



Pêches et Océans
Canada

Fisheries and Oceans
Canada

Sciences des écosystèmes
et des océans

Ecosystems and
Oceans Science

Secrétariat canadien des avis scientifiques (SCAS)

Document de recherche 2022/043

Région de l'Ontario et des Prairies

Modélisation du potentiel de rétablissement du grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) dans le lac Opeongo, au Canada

Simon R. Fung, 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 Lake Shore
Burlington (Ontario) L7S 1A1 Canada

Avant-propos

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

Publié par :

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

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



© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2022
ISSN 2292-4272
ISBN 978--0-660-43836-8 N° cat. Fs70-5/2022-043F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Fung, S.R., van der Lee, A.S., et Koops, M.A. 2022. Modélisation du potentiel de rétablissement du grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) dans le lac Opeongo, au Canada. Secr. can. des avis sci. du MPO. 2022/043. iv + 29.

Also available in English :

Fung, S.R., van der Lee, A.S., and Koops, M.A. 2022. Recovery Potential Modelling of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Opeongo, Canada. DFO Can. Advis. Sec. Res. Doc. 2022/043. iv + 28 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
MÉTHODES.....	2
SOURCES	2
CYCLE BIOLOGIQUE.....	2
Âge et croissance.....	2
Reproduction.....	4
Mortalité	5
LE MODÈLE.....	6
Dépendance à l'égard de la densité.....	7
Stochasticité.....	8
INCIDENCE DES DOMMAGES.....	8
Élasticité de λ	9
Simulation	10
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	10
Abondance : Population minimale viable (PMV).....	10
Habitat : Superficie minimale de population viable	12
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT.....	12
RÉSULTATS.....	12
INCIDENCE DES DOMMAGES.....	12
Élasticité de λ	12
Simulation	15
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	19
Abondance : Population minimale viable	19
Habitat : Superficie minimale de population viable (SMPV).....	22
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT.....	22
ANALYSE	23
INCERTITUDES.....	24
ÉLÉMENTS.....	25
RÉFÉRENCES CITÉES	27

RÉSUMÉ

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué la situation d'une paire d'espèces (unités désignables 13 et 14) de grands corégones (*Coregonus clupeaformis*) du lac Opeongo, au Canada, comme étant menacée. Il présente une modélisation de population pour jauger l'incidence des dommages causés et établir des objectifs de rétablissement d'abondance et d'habitat aux fins d'une évaluation de potentiel de rétablissement (EPR). Cette analyse démontre que les effectifs des deux unités désignables (UD) de grands corégones étaient des plus sensibles aux perturbations influant sur la survie des adultes. Une analyse de viabilité de population a permis d'arrêter des objectifs en matière de potentiel de rétablissement. La viabilité démographique (c'est-à-dire l'autosuffisance durable de ces populations) est possible avec une taille de population femelle adulte de ~450 à ~2 300 pour l'UD de grande taille ou de ~1 300 à ~8 700 pour l'UD de petite taille selon la fréquence des catastrophes et la probabilité de persistance souhaitée. Le lac Opeongo assure un habitat suffisant aux populations des deux UD.

INTRODUCTION

Le complexe spécifique de grands corégones (*Coregonus spp.*) présent au Canada a été évalué par Mee *et al.* (2015), et 36 unités désignables (UD) ont été reconnues. Sur ce nombre, dix se présentent en cinq paires d'espèces vivant dans cinq lacs. Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué ces dix UD en 2018. La paire d'espèces du lac Opeongo formée des UD 13 et 14 a été considérée comme menacée. Trois autres paires spécifiques aux lacs Squanga, Teslin et Dezadaesh (UD 1 et 2, 3 et 4 et 5 et 6) ont également été jugées menacées. La dernière paire au lac Como (UD 17 et 18) a été évaluée comme éteinte. Dans ce rapport, il sera uniquement question des populations des UD 13 et 14 occupant le lac Opeongo.

Ce couple d'espèces se compose d'un morphe de grande taille (UD 14) et d'un morphe de petite taille (UD 13). Le second de ces morphes parvient à maturité plus tôt et vit moins longtemps que le premier à la maturation et à la vie plus longues. Les différences de morphe corporel des grands corégones pourraient tenir à une différence de taux métabolique et de disponibilité des proies (Trudel *et al.* 2001). Il n'y a généralement pas de morphes de petite taille là où on trouve le corégone cisco (*Coregonis artedi*) (Trudel *et al.* 2001). Les morphes en question sont généralement liés à un partage de niche où le morphe de grande taille est d'un écotype benthique et le morphe de petite taille, d'un écotype limnétique. Il reste que cette association n'a pas été établie pour la paire spécifique de grands corégones du lac Opeongo.

Nous disposons depuis longtemps de preuves d'un isolement reproductif au sein des couples d'espèces sympatriques de poissons chez certaines espèces, comme l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) où la préférence en matière d'accouplement (Rundle et Schluter 1998) et une moindre capacité de reproduction hybride (Gow *et al.* 2007) ont découragé les croisements entre les espèces de la paire. Mee *et al.* (2015) ont constaté que, sur les 18 couples d'espèces de grands corégones relevés dans les lacs canadiens, six offraient des preuves génétiques directes d'un isolement reproductif entre le morphe de grande taille et le morphe de petite taille. On n'a pas encore soumis à une analyse génétique directe la paire spécifique de grands corégones du lac Opeongo pour voir si ces espèces étaient en isolement reproductif, mais les données d'échantillonnage et de terrain semblent indiquer que les UD en question vivent un tel isolement (Mark Ridgway, MRNFO, communication personnelle).

Une autre hypothèse est que les deux UD ne sont pas en isolement reproductif, mais constituent plutôt deux variantes phénotypiques d'une même population. On constate souvent des différences de stratégie de cycle biologique chez les salmonidés. Ainsi, Proulx et Magnan (2004) ont constaté que les facteurs génétiques et environnementaux influencent sur le polymorphisme benthique et pélagique de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Nombreuses sont les populations de salmonidés qui souvent présentent le double écotype migrant et résidant en sympatrie (Jonsson et Jonsson 1993). Des données indiquent que les écotypes migratoires de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) ne sont pas en isolement reproductif (Moore *et al.* 2014).

Il y a des preuves indirectes que la paire spécifique de grands corégones du lac Opeongo se trouve dans un tel isolement, mais les différences morphologiques des deux UD concordent avec des traits de plasticité qui sont attendus et qui varient selon la différence de stratégie de cycle biologique (rythme de croissance, âge à maturité, etc.). Par souci d'exhaustivité et par précaution, il serait prudent de considérer les deux scénarios et de se demander si l'incertitude quant à la structure de la population importe pour l'avis à donner sur la façon de gérer le grand corégone du lac Opeongo.

