



Pêches et Océans  
Canada

Fisheries and Oceans  
Canada

Sciences des écosystèmes  
et des océans

Ecosystems and  
Oceans Science

## **Secrétariat canadien de consultation scientifique (SCCS)**

---

**Document de recherche 2020/047**

**Région du Centre et de l'Arctique**

### **Modélisation du potentiel de rétablissement du crapet sac-à-lait (*Lepomis gulosus*) au Canada**

Adam S. van der Lee et Marten A. Koops

Pêches et Océans Canada  
Laboratoire des Grands Lacs pour les pêches et les sciences aquatiques  
867 chemin Lakeshore  
Burlington (Ontario) L7R 4A6

---

## 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 de consultation scientifique  
200, rue Kent  
Ottawa (Ontario) K1A 0E6

<http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/>  
[csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca](mailto:csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca)



© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2020  
ISSN 2292-4272

### La présente publication doit être citée comme suit :

van der Lee, A.S. et Koops, M.A. 2020. Modélisation du potentiel de rétablissement du crapet sac à lait (*Lepomis gulosus*) au Canada. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/047. iv + 31 p.

### Also available in English :

van der Lee, A.S. and Koops, M.A. 2020. Recovery Potential Modelling of Warmouth (*Lepomis gulosus*) in Canada. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2020/047. iv + 28 p.

---

---

## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	iv
INTRODUCTION .....	1
MÉTHODES .....	1
SOURCES .....	1
MODÈLE .....	1
Estimations des paramètres .....	3
Croissance .....	4
Reproduction .....	5
Mortalité .....	5
STOCHASTICITÉ .....	6
Longueur .....	7
Fécondité .....	7
Mortalité .....	7
Corrélation .....	8
ANALYSE DE SENSIBILITÉ .....	9
EFFORT DE RÉTABLISSEMENT ET DOMMAGES ADMISSIBLES .....	10
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT .....	10
Abondance : population minimale viable (PMV) .....	10
Habitat : superficie minimale pour une population viable (SMPV) .....	11
RÉSULTATS .....	13
ANALYSE DE SENSIBILITÉ .....	13
EFFORT DE RÉTABLISSEMENT ET DOMMAGES ADMISSIBLES .....	14
Effort de rétablissement et dommages chroniques admissibles .....	14
Dommages temporaires admissibles .....	18
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT .....	19
Abondance : population minimale viable (PMV) .....	19
Habitat : superficie minimale pour une population viable (SMPV) .....	21
ANALYSE .....	22
ÉLÉMENTS .....	22
SOURCES D'INCERTITUDE .....	27
RÉFÉRENCES CITÉES .....	29

---

---

## RÉSUMÉ

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a considéré que le crapet sac-à-lait (*Lepomis gulosus*) était en voie de disparition au Canada. Nous présentons ici un modèle de population permettant d'évaluer pour cette espèce des dommages selon le stade, des objectifs de rétablissement en fonction de la population et la quantité d'habitat nécessaire aux fins d'une évaluation de potentiel de rétablissement (EPR). Il manquait des données pour les populations canadiennes de crapets sac-à-lait avec des paramètres de modélisation tirés des populations américaines. De plus, des simulations ont permis de tenir compte de l'incertitude quant au degré de corrélation intraannuelle entre les taux vitaux par la prise en compte de trois degrés de corrélation des paramètres (indépendante et corrélation moyenne et forte), ce qui a largement influé sur les résultats du modèle. Les populations de crapets sac-à-lait se sont montrées sensibles aux perturbations du stade adulte (et de l'âge 1+). On doit réduire au minimum les dommages à cette tranche du cycle biologique si on entend éviter de nuire à la survie et au rétablissement des populations canadiennes. Les résultats de l'analyse de viabilité de population dépendaient étroitement du degré de corrélation intraannuelle entre les variables stochastiques de l'analyse. Pour atteindre à la viabilité démographique (c'est-à-dire à une population autosuffisante à long terme), il fallait des tailles de population allant de 6 302 (dans une structure d'indépendance comme degré de corrélation) à 383 291 (dans une structure de forte corrélation). Des populations de cette taille nécessitaient de 41 à 2 477 ha d'habitat exclusif dans le cas du crapet sac-à-lait (en cas de partage de l'habitat entre les jeunes de l'année et les sujets de plus d'un an). Les valeurs estimées dans la structure d'indépendance s'accordent avec celles des méthodes appliquées dans les analyses antérieures d'évaluation du potentiel de rétablissement.

---

## INTRODUCTION

Le crapet sac-à-lait (*Lepomis gulosus*) a été désigné comme espèce en voie de disparition par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC). Conformément à la *Loi sur les espèces en péril* (LEP), qui impose l'élaboration de stratégies de protection et de rétablissement des espèces menacées d'extinction ou de disparition au Canada, Pêches et Océans Canada (MPO) a conçu l'évaluation du potentiel de rétablissement (EPR; MPO 2007a, 2007b) comme moyen d'information et de consultation scientifique. Chaque EPR comporte trois volets — évaluation de la situation de l'espèce, établissement de la portée des efforts de rétablissement et scénarisation des mesures d'atténuation et des solutions de rechange —, lesquels se subdivisent en 22 éléments. Le présent rapport contribue aux deuxième et troisième de ces composantes et aux éléments 3, 12, 13, 14, 15, 19, 20, 21 et 22 en évaluant les dommages par stade, en précisant des objectifs de rétablissement et en quantifiant l'habitat nécessaire, ainsi que l'incertitude relative aux populations canadiennes de crapets sac-à-lait. L'analyse est fondée sur une approche démographique conçue par Vélez-Espino et Koops (2009, 2012) et par Vélez-Espino *et al.* (2010), où il y a définition d'une cible de rétablissement fondée sur la population en fonction de projections démographiques à long terme.

## MÉTHODES

L'analyse est en quatre parties :

- i) nous avons réuni des données sur les taux vitaux afin d'élaborer des matrices de projection tenant compte de la variabilité liée à des simulations stochastiques.

Avec ces matrices de projection :

- ii) nous avons établi les valeurs de sensibilité stochastique du taux de croissance de la population aux variations de chaque taux vital et les avons utilisées pour estimer les dommages chroniques admissibles en valeur totale suivant Vélez-Espino et Koops (2009);
- iii) nous avons procédé par analyse de simulation pour estimer l'incidence des dommages temporaires (disparition ponctuelle de poissons aux différents stades biologiques) sur la croissance de la population;
- iv) nous avons analysé la viabilité de la population pour estimer la population minimale viable (PMV) et la superficie minimale pour une population viable (c'est-à-dire la quantité d'habitat approprié assurant une population minimale viable).

## SOURCES

Peu d'études ont porté sur le crapet sac-à-lait au Canada. Nous ne disposons pas de données sur les caractéristiques du cycle biologique des populations canadiennes de cette espèce. C'est pourquoi nous avons paramétré le modèle de population à l'aide de données tirées d'études des populations américaines de crapets sac-à-lait dans les études originales. Dans toutes les analyses et les simulations, nous avons fait appel au programme statistique R 3.3.2 (R Core Team, 2016).

## MODÈLE

Nous avons modélisé le cycle biologique du crapet sac-à-lait à partir d'un modèle matriciel en fonction du rythme des naissances, de la période qui suit la reproduction et de l'âge, avec des intervalles de projection annuels (Caswell, 2001). Les modèles matriciels de population font

Intervenir des estimations de taux vitaux (croissance, survie et fécondité) pour établir des projections de taille de population par âge ou stade. La valeur propre dominante de la matrice représente le taux de croissance de la population ( $\lambda$ ) et indique l'état à long terme de celle-ci selon les conditions actuelles (Caswell, 2001). Avec une valeur  $\lambda > 1$ , la population est en croissance exponentielle, avec  $\lambda = 1$ , elle est stable et, avec  $\lambda < 1$ , elle est en décroissance vers zéro. Le vecteur propre droit dominant de la matrice représente la structure stable par stade ou âge de la population et indique comment se répartissent proportionnellement ses membres entre les stades ou les âges. On peut s'en servir pour estimer le nombre d'individus à tous les autres stades ou âges si l'un d'eux est connu.

La structure matricielle se définit selon la longévité ( $t_{max}$ ) et l'âge à maturité ( $t_{mat}$ ) des crapets sac-à-lait. Dans le modèle, nous supposons que le crapet peut atteindre l'âge maximal de 8 ans et la maturité à 2 ans (COSEPAC, 2015). Son biologique est représenté à la figure 1.

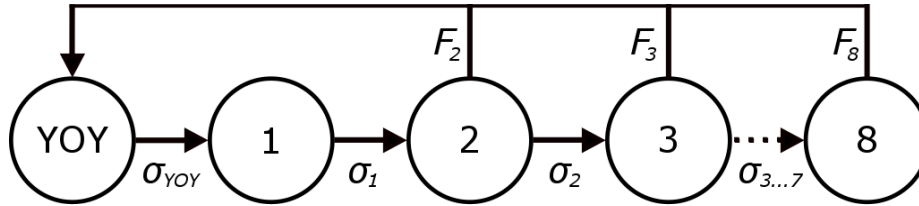


Figure 1. La modélisation de la dynamique de population du crapet sac-à-lait est par biologique généralisé où  $F_t$  représente la fertilité annuelle selon l'âge et  $\sigma_t$ , la survie annuelle par âge.

Les taux annuels de survie ( $\sigma_t$ ) et de fertilité ( $F_t$ ) par âge figurent dans cette matrice à structure par âge. Les coefficients de fertilité ( $F_t$ ) sont la contribution qu'apporte un adulte de la classe d'âge  $t$  au dénombrement suivant des individus d'âge 0. Des variables multiples sont intégrées aux estimations de taux annuel de fertilité selon l'âge. Cette fertilité dépend de la fécondité moyenne selon l'âge ( $f_t$ ) ou du nombre moyen d'œufs produits en saison de frai par une femelle de la classe d'âge  $t$ . Elle rend aussi compte de la proportion de femelles dans la population ( $\varphi$ ) et de la proportion à maturité à l'âge  $t$  ( $P_t$ ). On y trouve également la périodicité du frai ( $T$ ) ou le nombre d'années entre les épisodes de frai (1 an dans le cas du crapet sac-à-lait). Précisons enfin que, comme le modèle fait intervenir une structure matricielle après la reproduction, nous employons un coefficient de survie pour tenir compte de la mortalité survenant avant l'épisode suivant de frai. La fertilité se calcule ainsi :

$$F_t = \frac{\varphi P_t f_t \sigma_t}{T} . \quad (1)$$

La matrice de projection par âge ( $\mathbf{B}$ ) compte neuf colonnes pour les jeunes de l'année (YOY) et les sujets jusqu'à l'âge 8 :

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} 0 & F_2 & F_3 & \dots & F_8 & 0 \\ \sigma_0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \sigma_7 & 0 \end{bmatrix} . \quad (2)$$

Comme il s'agit d'une structure matricielle après la reproduction, le dénombrement a lieu directement après cette dernière. Ainsi, les sujets croissent et mûrissent pendant l'année et l'épisode de frai précédant immédiatement le dénombrement qui suit. C'est pourquoi nous portons les coefficients de fertilité de l'âge  $t+1$  dans la colonne  $t$  de la matrice de projection (la

fertilité des poissons à l'âge 2 se trouve représentée dans la colonne âge 1 de la matrice). De même, la structure matricielle comporte une colonne de zéros pour les sujets à l'âge 8. Ceux-ci peuvent exister, mais sans survivre jusqu'au dénombrement suivant (ou jusqu'au frai à l'âge 9).

## Estimations des paramètres

Tous les paramètres du modèle sont décrits au tableau 1.

Tableau 1. Valeurs, symboles, descriptions et sources de tous les paramètres de modélisation des populations de crapets sac-à-lait.

	Symbole	Description (unités)	Valeur	Source
Âge	$t_{max}$	Longévité (a)	8	COSEPAC (2016)
	$t_{mat}$	Âge à maturité (a)	2	COSEPAC (2016)
	$\zeta$	Temps générationnel (a)	4,5	Estimation
Croissance	$L_{\infty}$	Longueur asymptotique (mm)	275,37	Ajustement/Carlander (1977)
	$K$	Coefficient de croissance ( $a^{-1}$ )	0,228	Ajustement/Carlander (1977)
	$t_0$	Âge à 0 mm	-0,042	Ajustement/Carlander (1977)
	$sd_L$	Logarithme de l'écart-type de croissance	0,1	Ajustement/Carlander (1977)
Fécondité	$\alpha_F$	Valeur à l'origine allométrique de fécondité	$2,1 \times 10^{-5}$	Panek et Cofield (1978)
	$\beta_F$	Exposant allométrique de fécondité	3,89	Panek et Cofield (1978)
	$sd_F$	Logarithme de l'écart-type de fécondité	0,05	Panek et Cofield (1978)
	$\varphi$	Proportion de femelles	0,5	COSEPAC (2015)
	$T$	Périodicité du frai (a)	1	COSEPAC (2015)
	$P_{0,1}$	Proportion reproductrice de l'âge 0 à l'âge 1	0	COSEPAC (2015)
	$P_2$	Proportion reproductrice à l'âge 2	0,5	COSEPAC (2015)
	$P_{1,\dots,4}$	Proportion reproductrice de l'âge 1 à l'âge 4	1	COSEPAC (2015)
Poids	$\alpha_W$	Valeur à l'origine allométrique de longueur-poids	$9,1 \times 10^{-6}$	Ajustement
	$\beta_W$	Exposant allométrique de longueur-poids	3,17	Ajustement
Mortalité	$m_{0,\lambda min}$	Mortalité à 1 unité de longueur avec $\lambda = 0,82$	129,27	Ajustement
	$m_{0,\lambda equil}$	Mortalité à 1 unité de longueur avec $\lambda = 1$	124,36	Ajustement
	$m_{0,\lambda mean}$	Mortalité à 1 unité de longueur avec $\lambda = 1,14$	116,71	Ajustement
	$m_{0,\lambda max}$	Mortalité à 1 unité de longueur avec $\lambda = 1,67$	98,16	Ajustement
	$CV_{M, Jeunes de l'année}$	Coefficient de variation de la mortalité des jeunes de l'année	0,1	Ajustement
	$CV_{M, 1+}$	Coefficient de variation de la mortalité à l'âge 1+	0,2	Mertz et Myers (1995)

---

## Croissance

Nous disposons de données rétrospectives sur la longueur selon l'âge pour divers lieux aux États-Unis (Carlander, 1977). Nous avons ajusté ces données par une courbe de croissance de von Bertalanffy (figure 2) :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}), \quad (3)$$

où  $L_t$  est la longueur totale (TL) en mm à l'âge  $t$ ,  $t_0$  est l'âge hypothétique des sujets de longueur nulle,  $L_\infty$  est la taille asymptotique, et  $K$  est un paramètre de croissance. Pour dûment représenter la croissance en début de vie, nous avons pris comme valeur forcée la longueur à l'éclosion,  $L_0$ , à l'âge 0. Dans le cas du crapet sac-à-lait, la longueur à l'éclosion varie de 2,3 à 2,9 mm (Warren, 2009). Nous avons employé la médiane, soit 2,6 mm, comme valeur de  $L_0$ . Nous avons réuni les données d'ensembles rétrospectifs multiples de valeurs de longueur selon l'âge pour divers lieux et des tailles d'échantillon inégales. Pour tenir compte des biais inhérents à notre ensemble de données, nous avons ajusté le modèle de croissance comme modèle non linéaire généralisé suivant une pondération traduisant ces tailles inégales et une structure de corrélation AR(1) à cause du manque d'indépendance des valeurs rétrospectives de longueur pour un même lieu. L'inclusion d'une structure AR(1) a permis un ajustement supérieur par rapport à une situation d'indépendance des observations ( $\Delta AIC/CIA = 345$ ). Le résultat est une valeur  $L_\infty$  de 275,4, une valeur  $K$  de 0,228 et une valeur  $t_0$  de -0,042 (tableau 1). La longueur maximale relevée du crapet sac-à-lait est de 310 mm (Holm *et al.*, 2009).

