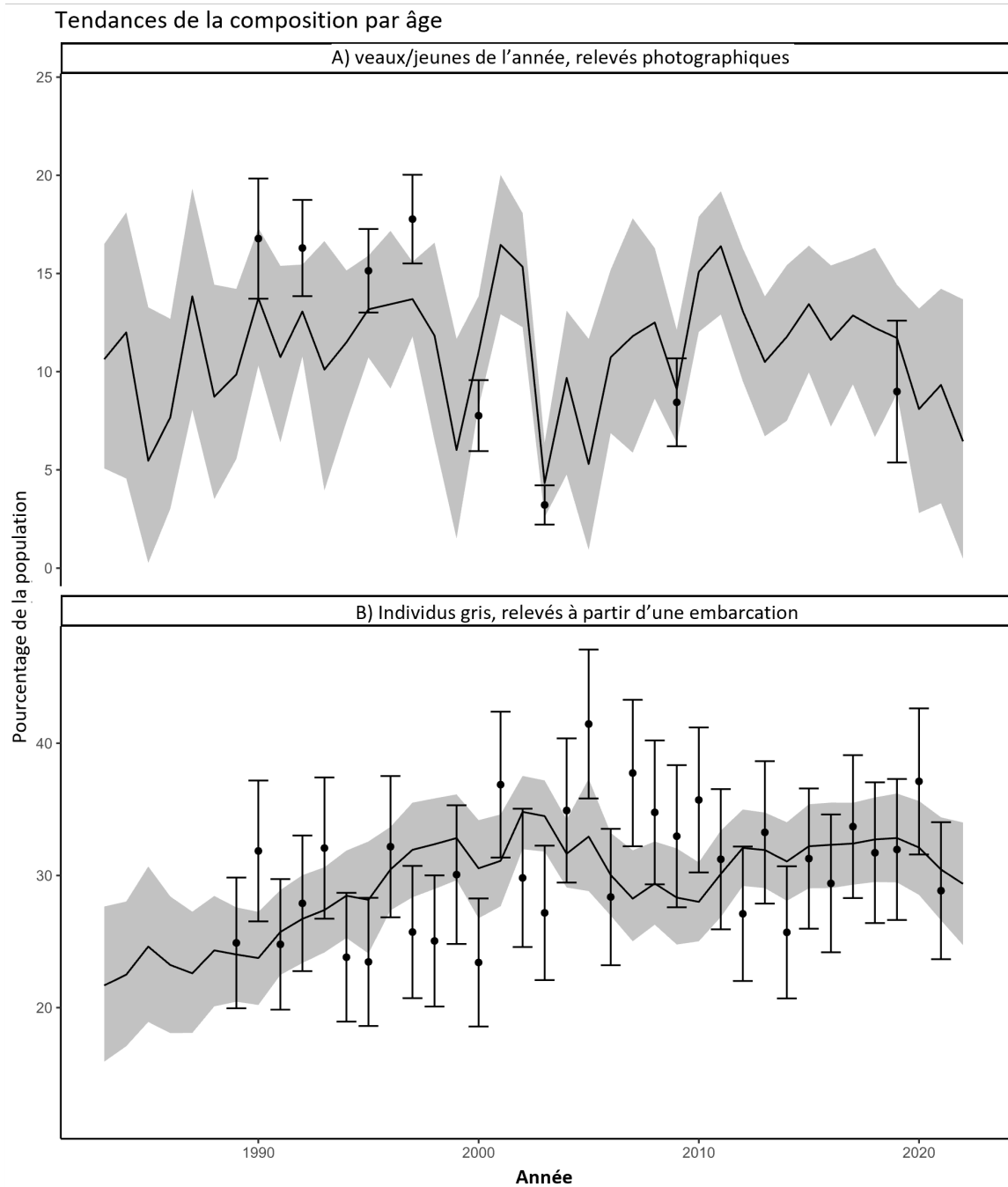


Figure 10. Graphique de la variation temporelle du pourcentage estimé de la population vivante de veaux et de jeunes d'un an (graphique A) et d'individus gris (graphique B). Concernant les estimations du pourcentage d'individus gris, les veaux de 0 an ont été exclus de l'analyse. Les lignes continues de chaque tracé indiquent la valeur estimée moyenne et les bandes ombrées, l'IC à 95 %. Les points et les barres d'erreur indiquent que les données observées correspondent à chaque statistique estimée : le dénombrement en pourcentage tiré des relevés aériens photographiques comprenant des veaux et des jeunes d'un an (graphique A) et le pourcentage d'individus gris observés pendant les relevés à partir d'une embarcation (graphique B).

