



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 2021/026

Région du Centre et de l'Arctique

Modélisation du potentiel de rétablissement du corégone pygmée (*Prosopium coulterii*) au Canada (populations des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent)

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) L7S 1A1

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



ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-38351-4 N° cat. Fs70-5/2021-026F-PDF

© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2021

La présente publication doit être citée comme suit :

van der Lee, A.S. et Koops, M.A. 2021. Modélisation du potentiel de rétablissement du corégone pygmée (*Prosopium coulterii*) au Canada (populations des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2021/026. iv + 23 p.

Also available in English:

van der Lee, A.S. and Koops, M.A. 2021. Recovery Potential Modelling of Pygmy Whitefish (*Prosopium coulterii*) in Canada (Great Lakes – Upper St. Lawrence populations). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2021/026. iv + 20 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iv
INTRODUCTION	1
MÉTHODES	1
SOURCES	1
CYCLE BIOLOGIQUE	2
Âge et croissance	2
Reproduction	3
Mortalité	4
LE MODÈLE	5
Dépendance à la densité	7
Stochasticité	7
INCIDENCE DES DOMMAGES	8
Élasticité de λ	8
Élasticité de N	9
Simulation	9
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	9
Abondance : Population minimale viable (PMV)	9
Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV)	11
RÉSULTATS	11
INCIDENCE DES DOMMAGES	11
Élasticité de λ	12
Élasticité de N	13
Simulation	14
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	15
Abondance : Population minimale viable (PMV)	15
Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV)	17
DISCUSSION	18
INCERTITUDES	19
ÉLÉMENTS	20
RÉFÉRENCES CITÉES	22

RÉSUMÉ

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a déterminé que les populations de corégones pygmées (*Prosopium coulterii*) des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent (UD 5) étaient menacées. Le présent document montre la modélisation de la population afin d'évaluer les dommages et déterminer les objectifs de rétablissement concernant l'abondance et l'habitat à l'appui d'une évaluation du potentiel de rétablissement (EPR). La présente analyse a démontré que les populations de corégones pygmées étaient plus sensibles aux perturbations à la survie des juvéniles. L'analyse de la viabilité de la population a été utilisée pour déterminer les cibles potentielles de rétablissement. La viabilité démographique (c.-à-d. une population autosuffisante à long terme) peut être atteinte avec une population de femelles adultes d'environ 430 à 4 000 individus ou d'environ 8,4 à 75 kg de biomasse de population entière âgée de plus de 1 an selon la fréquence de catastrophe et la probabilité de persistance souhaitée. La population nécessiterait jusqu'à environ 21 km² d'habitat.

INTRODUCTION

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a déterminé que les populations de corégones pygmées (*Prosopium coulterii*) des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent (UD 5) étaient menacées. Six autres unités désignables (UD) sont reconnues pour le corégone pygmée; trois ont été évaluées comme ayant des données insuffisantes, deux comme étant non en péril et une (populations du lac Waterton) a été évaluée comme étant préoccupante (COSEPAC 2016). Le présent rapport portera uniquement sur les populations de l'UD 5 qui occupent le lac Supérieur.

La *Loi sur les espèces en péril* (LEP) prévoit l'élaboration de stratégies pour la protection et le rétablissement d'espèces menacées d'extinction ou de disparition au Canada. En réponse, Pêches et Océans Canada (MPO) a élaboré l'évaluation du potentiel de rétablissement (EPR; MPO 2007a, 2007b) comme moyen de fournir de l'information et des avis scientifiques. Chaque EPR compte trois composantes – une évaluation de la situation de l'espèce, la portée du rétablissement, et les scénarios des mesures d'atténuation et des solutions de rechange – qui sont ensuite subdivisées en 22 éléments. Le présent rapport contribue à l'EPR en utilisant la modélisation de la population pour évaluer les répercussions des dommages anthropiques sur les populations et déterminer les cibles de rétablissement de l'abondance et de l'habitat avec les incertitudes connexes. Ces travaux sont fondés sur une approche démographique élaborée par Vélez-Espino et Koops (2009, 2012) et Vélez-Espino *et al.* (2010).

MÉTHODES

Les renseignements sur les taux démographiques ont été compilés pour construire des matrices de projection qui intègrent la stochasticité environnementale et la densité-dépendance. L'incidence des dommages anthropiques sur les populations a été quantifiée au moyen d'analyses de l'élasticité et de simulation. On a estimé les objectifs en matière de rétablissement pour l'abondance et l'habitat avec l'estimation de la population minimale viable (PMV) et de la superficie minimale pour une population viable (SMPV).

SOURCES

On dispose de peu d'information publiée concernant les populations de corégones pygmées du lac Supérieur. Eschmeyer et Bailey (1955) ont présenté la première description détaillée du corégone pygmée du lac Supérieur, en fournissant des renseignements sur la répartition, la croissance et la biologie reproductive. Stewart *et al.* (2016) fournissent le seul autre rapport propre aux caractéristiques du cycle biologique du corégone pygmée du lac Supérieur, y compris des renseignements sur la longueur selon l'âge et la relation entre la longueur et le poids.

Le United States Geological Survey (USGS) effectue des relevés annuels par chalutage de fond qui capturent des corégones pygmées (USGS 2018). Le relevé annuel a commencé par échantillonner des emplacements du côté canadien du lac Supérieur en 1989. En 2011, le relevé effectué a été étendu de manière à couvrir les sites extracôtiers. L'information provenant des chaluts annuels comprend le nombre et la biomasse de corégones pygmées capturés dans chaque chalutage, ainsi que la longueur des poissons pêchés.

Toutes les analyses et simulations ont été effectuées à partir du programme statistique R 3.5.0 (R Core Team 2018). Les valeurs des paramètres intégrées au modèle de population sont énumérées dans le Tableau 1.

CYCLE BIOLOGIQUE

Âge et croissance

L'âge maximal diffère entre les corégones pygmées mâles et femelles (Stewart *et al.* 2016). L'âge le plus avancé observé était de 7 ans chez les mâles et de 9 ans chez les femelles. La croissance diffère également entre les sexes, les femelles affichant une croissance plus rapide et atteignant une taille maximale supérieure à celle des mâles (Stewart *et al.* 2016). La longueur selon l'âge des femelles, en mm, peut être décrite comme suit avec le modèle d'ajustement de croissance de Von Bertalanffy (Stewart *et al.* 2016) :

$$L_t = 166,5(1 - e^{-0,219(t+1,06)}). \quad (1)$$

Avec la croissance des mâles modélisée comme suit (Stewart *et al.* 2016) :

$$L_t = 117,4(1 - e^{-0,376(t+1,02)}). \quad (2)$$

Stewart *et al.* (2016) ont également fourni la relation entre la longueur, en millimètres et le poids, en grammes, pour le corégone pygmée où :

$$W_t = 10^{-5,626} L_t^{3,204}. \quad (3)$$

Tableau 1. Définitions et valeurs des paramètres utilisés dans le modèle de population décrivant les corégones pygmées femelles.

	Symbole	Description	Valeur	Source
Âge	t_{max}	Longévité	9	Stewart <i>et al.</i> 2016
	t_{mat}	Taille à maturité	3	Eschmeyer et Bailey (1955)
	ζ	Durée d'une génération	4,33	Estimation
Croissance	L^∞	Longueur asymptotique (mm)	166,5	
	k	Coefficient de croissance de von Bertalanffy	0,22	Stewart <i>et al.</i> 2016
	t_0	Âge à 0 mm de longueur	-1,06	
Frai	α_f	Interception allométrique de la fécondité	$1,6 \times 10^{-5}$	Prédiction/Eschmeyer et Bailey (1955)
	β_f	Exposant allométrique de la fécondité	3,5	
	φ	Proportion de femelles à l'éclosion	0,5	
	T	Périodicité du frai	1	COSEPAC (2016)
Poids	α_w	Interception allométrique taille-poids	$2,4 \times 10^{-6}$	Stewart <i>et al.</i> 2016
	β_w	Exposant allométrique taille-poids	3,20	
Mortalité	σ_a	Taux de survie annuel des adultes (3 ans et plus)	0,45	
	σ_2	Taux de survie jusqu'à l'âge 2	0,42	Ajusté
	σ_1	Taux de survie jusqu'à l'âge 1	0,33	
	$\sigma_{0,1}$	Taux de survie de l'œuf à l'âge 1 avec $\lambda = 1$	0,017	
	CV_M	Coefficient de variation de mortalité	0,125	
Dépendance à la densité	$\sigma_{0,max,bh}$	Estimation de Beverton-Holt du taux de survie maximal de l'œuf à l'âge 1	0,076	
	$\beta_{d,bh}$	Paramètre de dépendance à la densité de Beverton-Holt	3,40	
	$\sigma_{0,max,r}$	Estimation de Ricker du taux de survie maximal de l'œuf à l'âge 1	0,053	Ajusté
	$\beta_{d,r}$	Paramètre de dépendance à la densité de Ricker	1,12	
	SD_d	Écart-type du recrutement	0,34	

Reproduction

Les renseignements sur le cycle biologique reproducteur du corégone pygmée proviennent de Eshmeyer et Bailey (1955). Le nombre d'œufs a été mesuré chez 63 femelles, et leur taille se situe entre 87 et 149 mm. Un lien entre la longueur et le nombre d'œufs a été ajusté comme modèle linéaire transformé en logarithmes donnant le lien (Figure 1) :

$$f_l = 0,000016L^{3,514} \quad (n = 63, SE = 0,1134, p < 0,001). \quad (4)$$

La maturité, semblable à la croissance, diffère entre les mâles et les femelles. Les mâles commencent à atteindre leur maturité à l'âge de 1 an (5 %) et deviennent adultes à 100 % à l'âge de 2 ans. Toutefois, les femelles commencent à atteindre leur maturité à l'âge de 2 ans et ne deviennent adultes à 100 % qu'à l'âge de 4 ans (Eshmeyer et Bailey 1955; Figure 2). Les âges des poissons utilisés pour calculer le calendrier de maturité ont été déterminés à partir d'échelles. En ce qui concerne l'échelle du corégone pygmée, on a constaté que les âges sont biaisés à l'égard des jeunes âges comparativement aux otolithes (Stewart *et al.* 2016). Il est donc possible que le calendrier de maturité soit asymétrique pour les jeunes femelles. Le rapport des sexes est d'environ 1:1 à la naissance, mais il devient faussé avec les femelles âgées (Eshmeyer et Bailey 1955; Figure 2).