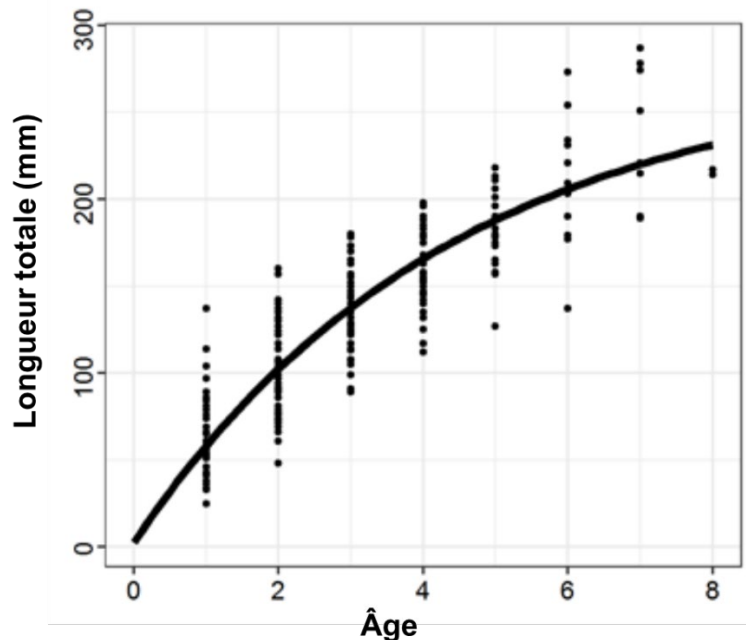


Figure 2. Données de longueur selon l'âge du crapet sac-à-lait. La ligne noire représente l'ajustement optimal par la courbe de croissance de von Bertalanffy et la valeur forcée de taille à l'éclosion,  $L_t = 275,3(1 - e^{-0,227(t+0,042)})$ .

Nous disposons de diverses relations longueur-poids pour les populations de ce crapet partout aux États-Unis (Carlander, 1977; Hill et Cichra, 2005). Nous les avons réunies en un même modèle en ajustant les valeurs de prédiction par la relation suivante :

$$W = 9,06 \times 10^{-6} L^{3,17}, \quad (4)$$

où  $W$  est le poids corporel en grammes et  $L$ , la longueur totale en mm.



## Reproduction

Nous n'avons pas de renseignements sur la reproduction dans les populations canadiennes de crapets sac-à-lait, mais nous en disposons pour les populations américaines. Le crapet sac-à-lait peut frayer plusieurs fois en saison de frai entre mai et le début de juillet (COSEPAC, 2015). Nous avons simplifié le tableau de sa reproduction en employant un modèle matriciel en fonction du rythme des naissances pour lequel nous avons fait l'hypothèse d'un épisode annuel unique de reproduction. Cette simplification est justifiée si l'expérience des jeunes de l'année est celle d'une croissance et d'une mortalité égales indépendamment du temps de frai, mais ce tableau n'a pas été validé.

Le premier frai a lieu à l'âge 2 une fois que les sujets sont d'une longueur de plus de 89 mm (Larimore, 1957). Nous ignorons quelle proportion de sujets parvient à maturité à l'âge 2; nous présumons que  $P_t$  est nul aux âges 0 et 1, qu'il est de 0,5 à l'âge 2 et de 1 aux âges de plus de 2 (tableau 1). Le rapport des sexes serait de 1:1 et  $\phi$  serait fixé à 0,5.

La fécondité du crapet sac-à-lait dépend de la taille (Larimore, 1957). Panek et Cofield (1978) ont dénombré les œufs dans une population de Caroline du Sud dont les membres étaient d'une taille de 96 à 220 mm (figure 3). Une relation entre la longueur totale en mm et la fécondité était ajustée optimalement par une courbe de puissance :

$$f = 2,10 \times 10^{-5} L^{3,89}. \quad (5)$$

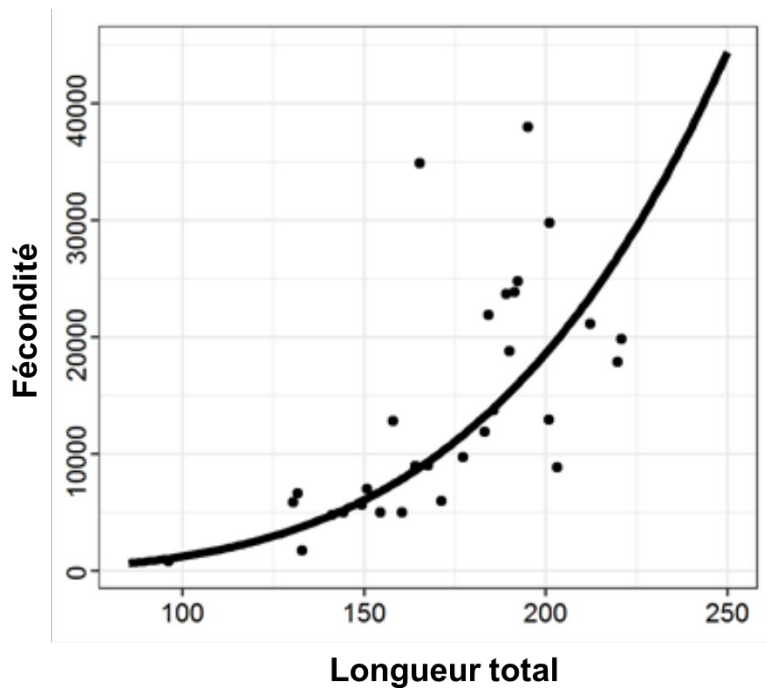


Figure 3. Données sur la fécondité d'une population de crapets sac-à-lait de Caroline du Sud en provenance de Panek et Cofield (1978). Le trait noir représente la relation en ajustement optimal :  $f = 2,10 \times 10^{-5} L^{3,89}$ .

## Mortalité

Nous ignorons quel est le taux de mortalité des crapets sac-à-lait. Nous avons supposé que cette espèce avait un régime de mortalité qui dépendait de la taille et, par voie d'optimisation, nous avons résolu nos équations de taux de mortalité pour des taux particuliers de croissance de la population. Dans le cas d'une mortalité qui dépend de la taille, nous supposons que la

mortalité instantanée décroît de façon linéaire avec la taille corporelle (Lorenzen, 2000), de sorte que :

$$M_t = m_0 L_t^{-1}, \quad (6)$$

où  $m_0$  est la mortalité à une même unité de longueur. Si  $L_t$  est décrit par la courbe de croissance de von Bertalanffy (équation 7), nous pouvons calculer la survie de l'âge  $t$  à l'âge  $t+1$  en combinant les équations 3 et 6 et en intégrant (voir van der Lee et Koops, 2016), ce qui donne :

$$\sigma_t = \left[ \frac{L_t e^{-K}}{L_{t+1}} \right]^{m_0 / K L_\infty}. \quad (7)$$

Nous avons résolu nos équations pour la valeur de  $m_0$  (tableau 1) qui donnait des taux moyens (moyenne de  $\log(\lambda)$  ou moyenne géométrique) particuliers de croissance de la population (minimum, valeur à l'équilibre, moyenne et maximum). Ces valeurs  $\lambda$  ne sont pas destinées à représenter des taux réalisés bien précis de croissance de la population, mais les éventuelles tendances de diminution (minimum), de stabilité (équilibre) et d'augmentation modérée (moyenne) et rapide (maximum) de la population.

Le taux minimal de croissance de la population est le plus bas taux moyen possible de croissance démographique à long terme et répond à la définition du COSEPAC d'une espèce en voie de disparition. Le critère A du COSEPAC définit l'espèce en voie de disparition comme celle qui a vu la taille de sa population décroître de 70 % en 10 ans ou sur trois générations, selon la plus longue de ces périodes. Nous avons estimé que le temps générationnel ( $\zeta$ ) du crapet sac-à-lait était de 4,55 ans par la matrice de projection. De là, nous avons estimé le taux minimal de croissance de la population comme  $\lambda_{min} = 0,3^{1/\zeta^3}$ , d'où un  $\lambda_{min}$  de 0,92. À en juger par les meilleurs renseignements disponibles et les avis d'experts, on peut penser que les populations de cette espèce ont été relativement stables (Burrige *et al.*, 2020). Il ne faut donc pas nécessairement s'attendre à ce que la population canadienne de crapets sac-à-lait présente en moyenne à long terme des taux minimaux de croissance démographique.

Un taux de croissance démographique à l'équilibre indique que la population est stable sur une longue période avec une valeur  $\lambda$  de 1 en moyenne géométrique.

Nous avons estimé le taux maximal à partir d'une relation allométrique (Randall et Minns, 2000) :

$$\lambda_{max} = e^{2,64W^{-0,35}}, \quad (8)$$

où  $W$  représente le poids moyen de l'adulte, d'où une valeur  $\lambda_{max}$  de 1,67. Un taux moyen de croissance à long terme à  $\lambda_{max}$  serait sans doute uniquement possible à des valeurs moindres de densité démographique qui laissent un excédent de ressources.

Le taux moyen de croissance démographique vient représenter une croissance raisonnable à long terme d'une population en rétablissement. Nous l'avons estimé en équilibrant des estimations prudentes et optimistes de  $\lambda$  et en prenant la moyenne géométrique du minimum, de la valeur à l'équilibre et du maximum de  $\lambda$  (Vélez-Espino et Koops, 2007). Nous avons ainsi obtenu un taux de croissance de la population de 1,15. D'autres valeurs moyennes  $\lambda_{mean}$  sont POSSIBLES ET MÊME PROBABLES, MAIS LES VALEURS D'ÉLASTICITÉ SERONT D'UN MÊME ORDRE DE GRANDEUR.

## STOCHASTICITÉ

Nous avons intégré aux simulations une variabilité interannuelle aléatoire pour tenir compte de la stochasticité environnementale caractéristique des populations de crapets sac-à-lait. Nous

---

avons tenu compte de cette variabilité dans la croissance par âge (longueur), la fécondité et la mortalité annuelle selon l'âge (figure 4). Nous avons ajouté divers degrés de corrélation intraannuelle entre les variables pour rendre compte des effets que produisent les « mauvaises » ou les « bonnes » années sur la population dans l'ensemble.

## Longueur

Nous avons simulé la croissance stochastique en appliquant la variabilité à l'incrément interannuel de la longueur ( $L_{it}$ ) entre les années de simulation. Nous avons calculé le  $L_{it}$  moyen en soustrayant  $L_{t-1}$  de  $L_t$  à l'aide de la courbe de croissance de von Bertalanffy (équation 3). Nous avons varié les incréments par âge en prenant une distribution lognormale avec une moyenne de  $\ln(L_{it})$  et un écart-type de 0,1. Nous avons alors ajouté la valeur  $L_{it}$  aléatoire à  $L_{t-1}$  de l'itération précédente pour dégager le  $L_t$  actuel selon les probabilités de longueur par âge (figure 4, partie gauche). Les valeurs initiales  $L_t$  ont été tirées de la courbe de croissance moyenne de von Bertalanffy.

## Fécondité

Nous avons intégré la fécondité stochastique en variant le paramètre de la valeur à l'origine de la relation de fécondité ( $\alpha_F$ , équation 5). Ainsi, la fécondité selon l'âge peut être d'une variation intraannuelle identique. Nous supposons que les « bonnes » ou les « mauvaises » périodes sont d'une même incidence sur toutes les classes d'âge. Nous avons varié le paramètre  $\alpha_F$  à l'aide d'une distribution lognormale avec une valeur moyenne de  $\ln(2,01 \times 10^{-5})$  et un écart-type logarithmique de 0,05. Ajoutons que, comme la fécondité dépend de la longueur, les valeurs de fécondité selon l'âge,  $f_t$ , subissaient l'influence des valeurs stochastiques de longueur par âge pour les distributions probabilistes selon l'âge (figure 4, partie intermédiaire).

## Mortalité

Nous avons varié la mortalité instantanée selon l'âge en prenant une distribution bêta majorée (redimensionnée pour s'étendre en dehors de l'intervalle 0-1; Morris et Doak, 2002). Avec une distribution bêta majorée, le paramètre peut varier avec la forme de distribution appropriée, pendant qu'on tronque cette répartition pour que la simulation ne soit pas touchée par les valeurs extrêmes des queues d'une distribution type (normale, par exemple), tout en gardant des valeurs appropriées de moyenne et d'écart-type (Morris et Doak, 2002). Nous ignorions quelle était la variabilité interannuelle de la mortalité des crapets sac-à-lait. Bradford (1992) a constaté que, sur l'ensemble des espèces et des stades biologiques, la variance de la mortalité s'accroît en fonction de  $M$  ( $sd(M) = 0,39M^{1,12}$ ). Mertz et Meyers (1995) ont conclu que cette variance estimative était sans doute gonflée en raison de l'erreur entachant les estimations de terrain de  $M$ . Ils ont proposé de représenter la variabilité interannuelle de  $M$  par un coefficient de variation (CV) constant de 0,2. Pour la distribution stochastique de  $M$ , nous avons pris une distribution normale avec une moyenne convertie de l'équation 7 et un coefficient de variation de 0,2 pour les classes d'âge 1+. Un CV de 0,2 appliqué à la mortalité des jeunes de l'année donnait une répartition très large et, souvent, de valeurs  $\lambda$  excessivement basses ou hautes. C'est pourquoi nous avons pris un CV de 0,1 pour représenter la stochasticité de la mortalité des jeunes de l'année, ce qui donne une répartition plus raisonnable des valeurs  $\lambda$  (van der Lee *et al.*, 2020). Nous avons transformé la distribution normale de chaque valeur de mortalité selon l'âge en distribution bêta majorée avec intervalles et paramètres uniques de répartition (figure 4, partie droite). Si le régime moyen de mortalité dépendait de la longueur, les valeurs de mortalité stochastique étaient indépendantes de la longueur stochastique selon l'âge. Nous avons gardé à cette fin le régime moyen de mortalité constant au fil des ans et les itérations présentaient une

variabilité aléatoire autour de la tendance moyenne au lieu d'une variation interannuelle du régime même de mortalité.

