



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 2026/064

Région du Québec

Mécanismes potentiels influençant la capturabilité dans les relevés du hareng atlantique (4RSw)

Ève Rioux, Kim Émond, Caroline Lehoux, Elisabeth Van Beveren

Pêches et Océans Canada
Institut Maurice-Lamontagne
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/
DFO.CSAS-SCAS.MPO@dfo-mpo.gc.ca](http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/DFO.CSAS-SCAS.MPO@dfo-mpo.gc.ca)



© Sa Majesté le Roi du chef du Canada, représenté par la ministre du
ministère des Pêches et des Océans, 2026

Ce rapport est publié sous la [Licence du gouvernement ouvert – Canada](#)

ISSN 2292-4272

ISBN 978-1-100-00405-1 N° cat. Fs70-5/2026-064F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Rioux, È., Émond, K., Lehoux, C., et Van Beveren, E. 2026. Mécanismes potentiels influençant la capturabilité dans les relevés du hareng atlantique (4RSw). Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2026/064. iv + 40 p.

Also available in English:

Rioux, È., Émond, K., Lehoux, C., and Van Beveren, E. 2026. Potential Mechanisms Behind Changing Survey Catchability in 4RSw Atlantic Herring. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2026/064. iv + 37 p.

TABLES DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
1. INTRODUCTION	1
2. MÉTHODES.....	2
2.1. PREUVE DIRECTE D'UN CHANGEMENT DANS LE MOMENT DE LA MIGRATION AUTOMNALE	2
2.2. MÉCANISMES POTENTIELS SOUS-JACENTS AU CHANGEMENT DE LA PÉRIODE DE LA MIGRATION AUTOMNALE	3
2.2.1. Hypothèse de l'effet en cascade	4
2.2.2. Hypothèse de rétention	5
2.2.3. Hypothèse de l'évitement.....	5
3. RÉSULTATS ET DISCUSSION	10
3.1. PREUVE DIRECTE D'UN CHANGEMENT DANS LE MOMENT DE LA MIGRATION AUTOMNALE	10
3.2. MÉCANISMES POTENTIELS SOUS-JACENTS AU CHANGEMENT DE LA PÉRIODE DE LA MIGRATION AUTOMNALE	13
3.2.1. Hypothèse de l'effet en cascade	13
3.2.2. Hypothèse de rétention	14
3.2.3. Hypothèse de l'évitement.....	16
4. CONCLUSION	22
5. REMERCIEMENTS	23
6. RÉFÉRENCES CITÉES	24
ANNEXE A : RELEVÉS HYDROACOUSTIQUES	28
ANNEXE B : MATRICE DE CORRÉLATION ENTRE L'INDICE DE LA CONDITION RELATIVE (KN) DE LE CREN DES ÂGES 2 À 11+	30
ANNEXE C : ANALYSE DES VARIABLES ET VALIDATION DES MODÈLES.....	31
ANNEXE D : RÉPARTITION VERTICALE DU HARENG	37
ANNEXE E : TENDANCE TEMPORELLE DES DONNÉES ENVIRONNEMENTALES	38

RÉSUMÉ

Depuis 1991, les relevés hydroacoustiques effectués à la fin octobre et au début novembre sont la principale méthode d'évaluation du hareng atlantique (*Clupea harengus*) dans les divisions 4RSw de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO). La première série de relevés (1991 à 2002) dans la division 4R a produit des schémas de cohorte constants, tandis que la deuxième série (2009 à 2022) a révélé des incohérences attribuées à des changements dans la capturabilité du relevé. Les variations de la capturabilité peuvent rompre la relation entre les indices de relevé et la biomasse réelle, entraînant ainsi un biais dans les estimations des tendances démographiques. Ces variations sont particulièrement difficiles à prendre en compte sans une compréhension des mécanismes sous-jacents ou sans le recours à des sources de données complémentaires. Le présent document vise à explorer les mécanismes physiologiques et environnementaux possibles et à déterminer les covariables liées à un changement apparent de la capturabilité du hareng dans les divisions 4RSw. Nous avons d'abord établi l'existence d'un retard de la migration automnale à partir des données sur les débarquements et la télémétrie des poissons, qui montrent un décalage temporel de 30 à 60 jours entre la date médiane du relevé acoustique d'automne et la date à laquelle 50 % des débarquements cumulatifs ont été réalisés dans les divisions 4Rbc, de 1991 à 2022. Ce changement n'était pas lié au moment de la fraie du hareng en automne. Au contraire, un retard dans les débarquements a été associé à une condition corporelle plus faible du hareng à l'automne, ce qui laisse supposer des changements dans les conditions d'alimentation avant la migration vers la zone de relevé. Les cartes de l'habitat propice indiquent que les changements environnementaux ne limitent pas la migration du hareng vers la zone de relevé, mais que les conditions sont devenues de plus en plus favorables dans les eaux nordiques non couvertes par le relevé. La complexité des dynamiques migratoires, combinée aux incertitudes associées aux données environnementales, limite actuellement l'établissement d'un lien plus clair avec le moment des débarquements de poissons. Compte tenu des renseignements disponibles et des conséquences d'une omission des changements dans la capturabilité des relevés, nous recommandons d'utiliser le décalage temporel entre le relevé et les débarquements comme covariable la plus appropriée pour prendre en compte ces changements dans les futurs cadres d'évaluation des stocks.

1. INTRODUCTION

Depuis 1991, les relevés hydroacoustiques constituent la principale source de données pour l'évaluation du hareng atlantique (*Clupea harengus*) de printemps et d'automne dans les divisions 4RSw de l'OPANO (Figure A1). Ces relevés, menés de la fin d'octobre au début de novembre afin de coïncider avec le pic des débarquements, ont d'abord été conçus en supposant que la majeure partie du stock était disponible à l'échelle régionale à cette période. La première série de relevés (1991 à 2002), menée tous les deux ou trois ans dans la division 4R, a produit des profils de l'abondance relative selon l'âge conformes à l'attrition prévue de la cohorte (Chamberland *et al.* 2022). En revanche, la deuxième série d'automne (2009 à 2022), réalisée chaque année ou tous les deux ans dans les divisions 4R et 4Sw, a montré des incohérences lors du suivi des cohortes de hareng de printemps et d'automne. Cela a contribué à l'abandon du relevé d'automne en 2022 et à son remplacement par un relevé acoustique estival, lancé en 2019. Les incohérences dans la deuxième série d'automne semblent être liées à des changements dans la capturabilité du relevé plutôt qu'au bruit d'observation, ce qui soulève des préoccupations quant à la fiabilité de l'indice de la biomasse pour suivre les dynamiques du stock. Ces préoccupations ont finalement conduit au rejet du cadre analytique de la population lors de la réunion d'examen par les pairs de novembre 2020, et à la recommandation d'une révision complète des données d'entrée et du cadre d'évaluation (MPO 2021).

Les données probantes laissent supposer que les changements dans la capturabilité du relevé d'automne peuvent être liés à des changements dans le moment de la migration du hareng. Dans les divisions 4RSw, le hareng suit un cycle de migration saisonnière nord-sud : après avoir hiverné dans le chenal Esquiman, les bancs migrent vers le nord et vers les zones côtières au printemps, se déplacent vers les zones nordiques (divisions 4Sw et 4Ra, détroit de Belle Isle), où ils demeurent pendant l'été, puis migrent vers le sud le long de la côte ouest de Terre-Neuve (principalement dans les divisions 4Rbc) à l'automne, où se déroule une importante pêche à la senne coulissante, avant de regagner les zones extracôtières pour l'hiver (McQuinn et Lefebvre 1995; Émond et Nilo 2025). Lorsque le relevé acoustique d'automne a été mis en œuvre pour la première fois, son calendrier a été établi de manière à coïncider avec la pêche commerciale, à un moment où le hareng était présumé avoir déjà migré vers le sud dans la zone de relevé (4R). Toutefois, le décalage de la saison de pêche commerciale vers une date ultérieure depuis le début des années 2000 laisse supposer un retard progressif de la migration automnale et, par conséquent, une arrivée plus tardive du hareng dans la zone de relevé des divisions 4RSw (Émond *et al.* 2024). Il est supposé qu'une partie du stock soit demeurée dans des zones nordiques non couvertes par le relevé durant la première période ou au début de la deuxième période (p. ex. le détroit de Belle Isle). Par conséquent, la période fixe du relevé, de la fin octobre au début novembre, ne permettait plus de capturer la même proportion du stock pendant la deuxième période de relevé (2009 à 2022), ce qui réduisait la capturabilité et compromettait la fiabilité de l'indice de la biomasse utilisé pour l'évaluation du stock.

Les changements spatiaux et saisonniers dans la migration des poissons peuvent se produire en réponse à une combinaison de facteurs physiologiques, environnementaux, anthropiques et écologiques. Les migrations saisonnières sont influencées par des caractéristiques endogènes comme l'âge, la taille corporelle, la condition physique et les réserves d'énergie (Thorpe 1994; Brodersen *et al.* 2008; Shaw 2016). Des facteurs environnementaux comme la température de l'eau (Castonguay *et al.* 1999; Tojo *et al.* 2007; Crozier et Hutchings 2014) et la disponibilité de la nourriture (Corten 2000; Broms *et al.* 2012) peuvent également avoir une incidence sur les migrations. Les changements climatiques, par exemple, ont modifié les températures de la mer

et les courants océaniques, perturbant ainsi la répartition spatiale et temporelle des espèces marines (Poloczanska *et al.* 2016). Pour le hareng atlantique de printemps dans le fjord de Kiel (mer Baltique), des études empiriques ont montré qu'il arrive plus tôt à ses frayères en réponse aux températures plus chaudes de la mer en hiver (Ory *et al.* 2024). Les pressions anthropiques, comme la surpêche, peuvent également perturber les voies migratoires traditionnelles en éliminant les individus plus âgés et expérimentés qui transmettent des connaissances sur la migration (Fernö *et al.* 1998). Des facteurs écologiques comme la densité de la population et les interactions avec les communautés peuvent également avoir une incidence sur les habitudes migratoires à grande échelle (Kvamme *et al.* 2003; Shaw 2020; Ono *et al.* 2022).

Il est essentiel de comprendre les mécanismes qui sous-tendent la dynamique migratoire du hareng des divisions 4RSw afin d'estimer avec précision les changements dans la capturabilité des relevés acoustiques d'automne et de dégager des tendances fiables de la biomasse du stock reproducteur. Le présent document vise à cerner les processus susceptibles de varier en fonction des changements dans la capturabilité du relevé automnal et qui pourraient être intégrés au nouveau modèle de population. Nous résumons d'abord les preuves directes d'un changement dans la période de la migration automnale en fonction des débarquements et des données téléométriques sur les poissons (Émond et Nilo 2025). Nous évaluons ensuite trois hypothèses susceptibles d'expliquer ce changement, soit l'hypothèse de l'effet en cascade, l'hypothèse de rétention et l'hypothèse de l'évitement. Pour ce faire, nous examinons les paramètres physiologiques liés au moment de la migration, notamment la phénologie de la fraie et la condition corporelle des poissons. Enfin, nous évaluons les facteurs environnementaux qui influencent la répartition spatiotemporelle du hareng, comme la température de l'eau et la disponibilité des proies. Ensemble, ces analyses visent à clarifier les mécanismes qui sous-tendent les changements observés dans la dynamique migratoire, à éclairer les changements dans la capturabilité du relevé acoustique d'automne, et à déterminer les covariables à intégrer dans le cadre d'évaluation du stock.

2. MÉTHODES

2.1. PREUVE DIRECTE D'UN CHANGEMENT DANS LE MOMENT DE LA MIGRATION AUTOMNALE

À l'automne, les deux composantes reproductrices migrent vers le sud et se regroupent le long de la côte ouest de Terre-Neuve, en particulier dans les environs de la baie Bonne (4Rb) et de la baie des Îles (4Rc), où a lieu une importante pêche à la senne bourse. Au cours des deux dernières décennies, cette pêche a progressivement eu lieu de plus en plus tard dans la saison et s'est occasionnellement prolongée jusqu'en janvier, ce qui reflète probablement un décalage dans la migration du hareng (Chamberland *et al.* 2022; Émond *et al.* 2024). Pour caractériser ce décalage temporel, nous avons déterminé pour chaque année (1985 à 2024) la date à laquelle 50 % des débarquements cumulés en automne avaient été réalisés, ainsi que les dates correspondant à 25 % et à 75 % des débarquements cumulés, lesquelles délimitent la période centrale durant laquelle 50 % des débarquements de hareng ont eu lieu. Les données sur les débarquements commerciaux de hareng atlantique dans la division 4R ont été obtenues à partir des fichiers ZIFF produits par le bureau régional des statistiques du MPO (voir Émond *et al.* 2024 pour plus de détails). Pour cette analyse, nous nous sommes concentrés sur les débarquements dans les sous-divisions 4Rb et 4Rc de la mi-septembre à la fin janvier, afin d'isoler la région et la période qui reflètent le mieux le changement temporel des débarquements.

Étant donné que le moment du relevé acoustique d'automne a varié d'une année à l'autre (de 1991 à 2022) et que le moment de la pêche n'a pas suivi le même schéma, la première covariable proposée quantifie le décalage temporel entre les dates des débarquements maximaux et les dates du relevé acoustique d'automne (4R, 1991 à 2002 et 2009 à 2022; Émond et Van Beveren, sous presse), à l'aide d'une procédure de bootstrap non paramétrique. Chaque année, les débarquements quotidiens ont été rééchantillonnés avec remplacement afin de générer des ensembles de données simulés de même taille que l'ensemble de données original. La date médiane des débarquements a ensuite été calculée pour chacun de ces ensembles simulés. La différence entre cette date et la date médiane du relevé a été calculée pour chaque répétition. Cette procédure a été répétée 1 000 fois afin de générer une distribution empirique des décalages annuels, dont ont été tirés la médiane ainsi que les quantiles de 2,5 % et de 97,5 %.

Les changements dans la période de pêche pourraient résulter de modifications de la phénologie du poisson ou des pratiques de pêche de la flotte, influencées par des facteurs comme les conditions du marché ou des contraintes réglementaires encadrant la pêche. À l'aide de données de télémétrie acoustique, nous avons confirmé que le moment de la pêche correspondait à l'arrivée du hareng. Le marquage acoustique du hareng a été lancé en 2021. Au total, 189 harengs ont été marqués près de Blanc-Sablon (sous-divisions 4Sw et 4Ra) en septembre 2021 ($n = 80$) et 2022 ($n = 79$), et dans la baie de Port-au-Port (sous-division 4Rc) en mai 2022 ($n = 30$; voir Émond et Nilo 2025 pour plus de détails). Les détections par marquage acoustique dans les principaux lieux de pêche (sous-divisions 4Rb et 4Rc) à l'automne et au début de l'hiver ont été utilisées pour confirmer le moment de la migration du hareng. Pour chaque année, nous avons déterminé la date d'arrivée des harengs marqués dans cette zone à partir des détections enregistrées par les récepteurs déployés à l'embouchure de la baie Bonne et de la baie des Îles, deux baies qui représentent une forte proportion des débarquements (Émond *et al.* 2024). Ces dates d'arrivée ont ensuite été comparées à la date correspondant à 50 % des débarquements cumulés de la pêche commerciale, ce qui nous a permis d'évaluer si le moment de la pêche reflète la migration du hareng vers le sud. L'utilisation d'autres paramètres pour caractériser le moment de la pêche (p. ex. en fonction des débarquements quotidiens ou des prises par unité d'effort) a été explorée, mais jugée moins appropriée en raison des lacunes dans les données ou de la grande variabilité.

2.2. MÉCANISMES POTENTIELS SOUS-JACENTS AU CHANGEMENT DE LA PÉRIODE DE LA MIGRATION AUTOMNALE

Un retard de la migration automnale et de l'arrivée subséquente du hareng dans la zone de relevé de la division 4R pourrait être attribuable à un paramètre ou à une combinaison de plusieurs mécanismes. Un retard de la migration printanière à partir des aires d'hivernage pourrait se répercuter tout au long du cycle migratoire annuel, entraînant une arrivée plus tardive sur les frayères automnales (« hypothèse de l'effet en cascade »). Par ailleurs, ou en combinaison avec ce mécanisme, des conditions estivales favorables dans les régions nordiques pourraient favoriser une résidence prolongée, amenant les harengs à demeurer plus longtemps dans des zones non couvertes par le relevé (« hypothèse de rétention »). De plus, des conditions environnementales défavorables dans les régions situées au sud pendant l'automne peuvent entraver la migration vers la zone de relevé (« hypothèse de l'évitement »). Ensemble, ces hypothèses fournissent un cadre utile pour déterminer et évaluer les covariables environnementales et biologiques qui peuvent expliquer les changements temporels dans la période de migration.

2.2.1. Hypothèse de l'effet en cascade

Comme la pêche au printemps et en été a été relativement limitée au cours des deux dernières décennies, les preuves directes de changements du calendrier migratoire plus tôt dans l'année sont rares. Un possible retard de la migration printanière et son effet en cascade jusqu'à l'automne pourraient être examinés le plus efficacement à partir des changements observés dans la phénologie de la fraie. Le hareng de printemps et le hareng d'automne migrent des zones d'hivernage plus profondes vers les régions littorales au printemps. Le hareng de printemps commence à frayer peu après son arrivée dans ces eaux, tandis que le hareng d'automne se reproduit généralement en août. Le moment de la fraie du hareng d'automne est influencé non seulement par son retour aux frayères, mais aussi par les effets cumulatifs des processus saisonniers antérieurs, y compris la migration vers les régions littorales et l'alimentation durant l'été. Étant donné que le développement gonadique des reproducteurs de printemps se produit en partie pendant une période où peu ou pas d'échantillons sont recueillis (de la fin de l'automne à la fin de l'hiver ou au début du printemps; Bradford 1993), il n'a pas été possible d'estimer la phénologie de fraie de cette composante.

Des échantillons de hareng sont prélevés depuis 1965, principalement pendant les pêches commerciales et les relevés acoustiques (Émond *et al.* 2024). D'autres échantillons sont obtenus de façon ponctuelle dans le cadre d'autres programmes de recherche, notamment le relevé écosystémique du MPO dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent (Chamberland *et al.* 2025), ainsi que d'initiatives ciblées plus récentes, comme le relevé expérimental au filet maillant (Santo *et al.* 2025). Bien que la taille des échantillons varie d'une source à l'autre, environ 75 % des échantillons prélevés chaque année sont composés de 30 à 100 individus choisis au hasard.

Tous les échantillons ont été traités à l'Institut Maurice-Lamontagne pour déterminer la longueur totale (± 1 mm), le poids total (± 1 g), le sexe (mâle, femelle ou inconnu/indéterminé), le poids des gonades ($\pm 0,1$ g), le stade de maturation gonadique (échelle macroscopique de 1 à 8) et l'âge (de 0 à 11+), ce dernier étant évalué par l'extraction et l'examen des otolithes. Les individus ont été assignés à une composante reproductrice (printemps ou automne) en fonction de leur stade de maturité gonadique et de la date d'échantillonnage (McQuinn 1987, 1989).