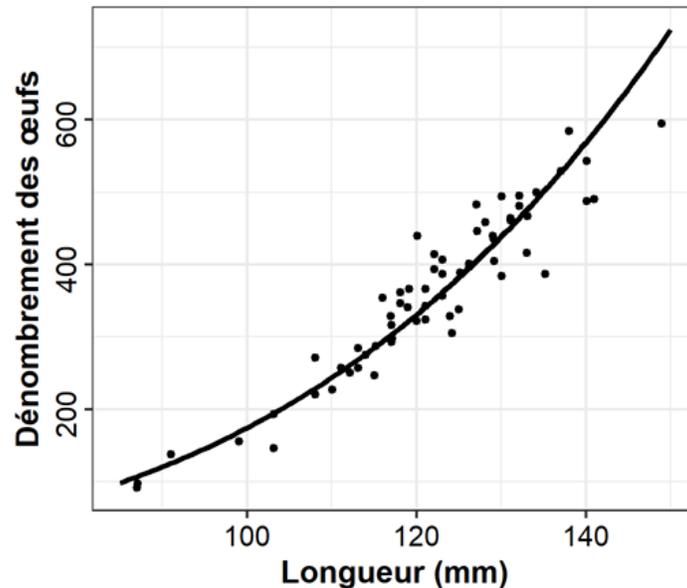


Figure 1. Lien entre la longueur corporelle et le nombre d'œufs pour le corégone pygmée du lac Supérieur (équation 4). Les données sont tirées de Eshmeyer et Bailey (1955).

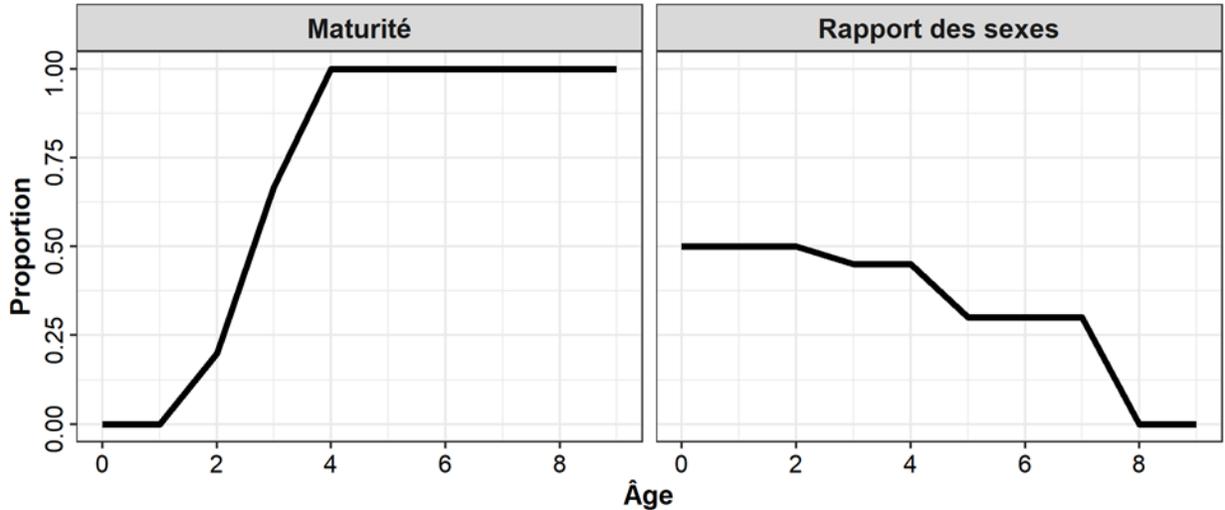


Figure 2. La proportion de femelles adultes à l'âge (à gauche) et la proportion de la population masculine à l'âge (à droite) pour le corégone pygmée du lac Supérieur. Les données sont tirées de Eschmeyer et Bailey (1955) et les âges sont estimés à partir des échelles.

Mortalité

Les estimations publiées de la mortalité pour le corégone pygmée n'étaient pas disponibles. La mortalité chez les adultes a été estimée à partir des données du chalut de l'USGS (USGS 2018). Des mesures de longueur étaient disponibles pour chaque corégone pygmée saisi à partir du relevé sur le littoral. Les clés d'âge et de sexe de Stewart *et al.* (2016) ont été utilisées pour attribuer le sexe et l'âge à chaque poisson. Le sexe et l'âge ont été attribués de façon stochastique en fonction des répartitions binomiales et multinomiales. Les courbes des prises pour chaque année ont été ajustées de manière à fournir une estimation annuelle de la mortalité instantanée (M) des corégones pygmées femelles du lac Supérieur. Cela a été répété 5 000 fois et l'estimation médiane de M a été prise pour chaque année. La moyenne de M des femelles corégones pygmées au cours des années était de 0,79 avec un écart-type de 0,19.

On a supposé que la mortalité juvénile était supérieure à celle des adultes et augmentait en tant que fonction inverse de la longueur corporelle (Lorenzen 2000). Avec la croissance du corégone pygmée décrite par le modèle d'ajustement de croissance de Von Bertalanffy, le taux de survie moyen entre les âges (σ_t) peut être estimé à partir de :

$$\sigma_t = \left[\frac{L_t e^{-k}}{L_{t+1}} \right]^{M_r L_r / k L_\infty} \quad (5)$$

où k et L_∞ sont les paramètres du modèle d'ajustement de croissance de Von Bertalanffy, et M_r et L_r sont la mortalité et la longueur selon une taille de référence (c.-à-d. la longueur à maturité).

Tableau 2. Valeurs des paramètres ajustées pour les courbes stock-recrutement (Figure 3).

Paramètre	Courbe stock-recrutement	
	Beverton-Holt	Ricker
α	0,076	0,052
β	$3,5 \times 10^{-6}$	$1,1 \times 10^{-5}$
ET	0,69	0,69

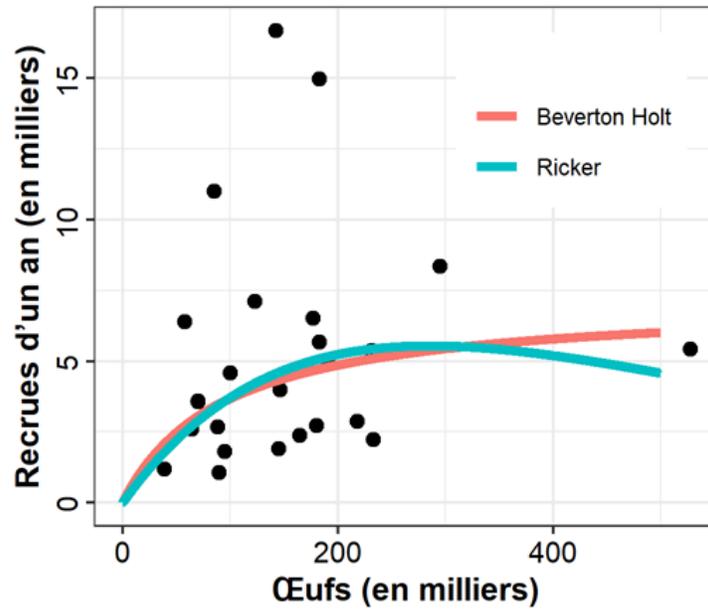


Figure 3. Courbes moyennes ajustées de stock-recrutement (rouge – Beverton-Holt; bleu – Ricker; Tableau 2). Les données représentent une itération stochastique à partir des répétitions.

La survie pendant la première année a été estimée en ajustant les courbes stock-recrutement aux données de longueur du corégone pygmée pour lesquelles le sexe et l'âge ont été attribués de façon stochastique. Les recrues étaient représentées par des femelles âgées de 4 ans lorsque le recrutement complet à l'engin a eu lieu. Les reproducteurs étaient représentés par des femelles adultes dans les prises. Ces valeurs ont été converties en nombre de femelles âgées d'un an d'après le calendrier de survie susmentionné et en production annuelle d'œufs d'après l'équation 4, de sorte que la relation ajustée représente la survie de l'œuf à l'âge 1 pour des niveaux donnés de production d'œufs. Les courbes de stock-recrutement ont été ajustées en utilisant à la fois la méthode de Beverton-Holt :

$$R = \alpha S / (1 + \beta S) \quad (6)$$

et celle de Ricker.

$$R = \alpha S e^{-\beta S} \quad (7)$$

Les courbes de stock-recrutement ont été ajustées en supposant une structure d'erreur log-normale et se sont répétées 5 000 fois avec la médiane des estimations des paramètres prises (Tableau 2, Figure 3).

LE MODÈLE

Le cycle de vie du corégone pygmée a été modélisé à partir d'un modèle matriciel de population de femelles seulement, dépendant de la densité, structuré en fonction du rythme des naissances, de la période qui précède la reproduction et de l'âge, avec des intervalles de projection annuels (Caswell 2001, Figure 4).

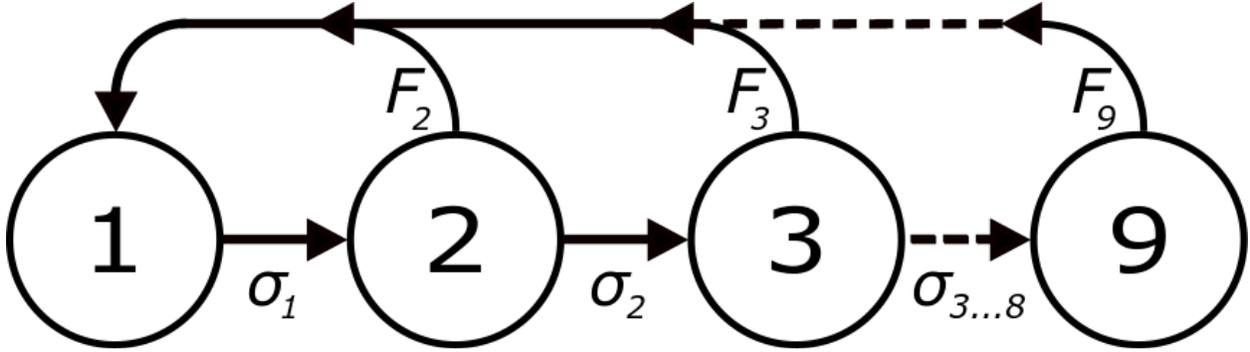


Figure 4. Cycle de vie généralisé utilisé pour modéliser la dynamique des populations de corégones pygmées. F_i représente la fertilité annuelle par stade et σ_i représente la survie à partir du stade i à $i+1$.