La *Loi sur les espèces en péril* (LEP) prévoit l'élaboration de stratégies visant à la protection et au rétablissement des espèces menacées d'extinction ou de disparition au pays. C'est dans cette optique que Pêches et Océans Canada (MPO) a fait la présente évaluation de potentiel de rétablissement (EPR, MPO 2007a,b) comme moyen d'information et de consultation scientifique. Chaque EPR est en trois parties avec une évaluation de la situation de l'espèce, une analyse de portée du rétablissement et des scénarios d'atténuation avec des solutions de rechange. Notre rapport contribue à cette évaluation par une modélisation de population permettant de jauger l'incidence des dommages anthropiques sur les populations en question et d'établir des objectifs de rétablissement d'abondance et d'habitat avec les incertitudes qui y sont liées. Ce travail est fondé sur une démarche démographique conçue par Vélez-Espino et Koops (2009, 2012) et Vélez-Espino *et al.* (2010).

MÉTHODES

Nous avons réuni des renseignements sur les taux vitaux pour créer des matrices de projection qui tiennent compte de la stochasticité environnementale et de la dépendance à l'égard de la densité. Nous avons quantifié l'incidence des dommages anthropiques sur les populations en procédant à des analyses d'élasticité et des analyses par simulation. Nous avons estimé les éventuels objectifs de rétablissement d'abondance et d'habitat en évaluant la population minimale viable (PMV) et la superficie minimale de population viable (SMPV).

SOURCES

Les données publiées sont très limitées sur le couple d'espèces de grands corégones du lac Opeongo. Kennedy (1943) a trouvé une distribution bimodale de taille des grands corégones avec des modes à 120 et 240 mm respectivement. Ihssen *et al.* (1981) ont dégagé une relation entre la fécondité et la longueur du corps pour ces mêmes grands corégones, mais sans établir de distinction entre les deux UD.

Le ministère des Richesses naturelles et des Forêts de l'Ontario (MRNFO) a effectué des relevés au filet maillant en 2010, 2013 et 2018. Il a capturé des membres des deux UD et fourni au MPO un sous-ensemble de ses données. Les individus à maturité d'une longueur à la fourche de moins de 180 mm ont été désignés comme appartenant à l'UD de petite taille et tous les autres comme appartenant à l'UD de grande taille.

Toutes les analyses et les simulations se sont faites à l'aide du programme statistique R 3.6.3 (R Core Team 2020). Les valeurs des paramètres intégrées au modèle de population sont indiquées dans le Tableau 1.

CYCLE BIOLOGIQUE

Âge et croissance

Les deux UD de grands corégones présentent un cycle biologique qui varie selon l'âge maximal, la longueur maximale et l'âge à maturité. D'après les données du MRNFO, l'UD de petite taille entre en maturation à l'âge 2 et vit jusqu'à l'âge 8; les âges correspondants pour l'UD de grande taille sont de 4 et 24. La croissance diffère nettement entre les deux UD, l'unité de grande taille présentant un rythme de croissance plus rapide et parvenant à une plus grande taille maximale par rapport à l'unité de petite taille. La longueur selon l'âge en mm peut se décrire dans le cas de l'unité de grande taille par la fonction de croissance de von Bertalanffy (FCVB) :

$$L_t = 365.4(1 - e^{-0.21(t+0.098)}) \quad (1)$$

La croissance de l'unité de petite taille se modélise ainsi :

$$L_t = 142,2(1 - e^{-2,82(t+0,019)}) \quad (2)$$

Les relations longueur-poids sont les mêmes pour les deux unités et peuvent se modéliser par l'expression suivante :

$$W = 0,0000232L^{3,28} \quad (3)$$

Dans cette expression, L est la longueur à la fourche en mm et W, le poids en grammes. La courbe de croissance et la relation longueur-poids sont décrites à la Figure 1 pour les deux UD.

Tableau 1. Définitions et valeurs des paramètres du modèle de population décrivant les grands corégones.

Paramètre	Symbole	Description	UD de grande taille	UD de petite taille	Source
Âge	t_{max}	Longévité	24	8	Ajustement par les données du MRNFO
	t_{mat}	Âge à maturité	5	2	
	ζ	Temps de génération	10,47	3,26	
Croissance	L_{∞}	Longueur asymptotique (mm)	365,4	142,2	Ajustement par les données du MRNFO
	k	Coefficient de croissance de von Bertalanffy	0,21	2,82	
	t_0	Âge à 0 mm de longueur	-0,098	-0,019	
Fraie	α_f	Valeur allométrique de fécondité à l'origine	-1,844		Ihssen <i>et al.</i> (1981)
	β_f	Pente allométrique de fécondité	2,338		
	φ	Proportion de femelles à l'éclosion	0,5		Hypothèse
	T	Périodicité de la fraie	1		
Poids	α_w	Valeur allométrique de longueur-poids à l'origine	$2,32 \times 10^{-6}$		Ajustement par les données du MRNFO
	β_w	Exposant allométrique de longueur-poids	3,28		
Mortalité	σ_a	Taux annuel de survie des adultes	0,84	0,59	Calcul
	σ_j	Taux de survie des juvéniles	0,53-0,81	0,58	
	$\sigma_{0,1}$	Taux de survie de l'œuf à l'âge 1 avec $\lambda = 1$	$2,3 \times 10^{-4}$	$9,3 \times 10^{-4}$	
	$\sigma_{0,max}$	Taux de survie de l'œuf à l'âge 1 avec λ maximal	0,0026	0,0091	
Dépendance à l'égard de la densité	β_d	Paramètre Beverton-Holt de dépendance à l'égard de la densité	10,32	8,75	Calcul

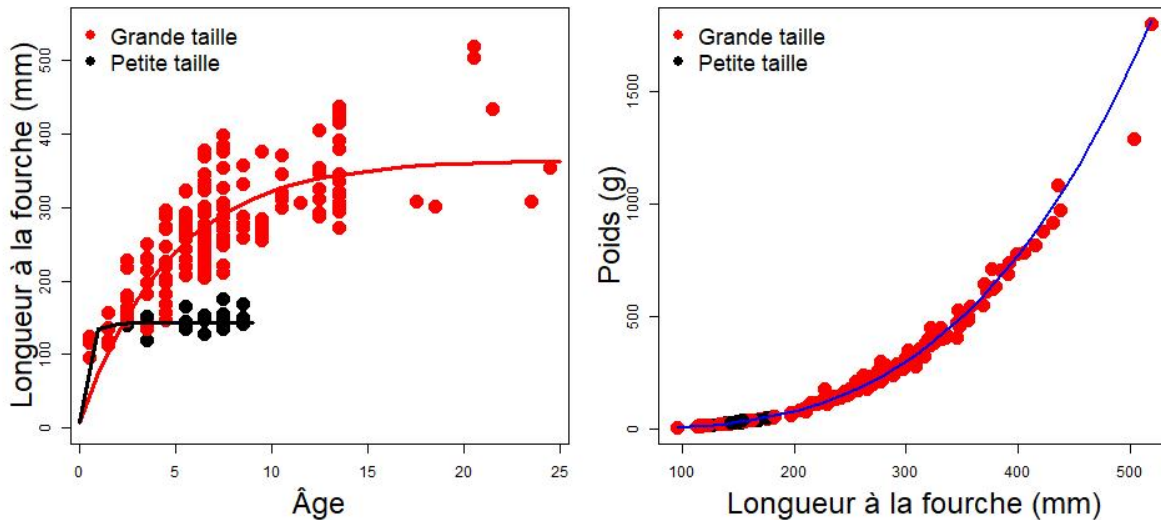


Figure 1. Courbes de croissance de von Bertalanffy pour les deux UD (à gauche) et la relation longueur-poids (à droite) de grands corégones du lac Opeongo. Les données de l'unité de grande taille sont en rouge et celles de l'unité de petite taille, en noir. Les données viennent du MRNFO.