L'indice gonado-somatique (*IGS*) a été utilisé pour examiner la phénologie de la fraie du hareng dans les divisions 4RSw et a été calculé comme suit :

$$(\text{éq. 1}) \text{ IGS} = \frac{P_g}{P_t} * 100$$

où P_g est le poids des gonades (en gramme, g) et P_t est le poids total (g) de chaque poisson. Comme la disponibilité des données était faible certaines années, les données ont été regroupées en périodes de quatre ans. La moyenne quotidienne de l'IGS a ensuite été ajustée à une fonction en cloche :

$$(\text{éq. 2}) f(\text{IGS}) = d * \exp\left(-\frac{(\text{IGS}-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)$$

Où d est l'amplitude (hauteur de la courbe), μ est la moyenne (pic) et σ est l'écart-type décrivant la largeur de la courbe. Un modèle à effet mixte (progiciel *nlme* de R; Pinheiro *et al.* 2024) a été appliqué, la période de quatre ans étant incluse comme effet aléatoire. D'autres formes fonctionnelles (p. ex. double logistique, gamma, log-normale et normale asymétrique) ont été testées pour tenir compte d'une légère asymétrie dans la distribution de l'IGS. Toutefois, aucune n'a permis d'améliorer l'ajustement du modèle selon le critère d'information d'Akaike (AIC) et l'évaluation visuelle, ni de modifier les principales conclusions de l'analyse. Pour évaluer les changements temporels du moment de la fraie, les moyennes (μ) des courbes

ajustées, représentant les dates estimées du pic de la fraie, ont été calculées et représentées graphiquement au fil du temps. Les intervalles de confiance à 95 % ont été estimés au moyen d'une procédure de bootstrap non paramétrique.

2.2.2. Hypothèse de rétention

Le hareng peut demeurer plus longtemps dans ses aires d'alimentation estivales, dont certaines sont fréquentées au-delà de la période couverte par le relevé acoustique. Les données appuyant cette possibilité comprennent des détections de hareng dans des strates du relevé acoustique d'été et d'automne échantillonnées seulement au cours de certaines périodes (4Sw de 2009 à 2022 et détroit de Belle Isle de 2021 à 2022), ainsi que des captures sporadiques de hareng effectuées par les pêcheurs le long de la côte du Labrador. La durée de séjour dans les aires d'alimentation est probablement influencée par les conditions environnementales et peut se refléter dans l'état physique des poissons. Par exemple, une diminution de l'abondance ou de la qualité des proies, ou des deux, pourrait obliger les harengs à s'alimenter plus longtemps afin de reconstituer les réserves énergétiques nécessaires à l'hivernage, ce qui pourrait se traduire par une condition corporelle réduite à l'automne. À l'inverse, des conditions favorables pourraient favoriser un séjour prolongé dans les régions nordiques, ce qui se traduirait par une meilleure condition corporelle. Les réserves énergétiques sont également influencées par des facteurs non trophiques comme la température, qui influence les taux métaboliques et, par conséquent, les coûts énergétiques associés au maintien des fonctions vitales et aux déplacements. Afin de fournir un portrait plus complet de l'évolution du stock, nous avons examiné les tendances temporelles de la condition corporelle des poissons à l'aide du coefficient de condition relative (K_n) de Le Cren (1951), estimé comme suit :

$$(\text{éq. 3}) \quad K_n = \frac{P}{aL^b}$$

P est le poids somatique (g), L est la longueur totale (mm), et a et b sont les paramètres de la relation logarithmique poids-longueur. K_n a été calculé séparément pour chaque composante reproductrice et chaque année. Étant donné que les exposants longueur-poids estimés sont très proches des valeurs isométriques ($b = 2,97$ et $3,01$ pour le hareng de printemps et d'automne, respectivement), il est peu probable que les différences interannuelles dans la structure de taille de la population échantillonnée introduisent un biais important dans la moyenne de K_n . Comme les variations temporelles de K_n étaient similaires entre les âges 2 à 11+ (Figure B1), les valeurs ont été regroupées annuellement pour chaque composante reproductrice. Nous avons calculé la K_n moyenne pour les harengs reproducteurs de printemps et d'automne recueillis dans l'aire d'alimentation nordique (4Ra et 4Sw) durant l'été (juillet à septembre) et dans la région située plus au sud (4Rbc), où le hareng migre pendant les mois d'automne (octobre à décembre). Nous avons ensuite examiné la relation entre les valeurs moyennes de K_n et la date correspondant à 50 % des débarquements cumulés dans la pêche commerciale de l'automne et du début de l'hiver.

2.2.3. Hypothèse de l'évitement

L'évaluation des changements environnementaux est essentielle pour comprendre les modifications de l'habitat propice au hareng ou de ses schémas migratoires, car elle peut fournir des éléments de preuve à l'appui soit de l'hypothèse de rétention, soit de l'hypothèse de l'évitement. Plus précisément, nous avons cherché à déterminer si les conditions environnementales estivales dans le nord ou les conditions environnementales automnales dans le sud avaient changé parallèlement aux changements observés dans la migration automnale. Par conséquent, nous avons élaboré un modèle de répartition spatiale pour

quantifier la relation entre la densité du hareng et les variables environnementales, et pour évaluer les modifications de l'habitat propice au hareng à différentes échelles spatiotemporelles.

2.2.3.1. Variables environnementales

Plusieurs facteurs environnementaux pourraient influencer la période de migration du hareng, comme la température et la salinité de l'eau, la production saisonnière de plancton et les caractéristiques de la masse d'eau (Fernö *et al.* 1998). Parmi ces caractéristiques, la température de l'eau et la disponibilité du zooplancton sont considérées comme des variables clés qui peuvent influencer le comportement migratoire du hareng (Broms *et al.* 2012).

Pour la période de 1999 à 2023, nous avons dérivé des estimations mensuelles de la température (de septembre à décembre) à partir du modèle de réanalyse physique globale de l'océan (GLORYS12v1), fourni par Copernicus Marine Service Information, un programme de l'Union européenne (<https://doi.org/10.48670/moi-00021>). L'ensemble de données présente une résolution horizontale de $1/12^\circ$ (cellules de grille d'environ 8 x 8 km) et une résolution verticale de 50 niveaux de profondeur s'étendant de -5 500 m jusqu'à la surface. Nous avons calculé la température moyenne dans la couche de 0 à 50 m (T0_50), la température minimale dans la colonne d'eau (Tmin) et la bathymétrie (profondeur de l'eau par rapport au niveau de la mer) avec les estimations du produit GLORYS12v1. La variable T0_50 a été retenue à partir des données des relevés acoustiques, qui localisaient systématiquement le hareng dans cette plage de profondeurs (Figure D1.), reflétant ainsi l'utilisation réelle de l'habitat vertical par l'espèce. La variable Tmin a été incluse comme indicateur de seuil, étant donné qu'il a été observé dans d'autres régions que le hareng évite les eaux dont la température est inférieure à 1 ou 2 °C (Fernö *et al.* 1998; Broms *et al.* 2012; Melle *et al.* 2020). La bathymétrie a été considérée comme essentielle pour déterminer les habitats propices pour les adultes et les larves, car elle influe sur la disponibilité du substrat et la stabilité hydrodynamique (Standaert *et al.* 2024).

Les copépodes *Calanus* sont la proie dominante dans le régime alimentaire du hareng atlantique; d'autres proies sont possibles, notamment les larves et les œufs de poissons, les euphausiacés et les mysidés (Darbyson *et al.* 2003; Randall *et al.* 2022). Pour nos analyses, nous nous sommes concentrés sur les stades de développement tardifs (stades du copépode IV à VI) de trois espèces de *Calanus* (*C. finmarchicus*, *C. hyperboreus* et *C. glacialis*). Les séries chronologiques de 1999 à 2020 présentées dans Plourde *et al.* (2024) ont été étendues avec les données de 2021 à 2023 tirées des programmes de surveillance océanographique canadiens et américains (Programme de monitoring de la zone Atlantique du MPO, Mitchell *et al.* 2002; EcoMon de la NOAA, Northeast Fisheries Science Center). Plourde *et al.* (2024) ont mis au point et validé des modèles delta de type gamma à inflation de zéros (ZAG) pour prédire l'abondance de différentes espèces de *Calanus* (N/m²), puis converti ces estimations en biomasse (mg/m²) pour tenir compte des variations du poids corporel individuel entre les espèces et d'une année à l'autre. Nous avons mis à jour ces modèles de répartition des espèces de *Calanus* jusqu'en 2023 selon la même approche et la même validation que Plourde *et al.* (2024). Les prédictions de la biomasse des espèces de *Calanus* ont été produites à une échelle temporelle mensuelle et annuelle à l'aide de la grille spatiale du produit GLORYS12v1 ($1/12^\circ$). Nous avons utilisé la biomasse prédite (mg/m²) des trois espèces de *Calanus* pour toute la période de 1999 à 2023.

2.2.3.2. Densité du hareng

Une première série de relevés acoustiques, visant à estimer la biomasse du hareng à l'automne, a été achevée en octobre et novembre 1991, 1993, 1995, 1997 et 1999, puis en septembre 2002. Une deuxième série a été menée en octobre et novembre 2009, 2010, 2011,

2013, 2015, 2017, et de 2019 à 2022 (Figure A1, Figure A2). La couverture spatiale des relevés a changé au fil du temps; la sous-division 4Sw de l'OPANO a été incluse pendant la deuxième période et deux strates dans le détroit de Belle Isle ont été ajoutées en 2021-2022. Bien que l'indice annuel de la biomasse selon le relevé d'automne soit limité aux données de la division 4R afin de maintenir la cohérence temporelle, toutes les strates disponibles de 2009 à 2022 ont été utilisées ici pour déterminer l'habitat propice au hareng, de façon à maximiser la couverture spatiale et à saisir l'éventail complet des conditions environnementales associées à la répartition du hareng.

Les détails méthodologiques et les résultats de la première série de relevés acoustiques (1991 à 2002) sont présentés dans McQuinn et Lefebvre (1999), tandis que ceux de la deuxième série (2009 à 2022) sont présentés dans Émond *et al.* (2024) et Beaudry-Sylvestre *et al.* (2024). En bref, le relevé hydroacoustique a eu lieu la nuit, conformément aux cycles diurnes connus du hareng (McQuinn et Lefebvre 1999), et a suivi un plan stratifié systématique comprenant un maximum de quatorze strates. Toutes les strates n'ont pas été échantillonnées chaque année en raison des limites opérationnelles. À l'intérieur de chaque strate, des transects parallèles étaient disposés perpendiculairement au littoral, et leur point de départ était réattribué aléatoirement chaque année. Les transects étaient généralement espacés selon un intervalle cible de 5 milles marins; cependant, lorsque la durée du relevé était limitée ou en raison des conditions météorologiques et aux contraintes opérationnelles, l'espacement était parfois augmenté à 7,5 ou 10 milles marins. Les strates couvraient les principales caractéristiques physiques de l'habitat disponible documentées par les relevés scientifiques et les prises commerciales, et comprenaient des profondeurs allant de 8 à 250 m. Les navires utilisés pour le relevé automnal étaient équipés d'échosondeur SIMRAD EK60 ou EK80 à faisceau partagé monté sur la coque, fonctionnant jusqu'à cinq fréquences (38, 70, 120, 200 et 333 kHz). Des profils de conductivité, de température et de profondeur (CTD) ont été recueillis au début de chaque strate et utilisés pour ajuster la vitesse du son et le coefficient d'absorption pendant la collecte de données dans cette strate. Des échantillons biologiques de hareng ont été prélevés par un deuxième bateau de pêche, équipé d'une senne bourse ou d'un chalut pélagique. Un maximum de 100 harengs a été sélectionné au hasard dans chaque trait, et chaque individu a été mesuré (± 1 mm) et pesé (± 1 g).

Nous avons traité les données brutes de la force de rétrodiffusion volumique (S_v : dB re 1 m⁻¹) selon l'approche standard décrite dans McQuinn *et al.* (2005). La classification des cibles de hareng dans les données acoustiques a suivi la procédure décrite dans Beaudry-Sylvestre *et al.* (2024), qui sépare les signaux acoustiques des poissons avec et sans vessie natatoire en fonction des différences de S_v entre les fréquences de 38, 120 et 200 kHz. La majorité des signaux acoustiques classés dans la catégorie des poissons avec vessie natatoire ont été attribués au hareng. Les échogrammes ont ensuite été examinés attentivement par l'analyste afin d'exclure les cibles autres que le hareng ou, au besoin, de réattribuer les signaux acoustiques à la catégorie appropriée (poissons à vessie natatoire ou poissons sans vessie natatoire). La force de rétrodiffusion a été intégrée dans des cellules de 2 m de profondeur espacées de 25 m à l'aide du logiciel CH2 (Simard *et al.* 2000) de 2009 à 2020, puis du logiciel Echoview 13 en 2021 et 2022 (Myriax Pty, Ltd., Hobart, Tasmanie, Australie). La force de rétrodiffusion attribuée au hareng a ensuite été convertie en densité (kg/m²) à l'aide des estimations de la force cible par unité de longueur obtenue à partir de l'équation de Ona (2003) pour le hareng atlantique à 38 kHz, puis convertie en force cible par unité de poids (McQuinn et Lefebvre 1999). La longueur et le poids moyens des poissons ont été obtenus à partir de tous les échantillons biologiques disponibles. Les estimations de la densité du hareng ont été

calculées sans distinction entre les deux composantes reproductrices (c.-à-d. les reproducteurs de printemps et d'automne).

Les estimations de la densité du hareng (kg/m^2) étaient disponibles à une résolution verticale de 2 m (profondeur) et à une résolution horizontale de 25 m pour chaque transect ($n = 7\,544\,523$). Pour l'analyse de la répartition spatiale, nous avons d'abord additionné les densités dans toute la colonne d'eau (c.-à-d. toutes les cellules de 2 m de profondeur). Ensuite, afin de réduire l'autocorrélation spatiale (les bancs de hareng pouvant s'étendre horizontalement jusqu'à 200 m; Weber *et al.* 2009) et d'assurer la concordance avec les données environnementales, nous avons calculé les densités moyennes selon la grille spatiale du produit GLORYS12v1 ($1/12^\circ$). Il en a résulté un ensemble de données final de 1 764 observations.

2.2.3.3. Analyse et prétraitement des données

Avant l'ajustement du modèle, nous avons effectué une analyse exploratoire des données selon le protocole de Zuur *et al.* (2010). Les valeurs aberrantes ont été déterminées à l'aide des diagrammes à points de Cleveland (Cleveland 1993). La colinéarité entre les variables explicatives a été évaluée à l'aide du facteur d'inflation de la variance (VIF), et les variables dont le VIF est supérieur à 3 ont été exclues (Zuur *et al.* 2010). Les diagrammes de dispersion par paires et les coefficients de corrélation de Pearson (r) ont également été examinés pour s'assurer que les variables fortement corrélées ($r > 0,70$) n'étaient pas incluses simultanément. Les trois espèces de *Calanus* (*C. finmarchicus*, *C. hyperboreus* et *C. glacialis*) présentaient une forte intercorrélations ($r = 0,80$ à $0,91$) et ont donc été regroupées en une seule variable de la biomasse totale. La biomasse des espèces de *Calanus* était également fortement corrélée avec la bathymétrie ($r = 0,91$, Figure C1). La biomasse des espèces de *Calanus* et la bathymétrie présentaient toutes deux des distributions asymétriques à droite et ont fait l'objet d'une transformation logarithmique [$\log(x)$, base e] pour améliorer la normalité.

La variable dépendante (densité du hareng) présentait quelques valeurs aberrantes, comme l'a révélé le graphique de Cleveland (Figure C2). Pour réduire l'influence de ces valeurs extrêmes, nous avons appliqué la winsorisation en plafonnant les valeurs aberrantes à un seuil prédéterminé correspondant au quantile de 0,995 (Aguinis *et al.* 2013; Kwak et Kim 2017). La variable de densité était également asymétrique à droite, et 2,61 % des observations étaient des zéros. Nous avons donc appliqué un modèle additif généralisé (GAM) avec une distribution gaussienne afin de caractériser la répartition spatiale du hareng, à partir des valeurs de densité transformées par logarithme [$\log(x)$, base e] pour les observations de présence seulement (densité > 0 , $n = 1\,718$).

2.2.3.4. Ajustements des modèles

Nous avons ajusté les GAMs en utilisant des splines de régression à plaques minces pour les covariables environnementales et une spline de régression cubique pour l'effet temporel (année). La dimension de la base a été fixée à $k = 4-5$ afin de réduire le risque de surajustement. La structure spatiale a été modélisée à l'aide d'un lisseur bidimensionnel de type produit tensoriel à plaques minces, $te(\text{latitude}, \text{longitude})$, ainsi que d'un terme d'interaction spatiotemporelle, $ti(\text{latitude}, \text{longitude}, \text{année})$, afin de rendre compte de la variabilité spatiale et temporelle intégrée. Les modèles ont été ajustés selon la méthode du maximum de vraisemblance restreint à l'aide du progiciel *mgcv* de R (Wood 2025).

Une série de modèles candidats a été élaborée pour déterminer quelles variables explicatives, à savoir la température ($T0_50$ et $Tmin$), la bathymétrie (profondeur) et la biomasse de *Calanus* spp., étaient les facteurs écologiques les plus probables de la variabilité de la densité du hareng. Le choix du modèle a été fondé sur la valeur de l'AIC la plus faible parmi les modèles prédéfinis possibles. Nous avons également calculé le ΔAIC et les poids d'Akaike (ω_i). Les

modèles dont le $\Delta AIC \leq 2$ ont été considérés comme bénéficiant d'un appui substantiel par rapport au modèle le plus parcimonieux ($\Delta AIC = 0$, Burnham et Anderson 2002), tandis que les valeurs de ω_i indiquaient la vraisemblance relative de chaque modèle au sein de l'ensemble des modèles possibles (Vandekerckhove *et al.* 2015).

2.2.3.5. Validations des modèles

Nous avons vérifié la normalité des résidus à l'aide de graphiques quantile-quantile normaux. L'homogénéité des résidus a été évaluée au moyen de graphiques des résidus en fonction des valeurs ajustées et de chacune des covariables du modèle. Enfin, l'exactitude des prédictions a été évaluée par leur comparaison aux observations (Quinn et Keough 2002; Zuur *et al.* 2010). Nous avons utilisé des variogrammes pour évaluer l'indépendance spatiale des résidus (Schabenberger et Pierce 2001). Nous avons évalué le rendement du modèle et la qualité de son ajustement au moyen d'un ensemble d'indicateurs quantitatifs, soit la déviance expliquée, le coefficient de détermination ajusté (R^2_{adj}) et l'erreur absolue moyenne (MAE, mesure de l'exactitude des prédictions par rapport aux valeurs observées). Ces indicateurs ont été calculés dans le cadre d'une procédure de validation croisée, où 70 % des données ont été affectées à un ensemble de calibration (pour l'estimation des paramètres du modèle) et les 30 % restants à un ensemble de validation (pour l'évaluation de la qualité de l'ajustement).