La matrice comprenait 9 stades (Figure 4) représentant les âges 1 à 9. La matrice de projection **A** est le produit de la matrice de transition **B**, constituée des caractéristiques du cycle biologique, et la matrice de dépendance par densité **D** (voir ci-dessous) représentant les effets de dépendance à la densité, où :

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} 0 & F_2 & F_3 & F_4 & F_5 & F_6 & F_7 & F_8 & F_9 \\ \sigma_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_6 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_8 & 0 \end{bmatrix} \quad (8)$$

et :

$$\mathbf{A} = \mathbf{B} \circ \mathbf{D}, \quad (9)$$

où le symbole \circ représente le produit d'Hadamard ou la multiplication élément par élément des matrices.

Les modèles matriciels fondés sur l'âge intègrent les paramètres F_i , la fécondité propre à l'âge et σ_i , le taux de survie annuel propre à l'âge. La fécondité, F_i , est le produit de tous les paramètres de reproduction et, comme matrice de la période qui précède la reproduction, intègre également la probabilité de survivre du stade de l'œuf jusqu'à l'âge 1 (σ_0) :

$$F_i = f_i \varphi \rho_i \sigma_{0,1} T, \quad (10)$$

où f_i représente la fécondité selon l'âge, φ représente le rapport des sexes à l'éclosion, ρ_i représente la proportion de femelles adultes à l'âge i , $\sigma_{0,1}$ représente la survie de l'éclosion et l'âge 1 en raison d'une croissance démographique stable et T représente la périodicité du frai qui était présumée être d'un an (COSEPAC 2016).

Dépendance à la densité

La dépendance à la densité était censée agir uniquement pendant la première année de vie. La dépendance à la densité a été incorporée en utilisant les fonctions de Beverton-Holt (équation 6) et de Ricker (équation 7) adaptées pour être incluses dans la matrice de projection :

$$d_0 = \frac{\sigma_{0,max}/\sigma_{0,1}}{1+\beta_d \times N_e/K_e}, \quad (11)$$

$$d_0 = \sigma_{0,max}/\sigma_{0,1} e^{-\beta_d N_e/K_e}. \quad (12)$$

où $\sigma_{0,max}$ et $\sigma_{0,1}$ représentent le taux de survie maximal et à l'équilibre de l'œuf à l'âge 1, respectivement, β_d est le paramètre de dépendance à la densité ajusté à un seul individu, N_e est la production annuelle actuelle d'œufs et K_e est la capacité de charge ou la production d'œufs qui donne une taille stable de la population adulte, où $K_e = \sum_{t_{max}}^{i=1} K_i f_i \rho_i T$ avec la capacité de charge adulte $K_a = \sum_{t_{max}}^{i=1} K_i \rho_i$, et K_i représentant les capacités de charge propres à l'âge en fonction de la répartition stable par âge.

La matrice de dépendance à la densité **D** a été structurée comme suit :

$$\mathbf{D} = \begin{bmatrix} 1 & d_0 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \end{bmatrix}. \quad (13)$$

Stochasticité

Le recrutement et la survie propre à l'âge ont été modifiés chaque année pour simuler la stochasticité environnementale des taux démographiques. La quantité de variabilité incluse dans le modèle de population a été fondée sur la moitié de l'écart-type résiduel découlant de l'ajustement des relations fonctionnelles pour le recrutement et sur la variabilité des estimations de M au fil des ans.

On a supposé que le recrutement (survie à l'âge 0) suivait une répartition log-normale avec un écart-type de 0,35. Le taux de survie variait en fonction de la mortalité instantanée ($\sigma_i = e^{-M_i}$). On a supposé que M varie selon une distribution normale avec un coefficient de variation (CV) de 0,125. La stochasticité a été exécutée au moyen de la distribution bêta étirée pour éliminer les extrémités de la distribution normale, mais maintenir la moyenne et l'écart-type (Morris et Doak 2002). Il a été supposé que M était corrélé de façon intraannuelle à une structure de corrélation AR1 (la corrélation diminue à mesure que la différence entre les âges augmente) avec une valeur de corrélation de 0,75.

Cette stochasticité des taux démographiques a fait varier la taille de la population adulte avec un CV de $\sim 0,22$.

INCIDENCE DES DOMMAGES

Les répercussions des dommages anthropiques sur une population de corégones pygmées ont été évaluées à l'aide de l'analyse de l'élasticité déterministe de la matrice de projection et des simulations stochastiques.

Deux analyses d'élasticité déterministe ont été utilisées : une analyse indépendante de la densité pour déterminer l'incidence des modifications des taux démographiques sur la croissance de la population (ε_λ) et une analyse dépendante de la densité pour déterminer l'incidence des modifications des taux démographiques sur la densité de population stable (ε_N).

L'analyse de l'élasticité des éléments de la matrice offre une méthode permettant de quantifier l'incidence des changements dans les taux démographiques sur une population. Plus précisément, les élasticités mesurent le changement proportionnel du taux de croissance de la population (λ) ou la densité à l'équilibre (N) après une modification proportionnelle dans un taux démographique (v). Par exemple, une élasticité d'une valeur λ de 0,2 pour la survie des juvéniles indique qu'une modification de 10 % dans le taux de survie des juvéniles (p. ex. $0.5 \times (1 + 0,1) = 0,55$) se traduirait par une augmentation de 2 % du taux de croissance de la population (p. ex. $1 \times (1 + 0,1 \times 0,2) = 1,02$). L'élasticité de N fonctionne de la même façon, à l'exception du fait qu'elle agit sur des densités propres au stade; par exemple, une élasticité d'une valeur N pour une densité de la population adulte de 0,15 pour les perturbations de la capacité de charge des œufs (K_e) indiquerait qu'une diminution de 20 % de K_e (p. ex. $225\,000 \times (1 - 0,20) = 180\,000$) entraînerait une diminution de 3 % de la densité des adultes à l'équilibre (p. ex. $1\,000 \times (1 - 0,15 \times 0,20) = 970$).

Les élasticités sont utiles, car elles permettent d'évaluer l'incidence des changements apportés aux taux démographiques et aux autres paramètres du modèle sur une population. Comme elles représentent des changements proportionnels, leurs valeurs sont directement comparables. Elles sont préférables aux analyses par simulation en raison de la vitesse à laquelle elles peuvent être estimées, ce qui permet d'examiner beaucoup plus de perturbations que les simulations. Les élasticités sont toutefois limitées, car elles représentent des changements permanents et supposent que tous les autres paramètres du modèle demeurent inchangés. Par conséquent, une analyse par simulation a été utilisée pour examiner les effets des dommages temporaires ou périodiques sur une population.

Élasticité de λ

Les élasticités de λ (ε_λ) sont calculées en prenant les dérivés partiels réduits de la valeur λ par rapport à l'indice du taux démographique (v , Caswell 2001) :

$$\varepsilon_\lambda = \frac{v}{\lambda} \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} \frac{\partial a_{i,j}}{\partial v}, \quad (14)$$

où a_{ij} est l'élément de la matrice de projection dans la rangée i et la colonne j .

Les estimations de l'élasticité sont influencées par les conditions actuelles. Les valeurs d'élasticité sont donc fournies pour quatre états de population : déclin, stabilité, croissance et expansion. Une population en déclin a été définie en fonction du critère A2 du COSEPAC pour les espèces menacées comme une réduction de ≥ 30 % de la taille de la population sur 10 ans ou 3 générations, selon la période la plus longue, ce qui donne $\lambda_{\min} = 0,973$. Une population stable a été définie comme une population ayant $\lambda_1 = 1$. Une population en plein essor a été

définie comme une population dont la survie des jeunes de l'année était fixée à la valeur maximale, c.-à-d. lorsque la densité est de 0, ce qui donne $\lambda_{\max} = 1,46$ en supposant la dépendance à la densité de Beverton-Holt et $\lambda_{\max} = 1,32$ et en supposant la dépendance à la densité de Ricker. Enfin, une population croissante a été définie en fixant des valeurs du taux démographique comme si la taille de la population était à 50 % de la capacité de charge, ce qui a entraîné $\lambda_{\text{moyenne}} = 1,12$ et $1,14$ pour la dépendance à la densité de Beverton-Holt et de Ricker, respectivement.

Élasticité de N

Les élasticités de N (ε_N) sont calculées à partir des sensibilités de N ($\frac{d\hat{N}}{dv^i}$) où (Caswell 2019) :

$$\frac{d\hat{N}}{dv^i} = \left(\mathbf{I}_i - \mathbf{A} - (\hat{\mathbf{N}}^T \otimes \mathbf{I}_i) \frac{\partial \text{vecA}}{\partial \mathbf{N}^T} \right)^{-1} (\hat{\mathbf{N}}^T \otimes \mathbf{I}_i) \frac{\partial \text{vecA}}{\partial v^i}, \quad (15)$$

et :

$$\varepsilon_N = \text{diag}(\hat{\mathbf{N}})^{-1} \frac{d\hat{N}}{dv^i} \text{diag}(v). \quad (16)$$

\mathbf{A} est la matrice de projection de la dimension $i \times i$, \mathbf{I}_i est une matrice identité de dimension $i \times i$, $\hat{\mathbf{N}}$ est un vecteur de densités d'équilibre, $\frac{\partial \text{vecA}}{\partial \mathbf{N}^T}$ correspond aux dérivés partiels de la matrice \mathbf{A} en ce qui a trait aux densités de stade, $\frac{\partial \text{vecA}}{\partial v^i}$ correspond aux dérivés partiels de la matrice \mathbf{A} en ce qui concerne les taux démographiques ou les paramètres d'intérêt du modèle, \mathbf{T} est l'exploitant transposé et \otimes représente le produit Kronecker. $\text{diag}(\hat{\mathbf{N}})$ et $\text{diag}(v)$ représentent des matrices diagonales avec les densités d'équilibre et les valeurs des paramètres sur la diagonale, respectivement, et les 0 sur les entrées hors diagonale. Voir Caswell (2019) pour obtenir des détails.