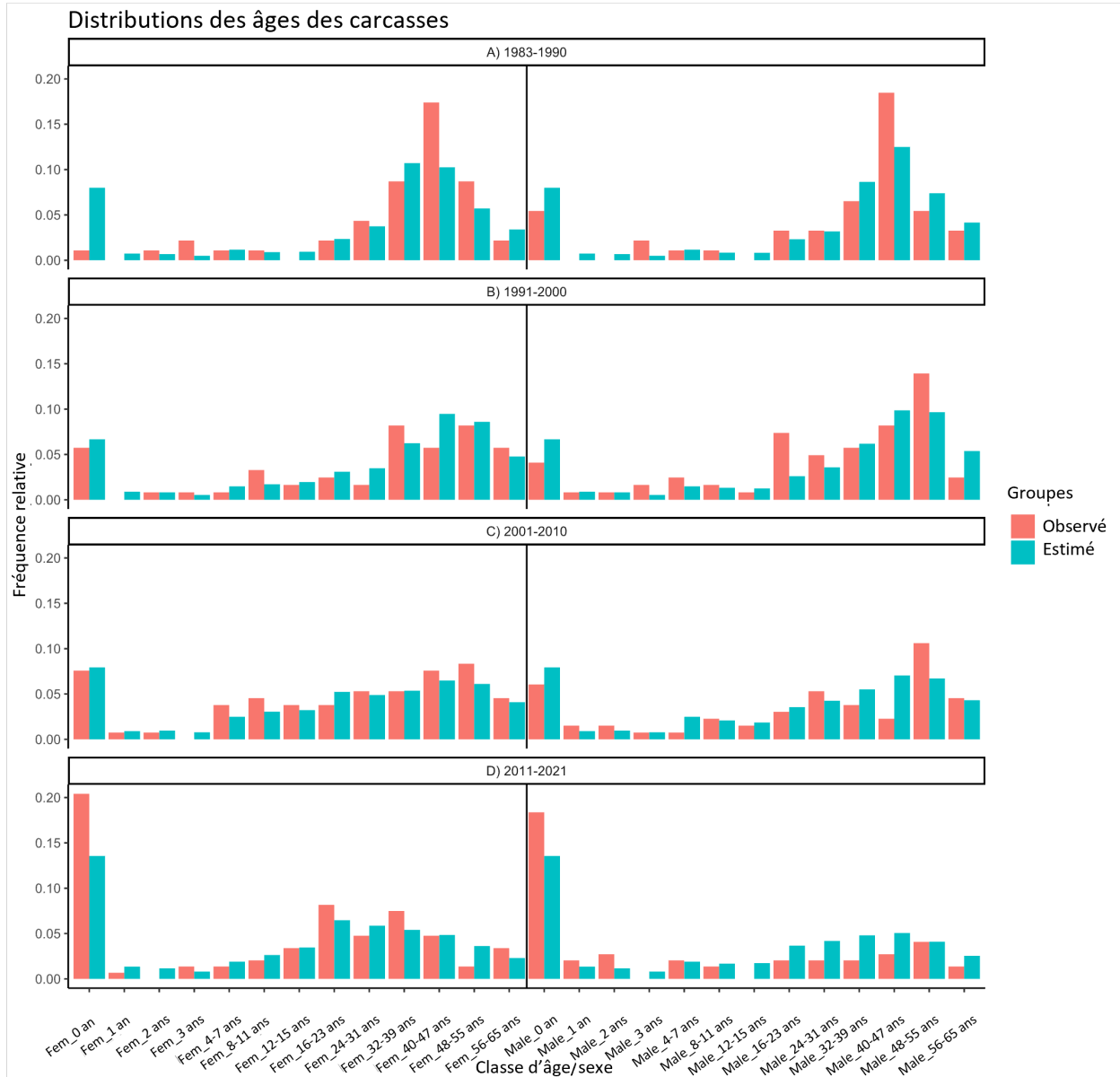


Figure 11. Diagramme à barres montrant la distribution par âge et par sexe des animaux morts échoués pendant quatre périodes différentes. Les classes d'âge et de sexe sont réparties le long de l'axe horizontal par âge (femelles à gauche et mâles à droite), alors que l'axe vertical montre la fréquence relative des individus morts dans chaque classe. Les barres rouges montrent les données observées (c.-à-d. à partir du nombre de belugas morts recueillies chaque année, regroupées par classe d'âge et par sexe) et les barres bleu-vert indiquent la distribution estimée âge/sexe des animaux morts chaque année.

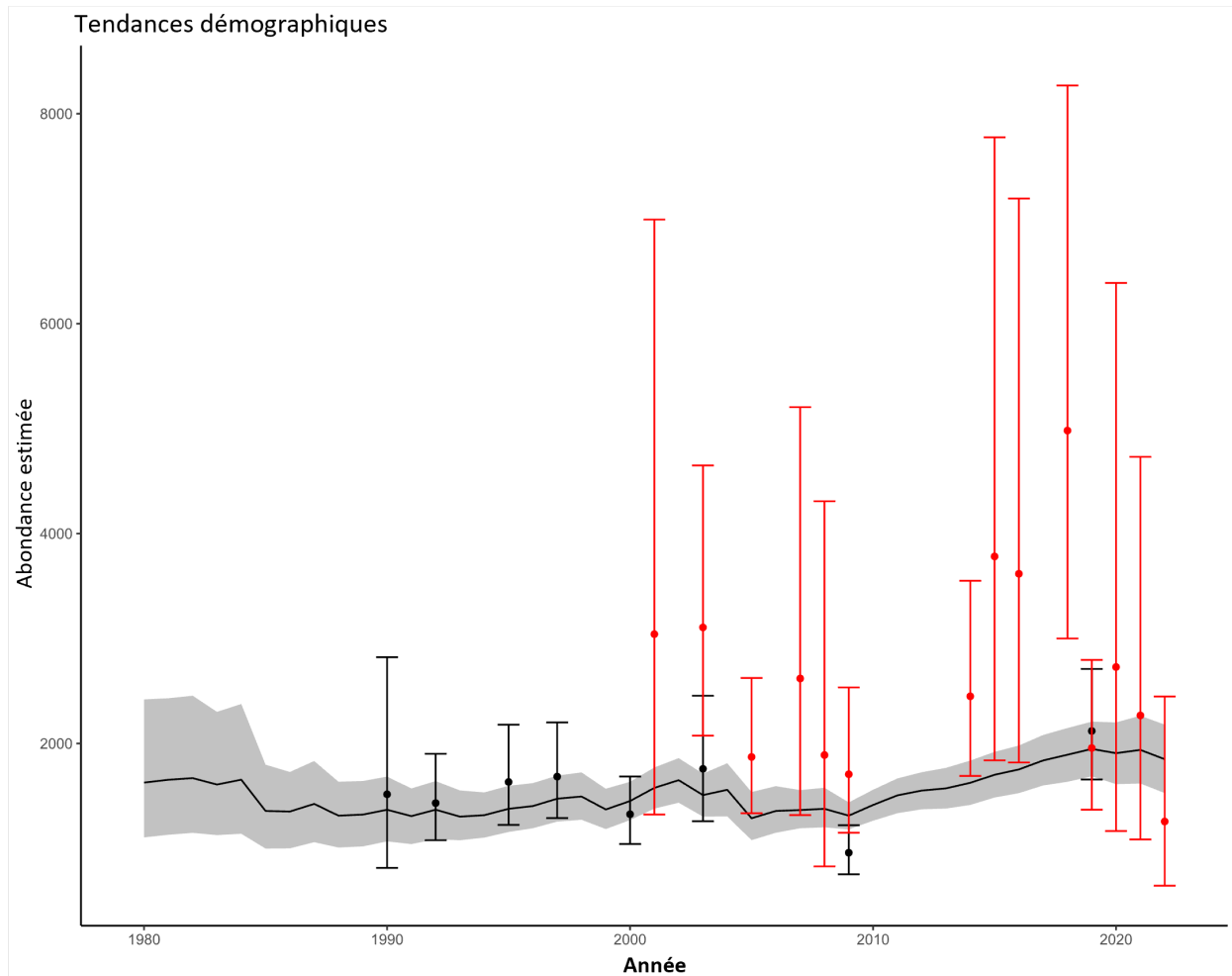


Figure 12. Tracé des tendances estimatives du modèle concernant l'abondance à partir d'un modèle de population intégré adapté à la population de bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent. La ligne continue indique l'abondance moyenne estimée par le modèle chaque année, tandis que la bande ombrée montre l'incertitude (IC à 95 %) relative à cette estimation. Les points représentent les estimations de l'abondance fondées sur les relevés aériens photographiques (points noirs) et les relevés aériens visuels (points rouges). Quant aux barres d'erreur connexes, elles représentent les intervalles de confiance à 95 % autour de chaque point estimé, calculés à partir de l'écart total associé à chaque relevé.

ANNEXE 1. DONNÉES SUR LES CARCASSES ÉCHOUÉES UTILISÉES POUR L'AJUSTEMENT DU MODÈLE DE POPULATION INTÉGRÉ

Tableau S1. Nombre de carcasses de femelles regroupées par année et par catégorie d'âge.

Année	0 an	1 an	2 ans	3 ans	4 à 7 ans	8 à 12 ans	13 à 15 ans	16 à 23 ans	24 à 31 ans	32 à 39 ans	40 à 47 ans	48 à 55 ans	> 56 ans
1983	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
1984	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0
1985	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
1986	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
1987	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3	0	0	0
1989	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	7	4	0
1990	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	2	2	0
1993	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	3	1
1994	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
1997	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3
1998	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2
2001	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1
2002	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1
2005	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0
2006	0	0	0	0	2	1	1	1	0	1	1	0	0
2009	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0
1988	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	1
1991	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0
1992	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1995	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0
1996	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	1
2000	1	0	0	0	0	2	0	1	0	3	0	1	0
2003	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1
2004	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	2	2
2007	1	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0
2013	1	1	0	1	1	0	0	0	2	0	2	0	0
2018	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	0	0
2019	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0
2022	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0
1999	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
2010	2	1	1	0	1	0	0	1	2	0	4	1	0
2011	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2
2014	2	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0
2015	2	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0
2017	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0
2021	2	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	1
2008	5	0	0	0	1	1	0	1	1	3	1	2	1
2016	5	0	0	1	0	0	2	2	0	2	0	0	0
2020	5	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2
2012	7	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0

Tableau S2. Nombre de carcasses de mâles regroupées par année et par catégorie d'âge.