Pour caractériser les changements saisonniers à long terme de l'habitat propice au hareng, il a été nécessaire d'effectuer des projections au-delà de la période couverte par les observations disponibles. Par conséquent, la robustesse du modèle intersaisonnier et la capacité de projection interannuelle ont été évaluées. Nous avons d'abord vérifié visuellement que les résultats du modèle ne différaient pas de façon significative de ceux d'un modèle analogue utilisant le jeu de données plus restreint provenant du relevé acoustique estival réalisé en août de 2019 à 2023 (résultats non présentés dans le présent document). Nous avons ensuite évalué le rendement prédictif du modèle de répartition de l'espèce à l'aide d'une approche fondée sur les capacités de prévision (Kell *et al.* 2016). Pour ce faire, nous avons exclu itérativement la dernière année de la série chronologique, généré des prédictions de l'habitat propice pour cette année, puis comparé ces prédictions aux valeurs observées. Cette procédure a été répétée en excluant successivement les années les plus récentes, jusqu'à la limite imposée par la dimension de la base (k) des splines du GAM. La précision des prévisions a été évaluée à l'aide de l'erreur relative (ER), calculée comme suit :

$$(eq. 4) ER = \frac{\text{valeur prévue} - \text{valeur observée}}{\text{valeur observée}} \times 100$$

2.2.3.6. Prédictions et cartographie de l'habitat propice

Nous avons estimé l'habitat propice au hareng pour les zones (Labrador, détroit de Belle Isle, 4Ra-Sw et 4Rbc) et les mois (septembre à décembre) d'intérêt, de 1999 à 2023. Cette approche nous a permis de mieux comprendre comment les facteurs environnementaux influencent la répartition potentielle du hareng et comment son habitat propice a évolué, tant dans les zones du relevé que dans les zones non échantillonnées (détroit de Belle Isle avant 2021 et côte du Labrador), tout au long de la période couverte par le relevé. Compte tenu de l'augmentation de la température de l'eau et des modifications de la disponibilité des proies, les changements les plus importants étaient attendus principalement au nord de la zone d'étude, plutôt qu'au sud (p. ex. 4Rd, 3Pn) ou vers des eaux plus profondes et plus au large. La côte nord-est de Terre-Neuve a également été considérée comme un habitat potentiellement propice, mais elle a été exclue de l'analyse, puisqu'elle est occupée par un stock distinct de hareng (3KLPs) et que les harengs récemment marqués dans les divisions 4RSw (voir la section 2.1) n'y ont pas été détectés. Les eaux plus profondes ont également été exclues de

l'analyse, les données acoustiques ne révélant aucun signe de modification de la répartition verticale du hareng; la distribution du hareng en fonction de la profondeur semble être demeurée stable au fil du temps (Figure D1).

L'habitat propice au hareng a été calculé à partir du champ de densité prévu du GAM gaussien. Les prédictions ont été réalisées sur une grille spatiale régulière à l'aide des covariables environnementales seulement (T0_50, Tmin et biomasse des espèces de *Calanus*), le terme d'interaction spatiotemporelle étant exclu parce qu'il reflète des structures résiduelles propres au relevé qui ne peuvent être extrapolées de façon fiable. Les densités prédites ont été corrigées pour tenir compte du biais associé à la distribution log-normale, transformées par logarithme, puis mises à l'échelle pour obtenir un indice de l'habitat propice variant de 0 à 1. Nous avons effectué toutes les analyses statistiques à l'aide de la version 4.4.1 du logiciel R (R Development Core Team 2024).

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. PREUVE DIRECTE D'UN CHANGEMENT DANS LE MOMENT DE LA MIGRATION AUTOMNALE

Le moment où 50 % des débarquements cumulatifs de hareng ont été réalisés dans les sous-divisions 4Rb et 4Rc de l'OPANO (côte ouest de Terre-Neuve) au cours de la saison de pêche d'automne et du début de l'hiver (du 15 septembre au 25 janvier) a varié d'une année à l'autre (Figure 1). De 1985 à 1997, les débarquements se sont produits de plus en plus tôt dans la saison, passant de la fin novembre au début octobre. Cette tendance a ensuite été suivie d'un décalage vers des dates plus tardives, jusqu'en 2023, où le pic se situait à la mi-décembre. Dans l'ensemble, le moment des débarquements maximaux a été retardé d'environ deux mois au cours des trois dernières décennies. Une forte baisse a été observée en 2024. Toutefois, aucune activité de pêche n'a été enregistrée après le mois de novembre en raison de l'absence de hareng dans la région, de sorte qu'il est impossible de conclure à un retour du moment des débarquements aux niveaux observés antérieurement.

Un décalage temporel (en jours) entre la date médiane du relevé acoustique automnal et la date à laquelle 50 % des débarquements cumulatifs de hareng étaient atteints dans les divisions 4Rbc a été observé de 1991 à 2022 (Figure 2). À l'exception de 2002, les premiers relevés acoustiques (1991 à 2002) ont toujours été réalisés dans les trois semaines précédant ou suivant la date centrale des débarquements (atteinte de 50 % des débarquements cumulatifs de hareng), tandis que les relevés de la deuxième série acoustique étaient généralement effectués de 30 à plus de 60 jours avant cette date.

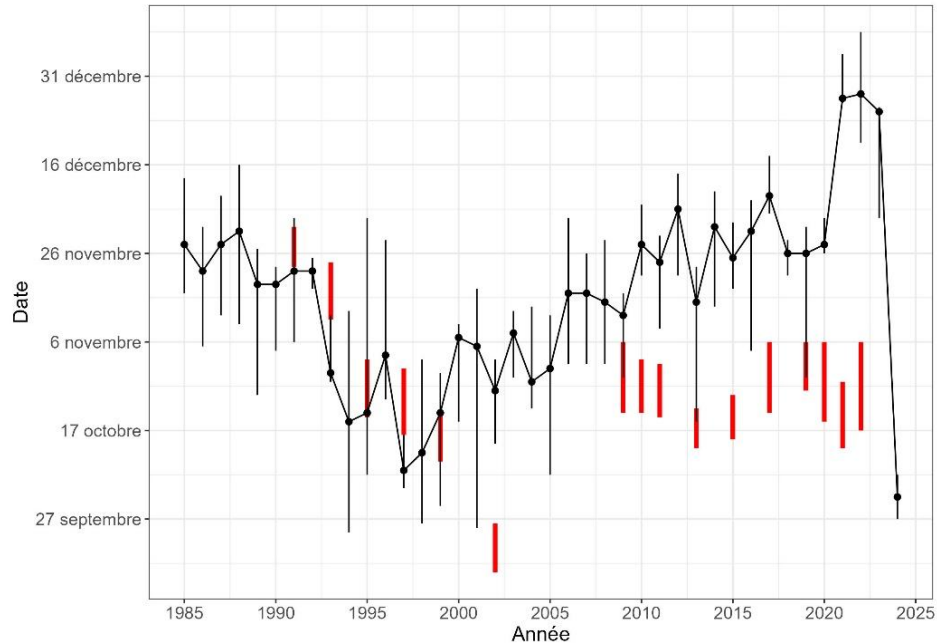


Figure 1. Moment où 50 % des débarquements cumulatifs de hareng ont été réalisés dans les sous-divisions 4Rb et 4Rc de l'OPANO (côte ouest de Terre-Neuve) au cours de la saison de pêche d'automne et du début de l'hiver (du 15 septembre au 25 janvier), de 1985 à 2024. Les barres verticales noires indiquent les seuils correspondant à 25 % et à 75 % des débarquements cumulatifs. Les barres verticales rouges indiquent les plages de dates des relevés acoustiques.

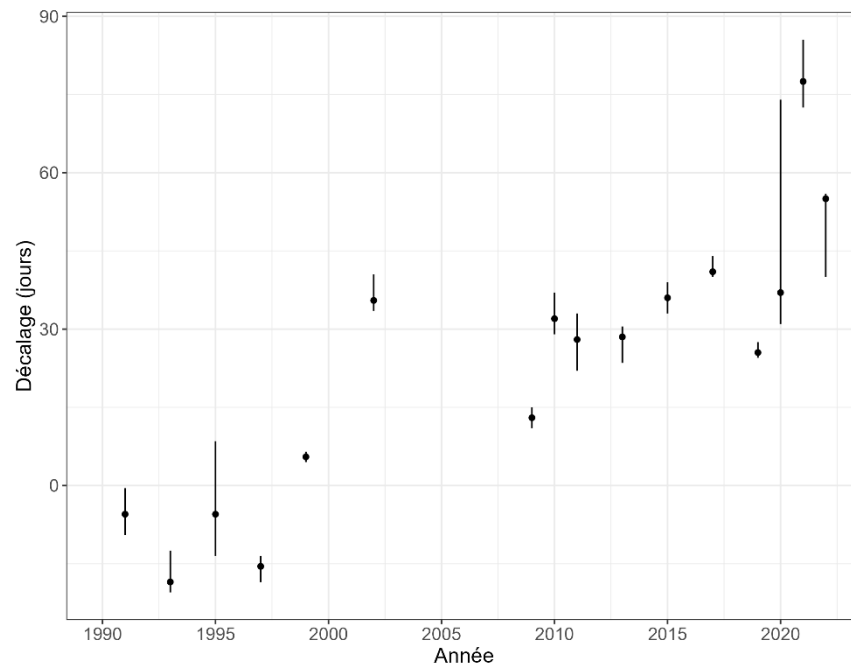


Figure 2. Décalage temporel (en jours) entre la date médiane du relevé acoustique automnal et la date à laquelle 50 % des débarquements cumulatifs de hareng étaient atteints dans les divisions 4Rbc (voir la figure 1), de 1991 à 2022. Les valeurs négatives indiquent que le relevé a été réalisé avant le milieu de la saison de pêche, tandis que les valeurs positives indiquent qu'il a été réalisé après celui-ci. Les lignes verticales représentent les quantiles bootstrap de 2,5 % et de 97,5 %.

Les données de télémétrie des poissons ont indiqué que le moment de la pêche correspondait étroitement à la migration saisonnière du hareng le long de la côte ouest de Terre-Neuve. Plus précisément, 142 des 189 harengs marqués ont été détectés, et les détéctions acoustiques ont montré que les harengs marqués arrivaient dans la baie des Îles (4Rc) entre la mi-novembre et la fin novembre, puis dans la baie Bonne (4Rb) entre la fin novembre et la fin décembre (Tableau 1). Ces périodes d'arrivée coïncidaient avec le moment des débarquements maximaux dans les deux secteurs (Figure 3). Cette concordance appuie l'utilisation du seuil de 50 % des débarquements cumulatifs comme indicateur fiable du moment de la migration.

Tableau 1. Plage des dates d'arrivée des harengs munis d'étiquettes acoustiques détectés dans la baie Bonne (4Rb) et la baie des Îles (4Rc) durant les saisons de pêche 2021-2022 et 2022-2023, ainsi que dates d'atteinte de 50 % des débarquements cumulatifs (25 % à 75 %).

Saison de pêche	Date d'arrivée		50 % des débarquements cumulatifs (25 à 75 %)
	Baie Bonne (4Rb)	Baie des Îles (4Rc)	
2021–2022	2021-12-22 à 2022-01-10	2021-11-30 à 2022-01-30	2021-12-31 (2021-12-30 à 2022-01-10)
2022–2023	2022-11-30 à 2022-12-19	2022-11-10 à 2023-01-09	2022-12-29 (2022-12-16 à 2023-01-14)

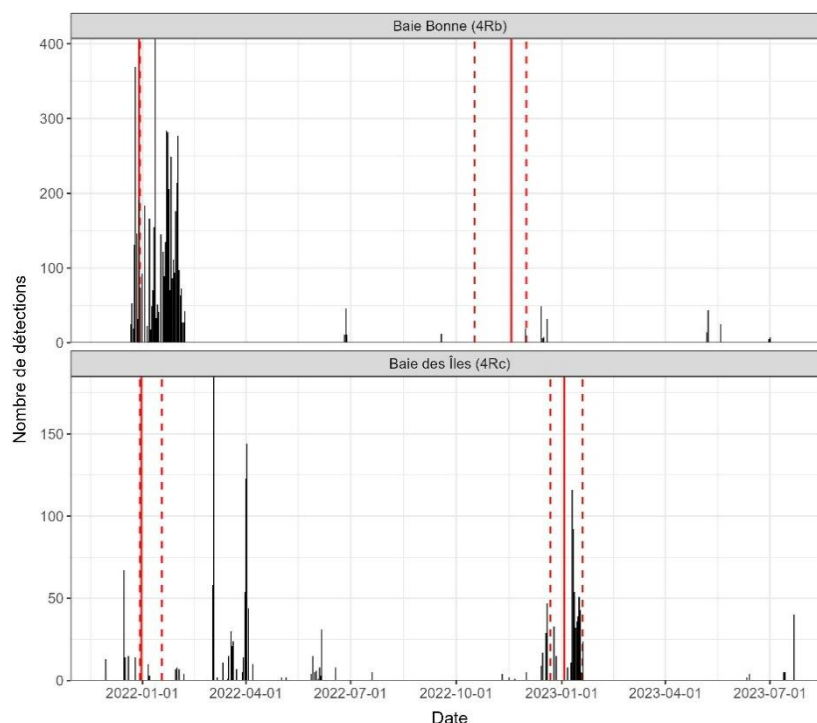


Figure 3. Détections acoustiques quotidiennes de hareng dans la baie Bonne (4Rb) et la baie des Îles (4Rc). Les lignes verticales rouges indiquent les dates auxquelles 25 % (lignes pointillées), 50 % (lignes solides) et 75 % (lignes pointillées) des débarquements ont été atteints dans chaque secteur pendant la pêche d'automne et du début de l'hiver.

3.2. MÉCANISMES POTENTIELS SOUS-JACENTS AU CHANGEMENT DE LA PÉRIODE DE LA MIGRATION AUTOMNALE

3.2.1. Hypothèse de l'effet en cascade

L'IGS a été utilisé pour évaluer le développement des gonades chez les individus matures et pour estimer la période de fraie. Pour les reproducteurs d'automne, le développement des gonades débutait généralement au début de mai, culminait en août, ce qui correspondait au début de la fraie, puis se terminait habituellement au début de novembre (Figure 4). Le jour de l'année où l'IGS atteignait son maximum chez les harengs reproducteurs d'automne ne s'est déplacé que légèrement au fil du temps, survenant seulement quelques jours plus tôt au cours des dernières années (p. ex. 2022 à 2025) qu'au cours de la période historique (p. ex. 1970 à 1973), ce qui montre que le moment de la fraie est demeuré relativement stable (Figure 5).

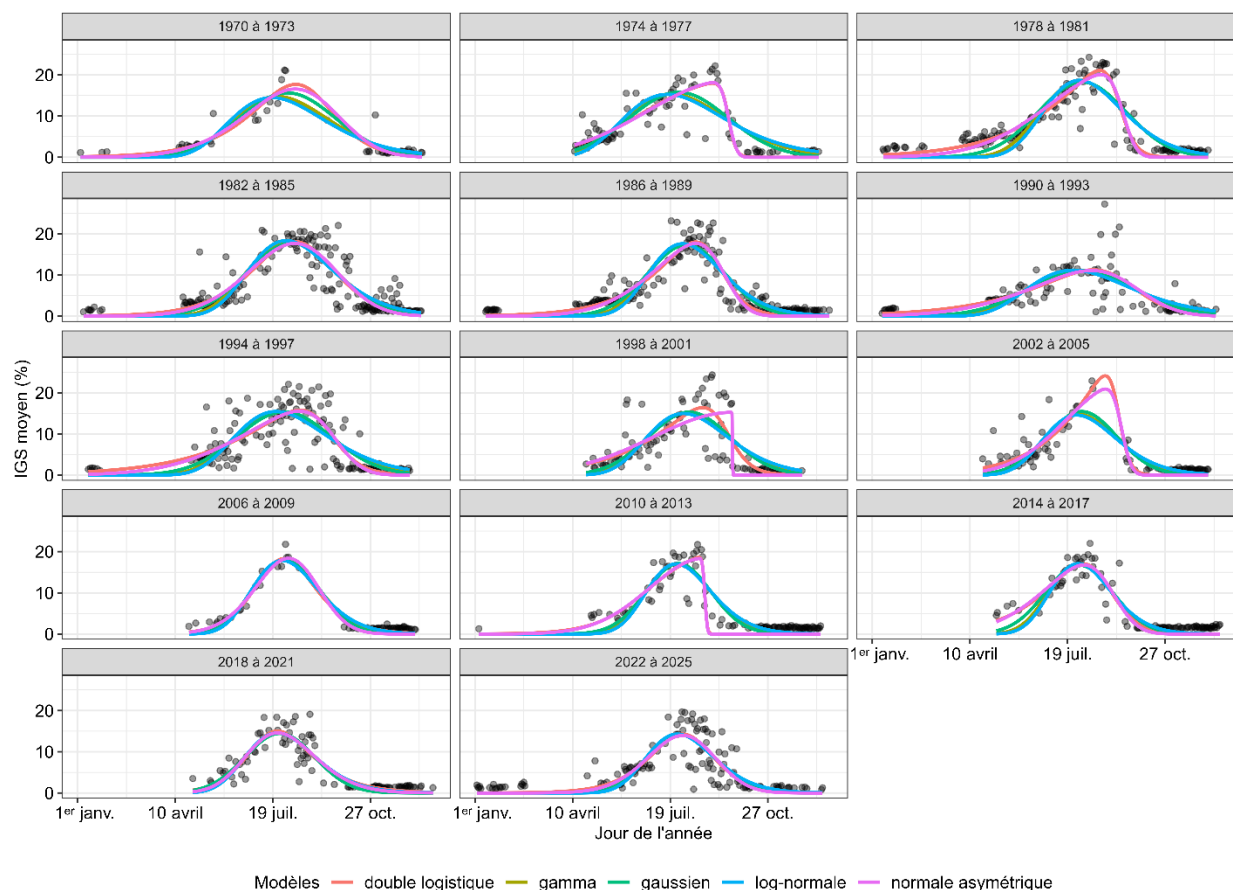


Figure 4. Variation annuelle de la moyenne quotidienne de l'indice gonadosomatique (IGS) par période de 4 ans pour les reproducteurs d'automne. Les lignes colorées représentent les formes fonctionnelles (c.-à-d. double logistique, gamma, gaussienne, log-normale et normale asymétrique) supposées lors de l'ajustement aux données.