Reproduction

Des renseignements sur la relation longueur-fécondité des grands corégones du lac Opeongo ont été tirés de Ihssen *et al.* (1981). On savait que cette étude n'établissait pas de distinction entre les deux UD. Il y a eu dénombrement des œufs de 53 femelles d'une longueur à la fourche variant de 215 à 360 mm. Une relation longueur-dénombrement des œufs a ensuite été ajustée par un modèle linéaire à transformation logarithmique, ce qui a donné l'expression :

$$\log(f) = -1\ 844 + 2\ 338 * \log(FL) \quad (4)$$

Nous avons supposé que la relation de fécondité s'appliquait aux deux UD de petite et de grande taille. Toutefois, la maturité n'est pas la même dans les deux unités. Il ressort de l'examen des données du MRNFO que les membres de l'unité de grande taille commencent à atteindre la maturité à l'âge 4 (24 %). Ils sont à maturité à 54 % à l'âge 5 et à 100 % à l'âge 8. Quant aux membres de l'unité de petite taille, ils sont à maturité à 100 % à l'âge 2 (Figure 2). Les deux unités sont difficiles à différencier si on suppose que les jeunes et tous les individus à maturité à un âge hâtif (avant l'âge 4) appartiennent à l'unité de petite taille et que les individus immatures sont dénombrés comme individus de grande taille de l'autre unité. Il y a, par conséquent, un biais systématique de sous-dénombrement des individus de petite taille immatures et des individus de grande taille à maturation hâtive. Nous avons posé un rapport mâles-femelles de 50 % et une périodicité de fraie d'un an.

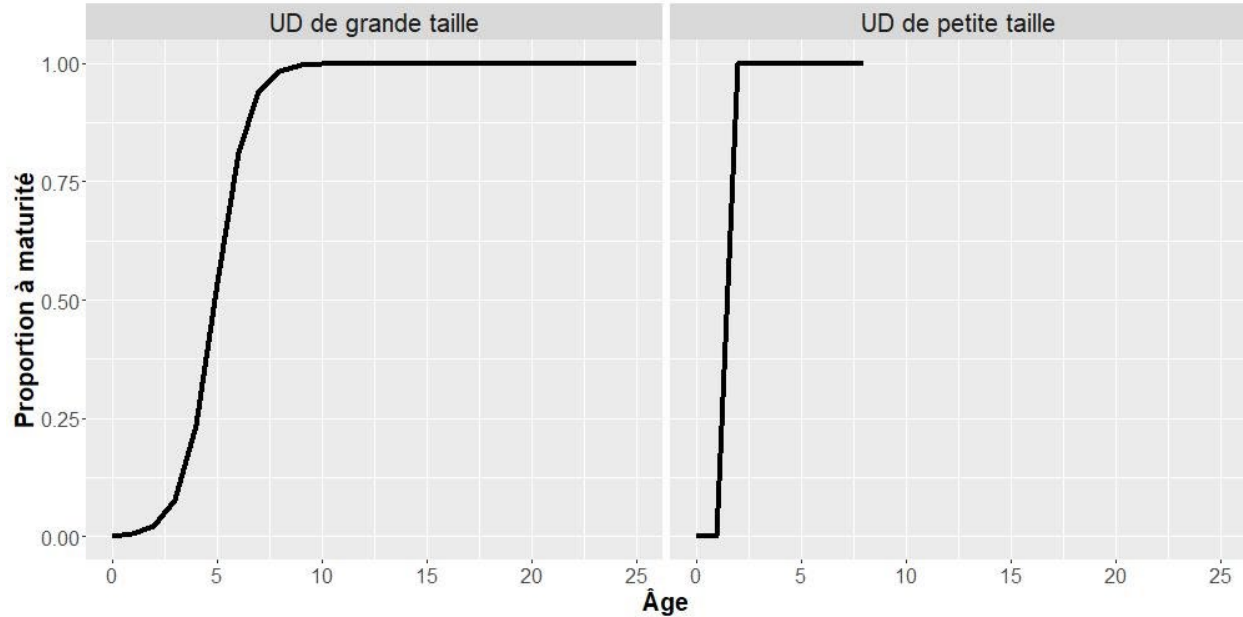


Figure 2. Proportion d'individus à maturité en fonction de l'âge pour les unités désignables de grande (à gauche) et de petite (à droite) taille de grands corégones du lac Opeongo. Données obtenues du MRNFO.

Mortalité

Nous ne disposons pas d'estimations publiées sur la mortalité des grands corégones. Nous avons estimé la mortalité chez les adultes par l'âge maximal pour les deux UD à l'aide de l'estimateur de Hoenig (Hoenig 1983; Kenchington 2014) :

$$Z = 4.31 t_{max}^{-1.01} \quad (5)$$

où Z est la mortalité et t_{max} , l'âge maximal. Nous avons estimé la mortalité à 0,174 et 0,528 respectivement pour les unités de grande et de petite taille.

Les données du MRNFO sur l'unité de grande taille étaient suffisantes pour l'ajustement d'une courbe de prises pour cette unité. Nous avons ainsi estimé à 0,173 la mortalité à l'âge 6 et aux âges supérieurs. Il n'y avait pas suffisamment de données pour ajuster une courbe de prises dans le cas de l'UD de petite taille, et nous avons alors recouru à une estimation de Hoenig.

Nous avons supposé que la mortalité était plus grande chez les juvéniles que chez les adultes et qu'elle augmentait en fonction inverse de la longueur du corps (Lorenzen, 2000). Avec une croissance des grands corégones décrite par la fonction de croissance de von Bertalanffy (FCVB), nous pouvons estimer le taux moyen de survie de l'âge t à l'âge $t+1$ (σ_t) par l'expression de van der Lee et Koops (2016) :

$$\sigma_t = \left[\frac{L_t e^{-k}}{L_{t+1}} \right]^{M_r L_r / k L_\infty} \quad (6)$$

où k et L_∞ sont les paramètres FCVB et où M_r et L_r sont la mortalité et la longueur à la taille de référence (longueur à maturité, par exemple).