Année	0 an	1 an	2 ans	3 ans	4 à 7 ans	8 à 12 ans	13 à 15 ans	16 à 23 ans	24 à 31 ans	32 à 39 ans	40 à 47 ans	48 à 55 ans	> 56 ans
1983	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
1984	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	2	0
1985	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	6	0	0
1986	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0
1987	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
1989	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0
1990	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1
1993	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1
1994	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	0
1997	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	3	0
1998	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	0	1
2001	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	2
2002	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0
2005	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
2006	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	3	0
2009	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0
1988	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	2	1	0
1991	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
1992	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1
1995	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	2	2
1996	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
2000	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	3	1
2003	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1	1
2004	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0
2007	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
2013	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0	2	0	0
2018	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
2019	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2022	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1999	5	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
2010	3	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1
2011	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2014	5	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
2015	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
2017	3	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
2021	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
2008	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2016	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
2020	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
2012	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0

ANNEXE 2. DONNÉES SUR LA PROPORTION D'INDIVIDUS GRIS PROVENANT DES RELEVÉS À PARTIR D'UNE EMBARCATION

Tableau S3. Estimations de la proportion moyenne d'individus gris dans la population et de l'erreur-type connexe, fondées sur plusieurs relevés à partir d'une embarcation effectués chaque année.

Année	Proportion de gris	ET de la proportion de gris
1989	0,2489822	0,02888375
1990	0,3185342	0,03164528
1991	0,2478776	0,0293515
1992	0,2788954	0,04699021
1993	0,3207036	0,03573639
1994	0,2381289	0,02754265
1995	0,2346102	0,02969697
1996	0,3217839	0,03864932
1997	0,2571971	0,03280613
1998	0,2504622	0,02878592
1999	0,3006393	0,03919418
2000	0,2341548	0,03057708
2001	0,3686939	0,05544695
2002	0,2981512	0,04298003
2003	0,2716939	0,03593495
2004	0,3491584	0,03784508
2005	0,4145559	0,0442584
2006	0,2836973	0,03726471
2007	0,3774896	0,0555679
2008	0,3477057	0,06313177
2009	0,329694	0,04028457
2010	0,3571105	0,04307053
2011	0,3122695	0,03623413
2012	0,2709951	0,04772748
2013	0,3325997	0,048287
2014	0,2569434	0,02641769
2015	0,3127364	0,04631133
2016	0,2940015	0,04397167
2017	0,3369856	0,0367393
2018	0,3171821	0,03413617
2019	0,3196218	0,04549226
2020	0,3711851	0,04082216
2021	0,2884716	0,03516331

ANNEXE 3. FIGURES SUPPLÉMENTAIRES

(pages suivantes)

		Du stade...																																						
Au stade		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37		
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	q	q	q	q	q	q	q	q	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	a	b	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	f	g	0	0	0	0	0	0	0	0	k	0	0	0	0	0	0	0	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0	0	0	0	h	g	0	0	0	0	0	0	0	l	k	0	0	0	0	0	0	p	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	0	0	0	0	0	0	h	g	0	0	0	0	0	0	0	l	k	0	0	0	0	0	p	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	h	g	0	0	0	0	0	0	l	k	0	0	0	0	0	0	p	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	h	g	0	0	0	0	0	l	k	0	0	0	0	0	0	p	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	h	g	0	0	0	0	0	l	k	0	0	0	0	0	0	p	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	h	g	0	0	0	0	0	l	k	0	0	0	0	0	0	p	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	h	g	0	0	0	0	0	l	k	0	0	0	0	0	0	p	o	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	j	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	j	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	j	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	j	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	j	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	j	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	j	i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	d
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	d
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	d	
33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	d	0	
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	d	0	
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	d	0	
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	d	0
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	d	0

Figure S1. Matrice de projection par stade pour le modèle des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent. Chaque cellule représente la probabilité de transition du stade de la colonne *i* à celui de la rangée *j*. Les lettres représentent les équations qui décrivent ces probabilités en fonction des indices vitaux et qui peuvent être comparées aux valeurs du tableau 1.

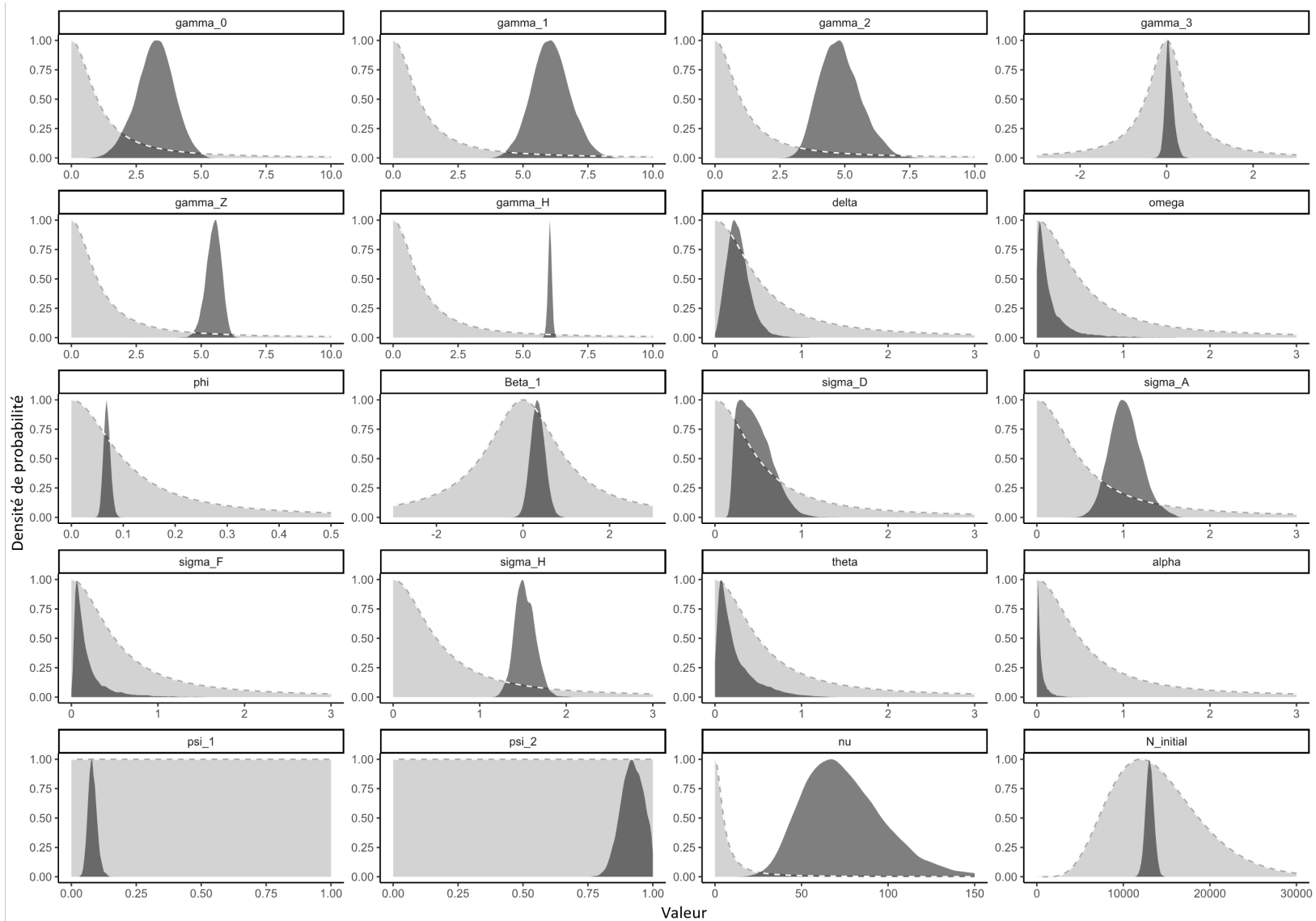


Figure S2. Comparaison des distributions a priori (gris clair) avec les distributions a posteriori (gris foncé) pour les paramètres de base d'un modèle de population intégré des bélugas du Saint-Laurent.