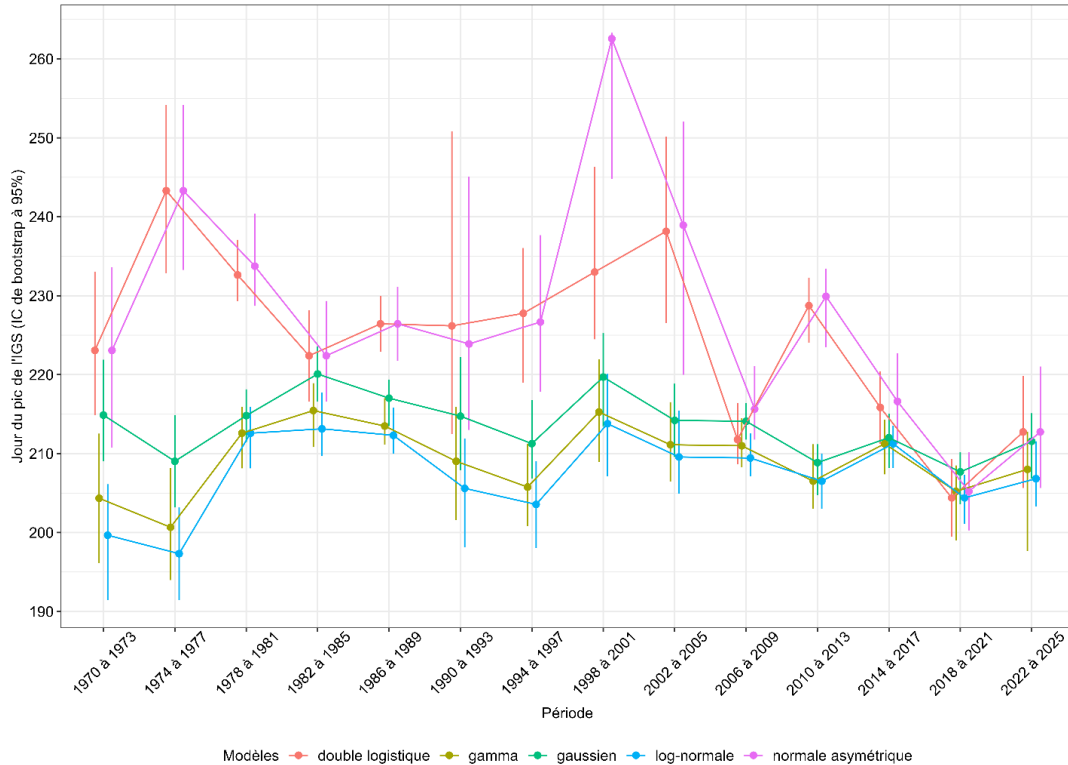


Figure 5. Jour de l'année correspondant au pic de l'IGS des reproducteurs d'automne (intervalles de confiance bootstrap à 95 %).

3.2.2. Hypothèse de rétention

Des analyses de la condition corporelle du hareng dans les aires d'alimentation estivales nordiques (4Ra-4Sw, juillet à septembre) et après la période d'alimentation (4Rbc, octobre à décembre) ont été effectuées afin d'évaluer si les changements de la condition corporelle favorisent un séjour prolongé dans les secteurs nordiques et s'ils correspondent aux changements environnementaux. Il est prévu que les poissons en meilleure condition migreront plus tôt que ceux en mauvaise condition (Heim *et al.* 2016).

L'indice de la condition relative de Le Cren pour les reproducteurs de printemps et d'automne pendant l'alimentation et après l'alimentation a diminué de 1980 à 2024, et était particulièrement faible après 2010 dans les sous-divisions 4Rbc (Figure 6). Le déclin soutenu observé dans toutes les saisons et composantes du stock donne à penser que l'accumulation des réserves énergétiques est insuffisante en raison de facteurs environnementaux, plutôt que de changements liés au cycle vital, comme les coûts énergétiques associés à la reproduction. De telles réductions des réserves énergétiques pourraient retarder le début de la migration automnale et se traduire par un décalage progressif vers des dates de débarquement plus tardives.

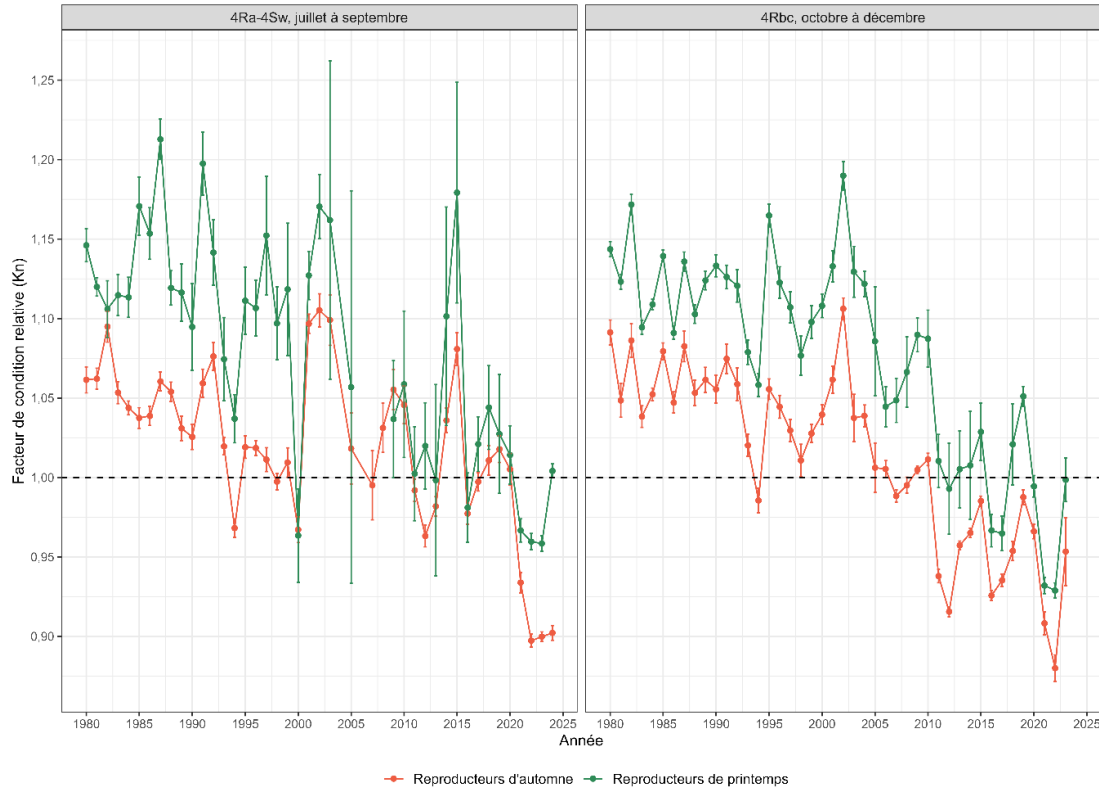


Figure 6. Facteur de condition relative de Le Cren (moyenne $\pm$ intervalles de confiance à 95 %) des harengs reproducteurs de printemps et d'automne dans les sous-divisions 4Ra-4Sw de juillet à septembre, et dans les sous-divisions 4Rbc d'octobre à décembre, de 1980 à 2024. La ligne noire pointillée représente le facteur de condition relative attendu. Les valeurs supérieures à 1 indiquent une condition meilleure que la moyenne, tandis que les valeurs inférieures à 1 indiquent une condition inférieure à la moyenne.

Au cours de la période de 1985 à 2024, une relation négative a été observée entre la période centrale de la pêche automnale et la condition corporelle des harengs reproducteurs de printemps et d'automne (Figure 7). Cela indique qu'une meilleure condition physique pourrait en effet être associée à une migration plus précoce. La relation était toutefois plus faible pour la condition corporelle mesurée pendant la période d'alimentation que pour la condition corporelle après l'alimentation (Figure 7). Cette différence peut être attendue, puisque la condition corporelle après l'alimentation reflète les effets cumulatifs de l'ensemble de la saison d'alimentation et est moins influencée par la variabilité biologique, notamment les coûts énergétiques associés à la reproduction.

Dans l'ensemble, les changements observés de la condition corporelle appuient l'hypothèse selon laquelle le hareng pourrait entrer dans la zone de relevé plus tard en raison des conditions environnementales. Ces résultats laissent également supposer que le moment des débarquements pourrait servir d'indicateur utile des changements dans le calendrier migratoire. De plus, la relation négative entre la condition corporelle et le moment de la migration fournit un appui empirique à l'hypothèse de rétention, renforçant le lien entre l'état physiologique et l'arrivée tardive dans la zone de relevé.

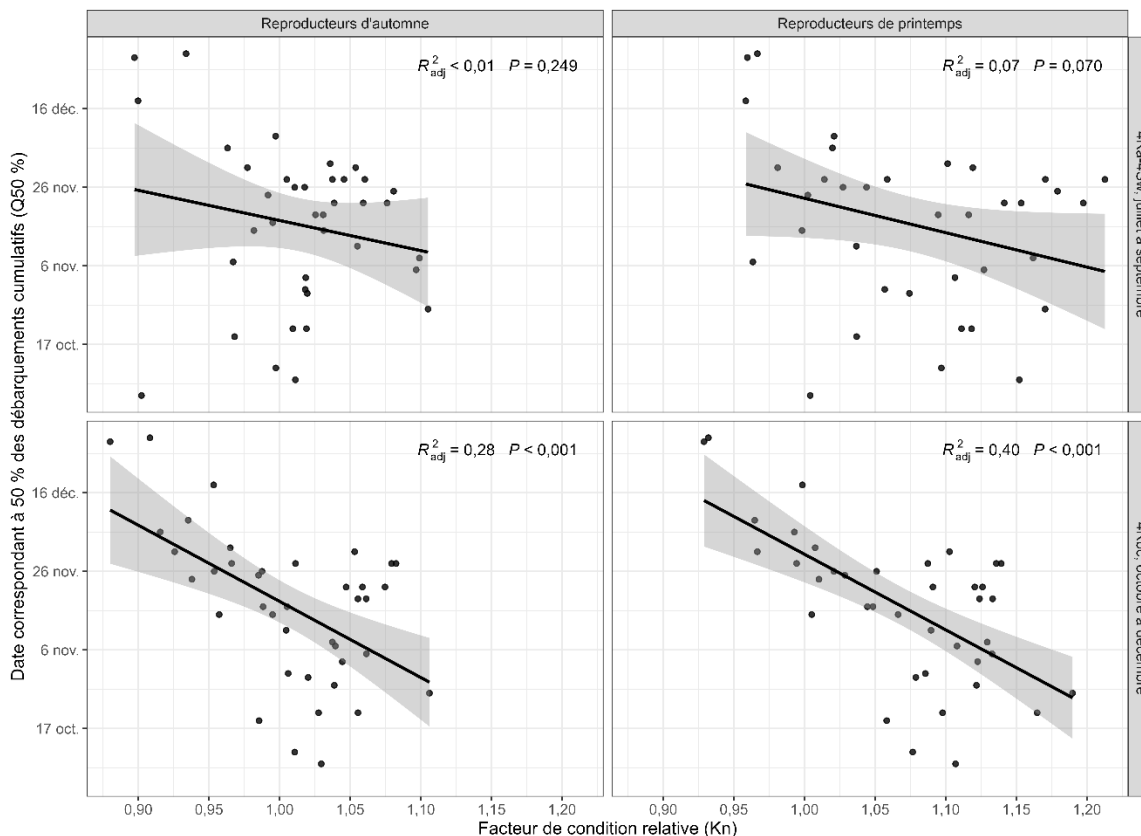


Figure 7. Relation entre le moment où 50 % des débarquements cumulatifs sont atteints dans la pêche commerciale d'automne et de début d'hiver et le facteur de condition relative moyen de Le Cren (Kn) chez les harengs reproducteurs de printemps et d'automne. Chaque graphique présente la relation pour une composante reproductrice donnée (printemps ou automne) et une zone ou saison particulière. Le facteur Kn moyen a été calculé pour les divisions 4Ra-4Sw (nord) de juillet à septembre (été) et pour les divisions 4Rbc (sud) d'octobre à décembre (automne), de 1985 à 2024.

3.2.3. Hypothèse de l'évitement

3.2.3.1. Modélisation spatiale et validation des GAM

Le modèle additif généralisé (GAM) le plus parcimonieux, sélectionné d'après le critère d'information d'Akaike (AIC), comprenait les variables T0_50, la biomasse de *Calanus* spp. transformée logarithmiquement, Tmin ainsi que les lisseurs spatio-temporels (Tableau C1.). Toutes les variables explicatives étaient très significatives ($p < 0,001$; Tableau C2.). Les hypothèses du modèle ont été respectées, et les vérifications diagnostiques n'ont révélé aucune tendance résiduelle ni autocorrélation spatiale importante (Figure C3.). Le GAM gaussien expliquait 25,3 % de la déviance observée dans les données. La comparaison entre les densités de hareng prédites par le GAM et les observations issues des relevés acoustiques a indiqué un ajustement raisonnablement bon ($R^2_{aju} = 0,25$, $p < 0,001$; Figure C3.). Le GAM gaussien a produit un R^2_{adj} de 0,24 et une erreur absolue moyenne de 1,80 selon la validation croisée. Enfin, la validation selon l'approche fondée sur les capacités de prévision a confirmé la capacité prédictive du modèle, les erreurs relatives ne révélant la présence d'aucun biais systématique apparent (Figure C4.).

3.2.3.2. Influence des variables environnementales sur la répartition spatiale du hareng

La densité du hareng était fortement et positivement associée à la biomasse des espèces de *Calanus*, les concentrations moyennes de 1 200 mg/m² étant associées à des densités de hareng plus élevées (Figure 8). La disponibilité de la nourriture est reconnue comme l'un des principaux facteurs déterminants de la migration du hareng, et plusieurs études en ont souligné l'importance centrale (Melle *et al.* 2020, Broms *et al.* 2012). La température a également joué un rôle clé, car le hareng avait tendance à préférer des eaux plus chaudes et évitait activement les zones où les températures minimales étaient inférieures à 2 °C (Figure 8). Cette observation concorde avec les préférences thermiques connues du hareng, puisque des études antérieures ont montré que celui-ci évite généralement les eaux dont la température est inférieure à 1 ou 2 °C (Misund *et al.* 1997; Fernö *et al.* 1998; Broms *et al.* 2012).

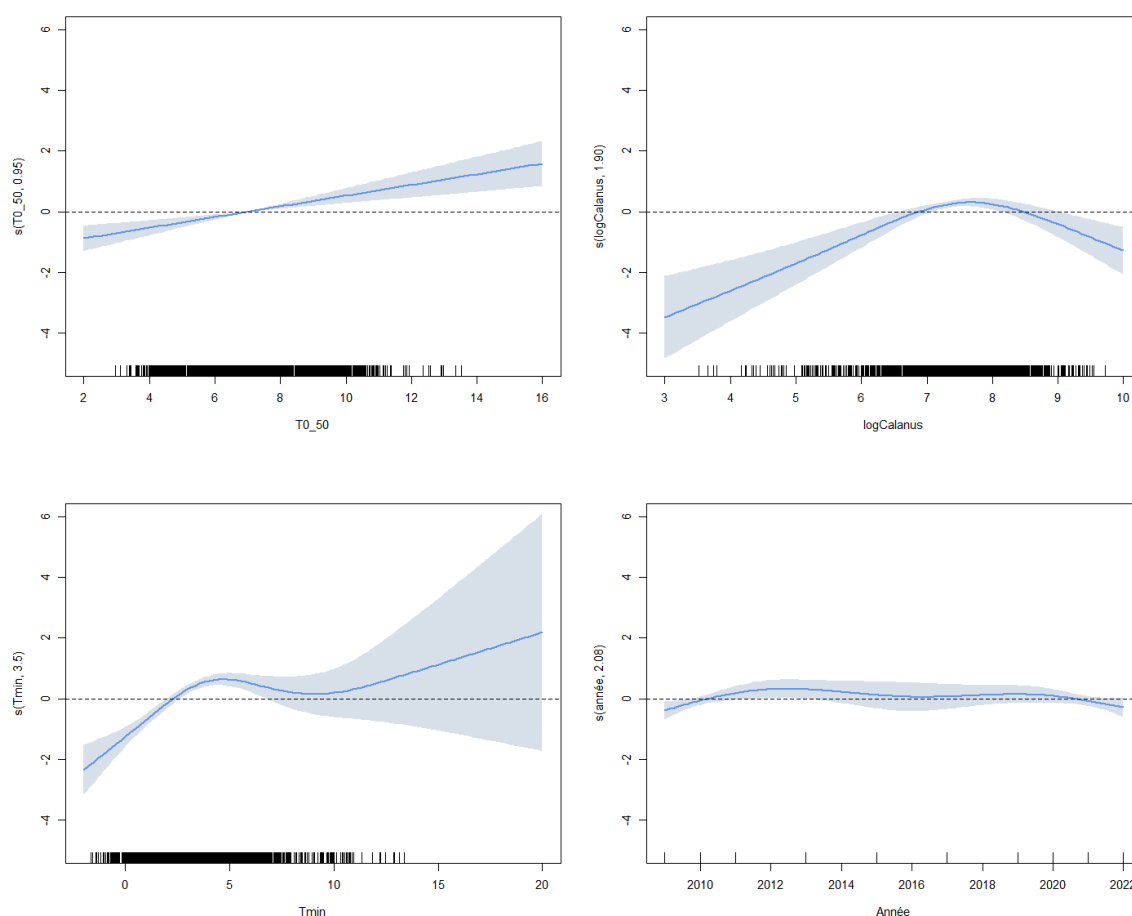


Figure 8. Réponse partielle du GAM illustrant l'influence des variables sur la distribution spatiale de la densité du hareng. L'intervalle de confiance à 95 % des courbes de réponse est représenté par une zone ombrée en couleur. L'inclusion de la valeur zéro sur l'axe des ordonnées (ligne noire pointillée) dans les intervalles de confiance du lisseur indique que la variable n'a aucun effet.

3.2.3.3. Changements temporels dans l'habitat propice prédit durant la deuxième période de relevé (2009 à 2022)

Nos modèles ont indiqué qu'au cours de la période de 2009 à 2022, l'habitat du hareng pendant la période de relevé (octobre à novembre) était généralement plus propice autour de l'île St. John, près de Port au Choix (4Ra), de la baie Bonne (4Rb) et de la baie des Îles (4Rc). Dans la partie nord de la zone de relevé, en particulier le détroit de Belle Isle et près de Blanc-Sablon (4Sw), l'habitat propice a augmenté au fil du temps, les estimations récentes étant généralement plus élevées que celles des années précédentes (Figure 9). Fait important, bien que le détroit de Belle Isle n'ait fait l'objet d'un relevé qu'en 2021 et 2022, les conditions environnementales étaient déjà propices au hareng durant certaines des années précédentes. Le plateau du Labrador, qui n'a pas fait l'objet d'un relevé, a probablement connu des conditions généralement peu propices au hareng au cours des premières années de la période étudiée, bien que, durant les années les plus récentes, une certaine abondance de hareng ne puisse pas être exclue (Figure 9). Ainsi, d'après les données environnementales disponibles et les connaissances actuelles, il est plausible que l'habitat ait été plus favorable dans les régions nordiques (c.-à-d. dans le détroit de Belle Isle), particulièrement après 2017, ce qui laisse supposer qu'une partie du stock pouvait être présente à l'extérieur de la zone couverte par le relevé.