Pour obtenir le taux de survie de l'œuf à l'âge 1, nous avons d'abord établi un taux souhaité de croissance de la population (λ), puis résolu l'expression pour le taux de survie qui nous donnerait ce λ avec la matrice de population (voir plus loin). Nous avons calculé les taux de survie des jeunes de l'année nécessaires à une population stable ($\lambda = 1$) et à une croissance

maximale des effectifs selon les relations allométriques présentées dans Randall et Minns (2000). Nous pouvons calculer λ_{max} par le taux intrinsèque d'augmentation maximale (r_{max}), où $\lambda_{max} = e^{r_{max}}$ et où r_{max} peut s'estimer par la relation productivité-poids décrite dans Randall et Minns (2000) :

$$r_{max} = 2.64W_{mat}^{-0.35} \quad (7)$$

où W_{mat} est le poids à maturité en grammes. On obtient ainsi un λ_{max} de 1,34 pour l'unité de grande taille et de 2,34 pour l'unité de petite taille.

LE MODÈLE

Nous avons modélisé le cycle biologique des grands corégones à l'aide d'un modèle matriciel de la seule population femelle en fonction de la dépendance à l'égard de la densité, du rythme instantané des naissances, de la présélection et de la structure par âge et pour des intervalles annuels de projection (Caswell 2001, Figure 3). Pour tenir compte de l'incertitude dans cette structure de population, nous avons conçu un modèle de croisement où les unités désignables avaient des stratégies différentes de cycle biologique. Nous avons regroupé la progéniture des deux UD en un seul stade indifférencié d'âge 1 qui opère alors sa transition vers la grande ou la petite taille à l'âge 2. Un paramètre, p , détermine la proportion d'individus d'âge 1 qui deviennent de grande taille à l'âge 2; $1-p$ détermine la proportion d'individus qui deviennent de petite taille. En fixant la valeur de p à 0 ou 1, nous simplifions le modèle de différence de cycle biologique en deux modèles propres aux unités de petite et de grande taille, ce qui permet d'analyser le couple d'espèces comme une population en croisement avec deux UD ayant une différence de stratégie de cycle biologique ou étant en isolement reproductif, ainsi que d'établir des projections dans ces deux scénarios.

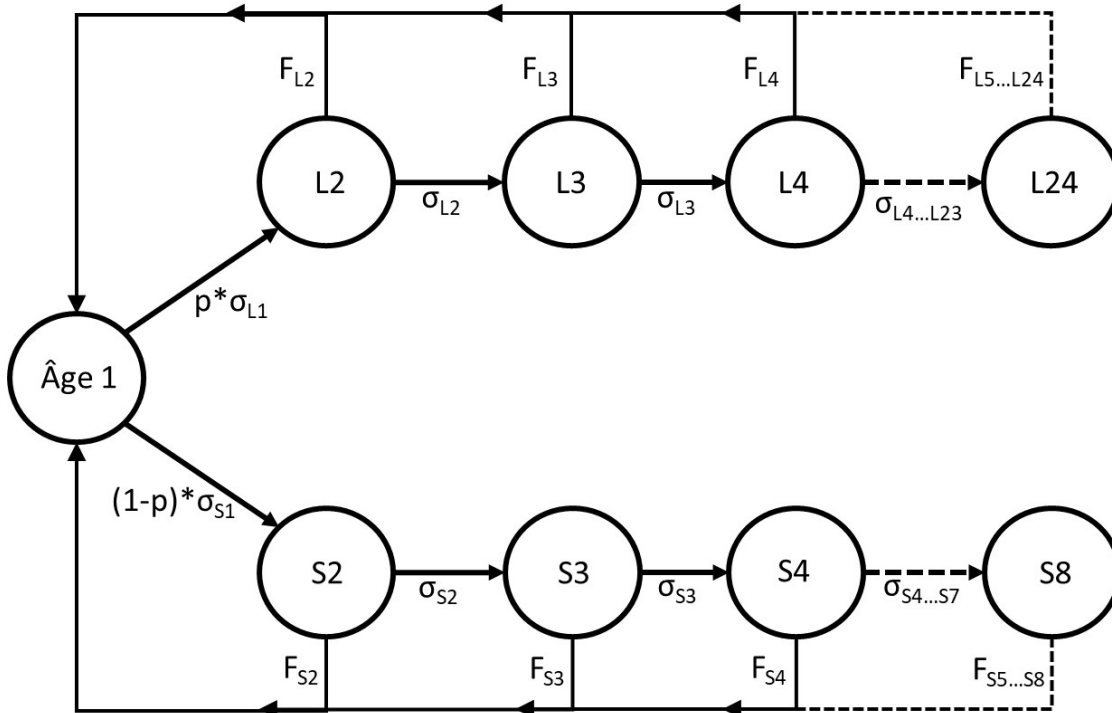


Figure 3. Généralisation du cycle biologique servant à modéliser la dynamique de population de grands corégones. L et S dénotent les UD de grande et de petite taille. F_{ij} représente la fertilité annuelle par stade de l'UD i et σ_{ij} , la survie du stade j au stade $j+1$ de l'UD i . Le paramètre p représente la proportion d'individus d'âge 1 qui deviennent de grande taille à l'âge 2.

La matrice comporte 31 stades (Figure 3) représentant l'âge 1 en combinaison des deux unités, les âges 2 à 8 de l'unité de petite taille (dénotée par S) et les âges 2 à 24 de l'unité de grande taille (dénotée par L). La matrice de projection \mathbf{A} est le produit de la matrice de transition \mathbf{B} , qui comprend les paramètres de cycle biologique, et de la matrice \mathbf{D} de dépendance à l'égard de la densité, qui représente les effets de cette dépendance.

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} 0 & F_{S2} & F_{S3} & F_{S4} & \cdots & F_{S8} & F_{L2} & F_{L3} & F_{L4} & \cdots & F_{L24} \\ (1-p) \cdot \sigma_{S1} & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \sigma_{S2} & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_{S3} & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ p \cdot \sigma_{L1} & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \sigma_{L2} & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \sigma_{L3} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \sigma_{L4} & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix} \quad (8)$$

et

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

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

Le modèle matriciel selon l'âge comportait le paramètre de fertilité F_{ij} , le taux annuel de survie σ_{ij} , l'indice i dénotant le type d'UD et l'indice j représentant l'âge. La fertilité, F_{ij} , est le produit de tous les paramètres de reproduction et, comme matrice de présélection, tient aussi compte de la probabilité de survie du stade de l'œuf à l'âge 1 (σ_0) :

$$F_{ij} = f_{ij} \varphi m_{ij} \sigma_{01} / T \quad (10)$$

où f_{ij} représente la fécondité selon l'âge de l'unité i à l'âge j , φ le rapport mâles-femelles, m_{ij} la proportion de femelles à maturité de l'unité i à l'âge j , σ_{01} , la survie de l'œuf à l'âge 1 dans un régime stable de croissance de population et T , la périodicité de fraie posée comme étant annuelle.