Figure S3 A)

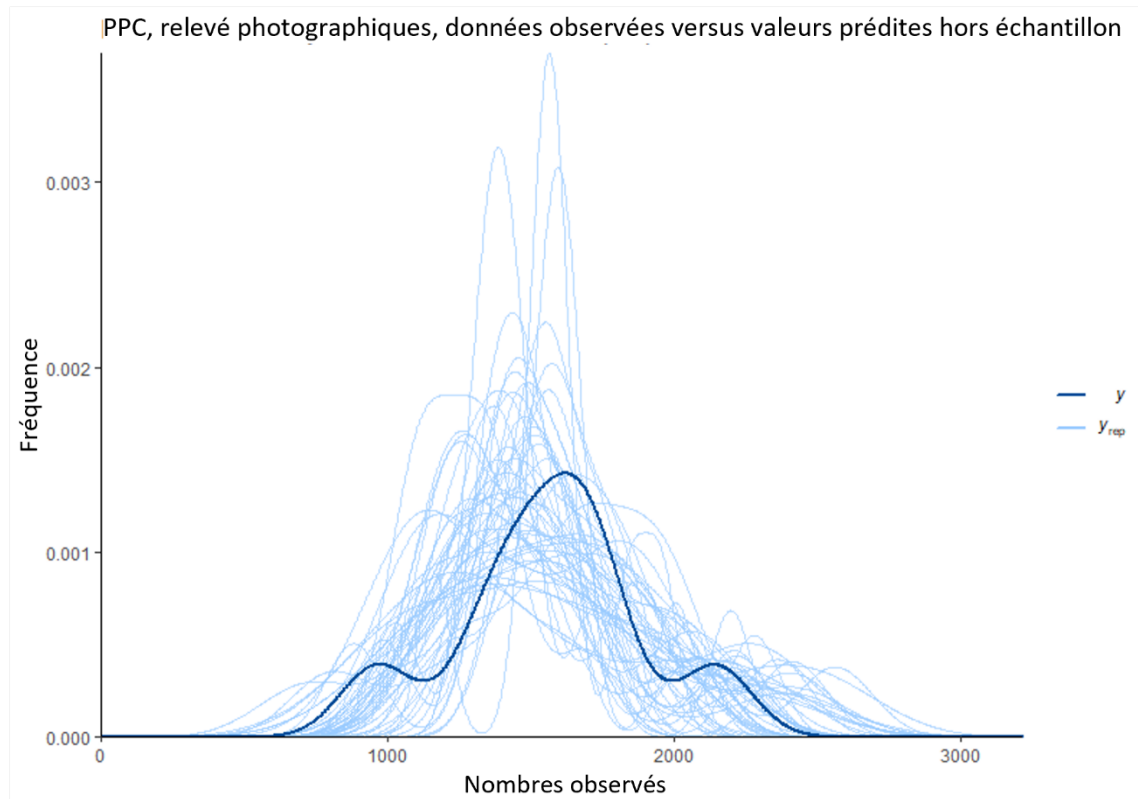


Figure S3 B)

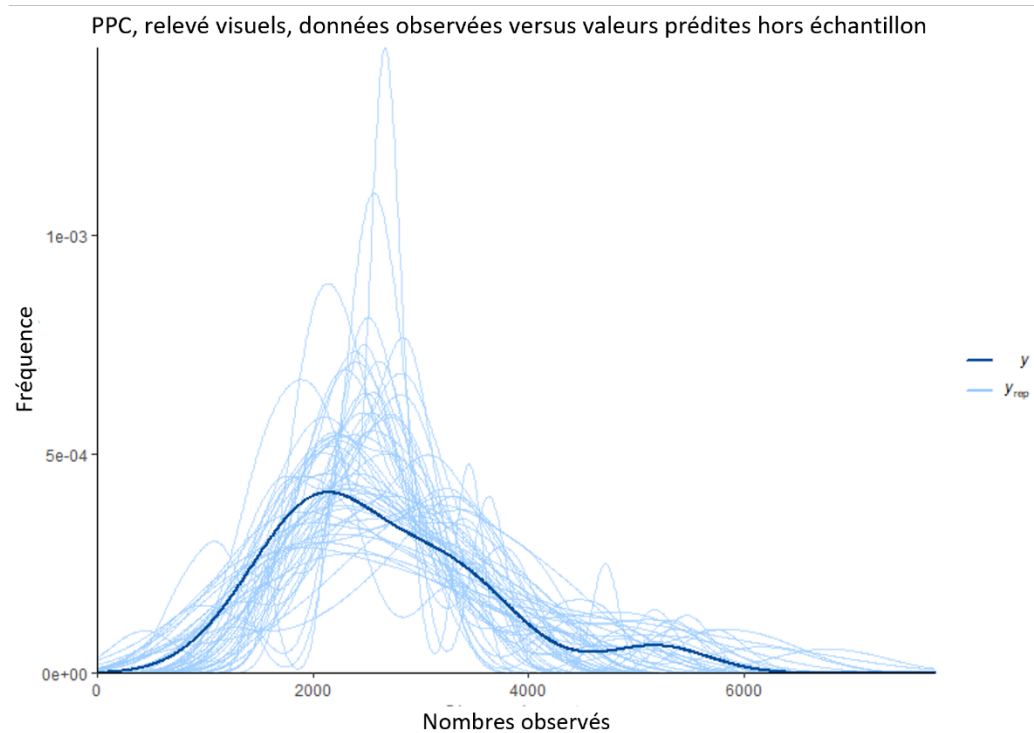


Figure S3 C)