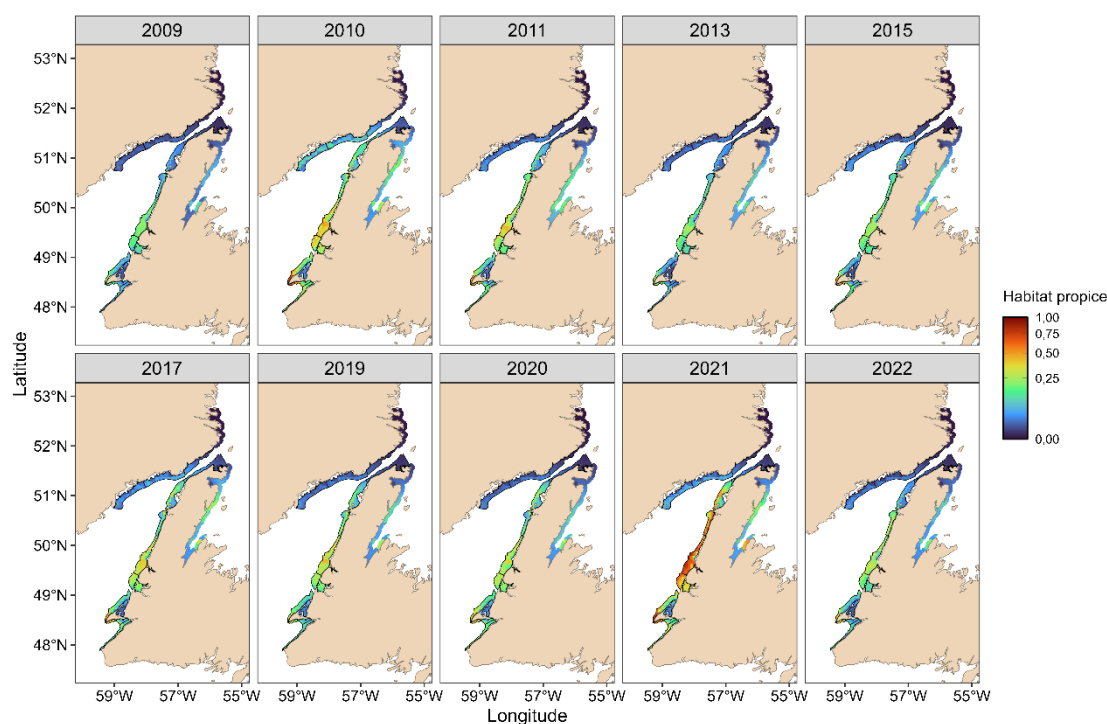


Figure 9. Habitat propice au hareng à l'automne selon les prévisions du GAM pour la période de 2009 à 2022, les strates du relevé étant indiquées en noir. Les valeurs de 1 indiquent un habitat propice au hareng élevé, tandis que les valeurs de 0 indiquent un habitat propice au hareng faible. Remarque : Le détroit de Belle Isle n'a fait l'objet d'un relevé qu'en 2021 et 2022.

3.2.3.4. Changements de l'habitat propice au hareng entre les périodes de relevé

En comparant la première période de relevés (1991 à 2002) à la deuxième période (2009 à 2022), de septembre à décembre, l'habitat propice prédit le long de la côte ouest de Terre-Neuve était généralement plus élevé durant la période la plus récente. Cette augmentation était constante d'un mois à l'autre et était particulièrement marquée dans les régions nordiques (Figure 10). La hausse des températures de l'eau semble également avoir créé des conditions plus favorables au hareng dans les régions nordiques (Figure E1., Figure E2.). Cette observation n'est pas surprenante, car les stocks de hareng autour de Terre-Neuve constituent les populations les plus nordiques dans l'Atlantique Ouest, et leur répartition est fortement influencée par les conditions thermiques. Ces tendances coïncidaient également avec une augmentation de la biomasse des espèces de *Calanus* dans les régions les plus au nord plus tard en automne, ce qui a accru les possibilités d'alimentation du hareng (Figure E3.). En effet, des détections acoustiques de harengs ont également été observées plus au nord, notamment à St. Anthony (3K) et à Port Hope Simpson (2J; Émond et Nilo 2025).

La comparaison entre les périodes de relevé indique qu'il est peu probable que les changements observés dans la migration du hareng aient été causés par une détérioration des conditions locales dans le secteur sud ou par un évitement de cette région. Au contraire, puisqu'il n'existe actuellement aucune preuve d'un effet en cascade à un stade précoce (voir la section 2.2.1 sur la phénologie de la fraie), l'hypothèse la plus probable est que les harengs passent l'été à l'extérieur de la zone de relevé et retardent leur migration automnale vers les eaux couvertes par le relevé. En effet, les conditions environnementales à l'extérieur de la zone du relevé se sont améliorées (Figure 10, Figure E1., Figure E2.) et cette hypothèse correspond aux changements observés dans la condition des poissons.

Afin d'examiner davantage l'hypothèse de rétention, les habitats d'alimentation traditionnels du nord (c.-à-d. les divisions 4Ra-4Sw) semblaient être demeurés relativement stables en septembre au cours de la période de 2009 à 2022 par rapport à la période de 1999 à 2002 (Figure 10). D'autres secteurs du nord (détroit de Belle Isle et Labrador) ont présenté une amélioration de la qualité de l'habitat (Figure 11). Malgré ces différences, les conditions observées en septembre demeuraient généralement convenables pour le hareng dans l'ensemble des secteurs, ce qui offrait plusieurs habitats potentiels au cours de cette période.

De 2009 à 2022, dans la partie nord de la zone de relevé, en particulier près de Blanc-Sablon (4Sw), de la baie des Pistolets, du détroit de Belle Isle et à l'est de Terre-Neuve, la qualité de l'habitat demeurait généralement élevée en octobre, ce qui témoigne de l'importance écologique de cette région durant la deuxième période de relevé (Figure 10). Les différences étaient plus marquées entre les régions nordiques. Pour ce qui est des sous-divisions 4Ra et 4Sw, les conditions étaient généralement plus favorables dans la sous-division 4Ra que dans la sous-division 4Sw au cours de la première période de relevé. Bien que la qualité de l'habitat reflète les tolérances environnementales de l'espèce, les changements dans la qualité ne se traduisent pas nécessairement directement par un changement dans la répartition spatiale, en particulier pour une espèce ayant de larges tolérances environnementales. Néanmoins, les données disponibles appuient l'hypothèse selon laquelle la population pourrait s'être étendue aux zones non couvertes par le relevé ou s'être déplacée vers celles-ci à la fin de l'été et au début de l'automne.

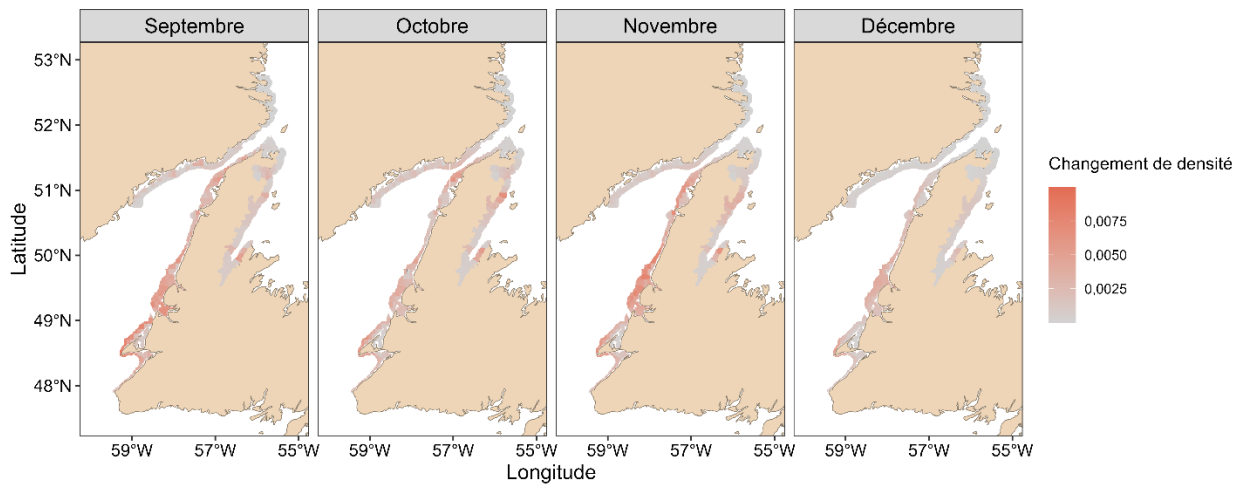


Figure 10. Changement temporel de la densité totale prédite du hareng de 2009 à 2022 et de 1999 à 2002, de septembre à décembre.

3.2.3.5. Changements de l'habitat propice en automne

L'habitat environnemental propice au hareng dans l'ensemble de la zone d'intérêt a subi des changements marqués entre septembre et décembre (Figure 11). En novembre, l'habitat propice a diminué dans l'ensemble des régions nordiques. Toutefois, cette diminution était particulièrement marquée dans les zones non couvertes par le relevé. Le détroit de Belle Isle présentait notamment un habitat moins propice. Il convient également de souligner que l'importance relative des sous-divisions 4Ra et 4Sw variait selon les années, certaines années récentes laissant supposer une présence du hareng dans ce secteur plus tard au cours de l'année. Au cours de la série chronologique complète (1999 à 2023), l'habitat propice au hareng s'est considérablement amélioré dans la région d'alimentation estivale traditionnelle (4Ra-4Sw) et dans les zones de pêche d'automne (4Rbc), toutes deux couvertes par la deuxième série de relevés. De façon générale, les zones de pêche automnale offraient l'habitat le plus favorable. Il convient de noter que ces valeurs représentent une condition moyenne mensuelle et qu'elles fournissent donc une approximation de la situation vers la fin de la période de relevé ou peu après celle-ci. Avant 2010 environ, les changements saisonniers estimés des conditions environnementales auraient fortement incité le hareng à se déplacer vers les principaux lieux de pêche avant novembre ou au cours de ce mois. En décembre, l'habitat propice au hareng a diminué davantage dans l'ensemble des régions, et la sous-division 4Rbc demeurerait une zone optimale, quoique caractérisée par une importante variabilité interannuelle.

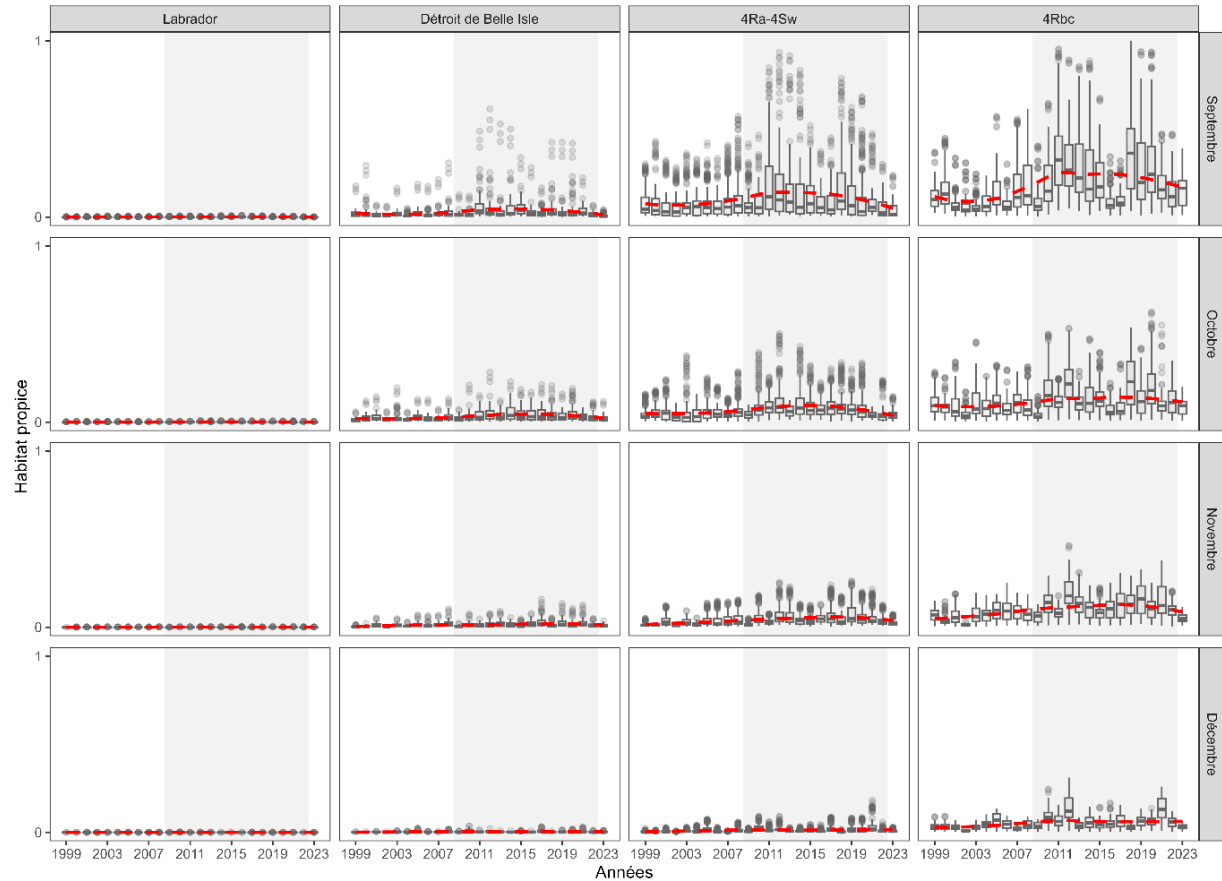


Figure 11. Diagrammes de quartiles illustrant l'habitat propice au hareng estimé à l'aide du GAM pour la période de 1999 à 2023, de septembre à décembre, dans quatre régions d'intérêt (c.-à-d. le Labrador, le détroit de Belle Isle, les sous-divisions 4Ra-4Sw et la sous-division 4Rbc). Une valeur de 1 indique le maximum historique de l'habitat propice au hareng. La ligne rouge pointillée représente la tendance lissée, tandis que la zone grisée correspond à la deuxième période de relevé (2009 à 2022), sur laquelle le modèle a été calibré.

Il n'a pas été possible d'établir avec certitude un lien entre les changements de l'habitat propice et les modifications du calendrier migratoire (évalué au moyen d'un indicateur indirect fondé sur les débarquements de poissons). Les tendances migratoires peuvent varier selon les régions et les échelles temporelles. Par exemple, les déplacements migratoires pourraient être influencés par les conditions environnementales avant (p. ex. septembre à octobre) ou pendant (p. ex. octobre à novembre) la période du relevé, en raison de la variabilité environnementale dans plusieurs régions nordiques comme les sous-divisions 4Ra-4Sw, le détroit de Belle Isle ou le Labrador. Bien que nous ayons vérifié les corrélations entre l'habitat propice et le moment des débarquements à différentes échelles spatiales et temporelles, aucune relation évidente n'a émergé. Le lien entre l'habitat propice et la condition du poisson devrait être plus direct et, par conséquent, potentiellement plus marqué. Cependant, là encore, aucune relation cohérente n'a été observée.

4. CONCLUSION

Les changements dans la capturabilité du relevé acoustique représentent une source majeure d'incertitude pour l'évaluation des harengs reproducteurs de printemps et d'automne du stock du nord-est du golfe du Saint-Laurent (divisions 4RSw de l'OPANO). Le fait de ne pas tenir compte de ces changements risque fortement d'introduire un biais dans les estimations des tendances de la population, alors qu'une estimation libre de la capturabilité, sans contraintes externes, risque de générer des résultats erronés ou instables. Le présent document a examiné les changements observés dans le calendrier de migration, présenté les hypothèses susceptibles d'expliquer cette évolution temporelle et évalué ces hypothèses à l'aide des données disponibles.

Les documents de Chamberland *et al.* (2022) et d'Émond *et al.* (2024) ont précédemment documenté un changement dans le calendrier de la pêche, et les données de marquage des poissons incluses ici confirment que ce décalage reflète probablement un changement du calendrier migratoire attribuable à des facteurs biologiques. Les variations temporelles des débarquements d'espèces pélagiques sont généralement considérées comme révélatrices des changements dans la dynamique des stocks (e.g., Kindong *et al.* 2020). Ainsi, le calendrier de la pêche par rapport à celui du relevé peut constituer un indicateur indirect raisonnable des variations de la capturabilité du relevé. Selon cette interprétation, un retard dans le calendrier des débarquements serait lié de façon linéaire à la disponibilité de la biomasse durant le relevé. Les données présentées ici appuient l'hypothèse selon laquelle ce retard reflète un déplacement ou une expansion du stock vers le nord, ainsi qu'un report de son arrivée dans les eaux couvertes par les relevés (hypothèse de rétention). Une expansion de la répartition spatiale du stock ne se traduit pas nécessairement par une augmentation de la biomasse totale détectée par le relevé, en particulier lorsqu'une fraction importante du stock se déplace vers des zones non couvertes par celui-ci, comme cela a été observé pour d'autres stocks de hareng (p. ex. banc de Georges, Overholtz 2002). À l'heure actuelle, rien n'indique clairement qu'un retard observé plus tôt dans l'année se soit répercuté en cascade (par exemple, par une modification de la phénologie de la reproduction), bien que les données disponibles pour le printemps demeurent limitées. Les conditions environnementales à l'automne ne semblaient pas non plus suffisamment défavorables pour empêcher le hareng d'emprunter sa voie migratoire historique (hypothèse de l'évitement). Dans l'ensemble, l'hypothèse de rétention semble être celle qui correspond le mieux aux changements physiologiques et environnementaux observés, et nous suggérons de concentrer les recherches sur ce processus et cette période afin de mieux comprendre la modification du comportement migratoire.

La corrélation négative modérée entre la période des débarquements et la condition corporelle après l'alimentation chez les reproducteurs de printemps et d'automne laisse supposer que le décalage temporel des débarquements reflète un signal biologiquement significatif. Les analyses environnementales indiquent également que les régions nordiques situées à l'extérieur de la zone de relevé sont peut-être devenues de plus en plus favorables au hareng en été et en automne, ce qui indique la présence plausible d'une biomasse substantielle dans des secteurs non couverts par le relevé. En effet, en 2021 et 2022, lorsque le détroit de Belle Isle a été inclus dans le relevé, une biomasse de hareng considérable a été détectée (entre 43 % et 70 % de la biomasse totale estimée; Émond *et al.* 2024). Toutefois, l'établissement d'un lien direct entre la période de la pêche automnale et hivernale et les facteurs environnementaux demeure difficile en raison de la complexité des processus sous-jacents et de la variabilité inhérente aux deux ensembles de données. Par conséquent, nous recommandons d'étudier l'écart entre les dates des relevés et la période des débarquements en tant qu'indicateur indirect potentiel des changements de capturabilité, puisqu'il concorde avec des indicateurs

biologiques indépendants (p. ex. la condition corporelle) et qu'il est plus directement lié au calendrier migratoire que les autres mesures disponibles.