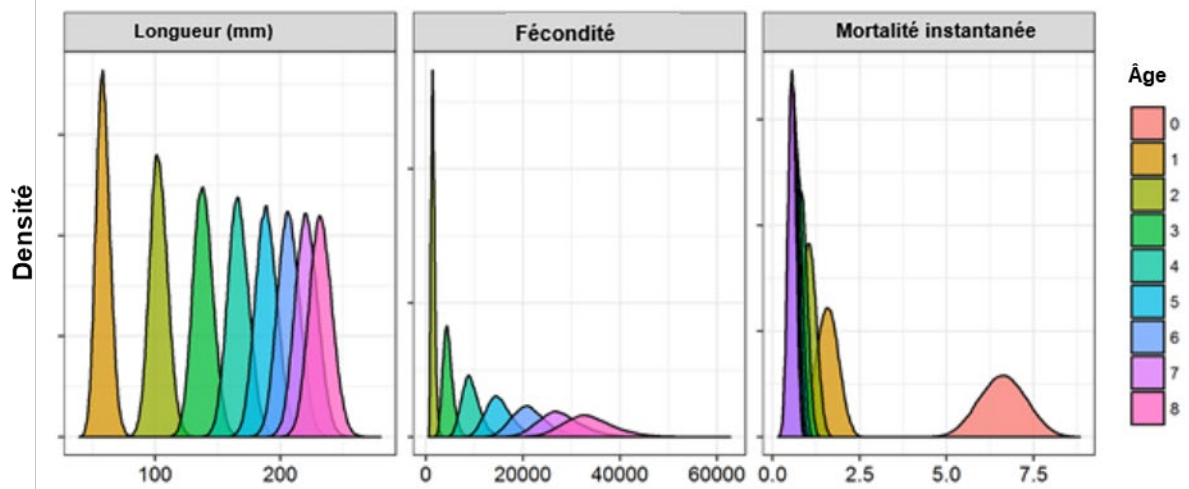


Figure 4. Nous avons intégré aux simulations du modèle des courbes de densité représentant les distributions probabilistes réalisées des paramètres stochastiques selon l'âge (longueur, fécondité et mortalité instantanée). Les valeurs de longueur et de fécondité venaient de distributions lognormales et la mortalité, d'une distribution bêta majorée. NOTE : L'âge est en progression le long de l'axe des x de gauche à droite pour la longueur et la fécondité, mais il décroît de gauche à droite dans le cas de la mortalité instantanée.

## Corrélation

Nous avons appliqué des structures de corrélation intraannuelle des individus à la croissance et à la mortalité, de sorte que les variables selon l'âge soient liées les unes aux autres selon l'ordre de grandeur du paramètre de corrélation,  $\rho$ . Dans chaque cas, nous avons employé une structure de corrélation AR(1) pour que les classes d'âge plus rapprochées soient plus en corrélation que les autres (par exemple,  $\rho$  entre les âges 1 et 2 correspondait à  $\rho^1$  et, entre les âges 1 et 8, à  $\rho^7$ ) :

$$cor_{ij} = \rho^{|j-i|}, \quad (9)$$

où  $i$  est la valeur en ligne et  $j$  la valeur en colonne dans la matrice de corrélation ( $cor$ ).

Nous avons prévu trois degrés de corrélation : indépendante (corrélation nulle,  $\rho = 0$ ), corrélation moyenne ( $\rho = 0,25$  pour la croissance et  $\rho = 0,5$  pour la mortalité) et corrélation forte ( $\rho = 0,5$  pour la croissance et  $\rho = 0,9$  pour la mortalité). Nous ignorions les valeurs réelles de corrélation intraannuelle entre les variables. Les valeurs choisies sont là pour représenter les éventuelles corrélations dans une démonstration des effets sur les résultats du modèle.

L'intégration de structures de stochasticité et de corrélation aux simulations du modèle a donné des répartitions uniques de taux de croissance de la population (figure 5). Comme la croissance démographique est un processus multiplicatif, la distribution des taux annuels de croissance de la population est lognormale. Le taux moyen à long terme de croissance démographique (moyenne géométrique sur 100 ans) est d'une distribution approximativement normale. L'effet d'une corrélation intraannuelle plus étroite entre les paramètres était une répartition plus large, l'écart-type augmentant avec l'étroitesse de la structure de corrélation en question. Le  $\log_e(sd)$  des distributions de taux annuel de croissance démographique s'établissait respectivement à 0,17, 0,22 et 0,29 pour l'indépendance et les corrélations moyenne et forte. Les écarts-types

des distributions de taux de croissance démographique à long terme étaient respectivement de 0,016, 0,022 et 0,030.

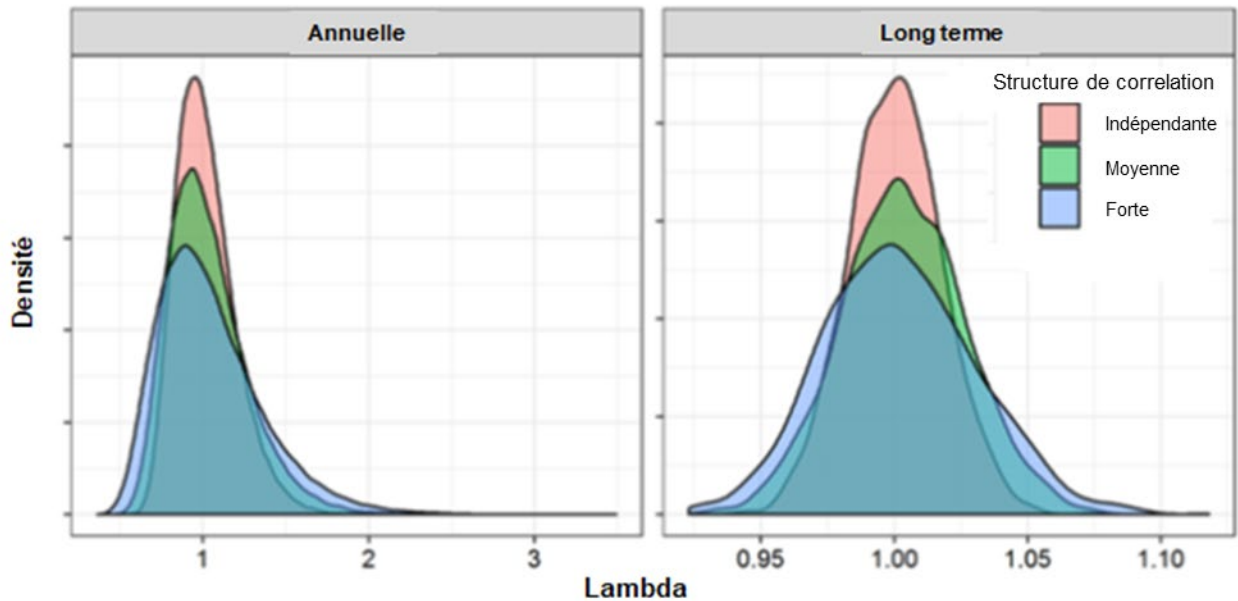


Figure 5. Courbes de densité des valeurs moyennes annuelles et à long terme de taux de croissance de la population ( $\lambda$ ) qui résultent d'une variation stochastique des valeurs des paramètres pour différents degrés de corrélation intraannuelle. Les valeurs annuelles représentent la répartition des valeurs lambda d'une année donnée. Les valeurs moyennes à long terme sont celles de la distribution de la moyenne géométrique des valeurs  $\lambda$  sur 100 ans. Ces répartition sont fondées sur une matrice avec un  $\lambda$  moyen de 1.

## ANALYSE DE SENSIBILITÉ

L'analyse de sensibilité des modèles matriciels de population permet d'établir l'incidence des variations des taux vitaux et des paramètres aux niveaux inférieurs sur le taux annuel de croissance de la population ( $\lambda$ ). Nous avons quantifié la sensibilité en estimant des valeurs d'élasticité décrivant la variation proportionnelle de  $\lambda$  après une perturbation proportionnelle d'un taux vital ( $v$ ). Nous calculons les valeurs d'élasticité ( $\epsilon_v$ ) par dérivées partielles à l'échelle de  $\lambda$  pour le taux vital étudié :

$$\epsilon_v = \frac{v}{\lambda} \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} \frac{\partial a_{i,j}}{\partial v}, \quad (10)$$

où  $a_{ij}$  est l'élément de la matrice de projection à la ligne  $i$  et à la colonne  $j$ .

Nous avons tenu compte de la variation des paramètres du modèle pour juger des effets sur la population en réaction aux perturbations démographiques (voir Vélez-Espino et Koops, 2007). Par simulation informatique, nous avons :

- i) produit 50 000 matrices avec des paramètres stochastiques ( $L_t$ ,  $f_t$  et  $\sigma_t$ ) tirés des distributions ci-dessus à l'aide d'une structure de forte corrélation;
- ii) calculé  $\epsilon_v$  de  $\lambda$  pour  $\sigma_t$  et  $f_t$  dans chaque matrice;
- iii) estimé les valeurs moyennes d'élasticité stochastique et leurs intervalles de confiance à 95 %;
- iv) repris les étapes i à iii pour les matrices avec  $\lambda$  à 0,92, 1, 1,15 et 1,67.

---

## EFFORT DE RÉTABLISSEMENT ET DOMMAGES ADMISSIBLES

Nous avons évalué les dommages admissibles et l'effort minimal requis de rétablissement avec un cadre démographique emprunté à Vélez-Espino et Koops (2009). L'effort de rétablissement se définit comme l'amélioration minimale d'un taux vital permettant à une population d'amorcer son rétablissement. Les dommages admissibles sont les dommages maximaux à une population (pour une diminution d'un taux vital) qui n'empêchera pas le rétablissement de cette population. Il y a effort de rétablissement dans une population avec un  $\lambda$  initial inférieur à l'unité. Il y a dommages admissibles dans une population avec un  $\lambda$  initial supérieur à l'unité. Nous présentons des estimations de dommages chroniques et temporaires admissibles. Il y a dommages chroniques en cas de dégradation permanente d'un taux vital et dommages temporaires lorsqu'un épisode circonscrit (temporaire) de mortalité influe sur un ou plusieurs stades biologiques.

Nous avons estimé analytiquement l'effort de rétablissement ( $\psi_v$ ) et les dommages chroniques admissibles ( $\tau_v$ ) :

$$\psi_v \text{ ou } \tau_v = \left(\frac{1}{\varepsilon_v}\right) \left(\frac{1-\lambda}{\lambda}\right), \quad (11)$$

où  $\varepsilon_v$  est l'élasticité du taux vital  $v$  et  $\lambda$ , le taux initial de croissance de la population. Si les efforts de rétablissement ou les dommages influent sur plusieurs taux vitaux, nous les calculons en sommant les valeurs d'élasticité ( $\varepsilon_v$ ) des divers taux vitaux avant toute inclusion à l'équation 11.

Nous avons modélisé de la manière suivante les effets de dommages temporaires :

- i) nous avons produit des matrices annuelles de projection sur 10 ans en générant aléatoirement les valeurs des paramètres comme dans l'analyse de sensibilité;
- ii) nous avons réduit la survie pour un ou l'ensemble des stades dans la première matrice aléatoire en simulant une disparition ponctuelle d'individus;
- iii) nous avons comparé sur la période considérée les valeurs moyennes de taux de croissance démographique avec et sans disparition;
- iv) nous avons repris cette simulation 1 000 fois pour créer une distribution des variations de taux de croissance démographique par disparition;
- v) nous avons examiné des taux de disparition (nombre d'individus en proportion de l'abondance de population totale) de 0,01 à 0,99 (ensemble des sujets) avec un incrément de 0,01.

Nous avons défini les dommages temporaires admissibles comme la disparition ponctuelle d'individus à un horizon de 10 ans sans diminution du taux moyen de croissance démographique sur cette période pour plus qu'un nombre préétabli (voir Résultats). Nous jugions que le taux de croissance démographique était « réduit » là où la limite inférieure d'intervalle de confiance de la distribution des différences de taux de croissance avant et après la disparition dépassait la quantité désignée.

## OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

### Abondance : population minimale viable (PMV)

Nous avons employé la notion de viabilité de population pour dégager des objectifs possibles de rétablissement des crapets sac-à-lait. Cette viabilité est liée avec la notion de population minimale viable (PMV, Shaffer, 1981). Elle est définie comme la taille minimale de population adulte qui donne une probabilité souhaitée de persistance sur 100 ans (environ 22 générations dans le cas des crapets sac-à-lait). Comme la croissance de la population n'est pas durable

---

dans le temps, nous avons simulé la probabilité de persistance pour une population stable à long terme,  $\lambda_1$ .

Voici d'importants éléments d'une analyse de viabilité de population : choix de la période de calcul de la persistance, gravité et probabilité d'un événement catastrophique et seuil de quasi-extinction en deçà duquel une population est jugée non viable. Le choix de la période est arbitraire et sans justification biologique, mais un horizon de 100 ans paraît raisonnable pour les décisions de gestion. Nous ignorons la fréquence et la gravité des événements catastrophiques dont peuvent être victimes les populations de crapets sac-à-lait. Par méta-analyse, Reed *et al.* (2003) ont estimé que, dans les populations de vertébrés, les événements catastrophiques qui faisaient au moins baisser de moitié la taille de la population en un an étaient d'une fréquence de 14 % par génération en moyenne. Cette valeur repère a été retenue pour nos simulations de PMV. La quasi-extinction est due aux facteurs conjugués des effets Allee, de la stochasticité démographique et de la dépression de consanguinité (Lande, 1988; Morris et Doak, 2002), lesquels mènent une population à l'extinction une fois le seuil franchi. Nous nous reportons au seuil de quasi-extinction comme hypothèse simplificatrice, ce qui permet de tenir compte des effets en question sans les inclure expressément dans le modèle de simulation, ce qui exigerait un certain nombre d'hypothèses invérifiables et des temps multipliés de calcul (Morris et Doak, 2002). La valeur de ce seuil ne peut se mesurer empiriquement, et nous avons pris le chiffre de 50 adultes comme approximation raisonnable (Morris et Doak, 2002).