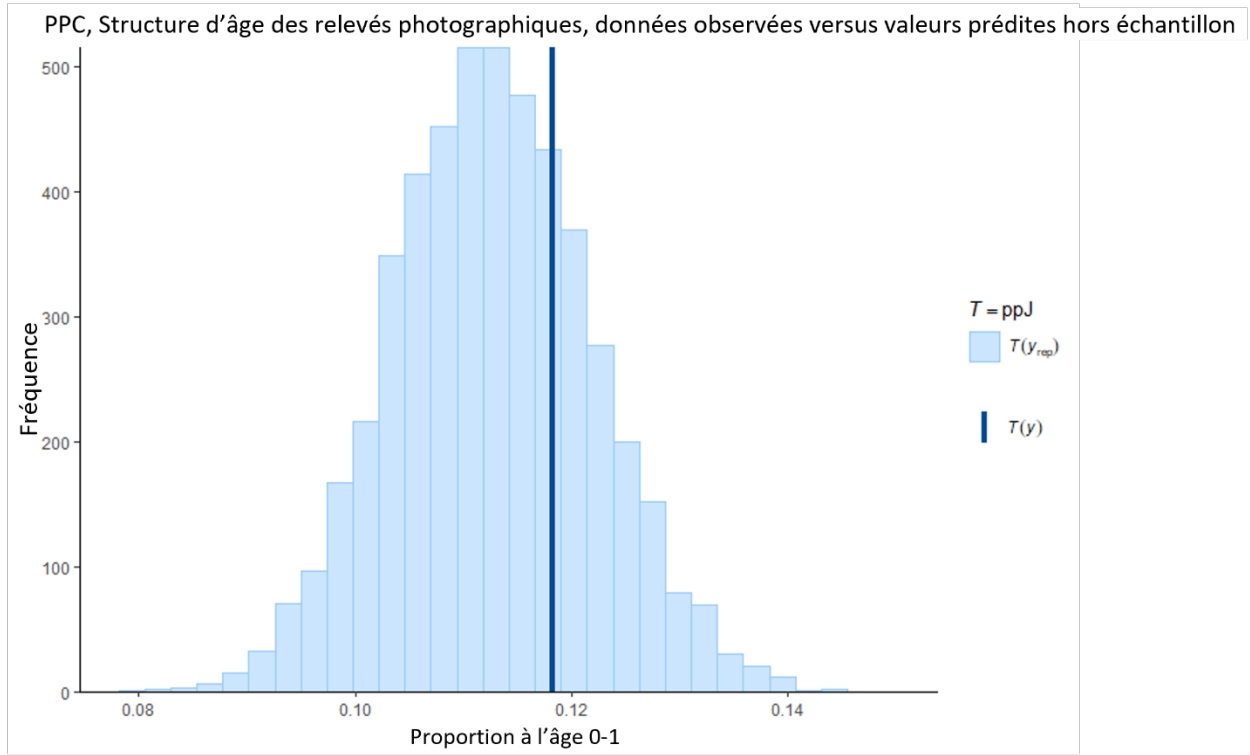


Figure S3 D)

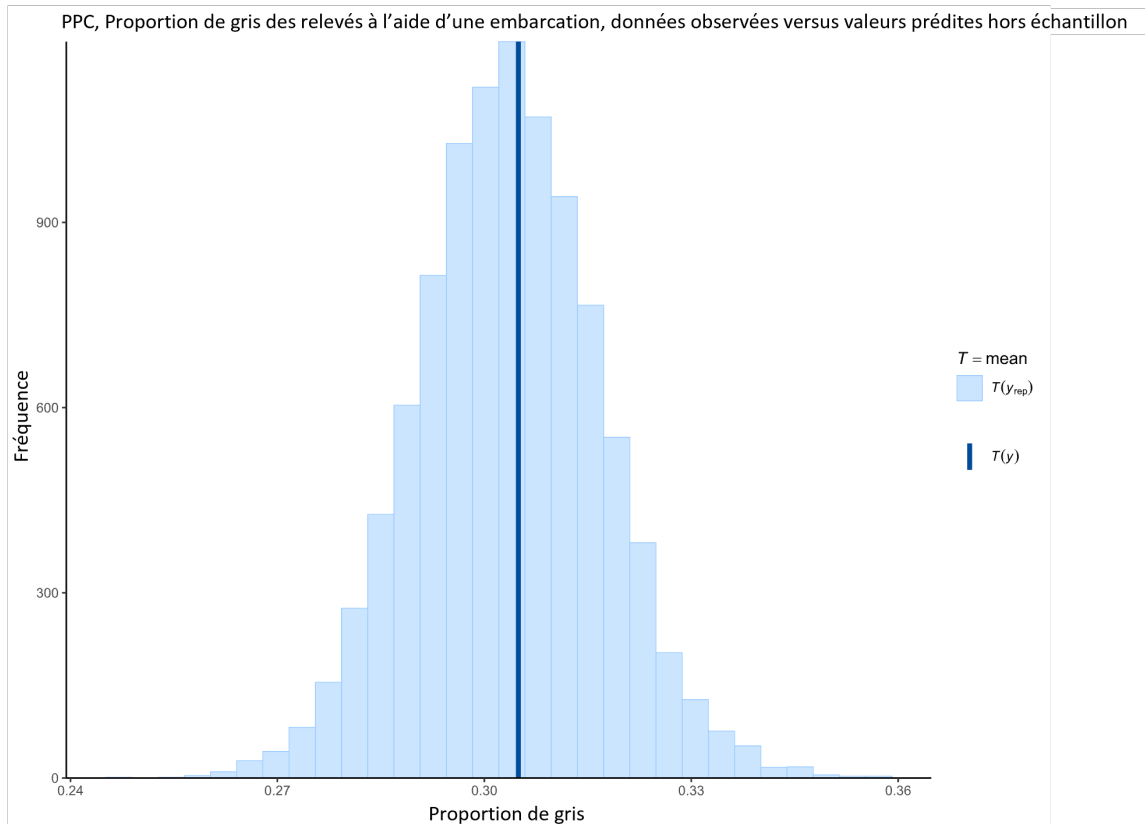


Figure S3 E)