Le présent document résume les renseignements disponibles pour évaluer les changements de capturabilité lors des relevés, tout en reconnaissant que des incertitudes importantes subsistent. Premièrement, la relation entre la capturabilité lors des relevés et la période de la pêche devrait présenter une forte variabilité (p. ex. la période des débarquements constitue un indicateur indirect imprécis) et pourrait ne pas être linéaire. Deuxièmement, bien que plusieurs éléments de preuve importants aient été présentés, il demeure prioritaire de les approfondir et d'élaborer de nouvelles sources de données probantes. Par exemple, il n'a pas été possible de caractériser la phénologie des reproducteurs de printemps en raison du décalage entre la période de fraie et la disponibilité des échantillons. Troisièmement, l'interprétation des changements environnementaux devrait également être limitée aux tendances générales, à grande échelle et de faible fréquence, car ce sont les signaux les plus compatibles avec une modification importante du calendrier de migration du hareng. Cette situation s'explique en partie par le fait que les estimations du zooplancton et de la température, malgré leur résolution spatiotemporelle adéquate, sont issues de modèles. Le modèle de répartition des espèces de zooplancton repose sur des échantillons recueillis à faible fréquence dans un nombre limité de stations durant les mois d'octobre et de novembre, le long des côtes est et ouest de Terre-Neuve, ce qui réduit la précision des estimations pour les mois moins bien documentés, comme septembre et décembre. Les estimations de température proviennent d'un modèle océanographique à assimilation de données (GLORYS12v1), calibré à l'aide de données de CTD et de données satellitaires. Les mesures de CTD sont également peu nombreuses en septembre et en décembre. Par conséquent, le degré de confiance associé aux indices de température de surface ($T0_{50}$) est plus élevé que celui associé aux indices de température minimale de la colonne d'eau ($Tmin$) (Lellouche *et al.* 2021). L'incertitude associée aux variables environnementales, combinée au comportement hautement dynamique du hareng, pourrait expliquer en partie le pouvoir explicatif relativement faible des modèles spatiotemporels. Bien que nous ayons vérifié que l'extrapolation au-delà de la période couverte par le relevé n'introduit pas de biais systématique, elle augmente inévitablement le rapport signal-bruit des résultats. Malgré ces limites, les analyses réalisées fournissent l'interprétation la plus complète actuellement disponible du décalage du calendrier migratoire du hareng dans les divisions 4RSw et soutiennent l'élaboration de modèles plus éclairés qu'il ne serait autrement possible.

5. REMERCIEMENTS

Nous remercions les nombreux scientifiques, membres d'équipage des différentes missions acoustiques (NGCC *F. G. Creed*, NR *Novus*, NGCC *Leim* et NGCC *Vladykov*) ainsi que les représentants de l'industrie de la pêche qui ont participé à la collecte des données sur le hareng. Nous remercions Frédéric Paquet pour son aide à la consolidation et à la validation de la base de données acoustiques, ainsi que Shani Rousseau pour son travail sur la méthodologie acoustique. Nous soulignons l'aide apportée par Pedro Nilo pour l'obtention des données de marquage, par Hélène Dionne pour l'analyse des échantillons de hareng, par Jean-Martin Chamberland, Manuelle Beaudry-Sylvestre et Jinwoo Gim pour leurs commentaires constructifs sur une version antérieure du présent manuscrit, ainsi que l'importante contribution de Stéphane Plourde à la modélisation de la répartition de *Calanus*.

6. RÉFÉRENCES CITÉES

- Aguinis, H., Gottfredson, R.K., et Joo, H. 2013. Best-practice recommendations for defining, identifying, and handling outliers. *Organ. Res. Methods*. 16(2): 270–301. doi:10.1177/1094428112470848.
- Beaudry-Sylvestre, M., Rousseau, S., et Émond, K. 2024. Révision et standardisation de l'indice du relevé acoustique pour la série d'automne 2009-2021 du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) dans les divisions 4RSw de l'OPANO. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/026. iv + 34 p.
- Bradford, R.G. 1993. Differential utilization of storage lipids and storage proteins by Northwest Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *J. Fish Biol.* 43: 811–824.
- Brodersen, J., Nilsson, P.A., Hansson, L.-A., Skov, C., et Brönmark, C. 2008. Condition-dependent individual decision-making determines cyprinid partial migration. *Ecology*. 89(5): 1195–1200.
- Broms, C., Melle, W., et Horne, J.K. 2012. Navigation mechanisms of herring during feeding migration: The role of ecological gradients on an oceanic scale. *Mar. Biol. Res.* 8(5–6): 461–474. doi:10.1080/17451000.2011.640689.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. In 2nd. Springer, New York.
- Castonguay, M., Rollet, C., Fréchet, A., Gagnon, P., Gilbert, D., et Brêthes, J.C. 1999. Distribution changes of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the northern Gulf of St Lawrence in relation to an oceanic cooling. *ICES J. Mar. Sci.* 56(3): 333–344. doi:10.1006/jmsc.1999.0471.
- Chamberland, J.-M., Bourdages, H., Desgagnés, M., Galbraith, P., Isabel, L., Ouellette-Plante, J., Roux, M.-J., Scallon-Chouinard, P.-M., et Senay, C. 2025. Résultats préliminaires du relevé écosystémique d'août 2024 dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2025/032. iv + 102 p.
- Chamberland, J.-M., Lehoux, C., Émond, K., Vanier, C., Paquet, F., Lacroix-Lepage, C., Benoit, H.P., Van Beveren, E., et Plourde, S. 2022. Les stocks de hareng Atlantique (*Clupea harengus*) sur la côte ouest de Terre-Neuve (Division 4R de l'OPANO) en 2019. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/076. v + 116 p.
- Cleveland, W.S. 1993. Visualizing Data. Hobart Press, Summit, N.J.
- Corten, A. 2000. A possible adaptation of herring feeding migrations to a change in timing of the *Calanus finmarchicus* season in the eastern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 57(4): 1261–1270. doi:10.1006/jmsc.2000.0812.
- Crozier, L.G., et Hutchings, J.A. 2014. Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evol. Appl.* 7(1): 68–87. doi:10.1111/eva.12135.
- Darbyson, E., Swain, D.P., Chabot, D., et Castonguay, M. 2003. Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St Lawrence. *J. Fish Biol.* 63: 1235–1257. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00247.x.
- Émond, K., Dionne, H., Beaudry-Sylvestre, M., Paquet, F., Rousseau, S., Lehoux, C., et Nilo, P. 2024. Évaluation des stocks de hareng (*Clupea harengus*) de la côte ouest de Terre-Neuve (Division OPANO 4R) en 2021. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/004. xi + 97 p.

-
- Émond, K., et Nilo, P. 2025. Résultats préliminaires d'une étude de télémétrie acoustique sur le hareng de l'Atlantique dans le nord du golfe du Saint-Laurent. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2025/029. iv + 26 p.
- Émond, K., et Van Beveren, E. Sous presse. Examen du cadre pour le hareng atlantique (*Clupea harengus*) dans les divisions 4RSw de l'OPANO : modèle de population et point de référence limite. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech.
- Fernö, A., Pitcher, T.J., Melle, W., Nøttestad, L., Mackinson, S., Hollingworth, C., et Misund, O.A. 1998. The challenge of the herring in the Norwegian Sea: Making optimal collective spatial decisions. *Sarsia*. 83(2): 149–167. doi:10.1080/00364827.1998.10413679.
- GLORYS12v1. (n.d.). Global Ocean Physics Reanalysis (EU Copernicus Marine Service Information (CMEMS) and Marine Data Store (MDS), accessed October 3rd, 2024); <https://doi.org/10.48670/moi-00021>.
- Heim, K.C., Wipfli, M.S., Whitman, M.S., et Seitz, A.C. 2016. Body size and condition influence migration timing of juvenile Arctic grayling. *Ecol. Freshw. Fish*. 25(1): 156–166. doi:10.1111/eff.12199.
- Kell, L.T., Kimoto, A., et Kitakado, T. 2016. Evaluation of the prediction skill of stock assessment using hindcasting. *Fish. Res.* 183: 119–127. doi:10.1016/j.fishres.2016.05.017.
- Kindong, R., Gao, C., Pandong, N.A., Ma, Q., Tian, S., Wu, F., et Sarr, O. 2020. Stock status assessments of five small pelagic species in the Atlantic and Pacific oceans using the length-based bayesian estimation (LBB) method. *Front. Mar. Sci.* 7: 1–9. doi:10.3389/fmars.2020.592082.
- Kvamme, C., Nøttestad, L., Fernö, A., Misund, O.A., Dommasnes, A., Axelsen, B.E., Dalpadado, P., et Melle, W. 2003. Migration patterns in Norwegian spring-spawning herring: Why young fish swim away from the wintering area in late summer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247: 197–210. doi:10.3354/meps247197.
- Kwak, S.K., et Kim, J.H. 2017. Statistical data preparation: Management of missing values and outliers. *Korean J. Anesthesiol.* 70(4): 407–411. doi:10.4097/kjae.2017.70.4.407.
- Le Cren, E.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* 20(2): 201–219.
- Lellouche, J.-M., Greiner, E., Bourdallé-Badie, R., Garric, G., Melet, A., Drévillon, M., Bricaud, C., Hamon, M., Le Galloudec, O., Regnier, C., Candela, T., Testut, C.-E., Gasparin, F., Ruggiero, G., Benkiran, M., Drillet, Y., et Le Traon, P.-Y. 2021. The Copernicus Global 1/12° Oceanic and Sea Ice GLORYS12 Reanalysis. *Front. Earth Sci.* 9: 1–27. doi:10.3389/feart.2021.698876.
- McQuinn, I.H. 1987. New maturity cycle charts for herring stocks along the West Coast of Newfoundland (NAFO Division 4R) and the North Shore of Quebec (NAFO Division 4S). *Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Com. Res. Doc.* 87/66. i + 11 p.
- McQuinn, I.H. 1989. Identification of spring- and autumn-spawning herring (*Clupea harengus*) using maturity stages assigned from a gonadosomatic index model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 969–980.
- McQuinn, I.H., et Lefebvre, L. 1995. Acoustic backscatter of herring along the west coast of Newfoundland (NAFO Division 4R) in November from 1989 to 1993. *DFO Atl. Fish. Res. Doc.* 95/58.
-

-
- McQuinn, I.H., et Lefebvre, L. 1999. An evaluation of the western Newfoundland herring acoustic abundance index from 1989-1997. DFO Can. Stock Asses. Sec. Res. Doc. 1999/120.
- McQuinn, I.H., Reid, D., Berger, L., Diner, N., Heatley, D., Higginbottom, I., Andersen, L.N., Langeland, O., et Lapierre, J.-P. 2005. Description of the ICES HAC standard data exchange format, Version 1.60. In ICES Coop. Res. Rep. No. 278. 86 p.
- Melle, W., Klevjer, T., Strand, E., Wiebe, P.H., Slotte, A., et Huse, G. 2020. Fine-scale observations of physical and biological environment along a herring feeding migration route. Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 180: 104845. doi:10.1016/j.dsr2.2020.104845.
- Misund, O.A., Melle, W., et Fernö, A. 1997. Migration behaviour of norwegian spring spawning herring when entering the cold front in the norwegian sea. Sarsia. 82(2): 107–112. doi:10.1080/00364827.1997.10413644.
- Mitchell, M.R., Harrison, G., Pauley, K., Gagné, A., Maillet, G., et Strain, P. 2002. Atlantic Zonal Monitoring Program sampling protocol. Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci. 223: iv + 23 p.
- MPO. 2021. Évaluation des stocks de hareng de la côte ouest de Terre-Neuve (division OPANO 4R) en 2019. Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2021/005.
- Ona, E. 2003. An expanded target-strength relationship for herring. ICES J. Mar. Sci. 60(3): 493–499.
- Ono, K., Slotte, A., Hølleland, S., Mackinson, S., Jónsson, S.P., Jacobsen, J.A., et Ólafsdóttir, A.H. 2022. Space-time recapture dynamics of PIT-tagged Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) reveal size-dependent migratory behaviour. Front. Mar. Sci. 9: 1–18. doi:10.3389/fmars.2022.983962.
- Ory, N.C., Gröger, J.P., Lehmann, A., Mittermayer, F., Neuheimer, A.B., et Clemmesen, C. 2024. Early arrival of spring-spawning Atlantic herring *Clupea harengus* at their spawning ground in the Kiel Fjord, western Baltic, relates to increasing winter seawater temperature. J. Fish Biol. 105: 766–778. doi:10.1111/jfb.15811.
- Overholtz, W.J. 2002. The Gulf of Maine-Georges Bank Atlantic herring (*Clupea harengus*): Spatial pattern analysis of the collapse and recovery of a large marine fish complex. Fish. Res. 57(3): 237–254. doi:10.1016/S0165-7836(01)00359-9.
- Pinheiro, J., Bates, D., et R Development Core Team. 2023. `nlme: Linear and nonlinear mixed effects models`. R package version 3.1-164, <<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Plourde, S., Lehoux, C., Roberts, J.J., Johnson, C.L., Record, N., Pepin, P., Orphanides, C., Schick, R.S., Walsh, H.J., et Ross, C.H. 2024. Description de la répartition saisonnière et spatiale des proies du genre *Calanus* et des habitats potentiels d'alimentation de la baleine noire du nord de l'Atlantique dans les eaux canadiennes à l'aide de modèles de répartition des espèces. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/039. v + 75 p.
- Poloczanska, E.S., Burrows, M.T., Brown, C.J., Molinos, J.G., Halpern, B.S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C. V., Moore, P.J., Richardson, A.J., Schoeman, D.S., et Sydeman, W.J. 2016. Responses of marine organisms to climate change across oceans. Front. Mar. Sci. 3: 1–21. doi:10.3389/fmars.2016.00062.
- Quinn, G.P., et Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, New York. doi:10.1016/S0022-0981(02)00278-2.
- R Development Core Team. 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
-

-
- Randall, J.R., Murphy, H.M., Robert, D., et Geoffroy, M. 2022. Forage fish as a predator: summer and autumn diet of Atlantic herring in Trinity Bay, Newfoundland. *Fish. Res.* 252: 106331. doi:10.1016/j.fishres.2022.106331.
- Santo, M., Van Beveren, E., et Émond, K. 2025. Developing a gillnet based abundance-at-age index for 4RSw Atlantic herring. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 3733: v + 38 p. doi:<https://doi.org/10.60825/zcwf-6n63>.
- Schabenberger, O., et Pierce, F.J. 2001. Contemporary statistical models for the plant and soil sciences. CRC press. Boca Raton, FL.
- Shaw, A.K. 2016. Drivers of animal migration and implications in changing environments. *Evol. Ecol.* 30(6): 991–1007. doi:10.1007/s10682-016-9860-5.
- Shaw, A.K. 2020. Causes and consequences of individual variation in animal movement. *Mov. Ecol.* 8(1): 1–12. doi:10.1186/s40462-020-0197-x.
- Simard, Y., McQuinn, I.H., Montminy, M., Lang, C., Stevens, C., Goulet, F., Lapierre, J.-F., Beaulieu, J.-L., Landry, J., Samson, Y., et Gagné, M. 2000. CH2, Canadian hydroacoustic data analysis tool 2 user's manual (version 2.0). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2332.
- Standaert, W., Musimwa, R., Stevens, M., Guerra, J.A., Muñoz, C., Debusschere, E., Pint, S., et Everaert, G. 2024. Modeling Atlantic herring distribution in the Northeast Atlantic for informed decision-making towards sustainable fisheries. *Front. Mar. Sci.* 11: 1485161. doi:10.3389/fmars.2024.1485161.
- Thorpe, J.E. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquat. Res.* 25(1): 77–87. doi:10.1111/j.1365-2109.1994.tb00668.x.
- Tojo, N., Kruse, G.H., et Funk, F.C. 2007. Migration dynamics of Pacific herring (*Clupea pallasii*) and response to spring environmental variability in the southeastern Bering Sea. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 54(23–26): 2832–2848. doi:10.1016/j.dsr2.2007.07.032.
- Vandekerckhove, J., Matzke, D., et Wagenmakers, E.-J. 2015. Model comparison and the principle of parsimony. In *The Oxford handbook of computational and mathematical psychology*. Edited by J.R. Busemeyer, Z. Wang, J.T. Townsend, and A. Eidels. Oxford University Press, New York. pp. 300–319.
- Weber, T.C., Peña, H., et Jech, J.M. 2009. Consecutive acoustic observations of an Atlantic herring school in the Northwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 66(6): 1270–1277. doi:10.1093/icesjms/fsp090.
- Wood, S.N. 2025. Generalized Additive Models. *Annu. Rev. Stat. its Appl.* 12: 497–526.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., et Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1: 3–14. doi:10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x.

ANNEXE A : RELEVÉS HYDROACOUSTIQUES

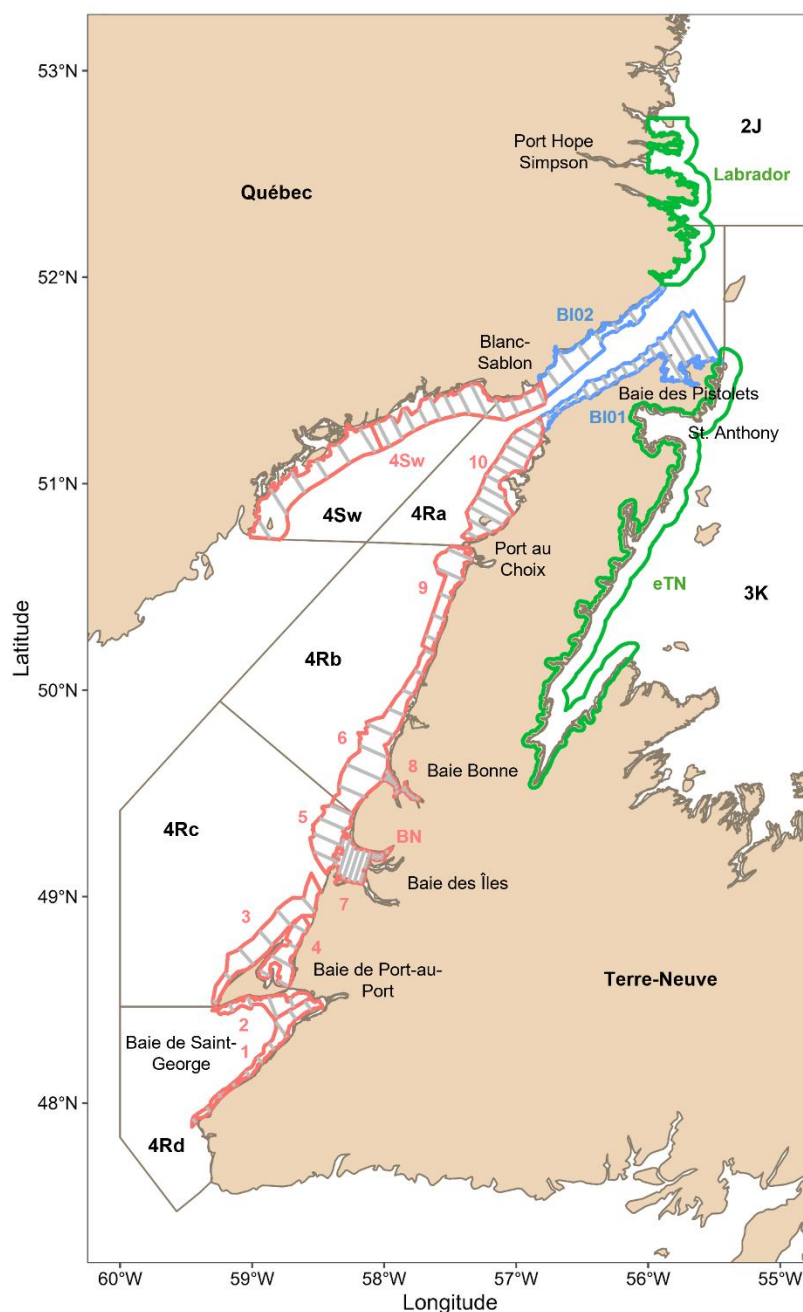


Figure A1. Carte montrant les 14 strates (en rouge) du relevé hydroacoustique automnal du hareng dans les divisions 4RSw pour la période de 2009 à 2022, y compris les strates ajoutées en 2021-2022 (déroit de Belle Isle; en bleu). Les polygones verts (région du Labrador; côte est de Terre-Neuve, eTN) indiquent les régions qui n'ont pas fait l'objet d'un relevé et qui ont été utilisées pour prédire l'habitat propice au hareng. Des exemples de transects sont indiqués en gris. Les sous-divisions (4Sw, 4Ra, 4Rb, 4Rc et 4Rd) et les divisions (2J et 3K) de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO) sont indiquées en caractères gras, de même que le point d'intérêt situé dans la zone d'étude. Le détroit de Belle Isle (en bleu) fait partie de la sous-division 4Ra, mais il a été considéré séparément aux fins de la présente étude, car il n'a fait l'objet d'un relevé qu'en 2021-2022.