Dépendance à l'égard de la densité

Nous avons supposé que la dépendance à l'égard de la densité influait seulement sur la première année de vie. Nous l'avons intégrée à l'aide de la fonction de Beverton-Holt (équation 11). Nous avons adapté cette fonction à la matrice \mathbf{D} de dépendance à l'égard de la densité qui, multipliée par le taux de survie σ_{01} de l'œuf à l'âge 1 à l'équilibre, donnerait le taux d'équilibre lorsque la production d'œufs est à la capacité de charge et approche du taux maximal de survie σ_{0max} à mesure que cette production approche de 0 (équation 12).

$$R = \frac{\alpha N}{1 + \beta N} \quad (11)$$

$$d_0 = \frac{\sigma_{0max} / \sigma_{01}}{1 + \beta_d \frac{N_e}{K_e}} \quad (12)$$

où σ_{0max} et σ_{01} représentent respectivement les taux de survie de l'œuf à l'âge 1 au maximum et à l'équilibre, où β_d est le paramètre de dépendance à l'égard de la densité à l'échelle d'un

seul sujet et équivaut à $\frac{\sigma_{0,max}}{\sigma_{0,1}} - 1$, où N_e est la présente production annuelle d'œufs et où K_e est la même production à la capacité de charge.

Nous avons structuré la matrice **D** de dépendance à l'égard de la densité comme nous allons l'indiquer; elle est ainsi de la même taille que la matrice de transition **B**.

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

Stochasticité

Nous avons varié annuellement la fertilité et la survie selon l'âge pour simuler la stochasticité environnementale des taux vitaux. En nous fondant sur des analyses de la relation longueur-fécondité de populations de grands corégones dans une base de données sur les grands corégones des Grands Lacs, nous avons supposé que la valeur à l'origine de la relation allométrique de fécondité (équation 4) suivrait une distribution normale autour de la moyenne avec un coefficient de variation (CV) de 0,02. Cela se traduit par un CV de ~0,08 pour le dénombrement des œufs. L'hypothèse est que la stochasticité environnementale influe sur l'élévation de la relation longueur-fécondité, mais que la variabilité interannuelle des conditions du milieu n'agit pas sur l'effet de la taille corporelle sur la fécondité.

Nous avons posé que la survie selon l'âge suivait une distribution log-normale. Nous avons varié le taux de survie comme mortalité instantanée ($\sigma_{ij} = e^{-M_{ij}}$). Nous avons supposé que, dans sa variation, M suivait une distribution normale avec un CV de 0,1 pour les jeunes de l'année et de 0,15 pour les juvéniles et les adultes. Nous avons exécuté l'analyse de stochasticité à l'aide de la distribution bêta étirée pour retrancher les valeurs extrêmes de la distribution normale, tout en maintenant la moyenne et l'écart-type (Morris et Doak 2002). Pour tenir compte des similitudes de mortalité entre individus d'un même âge, nous avons posé que M était en corrélation entre les catégories d'âge d'une même UD dans une structure autorégressive AR1 (où la corrélation diminue à mesure qu'augmente la différence entre les âges) et pour une valeur de corrélation de 0,75. Nous avons proposé une valeur de 0,25 pour la corrélation entre catégories d'âge d'UD différentes. Nous avons enfin supposé que la survie des jeunes de l'année variait indépendamment des stades plus avancés (corrélation = 0).

INCIDENCE DES DOMMAGES

Nous avons évalué l'incidence des dommages anthropiques sur la population de grands corégones du lac Opeongo par des analyses déterministes d'élasticité de la matrice de projection et par des simulations stochastiques.

L'analyse d'élasticité est une méthode de quantification de l'incidence des variations des taux vitaux sur une population. La valeur d'élasticité représente le rapport de variation proportionnelle entre le taux de croissance de population (λ) et un taux vital. Ainsi, une valeur de 0,1 pour la fertilité indiquerait que le taux de croissance de population croîtrait de 1 % si la fertilité croissait de 10 %.

Les valeurs d'élasticité sont utiles, permettant de juger du degré d'incidence sur une population des variations des taux vitaux et des autres paramètres de modélisation. Comme elles représentent des variations proportionnelles, ces valeurs sont directement comparables. Les analyses d'élasticité sont préférables aux analyses de simulation, parce que la rapidité possible de leur estimation permet d'examiner beaucoup plus de perturbations que par voie de simulation. Elles sont cependant limitées, car elles représentent des variations permanentes dans l'hypothèse que tous les autres paramètres du modèle demeurent inchangés. Nous avons donc procédé par analyse de simulation pour examiner les effets des dommages passagers ou périodiques sur une population.

Élasticité de λ

Nous calculons les valeurs d'élasticité de λ (ε_λ) en prenant à l'échelle les dérivées partielles de λ par rapport à un taux vital (v , Caswell 2001) :

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

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

Les estimations d'élasticité subissent l'influence des conditions du moment. Nous avons procédé à notre analyse pour quatre états de croissance, ceux d'une population décroissante, stable, croissante et en plein essor. Nous avons défini la décroissance en nous reportant au critère A2 du COSEPAC pour les espèces menacées. Il s'agit d'une diminution de 30 % et plus des effectifs sur 10 ans ou sur trois générations selon la plus longue de ces périodes. Cela donne un λ_{\min} de 0,989 pour l'unité de grande taille. Dans le cas de l'unité de petite taille, comme 10 ans est plus long que 3 générations, nous avons pris une période de 10 ans et obtenu un λ_{\min} de 0,965. Nous définissons une population stable par $\lambda_1 = 1$. Une population en plein essor est d'un taux maximal de croissance estimé par l'équation 7, ce qui donne un λ_{\max} de 1,34 pour l'unité de grande taille et de 2,34 pour l'unité de petite taille. Enfin, nous avons défini une population croissante par la moyenne géométrique de λ_1 et λ_{\max} , ce qui a donné un $\lambda_{\text{croissance}}$ de 1,16 pour l'unité de grande taille et de 1,53 pour l'unité de petite taille.

Dans le cas du modèle de différence de cycle biologique où la proportion de l'unité de grande taille est déterminée par le paramètre p , λ_{\max} est la moyenne en pondération par p du λ_{\max} des deux UD; $\lambda_{\text{croissance}}$ se calcule alors à partir de λ_{\max} comme ci-dessus. Les temps de génération et les valeurs λ sont énumérés au Tableau 2.

Tableau 2 . Temps de génération et taux de croissance (décroissance, stabilité, croissance et essor) de l'UD de petite taille, de l'UD de grande taille et de la population à différence de cycle biologique pour diverses proportions de l'UD de grande taille. λ_{\min} indique une décroissance de 30 % sur 3 générations ou 10 ans selon la plus longue de ces périodes.