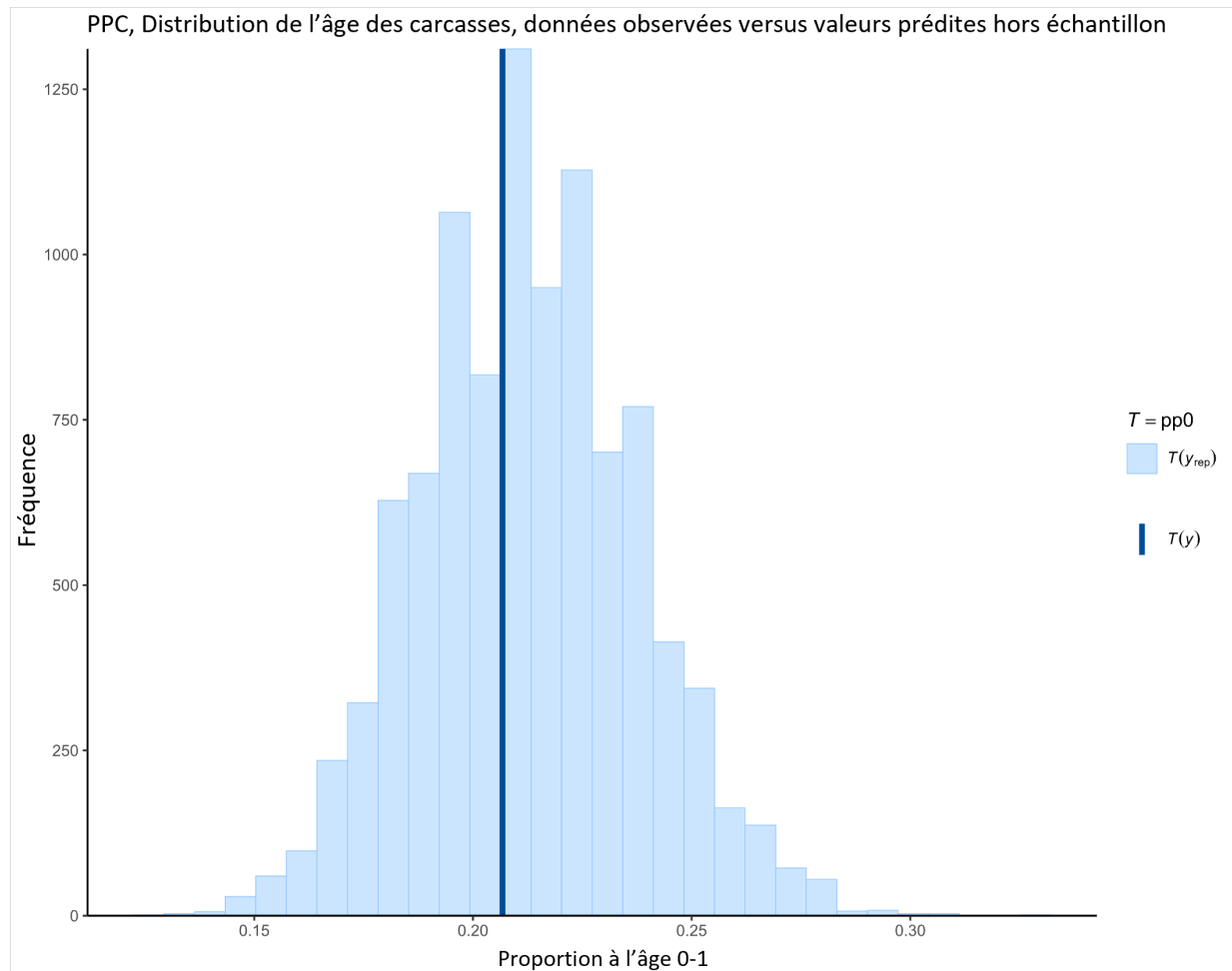


Figure S3 Graphiques des prédictions a posteriori pour un modèle de population intégré des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent. Les panneaux A) à E) présentent des comparaisons entre les distributions des données observées (lignes bleu foncé) et les valeurs prédites hors échantillon (lignes ou barres bleu clair) générées par le modèle.

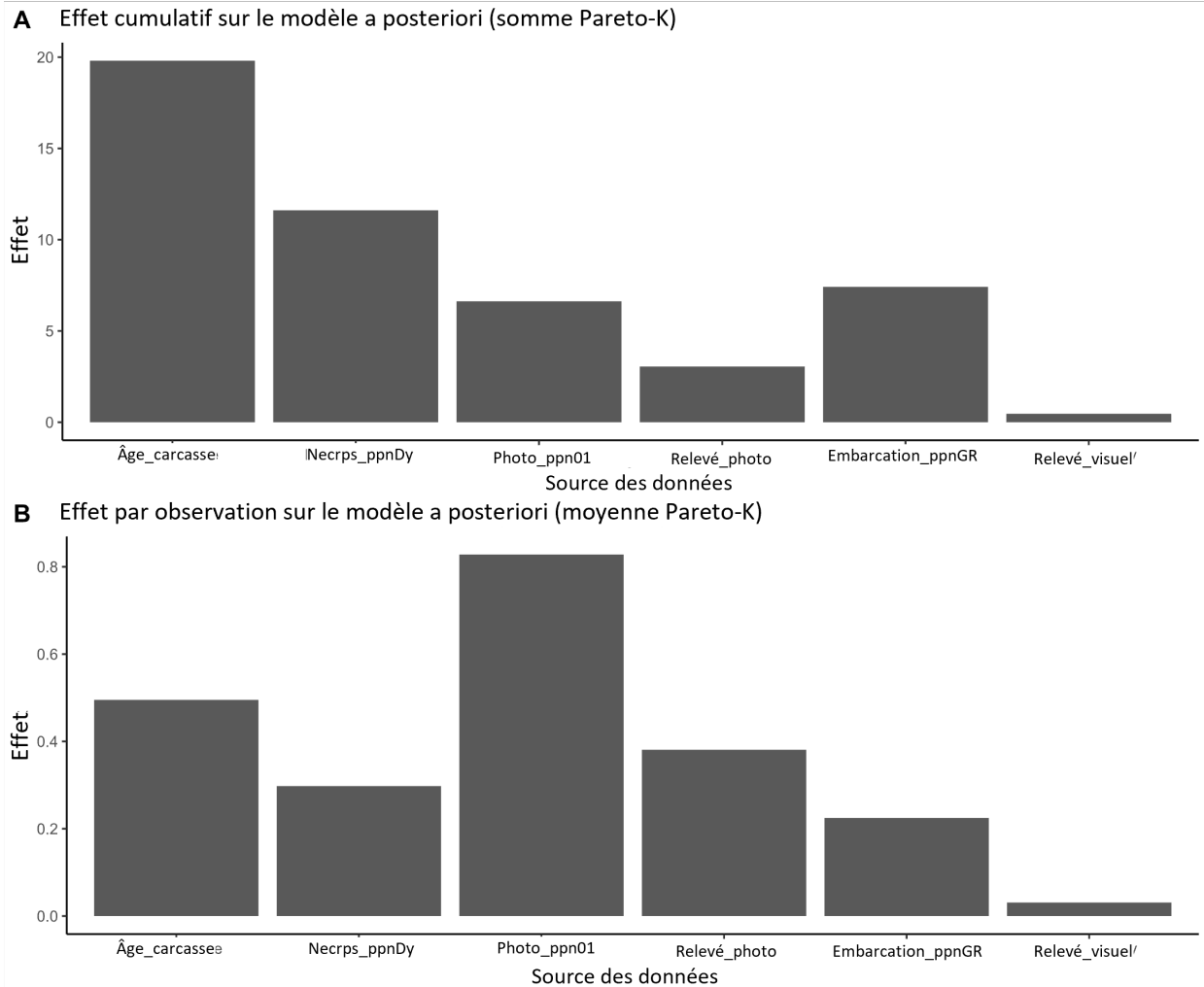


Figure S4. Estimation de l'influence de diverses sources de données sur le modèle a posteriori, en fonction des contributions à la probabilité totale du modèle. Le panneau A) montre l'effet cumulatif des sources de données (reflétant à la fois l'influence par point de données et le nombre de points de données par source de données), tandis que le graphique B) montre l'influence moyenne de chaque point de données pour la source de données spécifiée.