Des estimations de ε_N sont fournies en ce qui concerne les perturbations de la fécondité, le taux de survie selon le stade biologique et les paramètres de dépendance à la densité pour les modèles de Beverton-Holt et de Ricker.

Simulation

Des analyses par simulation ont été effectuées pour étudier l'incidence des dommages propres aux stades sur la densité de la population adulte. Les taux de survie propres aux stades ont été réduits d'un certain degré de dommages, allant de 0 à 99 %, à différentes fréquences : 1, 2, 5 et 10 ans, sur une simulation sur 100 ans. La capacité de charge initiale a ensuite été comparée à la taille moyenne de la population au cours des 15 dernières années de simulation pour déterminer l'effet des dommages, quantifié comme proportion de K_a initial. La fréquence indique à quelle fréquence le dommage a été causé à la population. Une fréquence de 1 indique que le dommage est constant et qu'il est causé tous les ans, alors qu'une fréquence de 10 indique que le dommage est périodique et qu'il a lieu tous les 10 ans. En tant que modèle dépendant de la densité, on suppose que la population est capable de se rétablir entre les applications du dommage à mesure que les conditions sont rétablies à l'état initial, et puisqu'il s'agit d'un modèle portant sur une seule espèce, il n'existe aucun concurrent.

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable (PMV)

Le concept de la viabilité démographique a été utilisé pour déterminer les cibles potentielles minimales de rétablissement du corégone pygmée. La durabilité démographique est liée au

concept d'une population minimale viable (Shaffer 1981). Elle a été définie comme étant la taille minimale de la population d'adultes qui donne lieu à la probabilité souhaitée de persistance sur 100 ans (~ 23 générations de corégones pygmées), où les « adultes » correspondent aux femelles matures. La PMV a été estimée à l'aide d'une analyse de simulation, qui intégrait la stochasticité environnementale et la densité-dépendance.

Les éléments importants intégrés à l'analyse de la viabilité de la population comprennent le choix de la période sur laquelle la persistance est déterminée, la gravité et la fréquence des événements catastrophiques et le seuil de quasi-extinction en dessous duquel une population est jugée non viable. Le choix de la période est arbitraire et sans justification biologique; toutefois, une période de 100 ans est probablement raisonnable pour la prise de décisions de gestion.

Le taux et la gravité des événements catastrophiques au sein des populations de corégones pygmées sont inconnus. Selon une méta-analyse, Reed *et al.* (2003) ont déterminé que parmi les populations vertébrées, les décès catastrophiques qui ont entraîné une diminution de plus de 50 % de la taille de la population sur une année se sont produits à un taux moyen de 14 % par génération. Ce résultat a été utilisé pour orienter les simulations de la PMV, et trois niveaux de taux de catastrophe ont été utilisés pour tenir compte de l'incertitude : 5 % par génération, 10 % par génération et 15 % par génération. Ces taux correspondent à une fréquence moyenne d'une catastrophe tous les 87, 43 et 29 ans, respectivement. L'incidence des catastrophes touche simultanément tous les stades biologiques et a été tirée de façon aléatoire d'une distribution bêta variant entre 0,5 et 1 avec des paramètres de forme de 0,762 et 1,5 (Reed *et al.* 2003; Figure 5), ce qui représente la probabilité d'une diminution de 50 % à 100 % de la taille de la population. Les catastrophes représentent toute perturbation temporaire et réversible à grande échelle de la population et peuvent provenir de causes naturelles ou anthropiques.

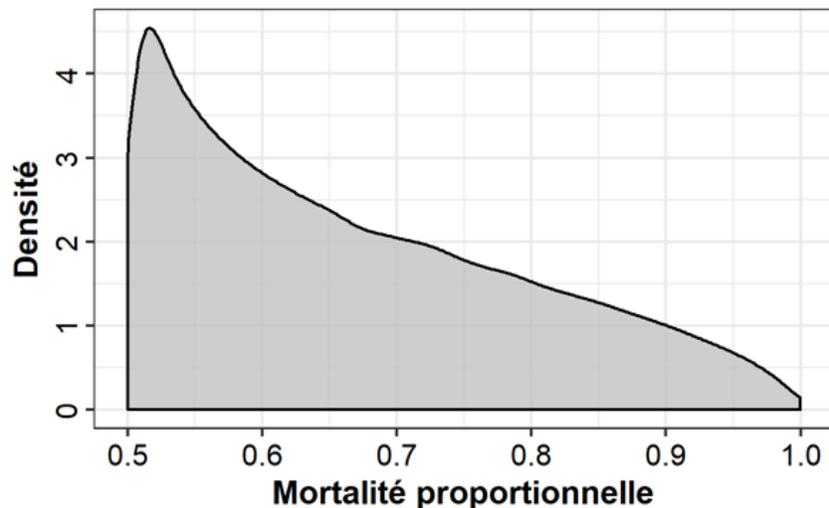


Figure 5. Distribution bêta (variant entre 0,5 et 1) utilisée dans les prélèvements stochastiques de répercussions catastrophiques. Cela représente la diminution proportionnelle de la taille de la population à la suite d'un événement catastrophique. Les paramètres de forme étaient 0,762 et 1,5 (Reed *et al.* 2003).

La quasi-extinction tient compte des effets conjugués des effets d'Allee, de la stochasticité démographique et de la dépression de consanguinité (Lande 1988) menant une population à l'extinction une fois le seuil franchi. La valeur du seuil de quasi-extinction ne peut être mesurée

empiriquement; par conséquent, 25 femelles adultes ont été utilisées comme approximation raisonnable (Morris et Doak 2002).

Des simulations stochastiques dépendantes de la densité ont été réalisées pour des populations de diverses densités initiales (la densité initiale représentait la capacité de charge des femelles adultes, K_a , où $\lambda = 1$). Les simulations ont été réalisées sur 100 ans. Les simulations indépendantes intégraient trois taux de catastrophes (0,05, 0,1 et 0,15/génération). Chaque simulation a été reproduite 5 000 fois et le nombre de quasi-extinctions a été compté. La probabilité d'extinction ($P[ext.]$) a été modélisée sous forme de régression logistique, de manière à ce que :

$$P[ext.] = \frac{1}{1 + e^{-(b_{PMV} \log_{10}(N_a) + a_{PMV})}}, \quad (17)$$

où a_{PMV} et b_{PMV} représentent le point d'intersection et la pente ajustés de la régression logistique. L'équation 17 peut être réorganisée pour estimer la taille de la population adulte nécessaire pour obtenir un niveau souhaité de persistance de la population (PMV) :

$$PMV = 10^{\frac{\log(1/P[ext.]^{-1}) + a_{PMV}}{b_{PMV}}}. \quad (18)$$

Les estimations de la PMV sont présentées pour les probabilités de quasi-extinction de 5 % et 1 %.

Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV)

La superficie minimale pour une population viable (SMPV) est définie comme la superficie d'habitat nécessaire pour soutenir une PMV (Velez-Espino *et al.* 2010). La SMPV est estimée simplement sous forme de PMV divisé par la densité moyenne de population. La densité de population (kg/biomasse/ha) a été estimée à l'aide d'un modèle à obstacle spatial estimé à partir des données annuelles par chalut de fond de l'USGS (van der Lee et Koops 2020). L'estimation prévue de la biomasse était de 0,036 kg/ha pour 2018 en tenant compte de la profondeur, de la probabilité de présence et de la dépendance spatiale.

RÉSULTATS

INCIDENCE DES DOMMAGES

Diverses analyses ont été utilisées pour évaluer les répercussions des dommages sur les populations de corégones pygmées : l'analyse de l'élasticité déterministe du taux de croissance de la population (Figure 6) et de la densité du stade biologique (Figure 7) et de l'analyse de simulation (Figure 8).

Élasticité de λ

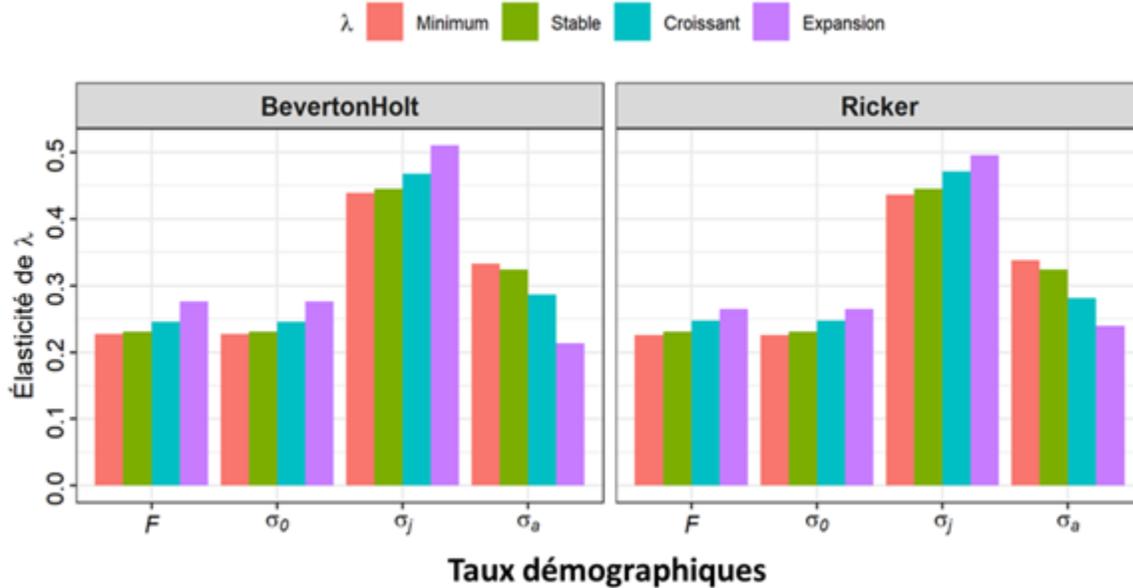


Figure 6. Élasticité des résultats de l'analyse λ pour les modèles de population de Beverton-Holt et de Ricker selon quatre états de la population : déclin, stabilité, croissant et expansion. F représente la fécondité indiquant les effets des perturbations indépendantes sur tous les paramètres qui contribuent à la fécondité (équation 10) et σ représente la survie aux stades jeune de l'année (0), juvénile (j) et adulte (a).