Nous avons estimé les objectifs de rétablissement de la manière suivante :

- i) nous avons produit 100 000 matrices de projection en tirant aléatoirement les taux vitaux comme dans l'analyse de sensibilité de la population et en nous fondant sur un taux de croissance  $\lambda = 1$  en moyenne géométrique;
- ii) nous avons procédé aux simulations individuelles en tirant au hasard des matrices de projection, en projetant la population avec diverses valeurs initiales de densité de population adulte sur 100 ans et en tenant compte de l'incidence de catastrophes aléatoires;
- iii) nous avons simulé des catastrophes pour une probabilité préétablie d'occurrence et pour une perte de 50 % d'abondance de population totale;
- iv) nous avons répété les simulations 1 000 fois et dénombré les extinctions (lorsque la population adulte tombait sous le seuil de quasi-extinction);
- v) nous avons répété le processus en 10 reprises indépendantes et, avec les réalisations, nous avons produit une fonction de distribution cumulative de la probabilité d'extinction;
- vi) nous avons répété les simulations pour une probabilité de catastrophe de 0,10 ou 0,15 par génération.

À partir de ces simulations, nous avons calculé le nombre minimal d'adultes nécessaire pour la probabilité souhaitée de persistance (voir les résultats) sur 100 ans (PMV). Nous avons repris l'analyse de population minimale viable pour chaque niveau de corrélation des paramètres stochastiques.

### **Habitat : superficie minimale pour une population viable (SMPV)**

Suivant Vélez-Espino *et al.* (2010) et Young et Koops (2014), nous avons estimé la superficie minimale pour une population viable (SMPV) comme quantification du premier ordre de la valeur d'habitat nécessaire à une population viable. Le calcul est le suivant :

$$SMPV = \sum_{t=0}^{t_{max}} PMV_t \cdot SNI_t, \quad (12)$$

Où  $PMV_t$  est le nombre minimal d'individus requis par âge pour la probabilité souhaitée de pérennité sur 100 ans, dans une estimation pour l'objectif de rétablissement, et où  $SNI_t$  est la superficie nécessaire par individu (SNI) d'âge  $t$  (Minns, 2003). Nous avons réparti les individus entre les classes de stade selon la distribution stable des stades, laquelle est représentée par le vecteur propre droit dominant ( $w$ ) de la matrice de projection moyenne pour  $\lambda = 1$  ( $Aw = \lambda w$ ) (de Kroon *et al.*, 1986, tableau 2). Nous avons estimé  $SNI_t$  en prenant l'inverse de la densité ( $SNI_t = 1/D_t$ ). Nous avons constaté que la densité de communauté des poissons (nombre.ha<sup>-1</sup>) était liée au poids moyen  $W$  (g), des membres de la communauté (Randall *et al.*, 1995) :

$$D = a_D W^{b_D}, \quad (13)$$

où  $a_D = 30\ 200$  et  $b_D = -1,01$  dans un environnement lentique. Nous avons estimé initialement cette valeur allométrique en nous fondant sur des estimations communautaires de densité et de poids, mais nous l'avons appliquée ici à des estimations par âge de la densité des crapets sac-à-lait. Ainsi, les valeurs de SMPV dégagées à l'aide de ces paramètres donnent des estimations de l'habitat exclusif nécessaire aux crapets sac-à-lait. En milieu naturel, l'interaction avec d'autres espèces accroîtra les besoins spatiaux des individus de cette espèce. Nous avons également formulé une relation de densité à partir des données de densité propres aux crapets sac-à-lait. Nous disposons d'estimations de moyenne et d'erreur pour la densité de population et la biomasse de cette espèce grâce aux données de 60 lacs de Floride (Willis *et al.*, 2009). Nous avons supposé que la densité de l'espèce suivait la même pente que la relation de Randall *et al.* (1995). Nous avons estimé de nouvelles valeurs à l'origine pour représenter les relations de densité maximale et moyenne dans des estimations supplémentaires de superficie minimale pour une population viable. Nous avons estimé la densité maximale par le 90<sup>e</sup> percentile des données de densité (dans une distribution supposée normale), ainsi que la densité moyenne par la moyenne. Les estimations de SMPV de densité maximale représentent l'aire minimale requise pour une population de crapets sac-à-lait. Les estimations correspondantes de densité moyenne représentent la superficie moyenne nécessaire à une population type de ces crapets. Comme les données de densité disponibles venaient de lacs et de populations de Floride à des latitudes plus méridionales, la productivité de l'espèce devrait se révéler supérieure à celle des populations des Grands Lacs (Schlesinger et Regier, 1982). Les valeurs obtenues de superficie minimale pour une population viable constitueront probablement une sous-estimation pour ces mêmes populations des Grands Lacs.

Tableau 2. Répartition entre les stades des modèles matriciels à structure par âge des crapets sac-à-lait

Âge	Proportion de la population
0	0,9964
1	0,0084
2	0,00051
3	0,00015
4	0,00005
5	0,00002
6	0,000007
7	0,000003
8	0,000001

Les besoins d'espace d'une cohorte varieront dans le temps selon la fonction de croissance et le régime de mortalité qui entrent en jeu (Young et Koops, 2014). De plus, les besoins spatiaux



---

d'un niveau de population dépendront des besoins en habitat propres à l'espèce et de la façon dont les diverses cohortes entrent en interaction (nature des classes d'âge qui se partagent l'habitat). Nous avons intégré la variation temporelle des besoins spatiaux de niveau de population aux estimations de SMPV en calculant l'espace dont a besoin quotidiennement une cohorte, en sommant les valeurs journalières au niveau des stades et en prenant les valeurs annuelles maximales pour représenter la superficie minimale d'une population viable.

Nous avons estimé le besoin quotidien d'espace d'une cohorte en calculant d'abord les valeurs quotidiennes de longueur selon l'âge (équation 3). Après conversion en poids selon l'âge (équation 4), nous avons estimé le besoin quotidien d'espace par individu ( $SNI_d$ ) en prenant l'inverse de la densité (équation 13). Nous avons tiré les valeurs quotidiennes d'abondance de population ( $PMV_d$ ) des estimations de population minimale viable selon l'âge et du régime de mortalité (équation 7). Le besoin quotidien d'espace ( $SMPV_d$ ) d'une cohorte était alors le produit des valeurs  $SNI_d$  et  $PMV_d$ .

Nous avons récapitulé les valeurs  $SMPV_d$  au niveau des stades ( $SMPV_s$ ) en sommant les  $SMPV_{d,t}$  selon l'âge chaque jour (du jour 1 à 365, le jour 1 étant le jour « anniversaire » des sujets), et nous avons pris par stade la valeur de SMPV en valeur maximale sur l'année. Les valeurs sont présentées pour chaque stade biologique (jeunes de l'année, juvéniles et adultes) dans un habitat exclusif au stade en question. Comme il n'y a pas nécessairement de différence entre l'habitat des juvéniles et l'habitat des adultes chez les crapets sac-à-lait (Burrige *et al.*, 2020), nous avons produit des estimations d'habitat à l'âge 1+ en supposant que l'habitat était partagé par les juvéniles et les adultes. Enfin, nous avons estimé la superficie minimale pour une population viable en supposant un partage de l'habitat par l'ensemble des classes d'âge. Comme les courbes de croissance et de mortalité sont par âge, les valeurs selon le stade ne s'additionneront pas nécessairement ( $SMPC_J + SMPV_A \neq SMPV_{1+}$ ). Nous estimons les besoins d'habitat au niveau de la population, car les valeurs sommées des besoins d'habitat propres aux différents stades sont jugées indépendantes.

## RÉSULTATS

### ANALYSE DE SENSIBILITÉ

Les diverses structures de corrélation servant aux estimations de sensibilité stochastique ont donné des valeurs d'élasticité homogènes; nous présentons par souci de simplicité les seules valeurs estimées dans la structure de forte corrélation, car ce sont les estimations les plus prudentes des dommages admissibles. Le taux de croissance démographique des crapets sac-à-lait était des plus sensibles au taux de survie des préadultes (jeunes de l'année et sujets d'âge 1) et l'élasticité diminuait avec l'âge (figure 6). Les valeurs moyennes supérieures de  $\lambda$  donnaient plus d'élasticité chez les plus jeunes et moins chez les plus âgés. En sommation au niveau des stades, le taux de croissance démographique était principalement sensible à la survie des adultes à cause de la durée du stade adulte (tableau 3), sauf pour  $\lambda_{max}$  où la population était plus sensible à la survie des juvéniles.

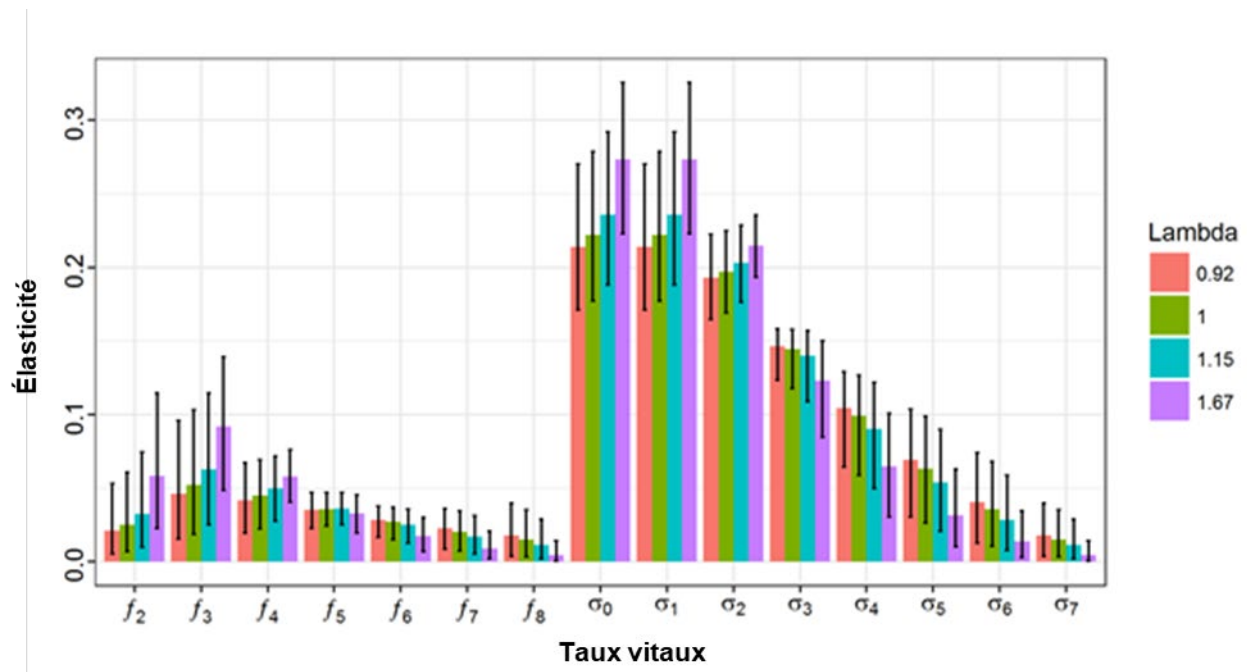


Figure 6. Résultats de l'analyse de sensibilité stochastique du taux de croissance démographique des crapets sac-à-lait ( $\lambda$ ) à la perturbation des taux vitaux (survie ( $\sigma$ ) et fécondité ( $f$ )) selon l'âge. Nous présentons les résultats en valeurs d'élasticité ( $\epsilon v$ ) (intervalles de confiance en moyenne, maximum et minimum). Nous les estimons pour diverses valeurs de  $\lambda$ , soit respectivement le minimum, la valeur à l'équilibre, la moyenne et le maximum.

## EFFORT DE RÉTABLISSEMENT ET DOMMAGES ADMISSIBLES

### Effort de rétablissement et dommages chroniques admissibles

Nous présentons des estimations d'effort de rétablissement et de dommages admissibles pour un éventail de taux de croissance démographique, le but étant de faire voir une diversité de conséquences possibles de l'influence humaine sur les populations de crapets sac-à-lait. Les taux réalisés de croissance des populations naturelles différeront probablement de ces estimations, mais celles-ci peuvent nous guider dans la gestion des dommages causés (ou de l'effort de rétablissement) dans les populations dont les taux de croissance se situent dans la plage de notre évaluation. Nous présentons nos estimations d'effort de rétablissement pour une population dont le taux de décroissance est de 70 % sur trois générations ( $\lambda = 0,92$ ), ce qui représente une décroissance minimale moyenne à prévoir à long terme pour une population en voie de disparition. Nous produisons également des estimations pour une population qui croît à un taux « moyen » ( $\lambda = 1,15$ ), ce qui correspond à une population en rétablissement qui progresse à un rythme raisonnable. Enfin, nos estimations portent sur une population qui croît à un taux maximal ( $\lambda = 1,67$ ). Il s'agit là d'une population de faible densité qui peut compter sur un excédent de ressources. Il est peu probable qu'on ait là une population pouvant conserver ce rythme de progression en milieu naturel sur une longue période.

Nos estimations d'effort de rétablissement et de dommages chroniques admissibles (tableau 4) reposent sur les limites inférieure et supérieure d'intervalle de confiance pour les valeurs d'élasticité par stade d'analyses respectives de sensibilité stochastique à caractère prudent. Les valeurs représentent la variation proportionnelle de taux vitaux donnant  $\lambda = 1$ . Les valeurs inférieures à l'unité indiquent un manque d'incidence important des dommages sur le taux vital

en question si tous les autres éléments sont constants pour un niveau donné de croissance de la population.

Tableau 3. Résumé de l'analyse de sensibilité stochastique du taux de croissance démographique des crapets sac-à-lait ( $\lambda$ ) à une perturbation des taux vitaux selon le stade [jeunes de l'année ( $y$ ), juvéniles ( $j$ ) et adultes ( $a$ )] pour la survie ( $\sigma$ ) et la fécondité ( $f$ ). Les résultats se présentent en valeurs d'élasticité ( $\epsilon_v$ ) (intervalles de confiance en moyenne, minimum et maximum). Ils ont été estimés pour diverses valeurs de  $\lambda$ .