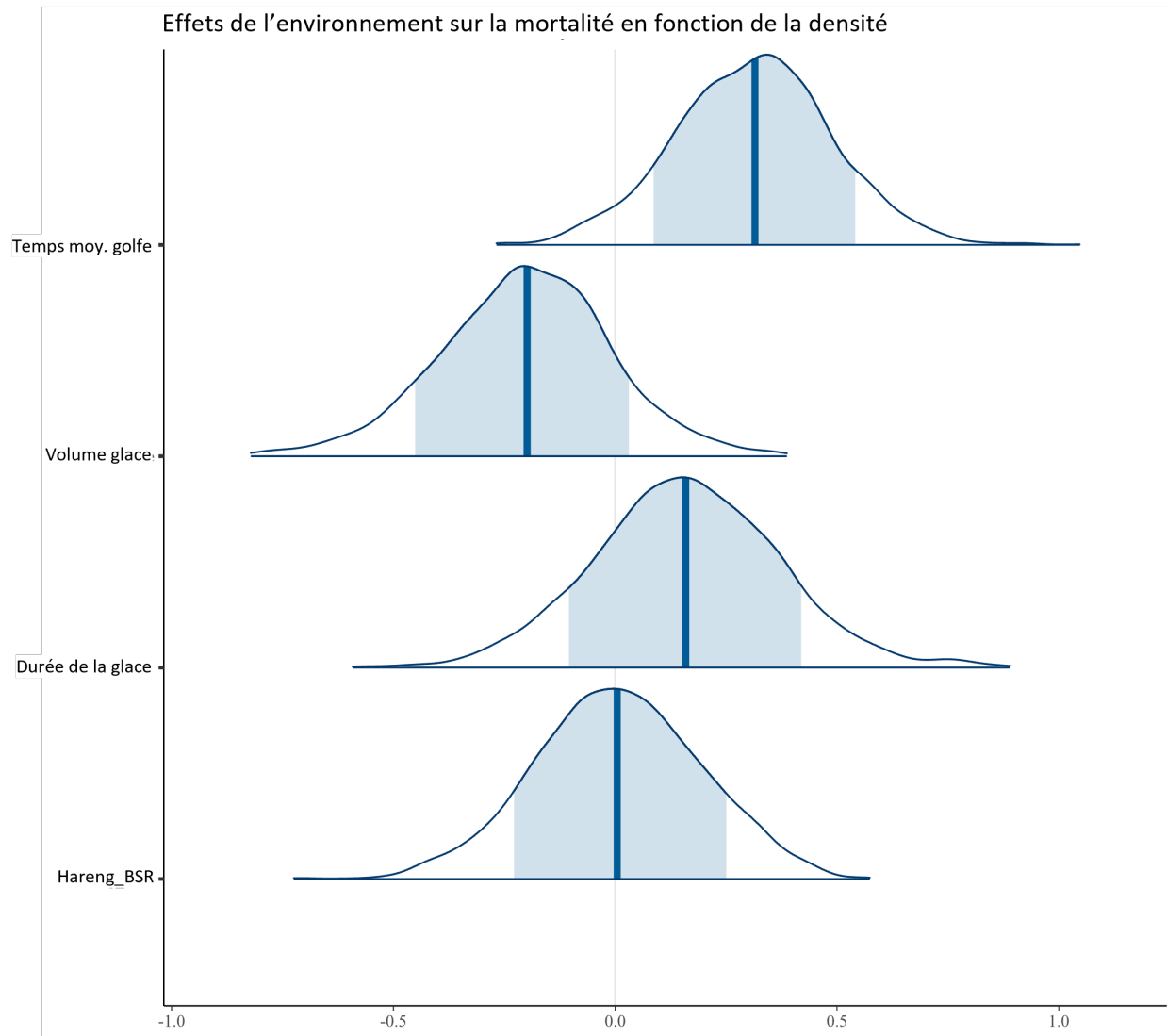
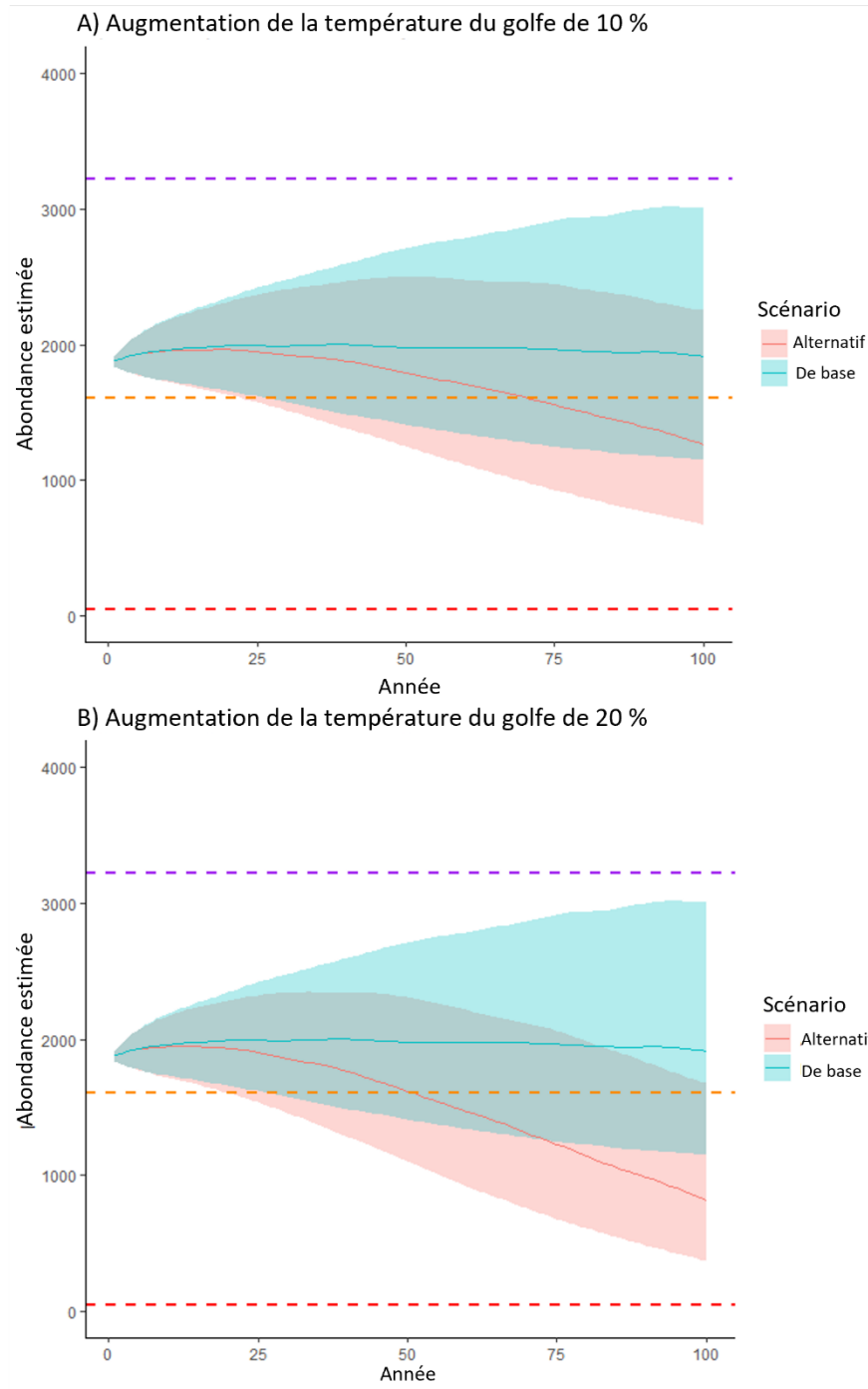
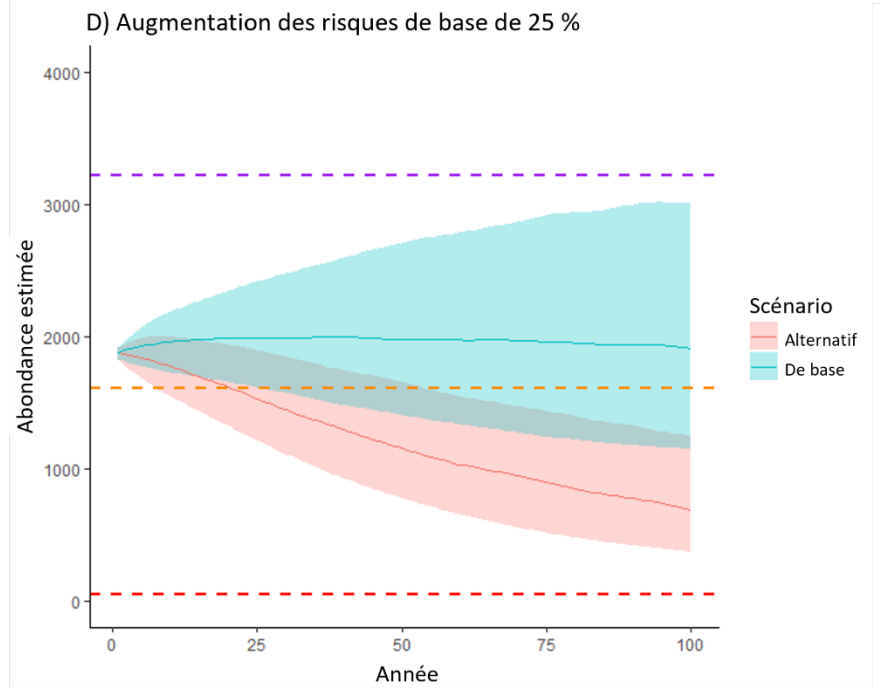
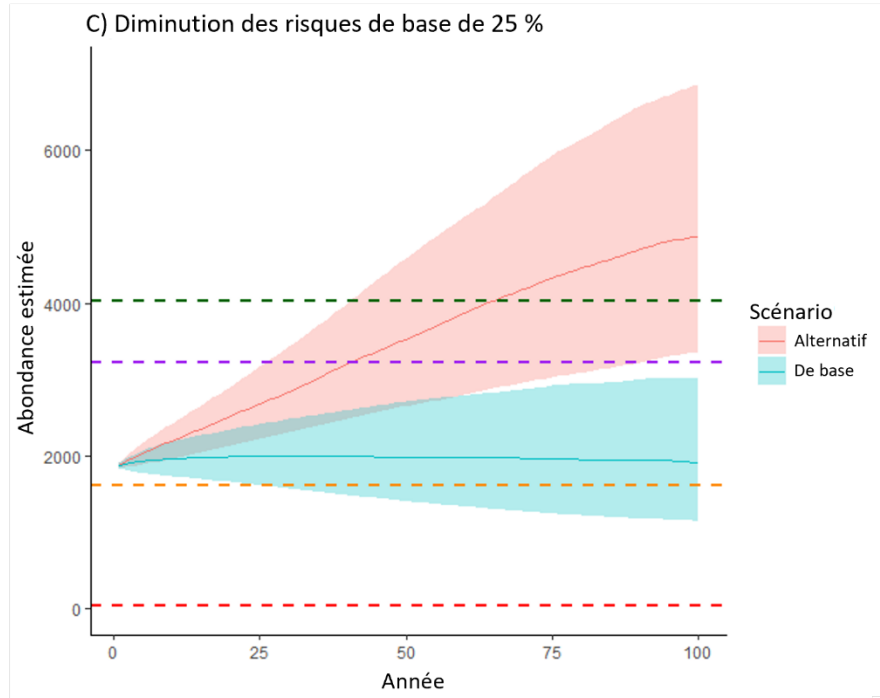