L'élasticité de λ aux perturbations des taux démographiques (Figure 6) donne une indication de la façon dont la population peut réagir aux variations des taux démographiques; les valeurs positives indiquent que le taux de croissance de la population augmentera si le taux démographique est augmenté. Les estimations de l'élasticité sont présentées pour la fécondité (F), ce qui englobe tous les paramètres contribuant à l'équation 10 et les taux de survie (σ) pour les stades jeune de l'année, juvénile et adulte.

Les résultats étaient presque identiques lorsqu'ils ont été paramétrés avec les paramètres de dépendance à la densité de Beverton-Holt ou de Ricker et étaient similaires pour différents taux de croissance de la population. En général, le taux de croissance de la population était plus sensible aux perturbations des valeurs de survie et d'élasticité des juvéniles $\sim 0,46$. Cette sensibilité était supérieure à la sensibilité de λ à la survie des adultes ($\sim 0,29$) ou à la survie en matière de fertilité/jeune de l'année ($\sim 0,24$). Cela indique qu'une population de corégones pygmées serait davantage touchée par la mortalité au stade juvénile (en supposant la densité-indépendance). Par exemple, un taux de mortalité de 5 % en plus de la mortalité naturelle entraînerait une diminution annuelle de 2,3 % de la taille d'une population stable ($\lambda = 1$) ($1 \times (1 - 0,05 \times 0,46)$).

Élasticité de N_s

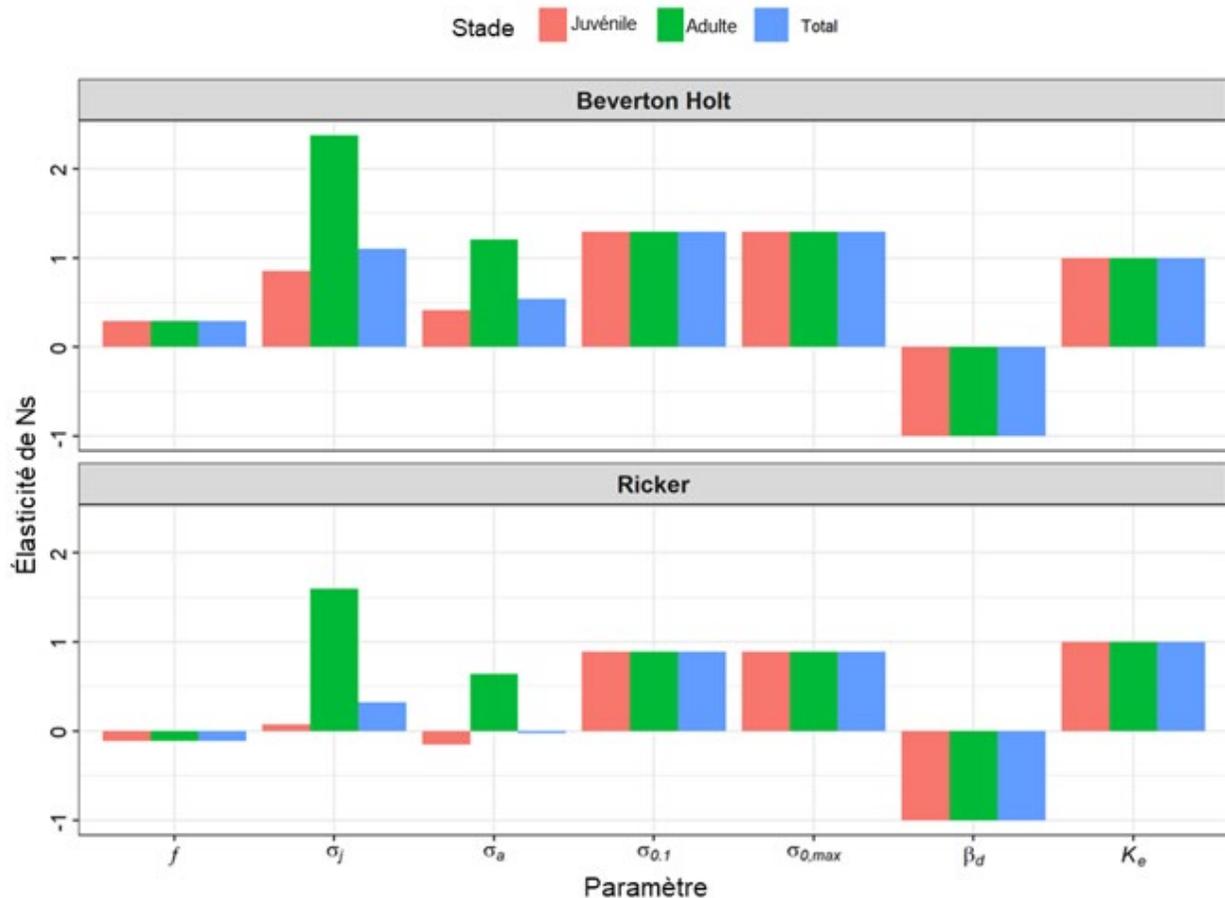


Figure 7. Élasticité des résultats de l'analyse N_s pour les modèles de population de Beverton-Holt et de Ricker. L'axe des x représente le paramètre du modèle qui est perturbé; l'axe des y représente la variation proportionnelle résultante de la densité propre au stade biologique. f représente la fécondité totale et σ_s représente la survie propre au stade biologique, β_d est le paramètre dépendant de la densité et K_e représente la capacité de charge des œufs.

L'analyse ci-dessus des élasticités de λ suppose la densité-indépendance, mais si la dépendance à la densité agit sur les populations, les résultats pourraient ne pas être maintenus. Par conséquent, une analyse de l'élasticité de la densité propre au stade biologique (N_s) aux variations des taux démographiques a été appliquée en tenant compte des effets du recrutement dépendant de la densité.

La dépendance à la densité était censée agir uniquement pendant la première année de vie, mais pouvait suivre les formes de Beverton-Holt ou de Ricker (Figure 7). Les perturbations des paramètres de dépendance à la densité étaient semblables pour les deux modèles avec augmentation omniprésente de la densité à tous les stades biologiques et augmentation de la capacité de charge (K_e) et de l'équilibre ($\sigma_{0,1}$) ou de la survie maximale ($\sigma_{0,max}$) des jeunes de l'année, et diminution de la densité si le paramètre de dépendance à la densité (β_d) était augmenté.

Les effets des changements apportés aux autres taux démographiques étaient toutefois plus variés et différaient quelque peu entre les formes de dépendance à la densité. Le modèle de Beverton-Holt représente une dépendance compensatoire à la densité et, par conséquent, les

augmentations des taux démographiques ont entraîné une augmentation de la densité. À l'instar de l'élasticité de l'analyse λ , l'augmentation la plus importante de la densité adulte découle de l'augmentation du taux de survie des juvéniles. Toutefois, le modèle de Ricker est surévalué, ce qui a pour effet de contrebalancer les effets sur différents stades biologiques tout en perturbant les taux démographiques. Là encore, l'augmentation la plus importante de la densité de la population découle de l'augmentation du taux de survie des juvéniles, mais dans une moindre mesure que le modèle Beverton-Holt. L'augmentation de la fécondité a entraîné une diminution nette de la taille de la population. Ce résultat diffère du modèle de Beverton-Holt et de l'élasticité de l'analyse λ (Figure 6), où l'augmentation de la fécondité/fertilité a eu un effet positif sur la population. Enfin, avec la forme de dépendance à la densité de Ricker, l'augmentation de la survie des adultes a permis une augmentation du nombre d'adultes dans la population, mais a entraîné une diminution du recrutement. Cela découle d'une augmentation de l'âge moyen des femelles adultes en raison d'une survie accrue chez les adultes, ce qui a entraîné une augmentation de la production annuelle d'œufs, et donc une diminution de la survie des jeunes de l'année.

Par exemple, avec le modèle de dépendance à la densité de Beverton-Holt, les valeurs d'élasticité découlant des changements dans la survie des adultes étaient de 1,2 pour la densité de la population adulte et de 0,41 pour la densité des juvéniles. Par conséquent, une augmentation de 10 % de la survie des adultes (c.-à-d. $0,45 \times (1 + 0,1) = 0,495$) entraînerait une augmentation de 12 % du nombre d'adultes et de 4,1 % du nombre de juvéniles dans la population. Par ailleurs, avec la forme de dépendance à la densité de Ricker, les valeurs d'élasticité étaient respectivement de 0,64 et -0,15. Cela indique que la même augmentation de 10 % de la survie des adultes coïnciderait avec une augmentation de 6,4 % du nombre d'adultes, mais d'une réduction de 1,5 % du nombre de juvéniles.

Simulation

Les analyses d'élasticité ci-dessus supposent que tout changement à un taux démographique est permanent. Par conséquent, une analyse par simulation a été utilisée pour examiner comment la taille de la population adulte peut réagir aux perturbations périodiques survenant annuellement (aux fins de comparaison avec l'analyse de l'élasticité), tous les deux, cinq et dix ans (Figure 8). Une ligne de référence est incluse au point où la densité adulte est réduite à 75 % de la capacité de charge initiale qui a été choisie arbitrairement.

Les résultats étaient semblables entre les deux modèles de dépendance à la densité et concordaient avec les analyses de l'élasticité présentant des dommages au stade juvénile (augmentation de la mortalité annuelle) et ayant la plus grande incidence sur la densité adulte du dommage propre au stade. Les répercussions des dommages étaient toutefois légèrement moindres lorsque l'on a supposé le modèle de dépendance à la densité de Ricker par rapport au modèle de Beverton-Holt. Le modèle de Ricker exigeait des valeurs de dommages légèrement plus élevées pour réduire de 25 % la densité adulte initiale.