Proportion de l'UD de grande taille (p)	Temps de génération	Taux de croissance			
		Décroissance (λ_{\min})	Stabilité (λ_1)	Croissance ($\lambda_{\text{croissance}}$)	Essor (λ_{\max})
0 (UD de petite taille seulement)	3,26	0,965	1	1,53	2,34
0,1	5,47	0,978	1	1,5	2,24
0,25	7,37	0,984	1	1,44	2,09

Proportion de l'UD de grande taille (p)	Temps de génération	Taux de croissance			
		Décroissance	Stabilité	Croissance	Essor
		(λ_{\min})	(λ_1)	($\lambda_{\text{croissance}}$)	(λ_{\max})
0,5	9,02	0,987	1	1,36	1,84
0,75	9,91	0,988	1	1,26	1,59
0,9	10,27	0,988	1	1,2	1,44
1 (UD de grande taille seulement)	10,47	0,989	1	1,16	1,34

Simulation

Dans l'analyse de simulation, nous avons considéré l'incidence des dommages selon le stade sur la densité de la population adulte. Nous avons réduit les taux de survie selon le stade en fonction du degré de dommages de 0 à 99 %, et ce, par intervalles de 10 %. Nous avons varié la fréquence des dommages (1, 2, 5 et 10 ans) sur une période de simulation de 100 ans. Une fréquence de 1 indique que les dommages sont constants et interviennent chaque année et une fréquence de 10, qu'ils sont périodiques et interviennent aux 10 ans. Pour mesurer les dommages, nous avons divisé la taille moyenne de population sur les 15 dernières années de la simulation par la capacité de charge initiale, ce qui a donné une proportion de K . Dans un modèle de dépendance à l'égard de la densité, nous supposons, avec des simulations où l'intervalle entre les dommages successifs est de plus d'un an, que la population peut se rétablir entre-temps et que les conditions reviennent à l'état initial.

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable (PMV)

Nous avons adopté le concept de viabilité démographique pour établir des objectifs de potentiel minimal de rétablissement des grands corégonnes. Cette viabilité est liée à la notion de population minimale viable (PMV; Shaffer 1981). Elle se définit comme la taille minimale de population adulte qui donne la probabilité souhaitée de persistance sur 100 ans, les adultes considérés étant les femelles à maturité. Nous avons estimé la PMV dans une analyse par simulation tenant compte de la stochasticité environnementale et de la dépendance à l'égard de la densité.

Au nombre des éléments importants d'une analyse de viabilité de population, on compte le choix de l'échelle temporelle de détermination de la persistance, la gravité des catastrophes, le taux d'événement catastrophique et le seuil de quasi-extinction au-dessous duquel une population est jugée non viable. Le choix de l'échelle temporelle est arbitraire et sans justification biologique, mais 100 ans nous a paru une période raisonnable s'il s'agit de prendre des décisions de gestion.

La fréquence et la gravité des catastrophes au sein des populations de grands corégonnes sont inconnues. En se fondant sur une méta-analyse, Reed *et al.* (2003) ont établi que, dans les populations de vertébrés, les catastrophes qui causaient en une année une diminution de plus de la moitié de la taille d'une population se produisaient à un taux de 14 % par génération en moyenne. Ce résultat a servi de base aux simulations de PMV, et nous avons pris deux valeurs

de taux d'événement catastrophique pour tenir compte de l'incertitude, soit des valeurs de 10 % et 15 % par génération. Comme le temps de génération varie selon les deux UD, nous avons calculé des taux annuels distincts d'événement catastrophique pour les deux unités. Les taux en question correspondent à une probabilité annuelle de catastrophe de 1 % et 1,7 % pour l'unité de grande taille et de 3,3 % et 5,2 % pour l'unité de petite taille. Dans le modèle de différence de cycle biologique, le temps de génération et le taux annuel d'événement catastrophique subissent l'influence du paramètre p et, pour les valeurs entre 0 et 1, ce temps et ce taux sont intermédiaires entre les valeurs des deux UD.

L'effet des catastrophes se manifeste simultanément sur tous les stades de vie et est tiré au hasard d'une distribution bêta où l'échelle va de 0,5 à 1 et où les paramètres de forme vont de 0,762 à 1,5 (Reed *et al.* 2003; Figure 4), ce qui représente la probabilité d'une décroissance de 50 à 100 % de la taille de population. Les catastrophes jouent comme une perturbation de population à grande échelle qui est temporaire et réversible et peuvent avoir des causes naturelles ou anthropiques.

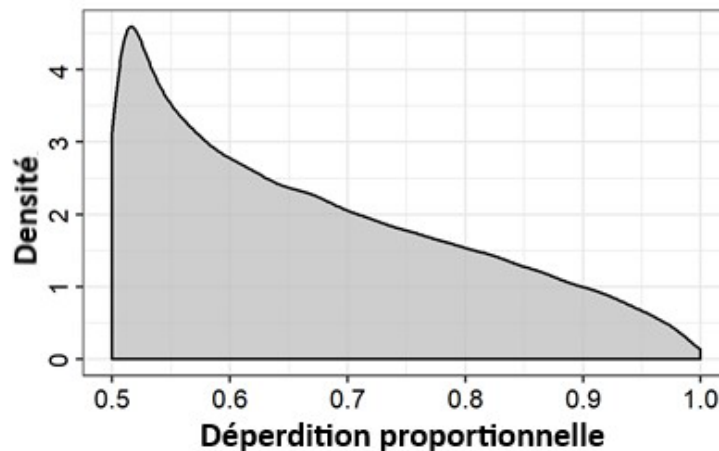


Figure 4. La distribution bêta (à une échelle de 0,5 à 1) a permis de tirer stochastiquement des valeurs d'incidence des catastrophes. Il s'agit de la décroissance proportionnelle de taille de population à la suite d'un événement catastrophique. Les paramètres de forme étaient de 0,762 et 1,5 (Reed *et al.* 2003).

Il y a quasi-extinction par une combinaison d'effets Allee, de stochasticité démographique et de dépression endogamique (Lande 1988), ce qui pousse une population à l'extinction une fois le seuil franchi. Il est impossible de mesurer empiriquement la valeur du seuil de quasi-extinction et, par conséquent, nous avons pris 25 femelles adultes comme approximation raisonnable (Morris et Doak 2002).

Nous avons effectué des simulations stochastiques en dépendance de la densité sur des populations d'une densité initiale diverse (la densité initiale correspondait à la capacité de charge en femelles adultes, K_a , où $\lambda = 1$). Les simulations se sont faites sur 100 ans. Les simulations indépendantes faisaient intervenir deux taux d'événement catastrophique, soit 0,1 et 0,15 par génération. Chaque simulation a été reprise 5 000 fois et les quasi-extinctions ont été dénombrées. La probabilité d'extinction ($P[ext.]$) a été modélisée sous forme de régression logistique :

$$P[ext,] = \frac{1}{1 + e^{-(b_{MVP} \log_{10}(N_a) + a_{MVP})}}, \quad (15)$$

où a_{MVP} et b_{MVP} représentent la valeur à l'origine et la pente ajustées de cette régression. Nous pouvons remanier l'équation 15 afin d'estimer la taille de population adulte nécessaire à l'obtention d'un niveau souhaité de persistance démographique (PMV) :

$$MVP = 10^{\frac{\log(1/P_{[ext.]})^{-1} + a_{MVP}}{b_{MVP}}}. \quad (16)$$

Nous présentons les estimations de population minimale viable pour des probabilités de quasi-extinction de 5 % et 1 %.