Taux de croissance de la population ( $\lambda$ )		Estimation	Élasticité			
			$\sigma_y$	$\sigma_j$	$\sigma_a$	$f$
Minimum	0,916	Moyenne	0,214	0,310	0,476	0,214
		IC min.	0,177	0,262	0,332	0,177
		IC max.	0,270	0,380	0,575	0,270
Valeur à l'équilibre	1	Moyenne	0,222	0,320	0,458	0,222
		IC min.	0,177	0,262	0,332	0,177
		IC max.	0,279	0,389	0,561	0,279
Moyen	1,152	Moyenne	0,235	0,337	0,428	0,235
		IC min.	0,188	0,276	0,305	0,188
		IC max.	0,292	0,403	0,535	0,292
Maximum	1,671	Moyenne	0,273	0,380	0,347	0,273
		IC min.	0,223	0,322	0,241	0,223
		IC max.	0,326	0,434	0,456	0,326

Tableau 4. Résumé des estimations d'effort de rétablissement et de dommages chroniques admissibles aux taux vitaux individuels des crapets sac-à-lait. L'effort de rétablissement et les dommages admissibles visent des populations dont le taux de croissance démographique est respectivement inférieur et supérieur à l'unité. Les valeurs d'effort de rétablissement représentent l'augmentation proportionnelle minimale des taux vitaux individuels qui peut mettre fin à la décroissance de la population. Les valeurs de dommages chroniques admissibles représentent la diminution proportionnelle maximale des taux vitaux individuels qui ne nuit pas au rétablissement de la population. Nous estimons les valeurs en prenant la limite inférieure (effort de rétablissement) ou supérieure (dommages chroniques admissibles) d'intervalle de confiance des valeurs d'élasticité des taux vitaux (tableau 3).

Taux de croissance de la population ( $\lambda$ )	Taux de croissance		Taux vital			
	$\sigma_y$	$\sigma_j$	$\sigma_a$	$\sigma_{1+}$	$\sigma$	$f$
<b>Effort de rétablissement</b>						
0,916	0,538	0,363	0,264	0,126	0,092	0,538
<b>Dommages admissibles</b>						
1,152	-0,452	-0,328	-0,247	-0,163	-0,132	-0,452
1,671	-1,233	-0,925	-0,881	-0,517	-0,401	-1,233

Nous estimons l'effort de rétablissement et les dommages admissibles pour les taux vitaux selon le stade (survie et fécondité des jeunes de l'année, des juvéniles et des adultes). Les variations de survie de toutes les classes d'âge ( $\sigma$ ) et des classes d'âge 1 et supérieures ( $\sigma_{1+}$ ) comme stades pris individuellement (plus particulièrement les juvéniles et les adultes) pourraient ne pas être touchées indépendamment.

---

Dans leur taux de survie, les crapets sac-à-lait étaient touchés au plus haut point par les dommages ou l'effort de rétablissement lorsque tous les stades biologiques étaient influencés simultanément; l'incidence était presque aussi grande dans le cas de l'âge 1+. L'incidence des dommages sur la survie des jeunes de l'année était moindre que les effets sur les autres stades biologiques dans le cas des dommages appliqués au niveau des stades. Cela tient à la durée relative du stade biologique en question (1 an), la croissance démographique des crapets étant des plus sensibles à la survie des jeunes de l'année (figure 5) en cas de perturbations selon l'âge.

Pour examiner plus avant l'incidence des dommages sur les populations de l'espèce, nous avons soumis les populations à des simulations pour divers niveaux de dommages. Nous avons commencé par une population dont le  $\lambda$  était de 1,15. Nous avons appliqué les dommages (nombre de décès par tranche de 100 individus et par an) aux divers stades biologiques (jeunes de l'année, sujets d'âge 1+ et ensemble des classes d'âge) et estimé la probabilité de décroissance démographique ( $\lambda < 1$ ) par an et à long terme. Les dommages en question variaient de 1 à 95 décès pour 100 individus. Les dommages décrits en simulation s'ajoutaient aux taux moyens de mortalité naturelle d'une population sans dommages et ne tenaient pas compte de la dépendance à l'égard de la densité. Les estimations représentent probablement, par conséquent, le pire scénario parce qu'une dépendance compensatrice à l'égard de la densité n'entre pas en ligne de compte. La chose pourrait être d'une importance particulière dans le cas des dommages causés aux jeunes de l'année.

Nous avons produit des matrices de projection pour 1 000 répliques sur 100 ans comme pour l'analyse de sensibilité dans une structure de forte corrélation. Nous avons calculé le  $\lambda$  de chaque matrice de projection et la moyenne géométrique des valeurs lambda de chaque réplique sur 100 ans. La proportion de toutes les valeurs  $\lambda$  inférieures à l'unité donne une estimation de la probabilité annuelle de décroissance pour différents niveaux de dommages. La proportion correspondante de valeurs  $\lambda$  moyennes de moins de 1 permet d'estimer la probabilité à long terme (sur 100 ans) de décroissance démographique pour la quantité donnée de variabilité intégrée à la simulation à la valeur initiale de  $\lambda$ .

Nous comparons les distributions de probabilité annuelle et à long terme (figure 7) pour une population sans dommages ( $\lambda = 1,15$ ) et une population subissant les dommages maximaux admissibles (14 décès pour 100 sujets). Les répartitions de  $\lambda$  en valeur annuelle sont larges et vont environ de  $< 0,5$  à  $> 2,5$  avec des valeurs décalées à gauche de la population avec dommages. Les répartitions à long terme sont bien plus étroites. La population sans dommages avec  $\lambda$  moyen = 1,15 présentait des valeurs de taux de croissance de 1,04 à 1,22 et la population avec dommages et  $\lambda$  moyen  $\approx 1$ , des valeurs de 0,91 à 1,12; il y avait 423 valeurs lambda moyennes supérieures à l'unité. Ainsi, bien que le taux moyen prévu de croissance démographique soit d'environ 1, les chances étaient de 42 % que la population connaisse une décroissance.

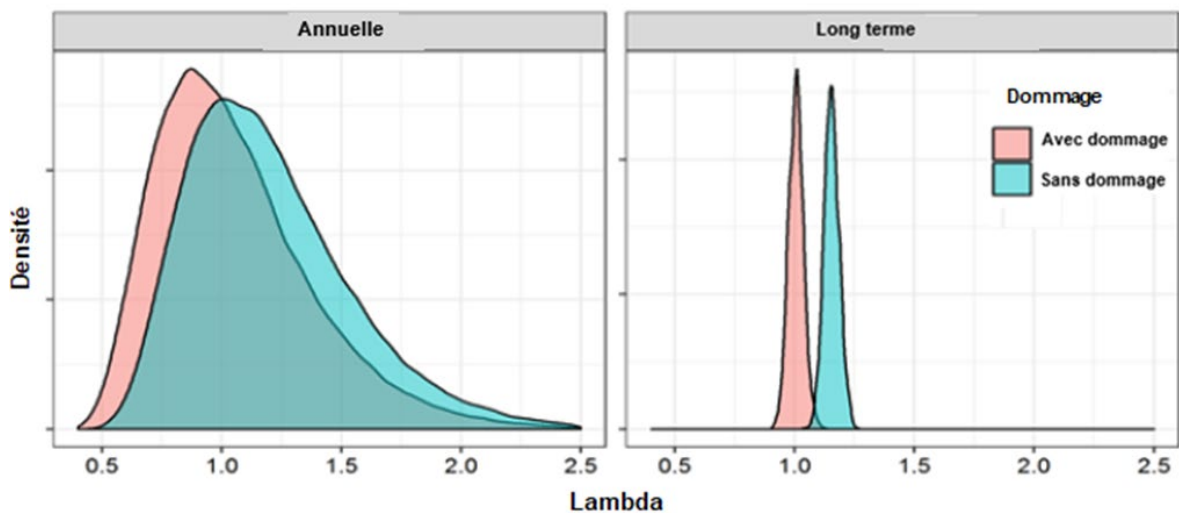


Figure 7. Distributions de lambda en valeur annuelle et à long terme (moyenne géométrique sur 100 ans) pour une population de crapets sac-à-lait sans dommages ( $\lambda$  moyen = 1,15) et une population correspondante avec dommages (dommages maximaux admissibles;  $\lambda$  moyen  $\approx$  1).

Si nous étendons l'analyse à d'autres niveaux de dommages à divers biologiques (jeunes de l'année, âge 1+ et ensemble des classes d'âge), nous pouvons voir la probabilité de décroissance démographique (figure 8). À partir de cette figure, nous pouvons déterminer le risque (en probabilité de décroissance) lié aux taux de mortalité des sujets en valeur annuelle et à long terme (sur 100 ans). La probabilité d'observation en valeur annuelle d'une décroissance d'une population sans dommages ( $\lambda = 1,15$ ) était de 33 %, mais la probabilité correspondante d'observation sur 100 ans était nulle. Le risque de décroissance s'élève avec le niveau des dommages. À long terme, la probabilité de décroissance est de plus de 50 % après 13 décès pour 100 sujets par an dans toutes les classes d'âge, de 17 pour les classes d'âge 1+ et de 47 pour les jeunes de l'année. Les valeurs atteignent 100 % avec une mortalité de 23, de 28 et de 66 pour 100 sujets, respectivement.

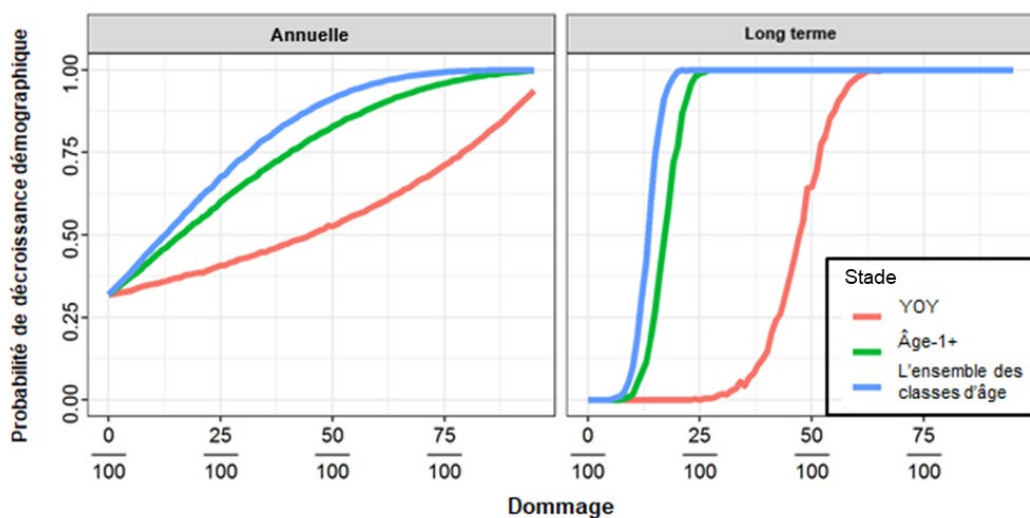


Figure 8. Probabilité de décroissance démographique des crapets sac-à-lait ( $\lambda < 1$ ) en valeur annuelle et à long terme (moyenne géométrique sur 100 ans) après des niveaux croissants de dommages pour le taux de survie des jeunes de l'année, des sujets d'âge 1+ et de l'ensemble des classes d'âge.

## Dommmages temporaires admissibles

Nous pouvons dégager de la figure 9 les dommages temporaires admissibles (disparition ponctuelle admissible survenant le plus fréquemment aux 10 ans) en déterminant en pourcentage la disparition liée à une baisse acceptable du taux de croissance de la population pendant la période considérée (suivant la courbe du stade biologique victime de disparition). Ces dommages peuvent varier selon le taux de croissance démographique; une population en croissance pourra soutenir une plus grande perte par disparition sans entrer en décroissance si on la compare à une population stable. La figure présente les taux de disparition (en proportion de la population). Le nombre absolu d'individus en cause peut aussi faire l'objet d'un calcul déterministe (où on ne tient pas compte de la variation environnementale), compte tenu de l'abondance de la population ( $N_0$ ), de la variation acceptable du taux moyen de croissance démographique ( $\Delta\lambda$ ) et du taux de survie de la classe d'âge  $t$  ( $\sigma_t$ ) :

$$h_j = \Delta\lambda N_0 \sigma_t . \quad (14)$$

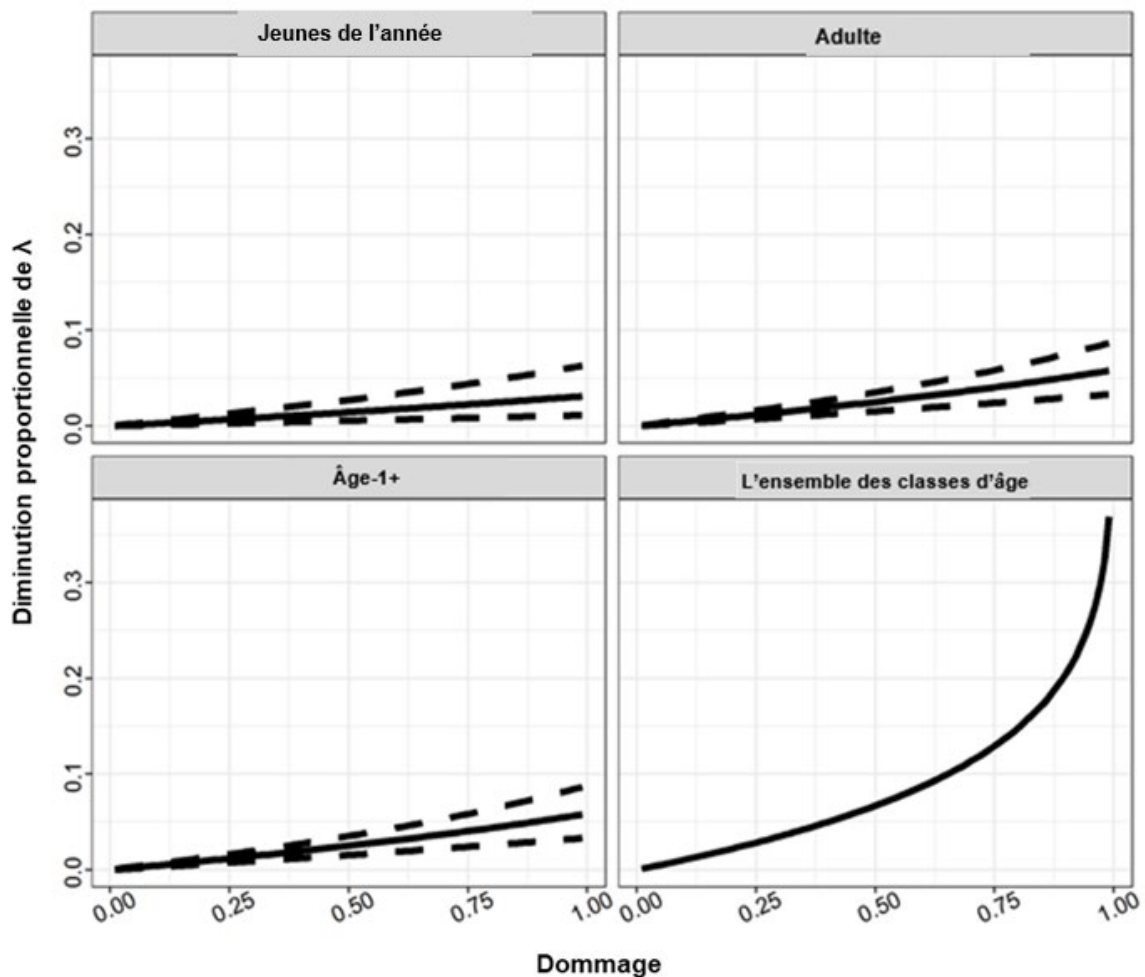


Figure 9. Taux moyen de croissance de la population en fonction de niveaux croissants de dommages temporaires (dans une simulation de disparition ponctuelle d'individus) influant sur un ou des stades déterminés. Le trait uni représente l'incidence moyenne et la ligne tiretée, les intervalles de confiance à 95 %. Les simulations faisaient intervenir un  $\lambda$  initial de 1,15.

## OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

### Abondance : population minimale viable (PMV)

La probabilité d'extinction ( $P[ext.]$ ) diminue comme fonction de puissance de la taille de la population adulte ( $N_a$ ) (figure 10). Nous avons ajusté des fonctions de la forme  $P[ext.] = \alpha_{PMV} N_a^{\beta_{PMV}}$ , dans un traitement par les moindres carrés non linéaires, selon les probabilités prédites d'extinction dans chaque combinaison de seuil de quasi-extinction et de taux de catastrophe et pour trois degrés de corrélation des paramètres stochastiques (tableau 5). Remaniées, ces équations permettent d'estimer un objectif minimal de rétablissement pour une probabilité souhaitée de persistance (pérennité) sur 100 ans et pour des critères préétablis de population, de catastrophe et de quasi-extinction. Au moment de choisir des objectifs de rétablissement, nous devons mettre en équilibre les risques par probabilité d'extinction et les coûts à supporter pour atteindre une cible supérieure (effort et temps accrus de rétablissement, etc.). Nous présentons des valeurs cibles de rétablissement pour un risque d'extinction de 5 % et de 1 %, pour les critères de simulation de populations victimes par génération d'un taux de catastrophe de 0,1 et 0,15 et pour un seuil de quasi-extinction de 50 adultes (tableau 6). Il est possible d'estimer des cibles supplémentaires pour des risques différents d'extinction en prenant les relations fonctionnelles (tableau 5) et une répartition stable entre les stades biologiques (tableau 2).

*Tableau 5. Valeurs des paramètres pour les relations de probabilité d'extinction ( $P[ext.] = \alpha_{PMV} N_a^{\beta_{PMV}}$ ) servant à l'estimation de population minimale viable (PMV, tableau 6). Nous avons ajusté ces relations pour des simulations faisant intervenir un seuil de quasi-extinction de 50 adultes, des probabilités de catastrophe de 0,10 et 0,15 par génération et trois degrés de corrélation intraannuelle entre les paramètres stochastiques.*

Taux de catastrophe	Structure de corrélation	$A_{PMV}$	$B_{PMV}$
0,10	Indépendante	238,388	-1,307
	Corrélation moyenne	82,473	-0,961
	Corrélation forte	64,121	-0,729
0,15	Indépendante	128,697	-1,082
	Corrélation moyenne	74,382	-0,854
	Corrélation forte	131,090	-0,737

Les estimations de population minimale viable étaient sensibles au choix du risque d'extinction, de la probabilité de catastrophe et de la structure de corrélation. Les valeurs de PMV des adultes variaient de 651 à 383 291 selon le risque et les critères de simulation choisis (tableau 6). Dans des estimations de PMV plus prudentes, nous retenons une probabilité de catastrophe de 0,15 par génération et un risque d'extinction de 1 % sur 100 ans, mais le degré de corrélation intraannuelle entre les paramètres de cycle de vie demeure incertain. Les estimations de PMV variaient de 6 302 à 383 291 par la seule variation du degré de corrélation intraannuelle. Cette variation est probable à cause de la plage plus étendue de valeurs  $\lambda$  par le choix de la corrélation intraannuelle entre les paramètres (figure 5). Cela augmente la probabilité de décroissance démographique par stochasticité environnementale (mauvaises années) et donc le risque d'extinction de la population. Nous ne connaissons pas le degré de

corrélation entre les paramètres pour les populations de crapets sac-à-lait. Cet aspect devra être examiné plus avant dans de futures recherches.

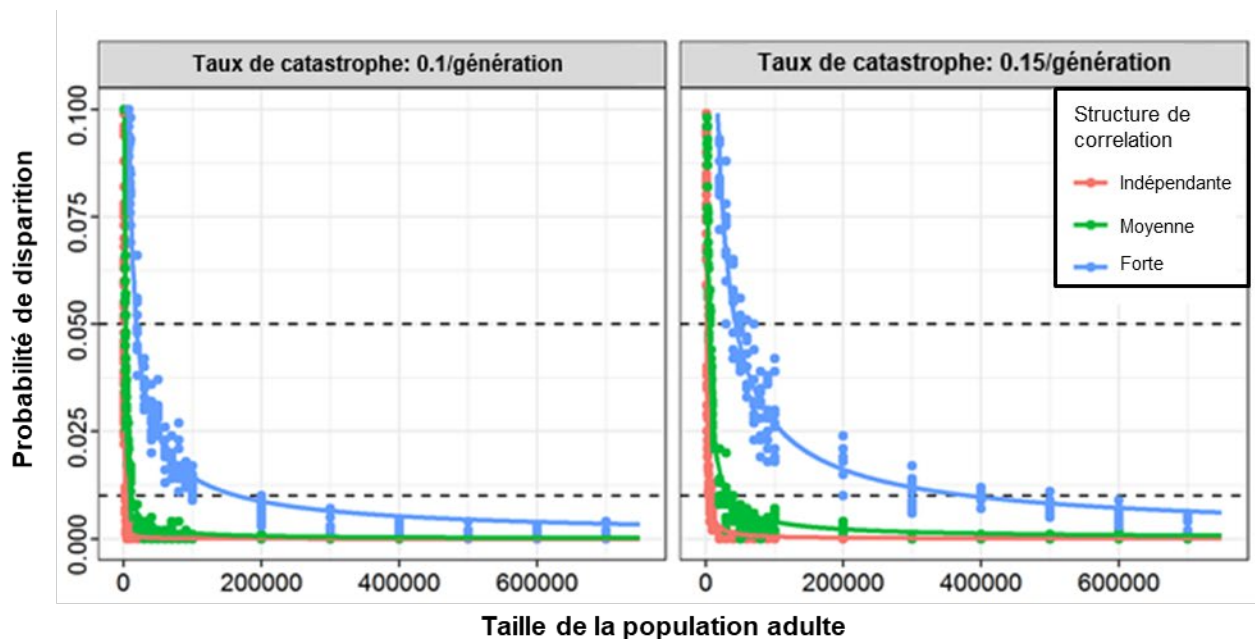


Figure 10. Probabilité de disparition dans les simulations d'objectifs de rétablissement. Nous présentons les résultats de scénarios de population minimale viable pour des probabilités de catastrophe de 0,1 et 0,15 par génération, un seuil de quasi-extinction de 50 adultes et trois degrés de corrélation intraannuelle entre les paramètres stochastiques.

Tableau 6. Estimations de population minimale viable (PMV) par stade biologique des crapets sac-à-lait pour deux probabilités d'extinction ( $P[ext.]$ ). Nous présentons les résultats de scénarios de simulation de PMV pour un seuil de quasi-extinction de 50 adultes, des probabilités de catastrophe de 0,1 et 0,15 par génération et trois degrés de corrélation intraannuelle entre les paramètres stochastiques.

Taux de catastrophe	Structure de corrélation	Stade	PMV	
			$P[ext.] = 5\%$	$P[ext.] = 1\%$
0,10	Indépendante	Jeunes de l'année	1 912 136	6 549 606
		Juveniles	2 880	9 866
		Adultes	651	2 231
	Corrélation moyenne	Jeunes de l'année	6 519 591	34 774 140
		Juveniles	9 821	52 384
		Adultes	2 221	11 846
	Corrélation forte	Jeunes de l'année	53 551 810	486 471 350
		Juveniles	80 671	732 829
		Adultes	18 242	165 717
0,15	Indépendante	Jeunes de l'année	4 177 508	18 498 704
		Juveniles	6 293	27 867
		Adultes	1 423	6 302



Taux de catastrophe	Structure de corrélation	Stade	PMV	
			$P[ext] = 5 \%$	$P[ext] = 1 \%$
0,15	Corrélation moyenne	Jeunes de l'année	15 224 284	100 229 918
		Juveniles	22 934	150 988
		Adultes	5 186	34 143
	Corrélation forte	Jeunes de l'année	126 881 420	1 125 172 287
		Juveniles	191 136	1 694 978
		Adultes	43 222	383 291

### Habitat : superficie minimale pour une population viable (SMPV)

Les besoins d'espace d'une cohorte augmentent jusqu'à l'âge 2,06 et diminuent par la suite (figure 11). Les tendances quotidiennes des besoins spatiaux par stade varient selon les stades biologiques (figure 12). Il y a maximisation des besoins en habitat exclusif des jeunes de l'année et des juvéniles en fin d'année et des adultes en début d'année (tableau 7). En cas de partage de l'habitat par les juvéniles et les adultes (sujets d'âge 1+), les besoins spatiaux culminent au début de l'année. En cas de partage de l'habitat par toutes les classes d'âge, les besoins d'espace sont maximaux au jour 215.

Nous avons établi les estimations de SMPV dans des simulations en faisant intervenir un seuil de quasi-extinction de 50 adultes, des probabilités de catastrophe de 0,1 et 0,15 par génération, un risque d'extinction de 5 % ou de 1 % sur 100 ans et trois degrés de corrélation intraannuelle entre les paramètres selon l'âge (tableau 8).

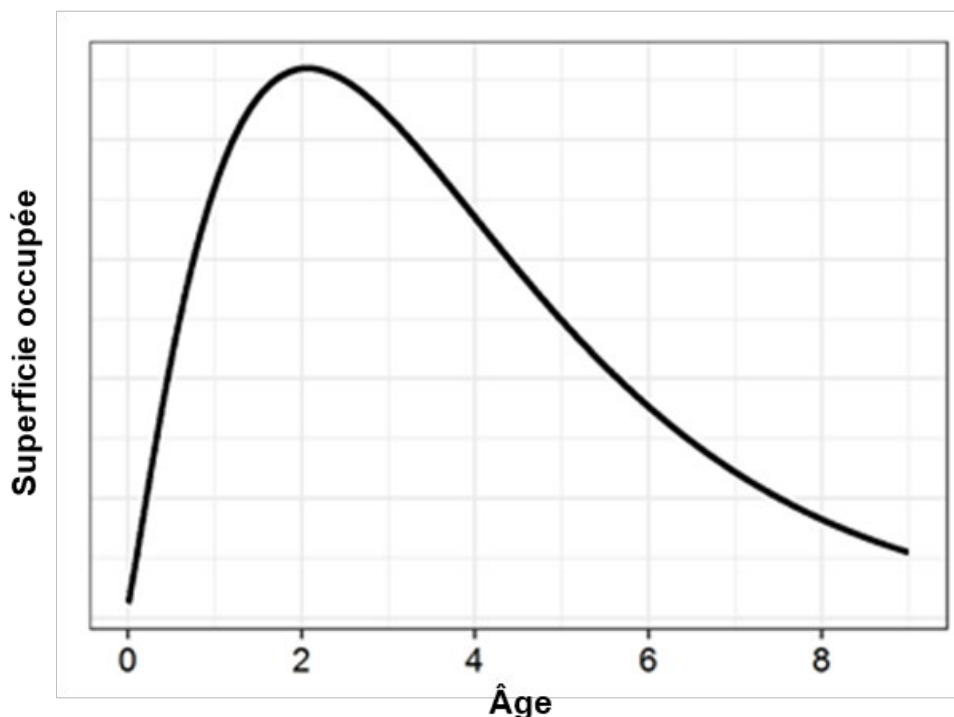


Figure 11. Superficie occupée par une cohorte dans le temps.

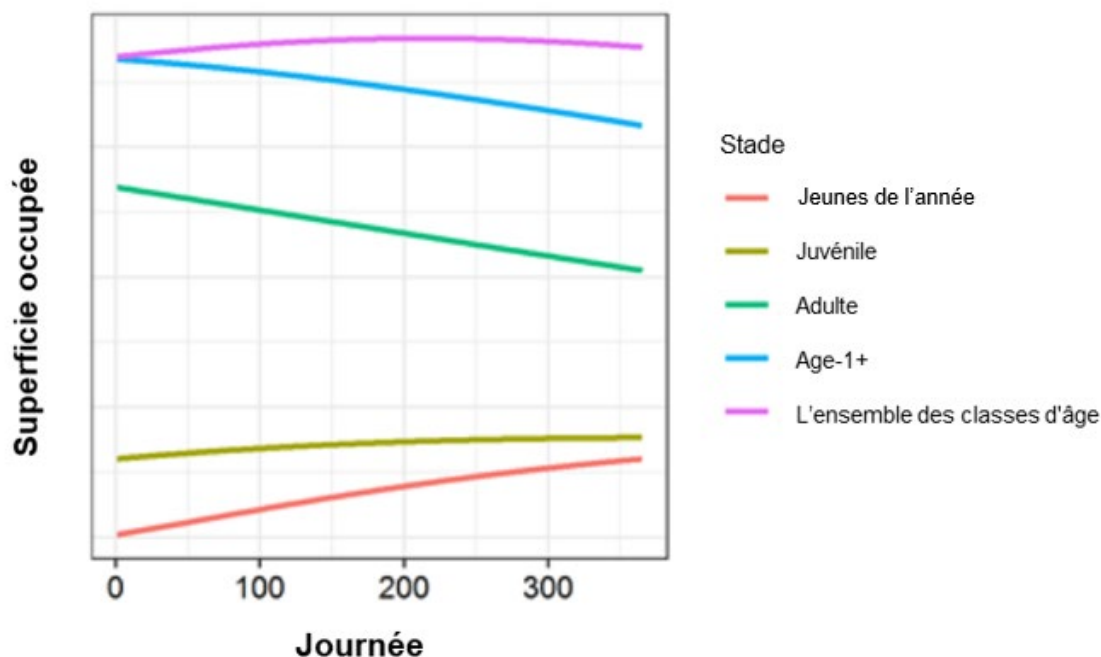


Figure 12. Valeur quotidienne de superficie occupée par un stade biologique sur un an.

## ANALYSE

### ÉLÉMENTS

**Élément 3 :** Estimer les paramètres actuels ou récents de cycle biologique des crapets sac-à-lait

Nous avons réuni les meilleures données disponibles pour estimer les paramètres de cycle biologiques des crapets sac-à-lait. Nous présentons au tableau 1 la valeur de chacun de ces paramètres du modèle. Dans la section du présent rapport sur les méthodes, nous décrivons en détail la façon dont les paramètres ont été estimés et les données de base ont été exploitées.