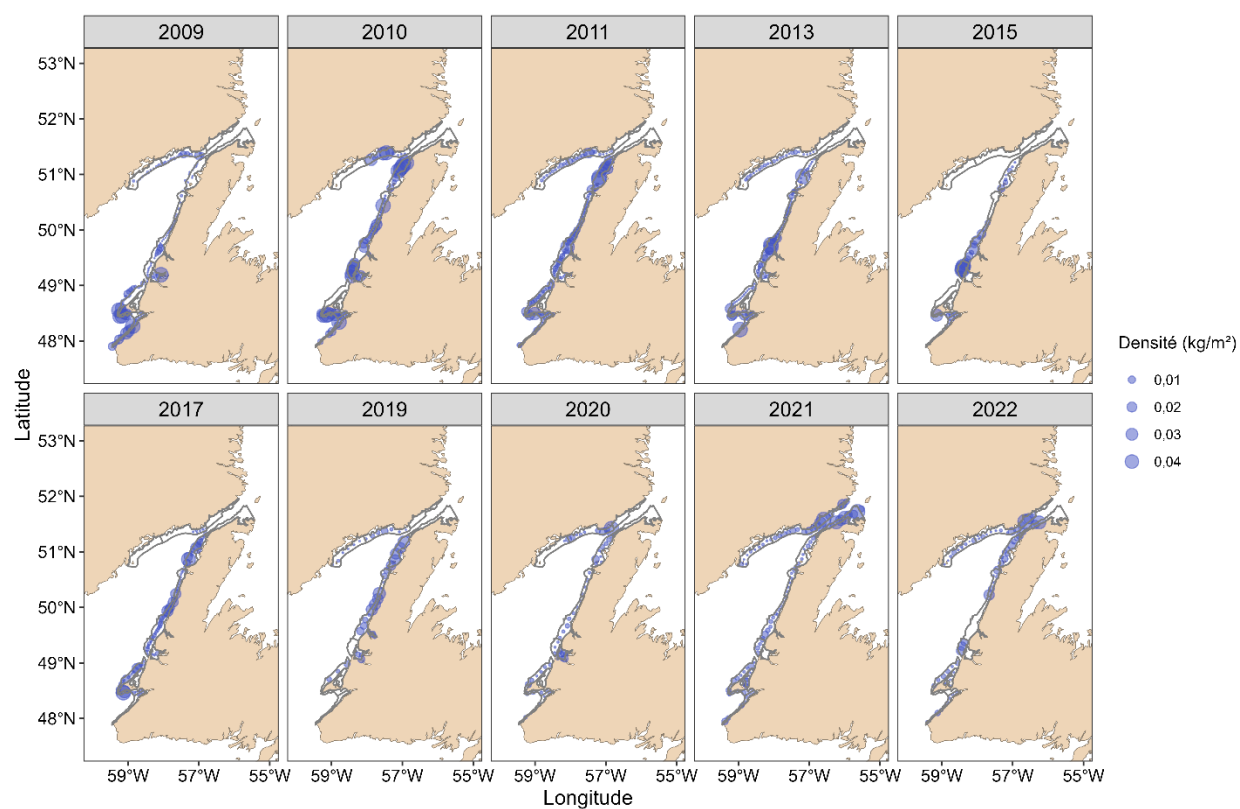


Figure A2. Densité moyenne du hareng (kg/m^3) par transect selon les relevés hydroacoustiques d'automne (2009 à 2022), chaque bulle représentant un transect dans les quatorze strates (polygones noirs).

ANNEXE B : MATRICE DE CORRÉLATION ENTRE L'INDICE DE LA CONDITION RELATIVE (Kn) DE LE CREN DES ÂGES 2 À 11+

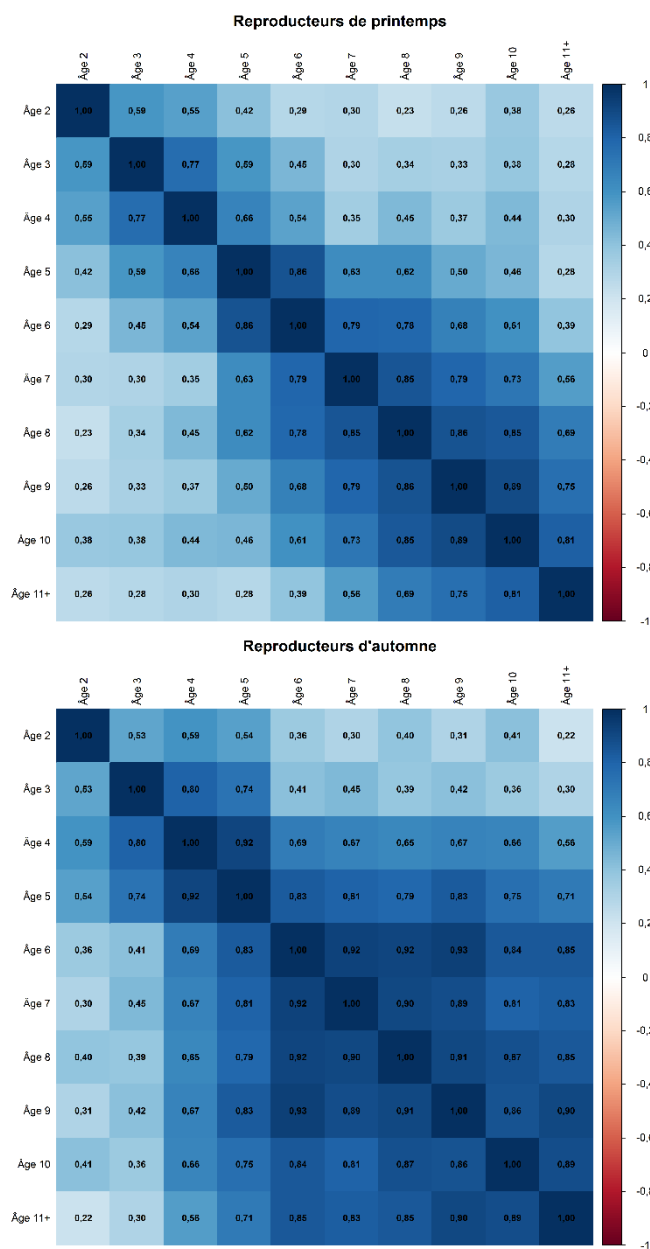


Figure B1. Matrice de corrélation de l'indice de la condition relative (Kn) de Le Cren pour les âges 2 à 11+ des reproducteurs de printemps et d'automne. Chaque cellule indique le coefficient de corrélation de Pearson correspondant, avec une intensité de couleur proportionnelle à l'ampleur de la corrélation.

ANNEXE C : ANALYSE DES VARIABLES ET VALIDATION DES MODÈLES

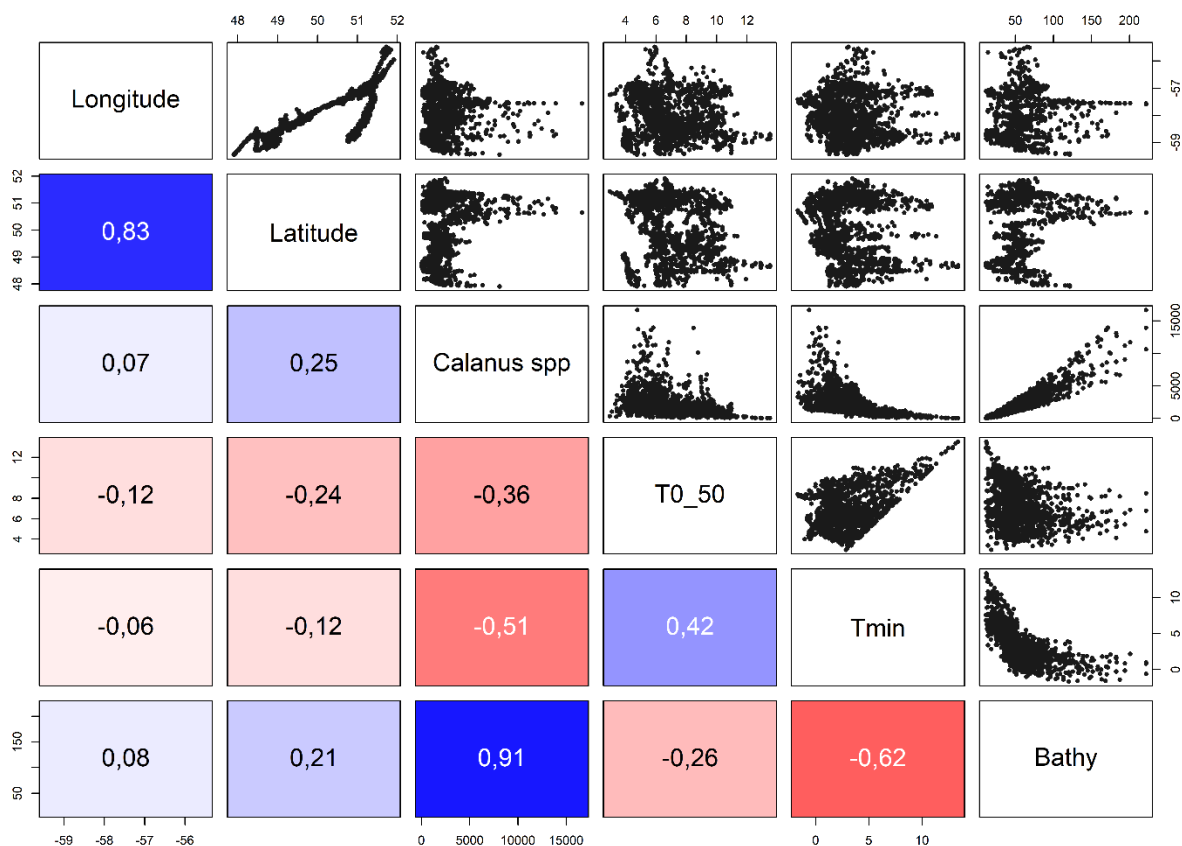


Figure C1. Matrice de nuages de points des variables environnementales. Les panneaux de la partie supérieure droite présentent les nuages de points pour chaque combinaison de variables, tandis que les panneaux de la partie inférieure gauche montrent les coefficients de corrélation de Pearson, dont l'intensité de la couleur est proportionnelle à l'ampleur de la corrélation. Définitions : Calanus spp (abondance moyenne des espèces de Calanus dans la colonne d'eau), T0_50 (température moyenne dans la couche de 0 à 50 m), Tmin (température minimale dans la colonne d'eau) et Bathy (bathymétrie).

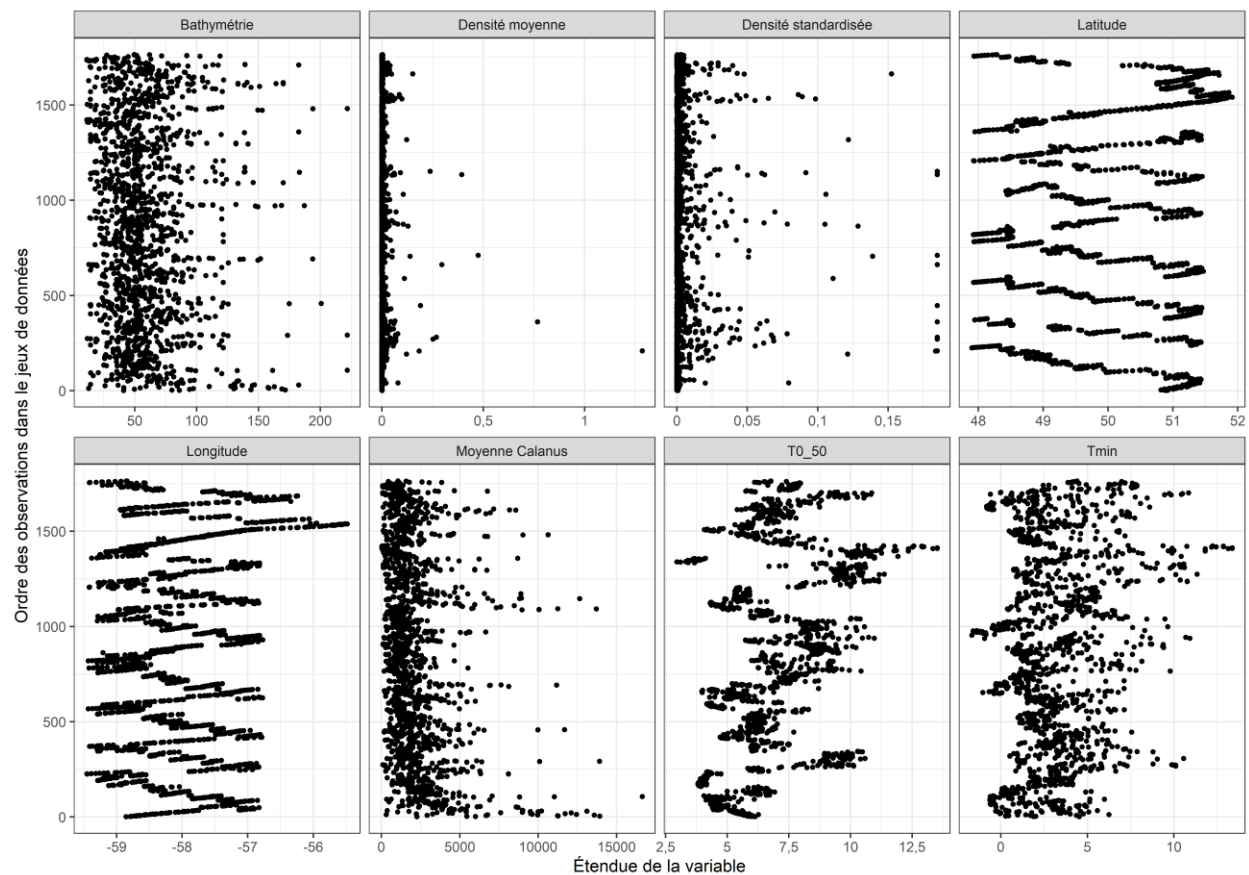


Figure C2. Diagramme de Cleveland à panneaux multiples des variables environnementales et des données de densité du hareng. L'axe des ordonnées indique le numéro de ligne de chaque observation, tandis que les points sont placés en fonction de leurs valeurs. Les points situés nettement à droite ou à gauche représentent des observations beaucoup plus élevées ou plus faibles que la majorité des autres et peuvent indiquer la présence de valeurs aberrantes potentielles. Définitions : Moyenne Calanus (abondance moyenne des espèces de Calanus dans la colonne d'eau), T0_50 (température moyenne dans la couche de 0 à 50 m), Tmin (température minimale dans la colonne d'eau), densité moyenne (densité moyenne du hareng dans la grille de 8 x 8 km) et densité standardisée (valeurs de densité du hareng après la winsorisation).

Tableau C1. Modèles candidats pour évaluer la relation entre la densité spatiale du hareng et les variables explicatives à l'aide d'une distribution gaussienne. Le modèle le plus parcimonieux retenu selon le critère d'information d'Akaike (AIC) et les poids d'Akaike (ω_i) est indiqué en gras. La colonne « df » désigne le nombre de degrés de liberté.

Numéro de modèle	Formule du modèle	Présence seulement (gaussien)			
		df	AIC	ΔAIC	ω_i
M1	s(T0_50) + s(logCalanus) + s(année) + te(latitude, longitude) + ti(latitude, longitude, année)	38,2	7 705,3	69,8	< 0,001
M2	s(T0_50) + s(logCalanus) + s(Tmin) + s(année) + te(latitude, longitude) + ti(latitude, longitude, année)	53,8	7 635,5	0,0	1,000
M3	s(logCalanus) + s(année) + te(latitude, longitude) + ti(latitude, longitude, année)	37,1	7 726,4	90,9	< 0,001
M4	s(T0_50) + s(logBathymétrie) + s(année) + te(latitude, longitude) + ti(latitude, longitude, année)	42,5	7 703,0	67,5	< 0,001
M5	s(logBathymétrie) + s(année) + te(latitude, longitude) + ti(latitude, longitude, année)	39,6	7 723,4	87,9	< 0,001

Tableau C2. Estimations des paramètres du GAM ajusté selon une distribution gaussienne, y compris la signification statistique des termes de lissage et les mesures d'ajustement du modèle. La colonne « edf » désigne le nombre effectif de degrés de liberté.