Habitat : Superficie minimale de population viable

La superficie minimale de population viable (SMPV) se définit comme la quantité d'habitat nécessaire au maintien d'une population minimale viable (Velez-Espino *et al.* 2010). Cette estimation SMPV est simplement la population minimale viable divisée par la densité moyenne de population. Nous disposons d'estimations d'effectifs de l'UD de grande taille par les données du MRNFO pour 2010 et 2019. À partir de ces estimations, nous avons pu calculer la densité moyenne en divisant l'estimation de population par la superficie lacustre. Nous n'avons pas d'estimations d'effectifs pour l'UD de petite taille. Nous avons tiré une estimation de densité du Tableau 2 de Randall *et al.* (1995) :

$$\log D = 4.48 - 1.01 * \log W \quad (17)$$

où D est le nombre d'individus par hectare et où W est le poids moyen du poisson en grammes. Pour adapter l'équation 17 à la taille précise de la population de grands corégonos du lac Opeongo, nous avons mis à l'échelle la valeur à l'origine pour que l'équation donne l'estimation de densité du MRNFO pour l'unité de grande taille. Nous avons ensuite pris l'équation à valeur à l'origine décalée pour estimer la densité de l'UD de petite taille. Nous étions justifiés de tenir compte de toute la superficie lacustre dans ces calculs, puisque le lac entier contribue à la productivité même si les grands corégonos n'occupent pas nécessairement toute la superficie lacustre.

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Nous avons estimé les temps de rétablissement dans une analyse par simulation comme pour la PMV. Nous avons d'abord fixé les tailles initiales de population à 10 % de la PMV. Nous avons tenu compte de la stochasticité, de la dépendance à l'égard de la densité et des catastrophes comme pour les simulations PMV. Nous estimions que la population était rétablie lorsque la valeur PMV était atteinte (elle correspondait alors à la capacité de charge). Nous avons repris la simulation 5 000 fois. On peut considérer la capacité de charge assimilée à la PMV comme la taille minimale de la population nécessaire à la persistance de celle-ci. Cette hypothèse donnerait les temps les plus longs de rétablissement pour une population viable. Si la capacité de charge était supérieure à la PMV, les temps de rétablissement seraient plus courts.

RÉSULTATS

INCIDENCE DES DOMMAGES

Nous avons analysé l'incidence des dommages sur les populations de grands corégonos en soumettant le taux de croissance de population à une analyse déterministe d'élasticité et en recourant à des simulations d'effectifs.

Élasticité de λ

L'élasticité de λ par rapport aux perturbations de taux vitaux nous donne une idée de la façon dont la population peut réagir aux variations de ces taux; des valeurs positives indiquent que le taux de croissance de population augmentera avec un taux vital. Nous estimons l'élasticité pour

la fertilité (F) avec tous les paramètres contribuant à l'équation 10 et les taux de survie (σ) pour les jeunes de l'année, les juvéniles et les adultes. La Figure 5 présente les résultats pour le cas où les UD sont considérées comme deux populations distinctes; la Figure 6 fait de même pour cinq valeurs de p si les UD sont considérées comme ayant une différence de cycle biologique.

En général, la sensibilité aux variations des taux vitaux dépend du taux actuel de croissance de la population. Dans le cas de l'UD de grande taille, l'effet de la survie des adultes est le plus marqué pour une population stable ou décroissante. S'il s'agit d'une population croissante ou en plein essor, λ est plus sensible à la survie des juvéniles. L'élasticité par rapport à la fertilité et à la survie des jeunes de l'année s'accroît légèrement de $\sim 0,1$ dans une population décroissante ou stable à $\sim 0,15$ dans une population croissante ou en plein essor.

L'UD de petite taille accuse une même tendance de l'élasticité qui dépend du taux actuel de croissance. L'effet de la survie des adultes est le plus prononcé dans une population décroissante ou stable et diminue à mesure qu'augmente le taux de croissance. La fertilité et la survie des jeunes de l'année et des juvéniles dégagent des valeurs semblables d'élasticité qui croissent de $\sim 0,3$ à $\sim 0,43$ à mesure qu'augmente le taux de croissance.

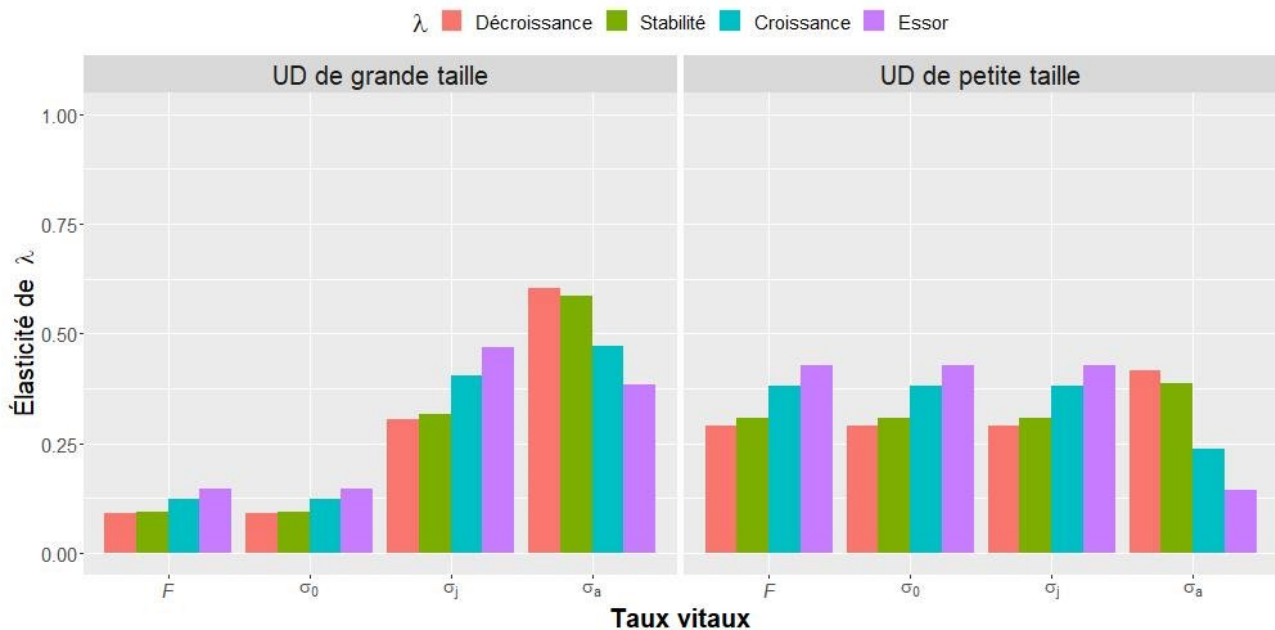


Figure 5. Analyse de l'élasticité de λ dans des modèles séparés des UD de grande et de petite taille selon quatre états de croissance de population, à savoir la décroissance, la stabilité, la croissance et l'essor. F représente la fertilité en indiquant les effets de perturbations indépendantes de tous les paramètres contribuant à la fertilité (équation 10); σ représente la survie aux stades du jeune de l'année (0), du juvénile (j) et de l'adulte (a).