Tableau 7. Superficie nécessaire par individu (SNI;  $m^2$ ) aux divers stades biologiques le jour où la superficie minimale pour une population viable (SMPV) est maximale (tableau 8). Nous estimons la /SNI pour trois mesures de densité : allométrie d'après les études spécialisées (Randall et al., 1995); estimations de forte densité (limite supérieure d'intervalle de confiance à 90 %) ou maximum; estimations de densité moyenne pour les populations de crapets sac-à-lait en Floride (Willis et al., 2009).

Stade	Jour	SNI moyenne		
		Randall	Maximum	Moyenne
Jeunes de l'année	365	1,19	0,80	2,56
Juvénils	365	7,32	4,92	15,76
Adultes	1	15,51	10,42	33,38
Sujets d'âge 1+	1	5,43	3,65	11,70
Ensemble des âges	215	2,14	1,44	4,61

---

**Élément 12 : Proposer d'éventuels objectifs de rétablissement concernant l'abondance et la répartition**

Nous avons estimé la population minimale viable (PMV) pour un éventail de critères de simulation : seuil de quasi-extinction de 50 adultes, taux de catastrophe de 10 % ou 15 % par génération, risque d'extinction de 5 % ou 1 % sur 100 ans, et trois degrés de corrélation intraannuelle entre les paramètres stochastiques. Sur l'ensemble des paramètres de simulation, les valeurs de PMV variaient de 651 à 383 291 adultes. Le traitement le plus prudent faisait intervenir un risque d'extinction de 1 % sur 100 ans et un taux de catastrophe de 15 % par génération; les estimations de PMV variaient de 6 302 à 383 291. L'inclusion des corrélations intraannuelles parmi les variables stochastiques avait une incidence importante sur les estimations de population minimale viable. Les estimations dans la structure de corrélation de l'indépendance s'accordent avec les modèles antérieurs d'évaluation du potentiel de rétablissement (EPR). Dans la structure de forte corrélation, elles dépassaient plus de 60 fois les estimations dans un scénario d'indépendance. L'élément sans doute déterminant pour la différence d'estimations de PMV selon la structure de corrélation résidait dans la différence entre horizon annuel et horizon à long terme de la distribution de taux de croissance de la population (figure 5). En poursuivant les travaux de détermination de l'abondance de population à long terme et de variabilité interannuelle de taux de croissance de la population, nous connaissons mieux la distribution probabiliste de  $\lambda$  et réduirons l'incertitude de l'analyse de population minimale viable.

Le choix d'un objectif de rétablissement ne se limite pas aux scénarios présentés. Nous pouvons établir des estimations de PMV pour d'autres probabilités de persistance avec les valeurs des paramètres présentées au tableau 5.

Suivant Reed *et al.* (2003), les événements catastrophiques (perte ponctuelle d'abondance de 50 % et plus) se produisent selon une probabilité de 0,14 par génération chez les vertébrés. Nous ne savons pas au juste à quelle fréquence de tels événements surviennent dans les populations de crapets sac-à-lait. Nous avons modélisé les objectifs de rétablissement pour une population stable dans le scénario de catastrophe le plus prudent en optant pour une valeur de 15 % suivant Reed *et al.*(2003).

De plus, les objectifs de rétablissement fondés sur la population minimale viable (PMV) se prêtent à de mauvaises interprétations comme point de référence en ce qui concerne l'exploitation ou les dommages admissibles. Une cible de rétablissement visant la population minimale viable n'est rien de tout cela, car elle a exclusivement à voir avec le degré d'abondance minimale pour lequel la probabilité de persistance à long terme dans un cadre de rétablissement est élevée. Ainsi, les objectifs de rétablissement en fonction de l'abondance sont-ils particulièrement applicables aux populations se situant en deçà de ce seuil et servent à optimiser les efforts et les ressources par un choix de populations ayant le plus besoin de se rétablir. Fait important, les objectifs de population minimale viable concernent uniquement le nombre d'adultes. Si les juvéniles sont pris en compte dans les estimations d'abondance, les estimations de PMV doivent aussi tenir compte de cette classe d'âge.

Ajoutons que les estimations de population minimale viable des crapets sac-à-lait ont été établies par un modèle matriciel après reproduction. Ainsi, nous avons estimé l'abondance directement après le frai et avant la mortalité selon l'âge. Les estimations d'abondance dans le cadre de l'analyse de PMV visent les valeurs annuelles d'abondance maximale d'une population. Dans toute comparaison avec les observations d'abondance sur le terrain, nous devrions tenir compte de la date d'échantillonnage par rapport à la date du frai, ainsi que du taux de mortalité prévu pendant la période considérée.

Tableau 8. Estimations en hectares de superficie minimale pour une population viable (SMPV) de crapets sac-à-lait en fonction de deux probabilités d'extinction ( $P[\text{ext.}]$ ). Nous présentons les résultats dans des scénarios de simulation de PMV pour un seuil de quasi-extinction de 50 adultes, des probabilités de catastrophe de 0,1 et 0,15 par génération et trois degrés de corrélation intraannuelle entre les paramètres stochastiques. Nos estimations font intervenir trois valeurs d'estimation de densité de population (SNI), une valeur allométrique tirée des études spécialisées (Randall et al., 1995) et des densités moyenne et forte (limite supérieure d'intervalle de confiance à 95 %) de la population de ces crapets dans 60 lacs de Floride (Willis et al., 2009).

Taux de catastrophe	Structure de corrélation	Stade biologique	SMPV					
			Densité suivant Randall		Densité maximale		Densité moyenne	
			5 %	1 %	5 %	1 %	5 %	1 %
0,10	Indépendante	Jeunes de l'année	0,31	1,05	0,21	0,71	0,66	2,26
		Juveniles	0,39	1,34	0,26	0,90	0,84	2,88
		Adultes	1,37	4,70	0,92	3,16	2,95	10,11
		1+	1,87	6,42	1,26	4,31	4,03	13,82
		Tous les âges	1,96	6,70	1,31	4,50	4,21	14,42
	Corrélation moyenne	Jeunes de l'année	1,05	5,58	0,70	3,75	2,25	12,02
		Juveniles	1,33	7,10	0,89	4,77	2,86	15,28
		Adultes	4,68	24,94	3,14	16,76	10,07	53,69
		1+	6,39	34,08	4,29	22,90	13,76	73,37
		Tous les âges	6,67	35,56	4,48	23,89	14,35	76,56
	Corrélation forte	Jeunes de l'année	8,59	78,08	5,78	52,46	18,50	168,10
		Juveniles	10,93	99,27	7,34	66,70	23,53	213,73
		Adultes	38,41	348,88	25,81	234,43	82,69	751,14
		1+	52,48	476,73	35,26	320,33	112,99	1 026,37
		Tous les âges	54,76	497,46	36,80	334,26	117,90	1 071,01
0,15	Indépendante	Jeunes de l'année	0,67	2,97	0,45	1,99	1,44	6,39
		Juveniles	0,85	3,77	0,57	2,54	1,84	8,13
		Adultes	3,00	13,27	2,01	8,91	6,45	28,56
		1+	4,09	18,13	2,75	12,18	8,81	39,03
		Tous les âges	4,27	18,92	2,87	12,71	9,20	40,73
	Corrélation moyenne	Jeunes de l'année	2,44	16,09	1,64	10,81	5,26	34,63
		Juveniles	3,11	20,45	2,09	13,74	6,69	44,04
		Adultes	10,92	71,88	7,34	48,30	23,51	154,76
		1+	14,92	98,22	10,02	66,00	32,12	211,47
		Tous les âges	15,57	102,49	10,46	68,87	33,52	220,66

Taux de catastrophe	Structure de corrélation	Stade biologique	SMPV					
			Densité suivant Randall		Densité maximale		Densité moyenne	
			5 %	1 %	5 %	1 %	5 %	1 %
0,15	Corrélation forte	Jeunes de l'année	20,36	180,59	13,68	121,34	43,84	388,80
		Juveniles	25,89	229,61	17,40	154,28	55,74	494,33
		Adultes	91,00	806,94	61,14	542,22	195,91	1 737,33
		1+	124,34	1 102,63	83,55	740,91	267,70	2 373,93
		Tous les âges	129,75	1 150,58	87,18	773,12	279,34	2 477,16

**Élément 13 :** *Projeter les trajectoires attendues des populations sur une période raisonnable (minimum de 10 ans) sur le plan scientifique et les trajectoires au fil du temps jusqu'à l'atteinte des objectifs de potentiel de rétablissement en fonction des paramètres actuels de dynamique des populations de crapets sac-à-lait.*

Nous ignorons l'abondance actuelle de population des crapets sac-à-lait au Canada et nous pensons que les trajectoires de population sont stables (Burrige *et al.*, 2020). Il paraît probable que la population demeurera inchangée compte tenu de la dynamique actuelle de la population. Pour des gains de taille de population, nous pourrions devoir adopter des mesures de gestion afin d'améliorer les taux vitaux ou d'accroître la disponibilité d'un habitat approprié.

**Élément 14 :** *Présenter un avis sur la mesure dans laquelle l'habitat approprié disponible répond aux besoins de l'espèce, tant à l'heure actuelle que lorsque les objectifs de potentiel de rétablissement de celle-ci à l'élément 12 seront atteints.*

Le crapet sac-à-lait a une répartition limitée au Canada. Il est présent à trois endroits seulement, et ses populations y sont jugées isolées (COSEPAC, 2015). L'habitat approprié à chacun de ces endroits n'a pas été quantifié dans l'ensemble, et nous ne disposons pas non plus pour l'instant d'estimations d'abondance de population. Nous ne savons donc pas si l'offre répond à la demande pour l'instant. Nous n'en présentons pas moins des estimations quantitatives de l'habitat nécessaire au maintien d'une population minimale viable.

Nous avons établi des estimations de superficie minimale pour une population viable (SMPV) pour chaque valeur présentée de population minimale viable (tableau 8). Nous avons aussi estimé cette aire minimale selon plusieurs hypothèses d'utilisation de l'habitat aux divers stades biologiques (partage de l'habitat par les classes d'âge; voir la figure 12). La quantité d'habitat nécessaire au maintien d'une population minimale viable dépendait de la nature des classes d'âge se partageant l'habitat. Nous pensons que les besoins en habitat sont semblables pour les juvéniles et les adultes (Burrige *et al.*, 2020) et, par conséquent, les estimations du partage de l'habitat par les sujets d'âge 1+ peuvent être des plus appropriées. La quantité totale d'habitat qu'exige la population serait alors la somme des besoins des sujets d'âge 1+ et des jeunes de l'année.

Nous estimons la superficie minimale pour une population viable selon trois estimations de densité de population. Nous avons tiré une valeur allométrique des études spécialisées (Randall *et al.*, 1995), laquelle décrit la relation entre le poids moyen et la densité de la communauté. Appliquée aux estimations d'habitat pour les crapets sac-à-lait, cette valeur vise l'habitat exclusif de cette espèce (indépendamment des autres espèces de la communauté des poissons) et s'accorde avec les modèles antérieurs d'évaluation de potentiel de rétablissement.

Nous présentons d'autres estimations des besoins en habitat de ces crapets en fonction d'une mesure de la densité de l'espèce dans les lacs de Floride (Willis *et al.*, 2009). Par la limite

---

supérieure d'intervalle de confiance à 90 %, nous obtenons une estimation des besoins minimaux en habitat d'une population dense. Il est possible que ces valeurs sous-estiment les besoins minimaux, car nous ne disposons pas de données sur les trajectoires à long terme d'une population dense, et il était donc possible que les besoins soient supérieurs à la capacité de charge. Précisons que nous présentons les estimations de SMPV pour une densité moyenne des populations floridiennes correspondant à un besoin moyen en habitat. Comme la production lacustre devrait décroître avec la latitude (Schlesinger et Regier, 1982), les besoins en habitat des populations de cette espèce pourraient être plus grands dans les Grands Lacs qu'en Floride.

**Élément 15 :** *Évaluer la probabilité que les objectifs de potentiel de rétablissement soient atteints selon les paramètres actuels de dynamique des populations et la façon dont pourrait varier cette probabilité selon différents paramètres de mortalité (en particulier selon des valeurs plus faibles) et de productivité (en particulier selon des valeurs plus élevées).*

Nous estimons que la trajectoire actuelle de population des crapets sac-à-lait est stable ( $\lambda = 1$ ; Burridge *et al.*, 2020). Nous ignorons quels facteurs sont susceptibles de limiter la croissance de la population (habitat disponible, ressources, taux de mortalité, etc.). Nous ne savons donc pas au juste quels facteurs sont propres à améliorer la croissance et le rétablissement de la population. Dans les présentes conditions, celle-ci pourrait garder sa stabilité; des améliorations seront sans doute à prévoir dans les conditions actuelles pour un rétablissement de la population. Toute détérioration des conditions du moment causera probablement une décroissance de la population.

**Élément 19 :** *Estimer la diminution attendue du taux de mortalité découlant de chaque mesure d'atténuation ou solution de rechange à l'élément 16, ainsi que l'augmentation de la productivité ou de la survie associée à chaque mesure à l'élément 17.*

Nous n'avons pas vu de liens nets entre les mesures d'atténuation et les taux de mortalité ou la productivité des crapets sac-à-lait.

**Élément 20 :** *Projeter la trajectoire attendue des populations (et les incertitudes) sur une période raisonnable sur le plan scientifique et jusqu'au moment d'atteindre les objectifs de rétablissement en fonction des taux de mortalité et des niveaux de productivité liés aux mesures particulières indiquées à des fins d'examen à l'élément 19; prendre en compte les éléments qui assurent la meilleure probabilité de survie et de rétablissement pour des valeurs biologiquement réalistes des paramètres.*

Nous ne pouvons donner de telles indications sans connaître le lien direct entre les mesures d'atténuation et les taux de mortalité ou la productivité des crapets sac-à-lait.

**Élément 21 :** *Recommander des valeurs des paramètres pour les niveaux de productivité et les taux initiaux de mortalité et, si nécessaire, des éléments spécialisés des modèles de population qui pourraient permettre l'exploration d'autres scénarios dans le cadre de l'évaluation des incidences économiques, sociales et culturelles aux fins du processus d'inscription.*

Les valeurs des paramètres présentées au tableau 1 reposent sur les meilleures données disponibles pour la population en question et devraient servir à toute modélisation future de celle-ci.