Présence seulement (gaussien)			
Coefficients paramétriques	Estimation	Valeur de <i>t</i>	Valeur de <i>p</i>
Ordonnée à l'origine	-7,87	-133,9	< 0,001*
Termes lisses	edf	Valeur de F	Valeur de <i>p</i>
s(T0_50)	0,95	4,55	< 0,001*
s(logCalanus)	1,90	8,89	< 0,001*
s(Tmin)	3,50	17,67	< 0,001*
s(année)	2,08	2,06	0,00437*
te(latitude, longitude)	12,16	0,66	< 0,001*
ti(latitude, longitude, année)	21,17	2,78	< 0,001*
Déviance expliquée (%)			25,3

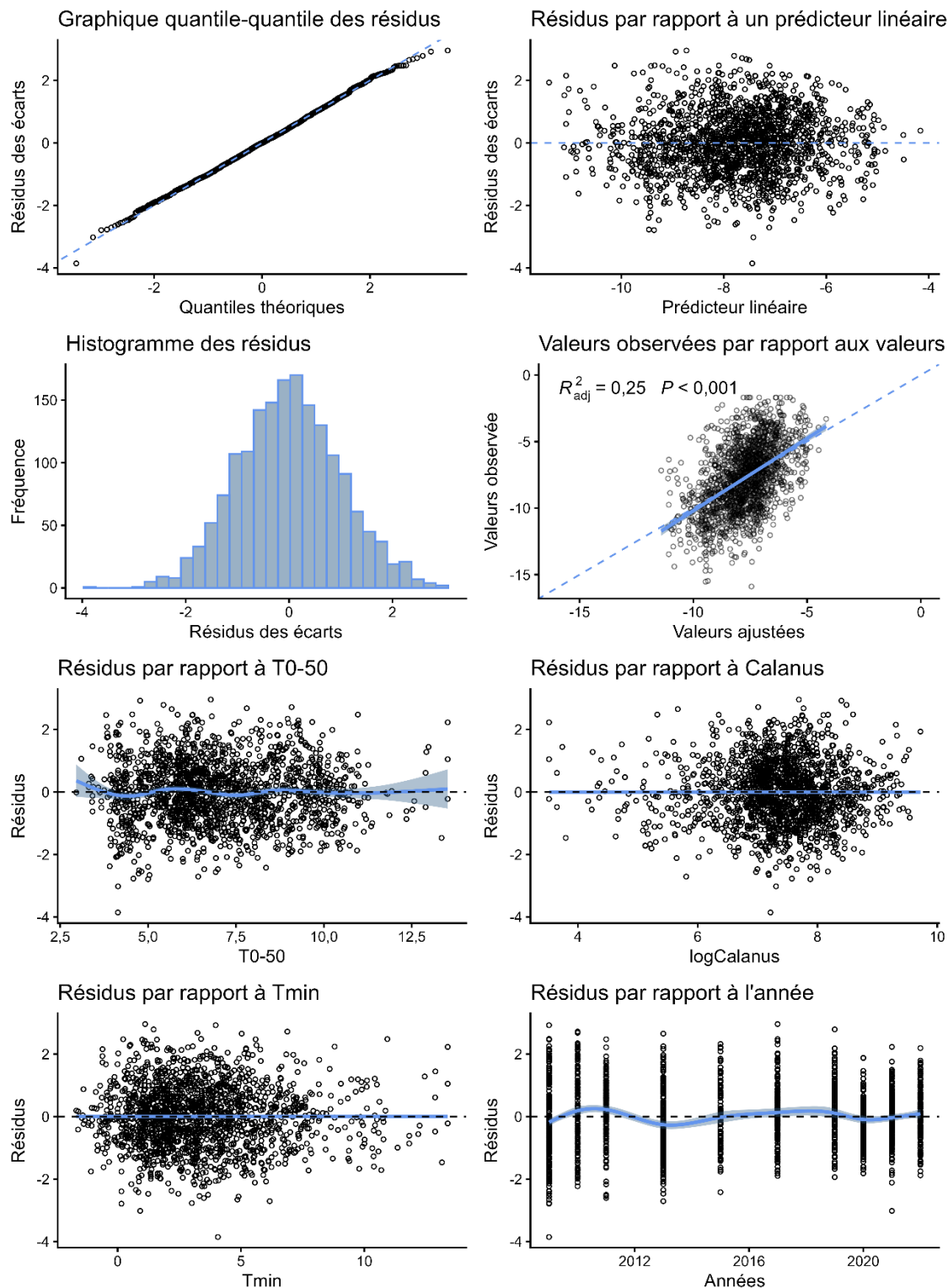


Figure C3. Vérification des diagnostics des résidus et de l'autocorrélation spatiale pour le modèle fondé sur les données de présence seulement.

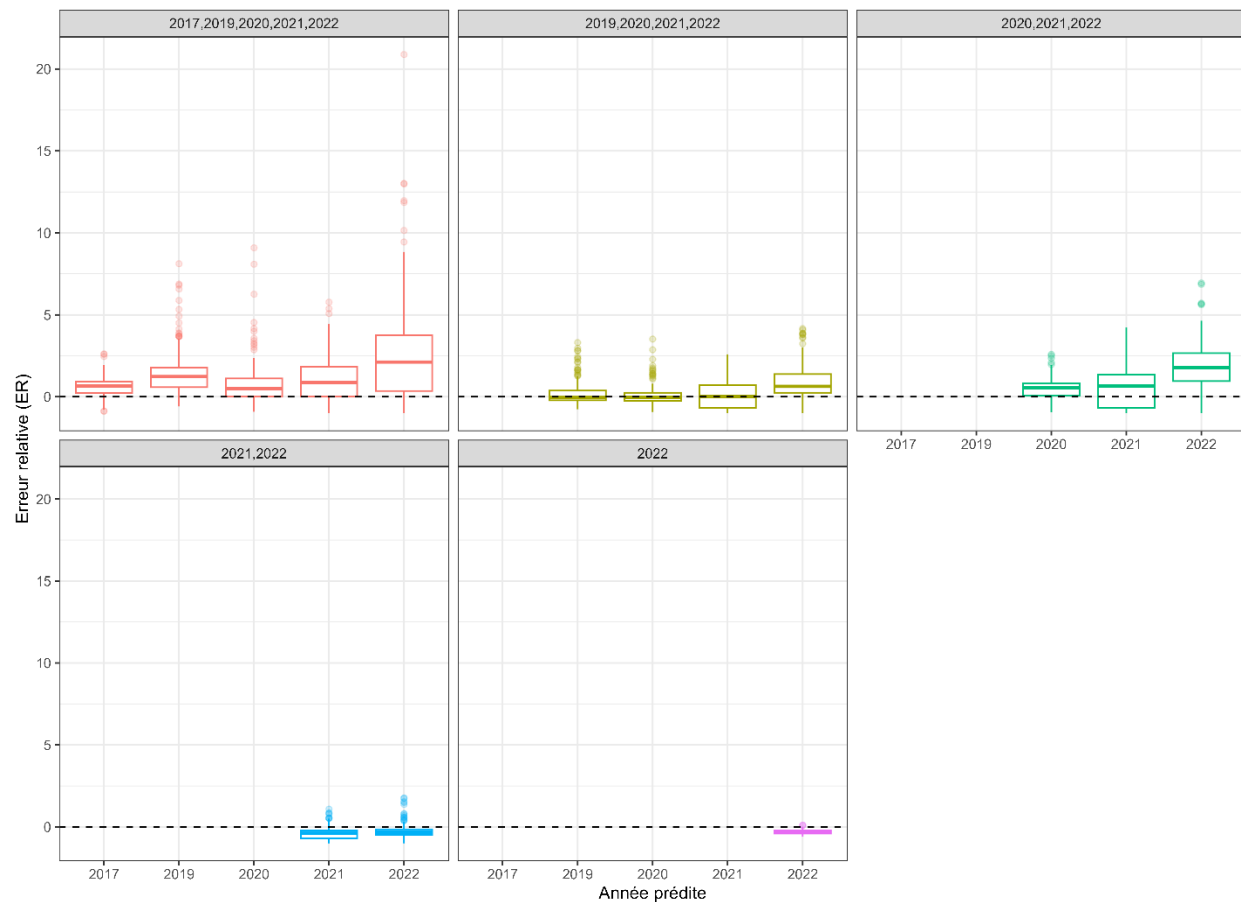


Figure C4. Évaluation de la capacité prédictive du modèle de répartition des espèces. Les densités de hareng prédites ont été obtenues en excluant successivement les dernières années de la série temporelle (jusqu'à un maximum de cinq ans), puis comparées aux valeurs observées à l'aide de l'erreur relative.

ANNEXE D : RÉPARTITION VERTICALE DU HARENG

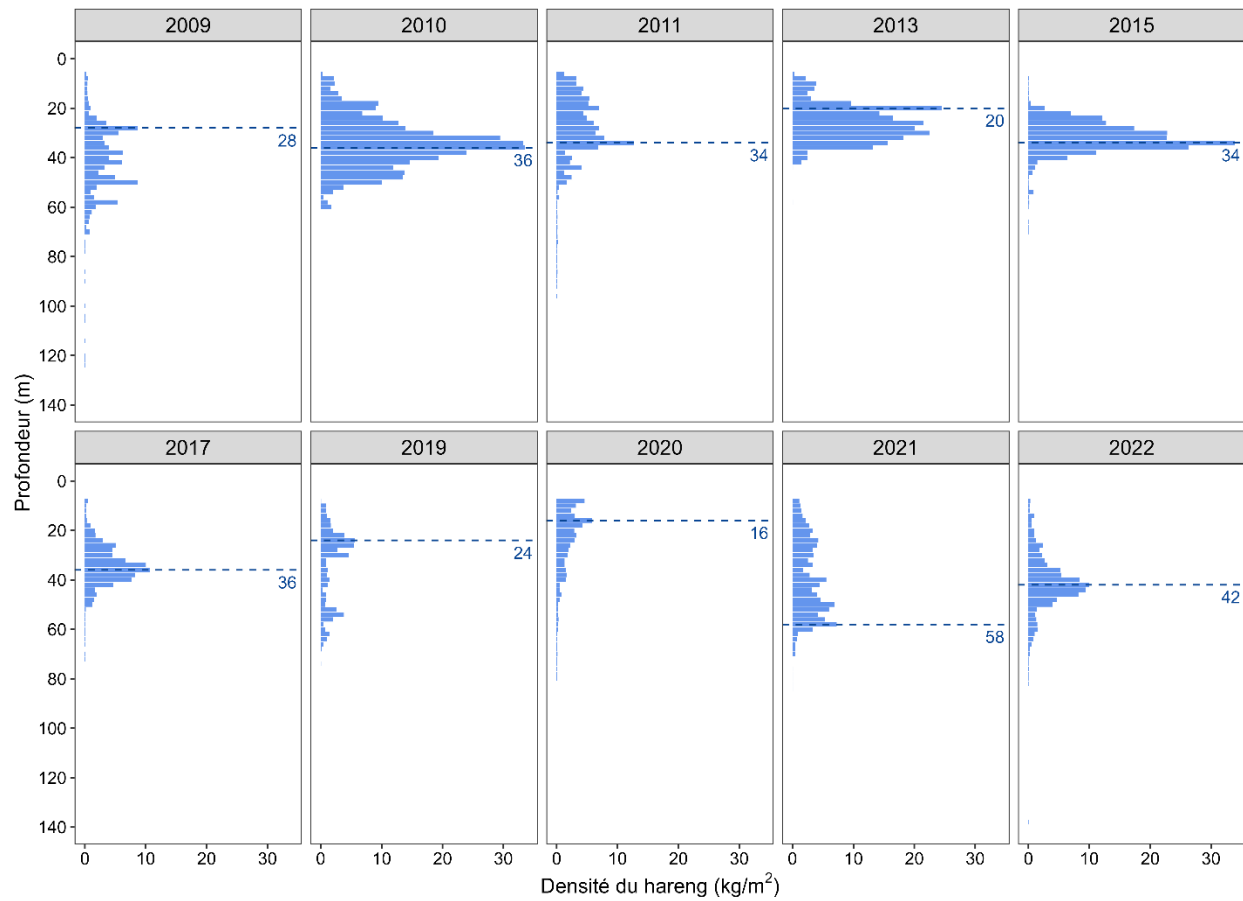


Figure D1. Répartition verticale de la densité du hareng (kg/m^2) selon le relevé acoustique pour la période de 2009 à 2022. Les barres bleues horizontales représentent la densité totale par profondeur et par année, et les lignes pointillées bleues représentent la profondeur (m) à laquelle la densité de hareng est la plus élevée.

ANNEXE E : TENDANCE TEMPORELLE DES DONNÉES ENVIRONNEMENTALES

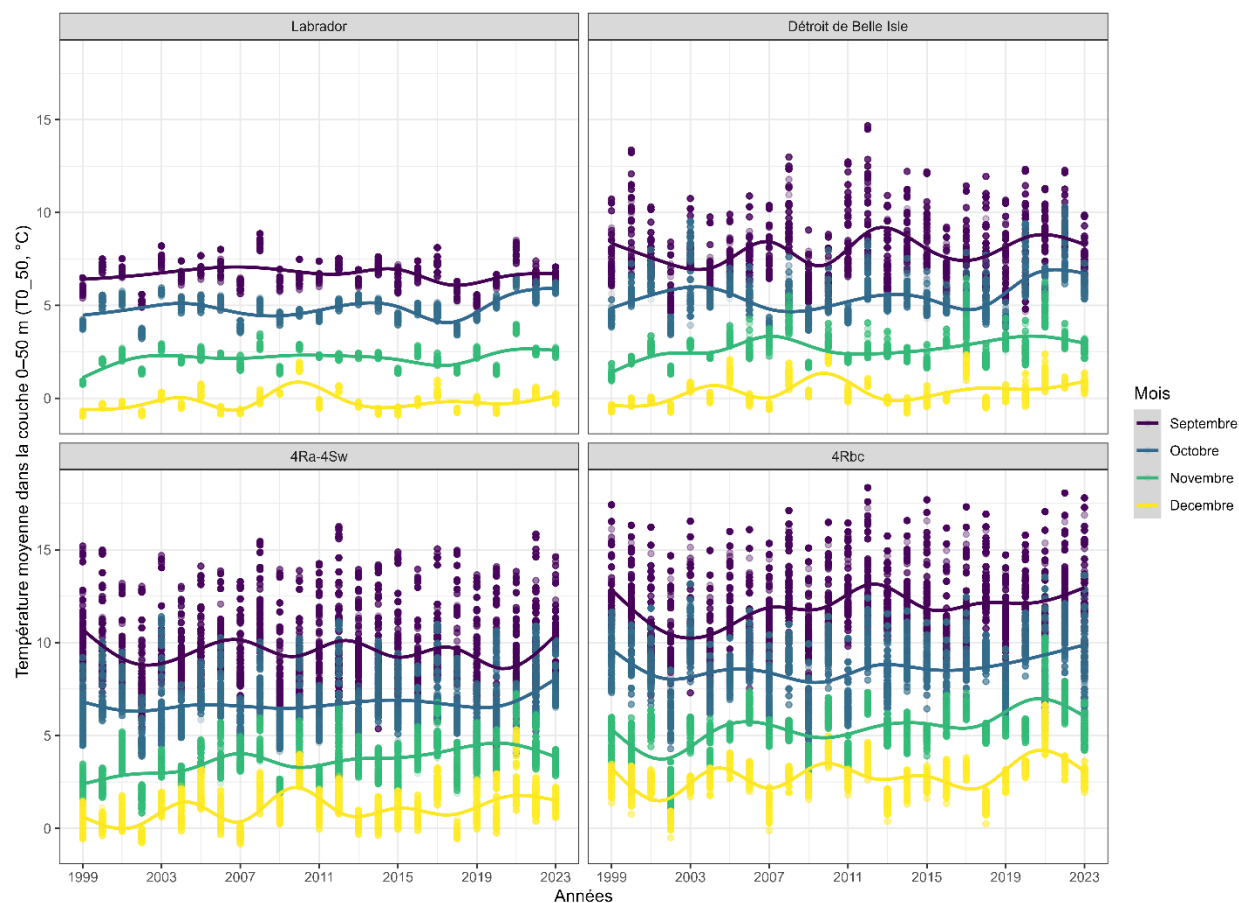


Figure E1. Tendances temporelles de la température moyenne dans la couche de 0 à 50 m (T0_50, °C) dans quatre régions (4Ra-4Sw, 4Rbc, Labrador, détroit de Belle Isle) de septembre à décembre, d'après les estimations du produit GLORYS12v1.

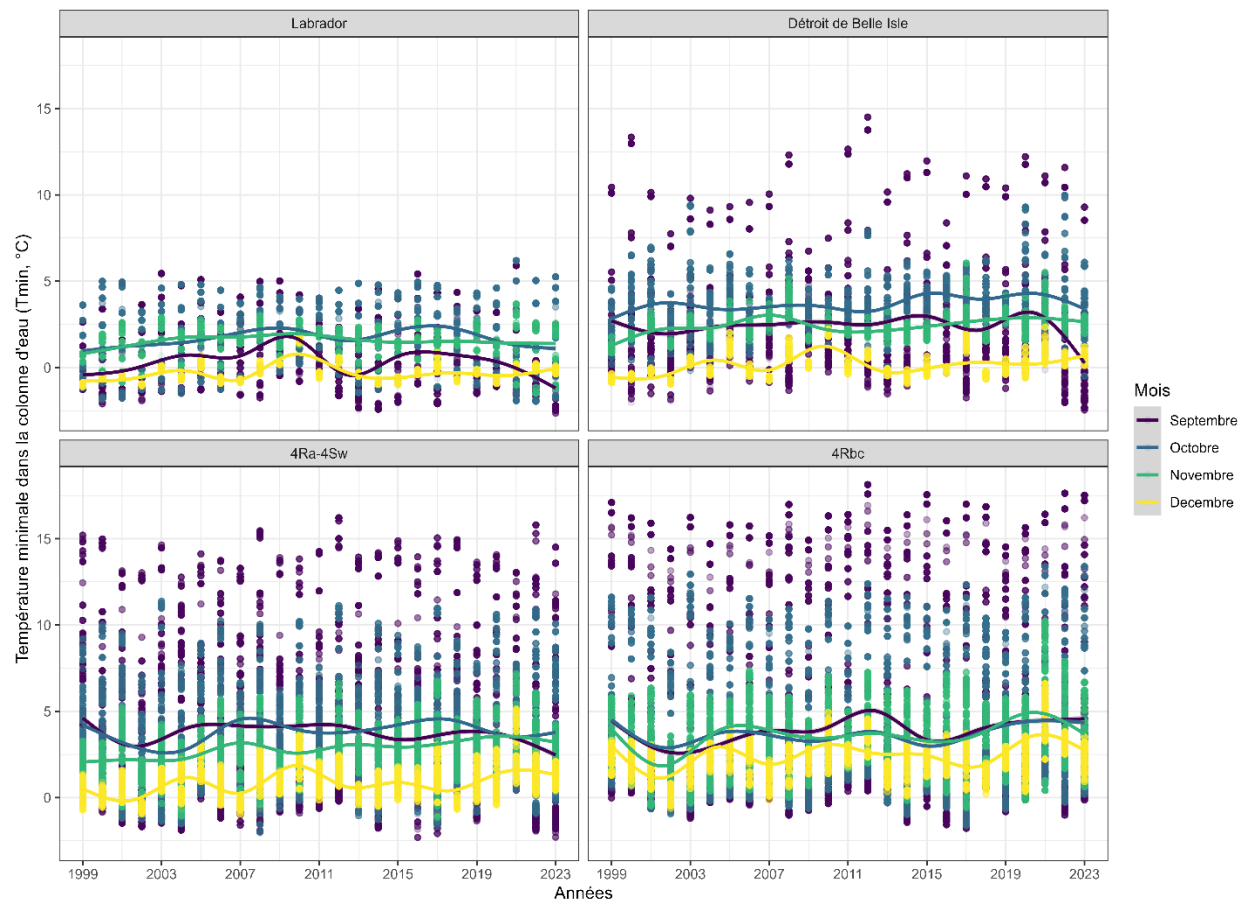


Figure E2. Tendances temporelles de la température minimale dans la colonne d'eau (T_{min} , °C) dans quatre régions (4Ra-4Sw, 4Rbc, Labrador, détroit de Belle Isle) de septembre à décembre, d'après les estimations du produit GLORYS12v1.



Figure E3. Tendances temporelles de la biomasse de *Calanus* transformée par logarithme (mg/m^2) dans quatre régions (4Ra-4Sw, 4Rbc, Labrador, détroit de Belle Isle) de septembre à décembre d'après les estimations des modèles de répartition des espèces de Plourde et al. (2024).