Pour les modèles de dépendance à la densité de Beverton-Holt et de Ricker, l'intervalle de confiance plus faible pour la survie des juvéniles a franchi le seuil de 75 % lorsque le dommage était égal à 0,03 et 0,07 respectivement, ce qui indique qu'une mortalité supplémentaire de 3 % ou 7 % sur les juvéniles pourrait faire baisser la densité adulte de 25 % par rapport aux densités initiales avant le préjudice. Les valeurs de confiance plus faibles pour les stades jeune de l'année et adulte étaient respectivement de 0,5/0,11 et de 0,5/0,14.

Au fur et à mesure que la fréquence du dommage a diminué, les effets du dommage ont diminué de manière assez linéaire. L'intervalle de confiance inférieur tiré des simulations bisannuelles des préjudices a franchi le seuil de 75 %, soit environ le double de la valeur du

dommage annuel. Cette tendance se poursuit aux intervalles de 5 et 10 ans des dommages. Pour les simulations du modèle de Ricker, les dommages sur le stade jeune de l'année ou adulte à une fréquence périodique de 10 ans n'ont pas eu de répercussions importantes sur la densité de la population adulte.

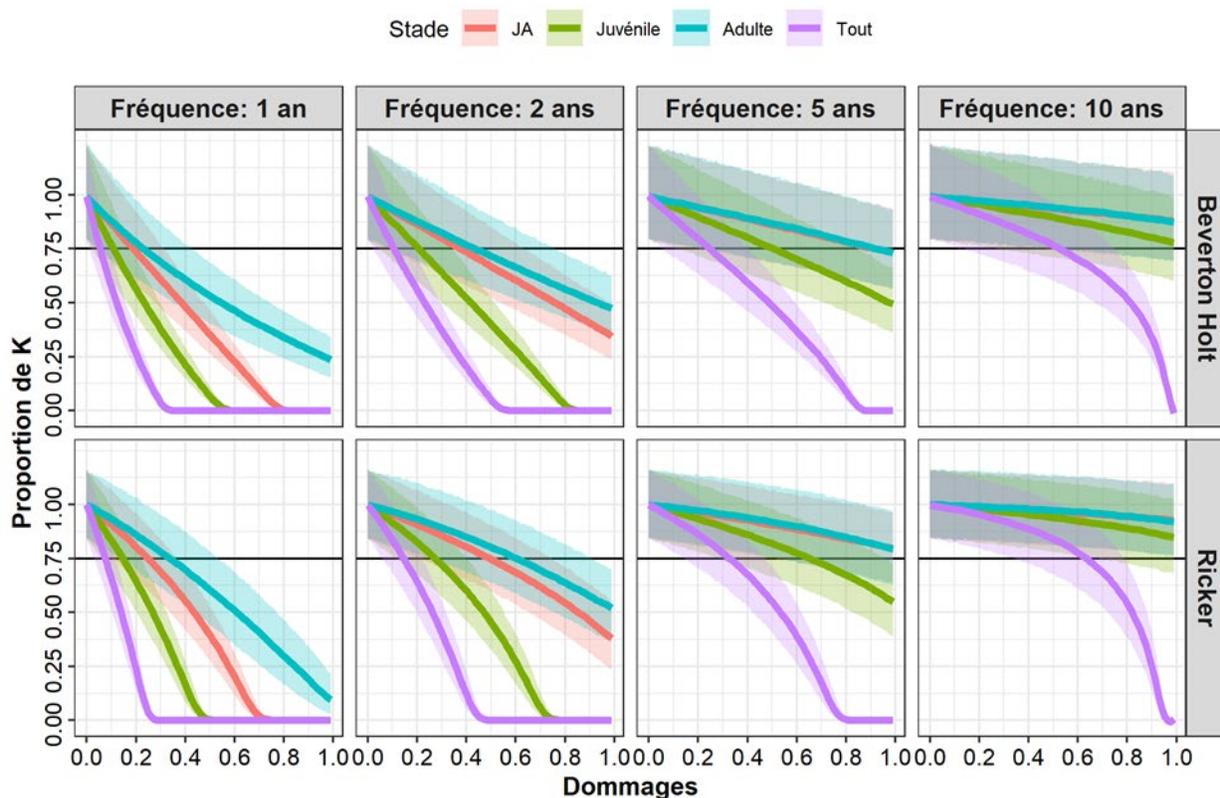


Figure 8. Résultats de l'analyse de simulation des dommages selon différentes fréquences et touchant les différentes étapes du cycle de vie de l'espèce. L'axe des x représente le dommage proportionnel (p. ex. mortalité annuelle) appliqué à l'étape du cycle de vie, et l'axe des y représente la diminution proportionnelle de la densité de la population adulte sur une simulation de 100 ans. Les lignes continues représentent l'incidence moyenne des dommages, et la région ombragée le long de chaque ligne représente les intervalles de confiance. La ligne de référence indique une diminution de 25 % par rapport à la densité initiale.

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable (PMV)

La durabilité démographique a été évaluée au moyen de simulations stochastiques de population dépendantes de la densité. Les extraits de simulation, quasi-extinctions binomiales (1 : éteinte; 0 : existant), ont été ajustés au moyen d'une régression logistique (Tableau 3, Figure 9).

Les abondances cibles de rétablissement qui fournissent une probabilité de quasi-extinction de 5 % et de 1 % sur 100 ans sont présentées (Tableau 4). D'autres cibles, celles présentant différents risques d'extinction, peuvent être estimées à l'aide de l'équation 18 et des valeurs des paramètres du Tableau 3. Les extraits de simulation s'appliquent uniquement aux femelles adultes de la population.

Tableau 3. Valeurs des paramètres tirées de la régression logistique de la probabilité d'extinction et de la taille de la population de femelles adultes pour les populations de corégones pygmées en utilisant la dépendance à la densité de Beverton-Holt et de Ricker à trois taux de catastrophe.

Taux de catastrophe	Beverton-Holt		Ricker	
	a_{PMV}	b_{PMV}	a_{PMV}	b_{PMV}
0,05	6,51	-3,59	6,20	-3,47
0,10	7,20	-3,47	7,40	-3,56
0,15	7,90	-3,49	7,76	-3,43

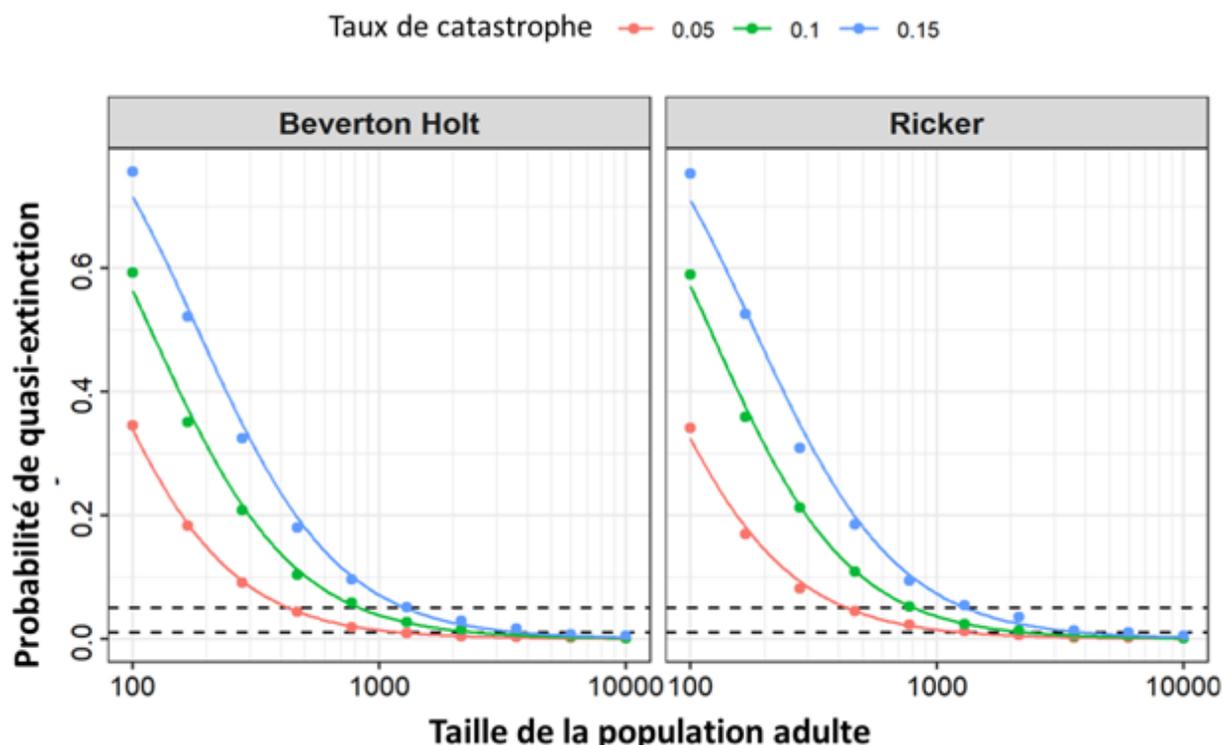


Figure 9. Probabilité de quasi-extinction à diverses densités de la population adulte pour deux modèles de dépendance à la densité et trois taux de catastrophe. Les points représentent les valeurs de simulation moyennes et les lignes représentent les régressions logistiques ajustées pour les taux de catastrophe 0,05, 0,10 et 0,15, respectivement.

Tableau 4. Cibles de rétablissement pour la taille des populations (PMV) du corégone pygmée en utilisant les modèles de Beverton-Holt et de Ricker selon trois taux de catastrophe. Les valeurs sont indiquées pour les femelles adultes, les mâles adultes et la biomasse de populations entières (1 an et plus).