**Élément 22 :** *Évaluer les taux maximaux de mortalité et de destruction de l'habitat par l'homme que l'espèce peut soutenir sans risque pour sa survie ou son rétablissement.*

Nous avons analysé les dommages admissibles en supposant des taux moyens de 1,15 et 1,67 de croissance de la population. Nous présentons des estimations selon le stade des dommages

---

admissibles (tableau 4) pour les stades biologiques pris individuellement (jeunes de l'année, juvéniles et adultes) et collectivement (sujets d'âge 1+ et ensemble des classes d'âge). Les dommages chroniques admissibles étaient les moindres en cas de recul simultané de la survie dans l'ensemble des classes d'âge pour des taux de diminution admissibles de 12,2 % et 40,1 % seulement et des taux moyens de croissance de la population de 1,15 et 1,67. Suivaient dans l'ordre, pour les dommages admissibles jugés les moindres en matière de survie, les sujets d'âge 1+, les adultes et les juvéniles; en matière de survie et de fécondité, les jeunes de l'année résistaient le mieux aux dommages les plus grands en proportion.

Nous avons procédé à une analyse de simulation pour cerner les effets des dommages chroniques (décès parmi 100 individus par an) sur la probabilité d'observation en valeur annuelle et à long terme (sur 100 ans) d'une décroissance de la taille de population (figures 7 et 8) pour un taux moyen initial de croissance démographique estimé à 1,15. Au départ, une population en progression ( $\lambda$  moyen = 1,15) courait un risque d'environ 33 % de connaître une décroissance annuelle et de 0 % de régresser à long terme. D'autres facteurs annuels de mortalité selon les stades (jeunes de l'année, sujets d'âge 1+ et ensemble des classes d'âge) élevaient le risque de décroissance démographique. Selon les niveaux estimés de dommages admissibles par stade (tableau 4), la probabilité était environ de 50 % que soit observée une décroissance en valeur annuelle et de 40 % à long terme. Ainsi, un risque appréciable continue à peser sur la croissance démographique à des niveaux prudents de dommages admissibles. Le degré précis de risque dépendra du taux moyen et de la répartition interannuelle de la croissance de la population.

Si la population n'est pas en décroissance, des dommages peuvent être causés temporairement sans que la survie ni le rétablissement s'en trouvent compromis. Avec une disparition ponctuelle d'environ 40 % de la population dans l'ensemble, le taux de croissance démographique diminuera d'environ 5 % si la population croît à  $\lambda = 1,15$ . En moyenne, la population tomberait en décroissance en cas de disparition de plus d'environ 75 % des sujets. Un taux de croissance démographique inférieur en moyenne alourdirait les effets des dommages temporaires.

## **SOURCES D'INCERTITUDE**

Les données sur le cycle biologique et la dynamique des populations des crapets sac-à-lait étaient très limitées. Et surtout, nous n'avions aucun renseignement sur les tendances démographiques de cette espèce. Par conséquent, tous les calculs où devait intervenir le taux de croissance de la population (dommages admissibles, par exemple) ont reposé sur des trajectoires hypothétiques de population. Si nous étions mieux renseignés sur les trajectoires démographiques à différents endroits, ce qui exigerait des séries chronologiques d'abondance de population, nous pourrions affiner les estimations de  $\lambda$  dans l'évaluation des dommages admissibles ou de l'effort de rétablissement. De plus, des estimations de la croissance interannuelle de la population nous éclaireraient sur la distribution probabiliste des valeurs  $\lambda$  dont on a démontré la grande influence sur les estimations de population minimale viable. Ici, la répartition de  $\lambda$  a été influencée par le degré de corrélation intraannuelle entre les taux vitaux. La distribution de  $\lambda$  augmentait avec le degré de corrélation, ce qui faisait monter les valeurs de population minimale viable (PMV) et de superficie minimale pour une population viable (la PMV était plus élevée dans une proportion de plus de 60 fois en cas de forte corrélation intraannuelle qu'en cas d'absence de corrélation entre les taux vitaux). La distribution des valeurs  $\lambda$  subit l'influence d'autres facteurs comme la variabilité des taux vitaux (et en particulier de la mortalité des jeunes de l'année), ce qui peut agir largement sur les estimations de population minimale viable (Vélez-Espino et Koops, 2012).

---

Nous n'avions pas de données empiriques sur d'importants paramètres du modèle comme la densité, la croissance, la survie et la fécondité des populations canadiennes de crapets sac-à-lait. Nous avons tiré nos données des populations américaines si elles étaient disponibles. Les valeurs des paramètres peuvent varier selon que les populations sont canadiennes ou américaines en raison des caractéristiques biotiques et abiotiques uniques des Grands Lacs. D'autres espèces du genre *Lepomis*, comme le crapet arlequin (*L. macrochirus*) et le crapet-soleil (*L. gibbosus*), ont fait voir une importante plasticité de caractéristiques de cycle biologique relativement à la variabilité environnementale. Des variations importantes de croissance ont résulté de changements de densité d'élevage (Osenberg *et al.*, 1988), tout comme de température (Villeneuve *et al.*, 2005; Masson *et al.*, 2015). Une plus grande taille peut amener des changements d'âge à maturité et d'investissement en reproduction (Fox, 1994). De même, il a été démontré que la présence de concurrents ou de prédateurs influait sur la croissance et la maturation (Fox, 1994; Belk, 1995, 1998). Étant une espèce apparentée, le crapet sac-à-lait peut connaître une plasticité semblable de ses caractéristiques de cycle biologique. Les populations canadiennes de cette espèce peuvent différer des populations plus méridionales dans leurs caractéristiques de croissance et de reproduction. Dans le même ordre d'idées, une relation fonctionnelle entre ces mêmes caractéristiques et l'environnement (effets de densité) peut, dans le cadre des variations démographiques, exercer une influence dont ne tient pas compte le modèle appliqué aux crapets sac-à-lait. Il faudra poursuivre la recherche sur cette espèce au Canada pour affiner les paramètres de population dans leur spécificité locale.

Les estimations de population minimale viable dans l'analyse de viabilité peuvent avoir subi l'incidence de la structure de population intégrée à cette analyse et qui se trouvait limitée par les données disponibles. Nous avons modélisé les crapets sac-à-lait comme population unique dont la croissance était indépendante de la densité. Cette double hypothèse peut venir gonfler les estimations de PMV dans une comparaison avec une structure de métapopulation (van der Lee *et al.*, 2020) et par rapport à un scénario de croissance démographique dépendante de la densité (Roberts *et al.*, 2016). van der Lee *et al.* (2020) ont soumis les ménés longs (*Clintostomus elongatus*) à une analyse de viabilité de population pour constater que les résultats étaient hautement tributaires de la structure supposée de métapopulation. Les estimations de PMV qui faisaient intervenir une seule structure de population à accouplement aléatoire étaient plus de cinq fois supérieures à celles d'une métapopulation définie en cas de dépendance à l'égard des répercussions de disparitions catastrophiques, toutes les autres caractéristiques de cycle biologique étant tenues pour constantes. Roberts *et al.* (2016) ont estimé les valeurs de population minimale viable du fouille-roche de Roanoke (*Percina rex*) en tenant compte d'une croissance démographique dépendante ou indépendante de la densité. En cas de dépendance, les estimations variaient de 200 à 4 200 adultes et, en cas d'indépendance, elles étaient largement de plus de 1 million d'adultes. Les deux analyses comportaient des données dont nous ne disposons pas pour les populations de crapets sac-à-lait. van der Lee *et al.* (2020) ont tenu compte des données sur les mouvements entre des sous-populations définies et Roberts *et al.* (2016) ont eu accès à de longues (17 ans) séries chronologiques de taille de population à partir desquelles il pouvait y avoir estimation des effets de dépendance à l'égard de la densité et du taux de croissance de la population. Des recherches plus poussées sur la taille et la structure des populations de crapets sac-à-lait permettront d'affiner la structure du modèle et d'améliorer l'analyse de viabilité de population.

Mentionnons enfin que la fréquence et les effets d'événements catastrophiques sur cette espèce étaient inconnus. Nous avons effectué des simulations selon deux fréquences (0,10 et 0,15 par génération). Le choix de la fréquence influait largement sur les estimations de population minimale viable. Des recherches visant à dégager l'ordre de grandeur et la périodicité des événements catastrophiques au niveau des populations réduiraient grandement



---

l'incertitude de l'estimation de la taille d'une population minimale viable et de la recommandation de mesures de conservation des crapets sac-à-lait.

## RÉFÉRENCES CITÉES

- Belk, M.C. 1995. Variation in growth and age at maturity in bluegill sunfish: genetic or environmental effects? *J. Fish. Biol.* 47(2): 237–247.
- Belk, M.C. 1998. Predator-induced delayed maturity in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*): variation among populations. *Oecologia* 113(2): 203–209.
- Bradford, M.J. 1992. Precision of recruitment prediction from early life stages of marine fishes. *Fish. Bull.* 90: 439–453.
- Burridge, M.E., Andrews, D.W. et Bouvier, L.D. 2020. Information à l'appui de l'évaluation du potentiel de rétablissement du crapet sac-à-lait (*Lepomis gulosus*) en Ontario. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/048. iv + 51 p.
- Carlander, K.D. 1977. Handbook of freshwater fishery biology, Vol 2. The Iowa State University Press. Ames, IA. 431 p.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 722 p.
- COSEPAC (Comité sur la situation des espèces en péril au Canada). 2015. [Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le crapet sac-à-lait \(\*Lepomis gulosus\*\) au Canada](#). Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa, ON. x + 51 p.
- de Kroon, H., Plaiser, A., Groenendael, J.V., and Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67(5): 1427–1431.
- Fox, M.G. 1994. Growth, density, and interspecific influences on pumpkinseed sunfish life histories. *Ecology* 75(4): 1157–1171.
- Hill, J.E., and Cichra, C.E. 2005. Biological synopsis of five selected Florida Centrarchid fishes with an emphasis on the effects of water level fluctuations. St. Johns River Water Management District. Special Publication SJ205-SP3:136 p.
- Holm, E., Mandrak, N.E., and Burridge, M. 2009. The ROM field guide to freshwater fishes of Ontario. Royal Ontario Museum Science Publication. Toronto, ON. 462 p.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241(4872): 1455–1460.
- Larimore, R.W. 1957. Ecological life history of the Warmouth (Centrarchidae). *Bull. Ill. St. Nat. Hist. Surv.* 27(1): 83 p.
- Lorenzen, K. 2000. Allometry of natural mortality as a basis for assessing optimal release size in fish-stocking programmes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(12): 2374–2381.
- Masson, G. Valente, E., Fox, M.G., and Copp, G.H. 2015. Thermal influences on life-history traits and reproductive effort of introduced pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus* in the river Moselle basin (Northeastern France). *River Res. Appl.* 31(5): 563–575.
- Mertz, G., and Myers, R.A. 1995. Estimating the predictability of recruitment. *Fish. Bull.* 93: 657–665.

- 
- Minns, C.K. 2003. [An are-per-individual \(API\) model for estimating critical habitat requirements in aquatic species-at-risk](#). Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2003/074. 21 p.
- Morris, W.F., and Doak, D.F. 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates. UK. 480 p.
- MPO. 2007a. [Documentation de l'utilisation de l'habitat par les espèces en péril et quantification de la qualité de l'habitat](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2007/038.
- MPO. 2007b. [Protocole révisé pour l'exécution des évaluations du potentiel de rétablissement](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Avis sci. 2007/039.
- Osenberg, C.W., Werner, E.E., Mittelback, G.G., and Hall, D.J. 1988. Growth pattern in bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*L. gibbosus*) sunfish: environment variation and the importance of ontogenetic niche shift. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45(1): 17–26.
- Panek, F.M. and Cofield, C.R. 1978. Fecundity of bluegill and Warmouth from a South Carolina blackwater lake. Prog. Fish-Cult. 40(2): 67–68.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Randall, R.G., and Minns, C.K. 2000. Use of fish production per unit biomass ratios for measuring the productive capacity of fish habitats. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57(8): 1657–1667.
- Randall, R.G., Minns, C.K., and Kelso, J.R.M. 1995. Fish production in freshwaters: are rivers more productive than lakes? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52(3): 631–643.
- Reed, D.H., O'Grady, J.J., Ballou, J.D., and Frankham, R. 2003. The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. Anim. Cons. 6(2): 109–114.
- Roberts, J.H. Angermeier, P.L., and Anderson, G.B. 2016. Population viability analysis of endangered Roanoke logperch. J. Fish Wildl. Manage. 7(1): 46–64.
- Schlesinger, D.A., and Regier, H.A. 1982. Climatic and morphoedaphic indices of fish yields from natural lakes. T. Am. Fish. Soc. 111(2): 141–150.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. BioScience 31(2): 131–134.
- van der Lee, A.S. and Koops, M.A. 2016. Are small fishes more sensitive to habitat loss? A generic size-bases model. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 73(4): 716–726.
- van de Lee, A.S., Poesch, M.S., Drake, D.A.R., et Koops, M.A. 2020. [Modélisation du potentiel de rétablissement du méné long \(\*Clinostomus elongatus\*\) au Canada](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2019/034. v + 44 p.
- Vélez-Espino, L.A. and Koops, M.A. 2007. [A quantitative approach to assessing allowable harm in species at risk: application to the Laurentian black redhorse \(\*Moxostoma duquesnei\*\)](#). Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2007/051.
- Vélez-Espino, L.A., and Koops, M.A. 2009. Quantifying allowable harm in species at risk: application to the Laurentian black redhorse (*Moxostoma duquesnei*). Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 19: 676–688.
- Vélez-Espino, L.A., and Koops, M.A. 2012. Capacity for increase, compensatory reserve, and catastrophes as determinants of minimum viable population in freshwater fishes. Ecol. Model. 247: 319–326.
-

- 
- Vélez-Espino, L.A., Randall, R.G., and Koops, M.A. 2010. [Quantifying habitat requirements of four freshwater species at risk in Canada: Northern Madtom, Spotted Gar, Lake Chubsucker, and Pugnose Shiner](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Res. Doc. 2009/115. iv + 21 p.
- Villeneuve, F., Copp, G.H., Fox, M.G., and Stakenas, S. 2005. Interpopulation variation in growth and life-history traits of the introduced sunfish, pumpkinseed *Lepomis gibbosus*, in southern England. *J. Appl. Ichthyol.* 21: 275–281.
- Warren, Jr. M.L. 2009. Chapter 13: Centrarchid identification and natural history. *In* Centrarchid fishes: diversity, biology, and conservation. Edited by Cooke, S.J. and Philipp, D.P. Blackwell Publishing Ltd. Chichester, West Sussex, United Kingdom. pp. 375–533.
- Willis, D.J. Watson, D.L, Hoyer, M.V., and Canfield, D.E. 2009. Factors related to Warmouth (*Lepomis gulosus*) biomass and density in Florida Lakes. *Fla. Sci.* 72: 218–226.
- Young, J.A.M. and Koops, M.A. 2014. [Population modelling of black redbhorse \(\*Moxostoma duquesni\*\) in Canada](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Res. Doc. 2014/020. iv + 14 p.