Figure S5. Distributions a posteriori des effets estimés de quatre variables environnementales sur le taux de risque de base pour les veaux, estimé à partir d'un modèle de population intégrée adapté aux bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent. Les unités sur l'axe horizontal représentent les valeurs logarithmiques du ratio et l'axe vertical indique la probabilité relative d'une valeur donnée. Les zones ombrées sous chaque courbe représentent 80 % de la distribution (l'intervalle de crédibilité, ou IC, de 80 %); si la zone ombrée ne chevauche pas la ligne 0, l'effet est alors considéré comme important. Seul l'effet de la température moyenne du golfe était important, bien que la variable du volume de glace n'ait été que marginalement négligeable. Une cinquième variable, la biomasse moyenne de capelan, n'est pas présentée ici, mais elle n'était pas non plus importante avec une valeur moyenne a posteriori centrée sur 0 (identique à la valeur a posteriori du hareng_BSR).





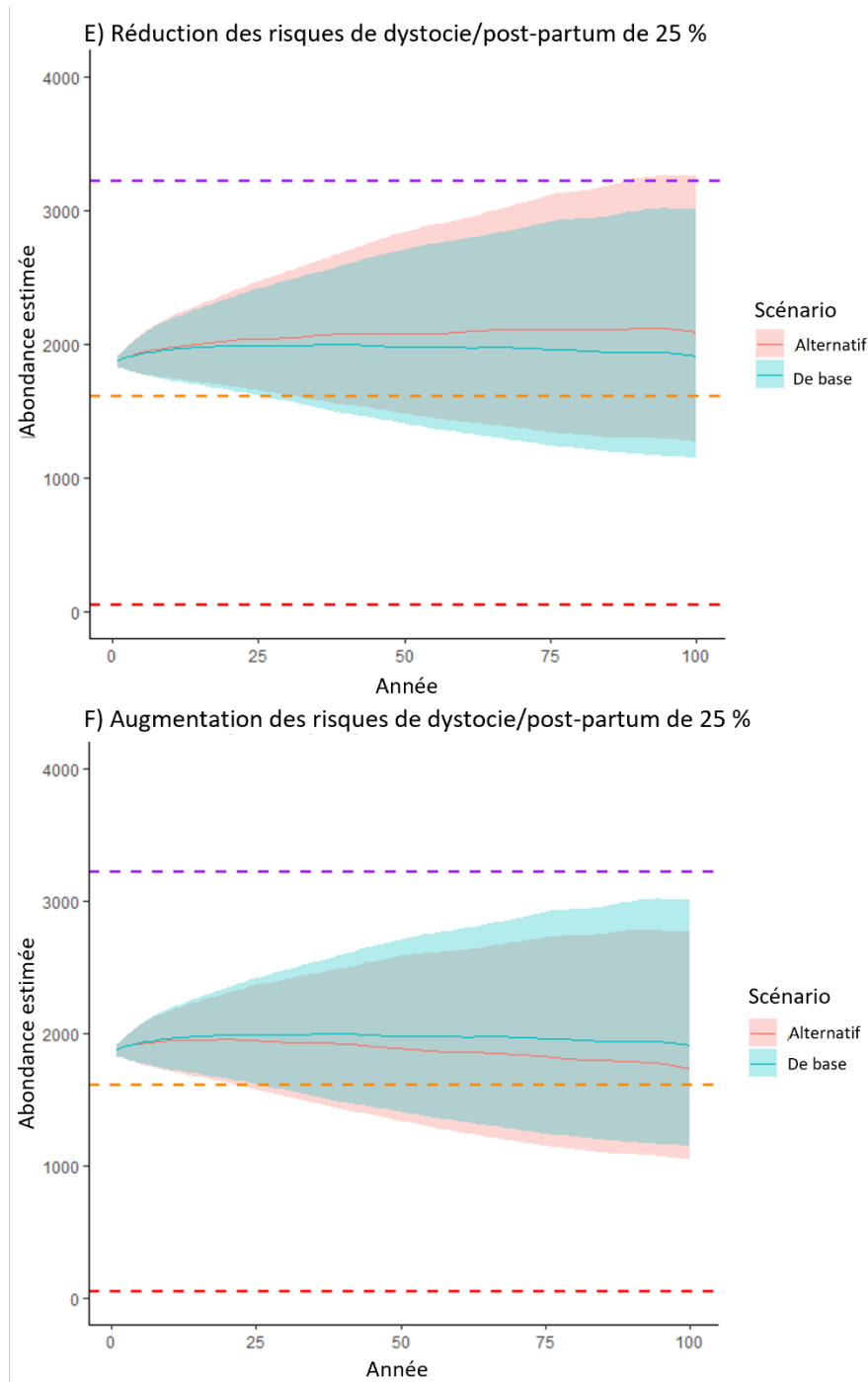


Figure S6. Résultats des projections par le modèle de la dynamique future de la population de bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent. Les panneaux A à F montrent une dynamique de population simulée pour d'autres scénarios de conditions futures ou d'effets de gestion (rouge clair) par rapport au scénario de base (bleu clair). L'autre scénario est décrit dans le titre du diagramme (voir le tableau 4 pour obtenir plus de renseignements). Les lignes pointillées indiquent les seuils de gestion possibles : NPMN (vert), NRP (violet), NRL (orange) et seuil de quasi-extinction (QE; rouge). Les lignes continues indiquent la moyenne des simulations itérées et les bandes ombrées montrent la plage interquartile.