Taux de catastrophe	Femelles adultes		Mâles adultes		Biomasse (kg)	
	P[ext] = 5 %	P[ext] = 1 %	P[ext] = 5 %	P[ext] = 1 %	P[ext] = 5 %	P[ext] = 1 %
Beverton-Holt						
0,05	430	1,240	987	2,847	8,34	24,05
0,10	834	2,493	1,915	5,725	16,18	48,36
0,15	1,282	3,812	2,944	8,754	24,87	73,94

Taux de catastrophe	Femelles adultes		Mâles adultes		Biomasse (kg)	
	P[ext] = 5 %	P[ext] = 1 %	P[ext] = 5 %	P[ext] = 1 %	P[ext] = 5 %	P[ext] = 1 %
Ricker						
0,05	434	1,299	997	2,983	8,42	25,20
0,10	809	2,354	1,858	5,406	15,69	45,66
0,15	1 312	3,971	3,013	9,119	25,45	77,02

Le nombre correspondant de mâles adultes dans la population a été estimé en calculant rétrospectivement les densités des femelles propres à l'âge en utilisant la structure d'âge stable du modèle matriciel, le rapport des sexes (Figure 2) pour estimer le nombre de mâles et le calendrier de maturité des mâles pour calculer le nombre de mâles adultes. Le nombre de mâles adultes dépasse le nombre de femelles, car ils vieillissent plus tôt. Toutefois, comme ils vivent pendant une période plus courte et atteignent une taille maximale plus petite, la biomasse des mâles est inférieure à celle des femelles. En outre, les estimations de la biomasse de la population totale (1 an et plus) sont fournies en utilisant les équations 1, 2 et 3 pour convertir les densités propres à l'âge et au sexe en biomasse de population entière.

La taille de population nécessaire de femelles corégones pygmées adultes pour la durabilité était très semblable, les formes de dépendance à la densité de Beverton-Holt ou de Ricker étant supposées, mais dépendait grandement de la fréquence supposée des perturbations catastrophiques pour les populations. Pour atteindre une probabilité de persistance de 99 % sur 100 ans, il fallait des populations de corégones pygmées femelles adultes d'environ 1 300, 2 500 et 4 000 pour des taux de catastrophe de 5, 10 et 15 % par génération. Cela correspond à une biomasse de population entière d'environ 25, 50 et 75 kg.

Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV)

La quantité d'habitats nécessaire pour soutenir une population de corégones pygmées de la taille d'une PMV peut être estimée en divisant l'estimation de la PMV par la densité de population moyenne. La densité moyenne de la biomasse du corégone pygmée a été estimée à 0,036 kg/ha. Par conséquent, la quantité maximale d'habitats nécessaire pour soutenir une population de la taille d'une PMV (probabilité d'extinction de 1 %, taux de catastrophe de 15 % par génération et densité-dépendance du type Ricker) est estimée à environ 21 km².

Le modèle spatial a été utilisé pour projeter la taille de la population (kg/ha) dans l'ensemble du lac Supérieur et des emplacements où les densités étaient > 0,036 kg/ha (c.-à-d. supérieures à la moyenne de l'ensemble du lac) ont été repérés (Figure 10). Selon cette projection, toutes les zones d'environ 21 km² représentent des populations potentielles de corégones pygmées de la taille d'une PMV. Il y a, dans le lac Supérieur, de nombreuses (> 7) zones géographiquement distinctes qui sont susceptibles de contenir des populations, potentiellement multiples, comptant plus de corégones pygmées que la PMV. Si ces populations sont entièrement non corrélées, la probabilité d'extinction de l'espèce dans l'ensemble du lac Supérieur diminuerait à $0,01^7 = 1,0 \times 10^{-14}$.

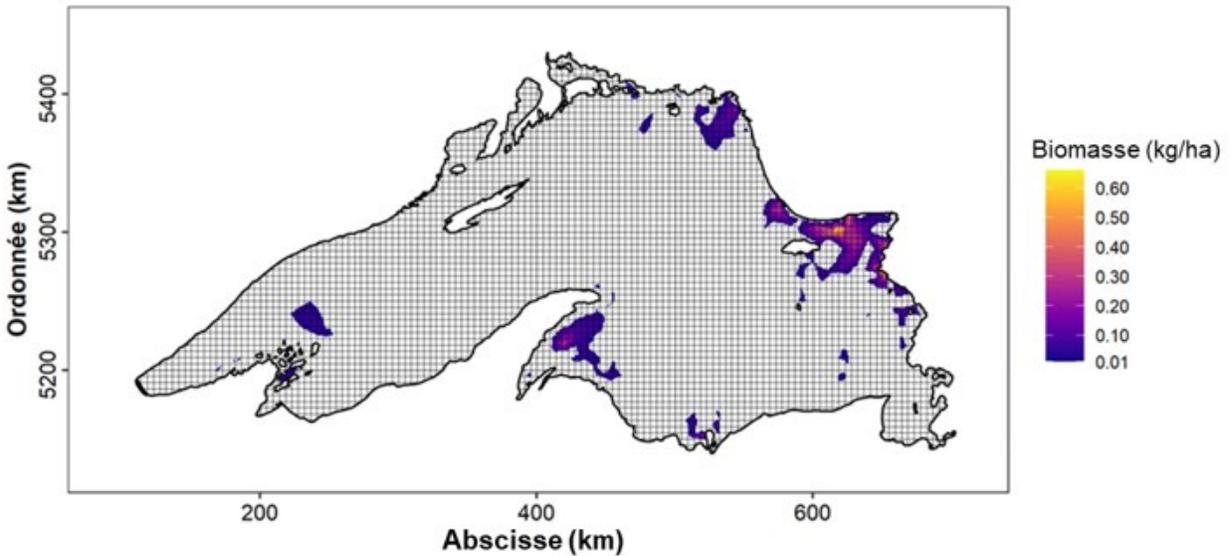


Figure 10. Emplacements où les densités prévues de corégones pygmées sont supérieures à 0,036 kg/ha (c.-à-d. des densités supérieures à la moyenne) selon le modèle à obstacle spatial (van der Lee et Koops 2020). La grille représente des carrés d'environ 21 km², par conséquent, tout carré coloré représente une PMV potentielle.

DISCUSSION

Un modèle de population du corégone pygmée a été créé pour prédire comment une population peut réagir aux dommages anthropiques et estimer les cibles de rétablissement pour l'abondance et l'habitat. Des renseignements limités sur les caractéristiques du cycle biologique du corégone pygmée du lac Supérieur ont été publiés. Les renseignements disponibles ont été compilés et d'autres paramètres ont été estimés, comme la mortalité des adultes et les relations stock-recrutement, en utilisant les données à long terme du relevé par chalutage de fond de l'USGS.

De multiples méthodes ont été utilisées pour évaluer les répercussions des dommages sur les populations de corégones pygmées. Parmi les diverses méthodes, il est devenu évident que le corégone pygmée est davantage touché par les perturbations au stade juvénile. Ce résultat s'applique aux hypothèses d'indépendance et de dépendance à la densité et aux dommages périodiques.

L'analyse de l'élasticité de N (Figure 7) indique l'incidence des changements dans les taux démographiques sur les densités de population par stade en intégrant les effets de la densité-dépendance. Avec la dépendance à la densité de type Beverton-Holt et Ricker, respectivement, les mortalités annuelles agissant sur les juvéniles en plus de la mortalité naturelle supérieure à ~ 10 et 15 % feraient baisser la population à 75 % de la capacité de charge initiale. Cela est semblable aux résultats des simulations comportant un dommage annuel (Figure 8) où des mortalités d'environ 11 % ou 14 % au stade juvénile (fondées sur la médiane) feraient baisser l'abondance des adultes de 25 %. Le stade jeune de l'année était le deuxième stade le plus sensible avec des dommages de 19 ou 28 % causant un déclin de 25 % de N_a , suivi du stade adulte avec 21 ou 39 % de mortalités. Les effets des dommages sur le frai (fécondité) différaient entre les types de dépendance à la densité. Dans le cas de la dépendance à la densité de Beverton-Holt, les dommages causés au frai entraîneraient une légère diminution de l'abondance, mais nécessitaient une réduction de 85 % avant que l'abondance adulte ne

diminue à 75 % de la capacité de charge. Toutefois, dans le cas de la dépendance à la densité de Ricker, les dommages causés au frai n'ont pas entraîné de baisse de l'abondance.

Une analyse par simulation était nécessaire pour étudier les effets des dommages survenant périodiquement (à des intervalles de plus d'un an), car l'analyse de sensibilité suppose que toutes les perturbations sont permanentes. L'incidence des dommages a diminué de manière relativement linéaire avec une diminution de la fréquence, où l'ampleur des préjudices qui a entraîné une diminution de 25 % de N_a à différentes fréquences de dommages était approximativement égale à l'incidence des dommages annuels divisée par la fréquence. Cela indique que plus le temps de rétablissement accordé après un dommage périodique est élevé, plus l'incidence de chaque dommage est faible.

Les estimations des cibles de rétablissement pour l'abondance ont été faites à l'aide d'une analyse par simulation pour déterminer la taille de la population nécessaire pour assurer la stabilité démographique au moyen d'estimations de la taille de la population minimale viable (PMV). Les résultats étaient semblables, quelle que soit la fonction de dépendance à la densité, surtout en fonction de la probabilité de persistance et du taux de catastrophe. Pour atteindre une probabilité de persistance de 99 %, les populations dans des environnements stables (taux de catastrophe de 5 % par génération) atteignent la stabilité démographique avec des tailles de populations de femelles adultes d'environ 1 300 poissons. Cela correspond à environ 3 000 mâles adultes et à une biomasse d'individus d'un an et plus de 25 kg. Les populations qui subissent des perturbations à grande échelle plus fréquentes (taux de catastrophe de 15 % par génération) ont nécessité une abondance d'environ 4 000 femelles adultes, 9 000 mâles adultes ou 75 kg de biomasse d'âge 1+. L'abondance de corégones pygmées à l'échelle du lac en 2018 a été projetée avec un modèle à obstacle spatial des prises du relevé au chalut (van der Lee et Koops 2020). La projection est fondée sur des champs spatiaux gaussiens tirés des données sur le chalutage de fond et des données sur la bathymétrie pour définir l'habitat probable. La biomasse du corégone pygmée à l'échelle du lac a été estimée à 68 707 kg, bien qu'avec de grands intervalles de confiance (2 465 – 1 357 612). Par conséquent, il est probable que les populations individuelles de corégones pygmées du lac Supérieur soient actuellement plus grandes que la PMV.

Les estimations de la PMV ont été converties en besoins en matière d'habitat en divisant la PMV par les estimations moyennes de la densité (0,036 kg/ha, van der Lee et Koops 2020), ce qui donne une estimation d'environ 21 km² nécessaires pour soutenir une population de corégones pygmées. Toujours à l'aide du modèle à obstacle spatial, on a estimé la quantité d'habitats utilisable disponible pour le corégone pygmée dans le lac Supérieur. Deux méthodes ont été utilisées : la quantification de l'habitat où la biomasse devrait être supérieure à 0 kg et la quantification de l'habitat où la présence du corégone pygmée risque d'être supérieure à 50 %. La première méthode a produit une estimation médiane de 18 850 (IC : 1 468 – 43 319) et la deuxième méthode a donné une estimation de 9 774 (IC : 712 – 26 014). Compte tenu de ce résultat, il est probable que le lac Supérieur dispose d'un habitat suffisant pour soutenir les populations de corégones pygmées.

INCERTITUDES

Il existe peu de rapports décrivant les caractéristiques du cycle biologique du corégone pygmée (Eschmeyer et Bailey 1955, Stewart *et al.* 2016). Par conséquent, le paramétrage du modèle de population comporte un degré d'incertitude. La plupart des caractéristiques de reproduction (c.-à-d. fécondité, maturité et rapport des sexes) ont été tirées d'un rapport plus ancien (Eschmeyer et Bailey 1955) et d'autres (comme la croissance) étaient fondées sur un échantillon de petite taille ($n = 53$, Stewart *et al.* 2016). En outre, les fonctions de recrutement et de mortalité étaient adaptées aux données à long terme sur le chalutage, mais il a fallu

déterminer l'âge et le sexe des individus en fonction des clés de longueur, ce qui ajoutait des erreurs possibles aux estimations.

En ajustant les paramètres du modèle et en effectuant des analyses, le corégone pygmée du lac Supérieur a été considéré comme une seule population ayant des caractéristiques du cycle biologique communes dans tout le lac et sans immigration. Cela ne convient probablement pas aux populations du lac Supérieur. Le corégone pygmée occupe de multiples endroits spatialement disparates dans le lac Supérieur et des sous-populations peuvent différer au chapitre de certaines caractéristiques du cycle biologique, comme la croissance (Eshmeyer et Bailey 1995). En outre, si les sous-populations de corégones pygmées font l'objet d'événements stochastiques non corrélés, mais avec des migrations entre elles, la probabilité de persistance augmenterait probablement. Les petites populations structurées comme des métapopulations, dont la migration est comprise entre elles, peuvent voir des augmentations considérables de la probabilité de persistance comparativement aux populations isolées de même taille. Van der Lee *et al.* (2020) ont constaté une diminution de 4 fois de la PMV pour le méné long (*Clinostomus elongatus*) lorsque la structure de population complexe a été comprise dans la modélisation. De plus, Hilderbrand (2003) a montré des effets significatifs sur la probabilité de persistance, avec seulement deux sous-populations échangeant des individus contre de la truite fardée (*Oncorhynchus clarkii*).

Enfin, la fréquence des événements catastrophiques pour le corégone pygmée était inconnue et a eu des répercussions importantes sur les estimations de la PMV. Les résultats sont présentés pour les taux multiples de catastrophes, mais ce qui convient le mieux n'est pas clair. Les pratiques exemplaires pourraient consister à utiliser l'estimation la plus prudente (15 %/génération), car elle se rapproche de la moyenne transversale des vertébrés (Reed *et al.* 2003), et à se prémunir contre l'incertitude.

ÉLÉMENTS

Élément 3 : Estimer les paramètres actuels ou récents du cycle biologique du corégone pygmée

Les meilleures données disponibles ont été rassemblées pour fournir les paramètres du cycle biologique du corégone pygmée. La valeur de chaque paramètre du cycle biologique utilisée dans la modélisation est présentée dans le Tableau 1, dans la Figure 1:3 et dans la section « Méthodes ».

Élément 12 : Proposer des objectifs de rétablissement concernant l'abondance et l'aire de répartition

Les objectifs d'abondance ont été estimés à l'aide d'une analyse de viabilité de la population et d'estimations de la population minimale viable (PMV). Les simulations intégraient la dépendance à la densité, la stochasticité de l'environnement et les catastrophes aléatoires. Les cibles variaient selon la probabilité de persistance souhaitée et le taux de catastrophe (Tableau 4).

Élément 13 : Projeter les trajectoires attendues des populations sur une période raisonnable (minimum de 10 ans) sur le plan scientifique et des trajectoires au fil du temps jusqu'à l'atteinte des objectifs de rétablissement potentiels, en fonction des paramètres actuels de la dynamique des populations de corégones pygmées

La biomasse à l'échelle du lac (kg/ha) est en déclin depuis 2013 (~ 1 génération) et pourrait être à la biomasse moyenne la plus faible depuis 1989 (van der Lee et Koop 2020). Avant 2013, la

biomasse du corégone pygmée semblait suivre des fluctuations périodiques suggérant que la population pourrait se rétablir après un recrutement réussi. De plus, une baisse dans la présence de grandes prises (> 3 kg/ha) des relevés a été observée. Six emplacements d'échantillonnage ont produit des prises supérieures à 3 kg/ha dans le passé; deux d'entre eux ne sont plus échantillonnés et les autres ont connu des fluctuations périodiques semblables avec la faible biomasse actuelle.

Élément 14 : Présenter un avis sur la mesure dans laquelle l'offre d'habitat approprié répond aux besoins de l'espèce, tant actuellement que lorsque les objectifs de rétablissement de l'espèce proposés dans l'élément 12 sont atteints

La quantité d'habitats nécessaire pour soutenir une PMV de corégones pygmées avec une probabilité d'extinction de 1 % et un taux de catastrophe de 15 % par génération est estimée à environ 21 km². L'offre d'habitat dans le lac Supérieur est largement supérieure. On estime que le lac Supérieur contient 9 774 km² d'habitat avec une probabilité supérieure à 50 % de contenir du corégone pygmée. Les emplacements où il est possible que les populations dépassent la PMV sont illustrés à la Figure 10.

Élément 15 : Évaluer la probabilité que les objectifs possibles de rétablissement puissent être atteints selon les paramètres actuels de la dynamique des populations et comment cette probabilité pourrait varier selon différents paramètres de mortalité (en particulier selon des valeurs plus faibles) et de productivité (en particulier selon des valeurs plus élevées)

Les estimations démographiques indiquent que les populations actuelles du lac Supérieur sont susceptibles de dépasser la PMV.

Élément 22 : Évaluer le taux maximal de mortalité et de destruction anthropiques de l'habitat qu'une espèce peut subir sans risque pour sa survie ou son rétablissement

Les répercussions des dommages aux populations de corégones pygmées ont été évaluées au moyen d'estimations de l'élasticité de λ (Figure 6), de l'élasticité de N (Figure 7) et de simulations (Figure 8). Dans chaque analyse, les perturbations touchant les poissons juvéniles sont celles qui ont eu la plus grande incidence sur la population.

Les estimations des dommages maximaux d'origine humaine peuvent être faites à partir de l'analyse, mais elles dépendent de l'état initial de la population et de l'état qu'elle doit atteindre pour être considérée comme rétablie. Le dommage maximal, qui est défini ici comme une mortalité supplémentaire ou une réduction proportionnelle de l'habitat, peut être estimé comme suit :

$$\text{Dommage maximal} = \frac{\text{état final} - \text{état initial}}{\text{état initial}} \times \frac{1}{\varepsilon \times \text{fréquence}}, \quad (23)$$

où ε , est l'estimation de l'élasticité du taux démographique perturbé, la fréquence est le nombre de fois par année que le dommage est appliqué (c.-à-d. que 0,2 représente un cycle périodique de 5 ans) et l'état est le paramètre de population mesuré (λ ou N). Par exemple, l'élasticité de N_a pour la survie des adultes (σ_a) était $\sim 1,2$ (Beverton-Holt) ou 0,64 (Ricker), et si la taille initiale de la population adulte était de 5 000 individus et que les gestionnaires souhaitent demeurer au-dessus de 4 500, la population adulte pourrait maintenir une mortalité annuelle supplémentaire de 8,3 ou 15,6 %.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 722 p.
- Caswell, H. 2019. Sensitivity analysis: matrix methods in demographic and ecology. Springer Open. 299 p.
- COSEPAC (Comité sur la situation des espèces en péril au Canada). 2016. [Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur la Corégone pygmée \(*Prosopium coulterii*\), populations béringiennes du sud-ouest du Yukon, populations du fleuve Yukon, populations du Pacifique, populations de l'ouest de l'Arctique, populations des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent, population du lac Waterton et populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson au Canada](#). Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, ON. xxxvii + 77 p.
- Eschmeyer, P.H., and Bailey, R.M. 1955. The Pygmy Whitefish, *Coregonus coulterii*, in Lake Superior. Trans. Am. Fish. Soc. 84(1): 161–199.
- Hilderbrand, R.H. 2003. The roles of carrying capacity, immigration, and population synchrony on persistence of stream-resident cutthroat trout. Biol. Conserv. 110(2): 257–266.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241(4872): 1455–1460.
- 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.
- Morris, W.F., and Doak, D.F. 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 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.
- R Core Team, 2018. [R: A language and environment for statistical computing](#). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 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.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. BioScience 31(2): 131–134.
- Stewart, T.R., Ogle, D.H., Gorman, O.T., and Vinson, M.R. 2016. Age, growth, and size of Lake Superior pygmy whitefish (*Prosopium coulterii*). Am. Midl. Nat. 175(1): 24–36.
- USGS (United States Geological Survey). 2018. [Compiled reports to the Great Lakes Fishery Commission of the annual bottom trawl and acoustics surveys for 2016](#) [online]. 80 p. (accessed 03-10-2019).
- 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.
- van der Lee, A.S. et Koops, M.A. 2020. [Tendances de la population, caractéristiques de l'habitat et abondance du corégone pygmée \(*Prosopium coulterii*\) du lac Supérieur](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/074. iv + 20 p.

-
- 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(6): 676–688. doi:10.1002/aqc.1023.
- 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.