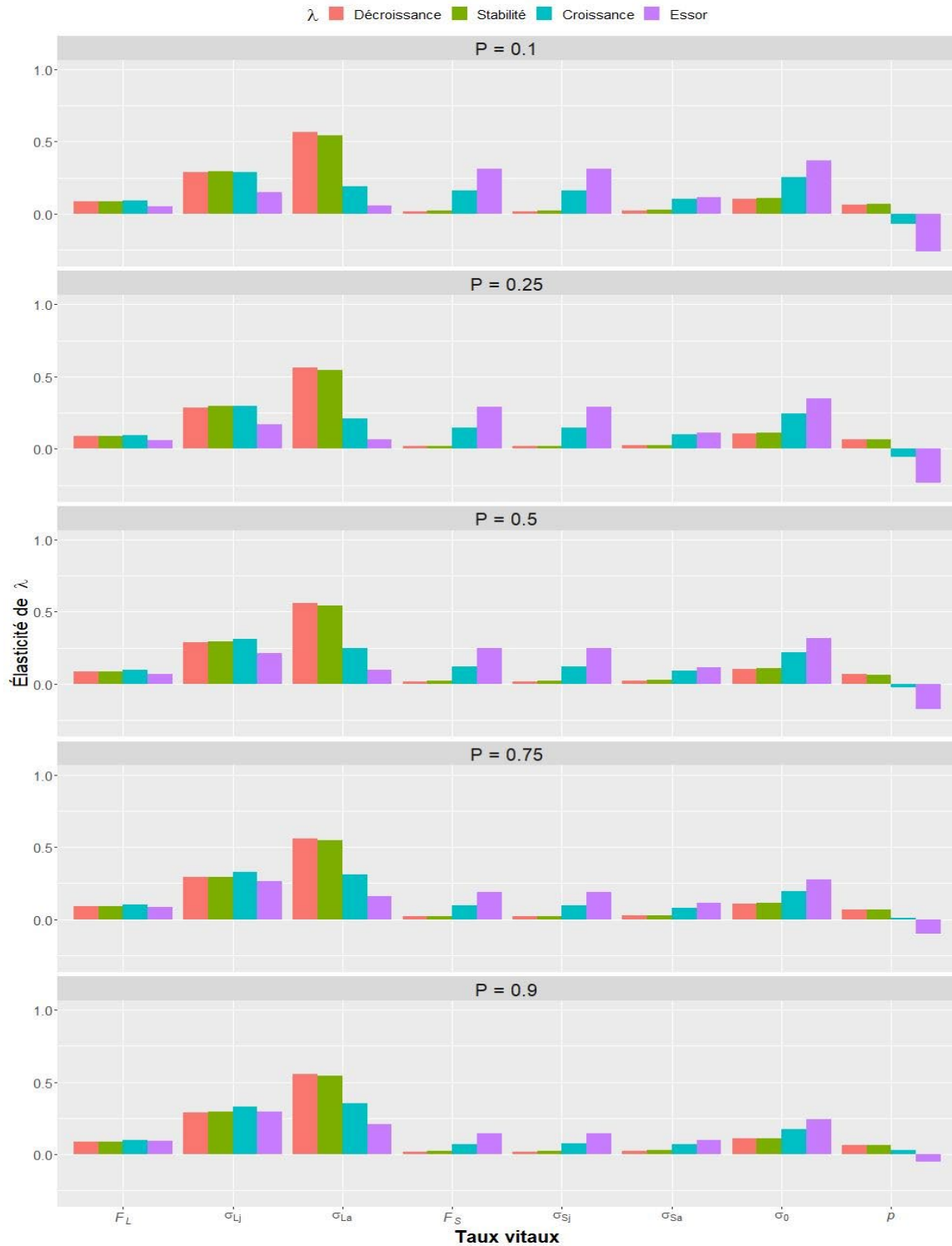


Figure 6. Analyse de l'élasticité de λ dans le modèle de différence de cycle biologique avec 5 niveaux de p et à 4 états de population, à savoir la décroissance, la stabilité, la croissance et l'essor. F_L , σ_{Lj} et σ_{La} représentent respectivement la fertilité, la survie des juvéniles et la survie des adultes dans l'UD de grande taille. F_S , σ_{Sj} et σ_{Sa} représentent les mêmes aspects pour l'UD de petite taille; σ_0 représente la survie des jeunes de l'année et p , la population d'individus d'âge 1 qui deviennent de grande taille à l'âge 2.

Les résultats d'analyse d'élasticité pour le modèle de différence du cycle biologique se ressemblent généralement pour les cinq valeurs examinées de p et dépendent du taux actuel de croissance. Le taux de croissance de population est des plus sensibles aux taux de survie des adultes et des juvéniles de grande taille dans une population stable ou décroissante. Dans une population croissante ou en plein essor, les taux vitaux des individus de petite taille (fertilité et survie des juvéniles et des adultes) ont un effet plus marqué. La proportion d'individus de grande taille, p , produit l'effet le plus variable sur λ , puisqu'on passe d'une valeur positive d'élasticité à une valeur négative à mesure que s'élève le taux de croissance. Ainsi, pour λ au-dessous d'un certain seuil, une hausse de la proportion d'individus de grande taille détermine une hausse du taux général de croissance de population, alors que, pour un λ au-dessus de ce seuil, le taux de croissance augmente avec la proportion d'individus de petite taille.

Simulation

Les analyses d'élasticité qui précèdent présupposent que toute variation d'un taux vital est permanente. Nous avons donc recouru à une analyse par simulation pour étudier comment la taille de population adulte peut réagir à des perturbations d'une périodicité annuelle (pour une comparaison avec l'analyse d'élasticité) et aux 2, 5 et 10 ans. Les simulations ont porté sur un modèle de l'UD de grande taille, un modèle de l'UD de petite taille et un modèle de différence de cycle biologique avec p à 0,5 (Figures 7, 8 et 9 respectivement). Dans les populations des UD de grande et de petite taille en isolement reproductif, nous avons appliqué les dommages au stade des jeunes de l'année ou aux stades combinés des juvéniles et des adultes. Dans la population à différence du cycle biologique, nous les avons appliqués aux jeunes de l'année et aux juvéniles et adultes dans l'unité de petite taille, dans l'unité de grande taille ou dans l'ensemble.

Les valeurs de réduction de population causée par les dommages commandent un large intervalle de confiance, ce que l'on doit sans doute à la forte stochasticité des taux vitaux. Malgré l'étendue des intervalles, les tendances générales dégagées par les simulations s'accordent avec les résultats de l'analyse d'élasticité.

Les Figures 7 et 8 décrivent l'incidence des dommages sur les UD en isolement reproductif; la population est mise à l'échelle des effectifs de l'une ou l'autre des UD. Dans les deux UD, les dommages sont plus grands s'ils vont aux juvéniles et aux adultes que s'ils vont aux jeunes de l'année. La trajectoire de population présente une pente plus négative avec les dommages appliqués aux juvéniles et aux adultes, et on atteint l'extinction à des degrés inférieurs de dommages.

La Figure 9 décrit les dommages causés à une population en croisement. Celle-ci est mise à l'échelle selon la somme des effectifs des deux UD. La Figure 10 indique la proportion réalisée de l'UD de grande taille lorsque les dommages sont appliqués. Dans le cas du modèle à différence de cycle biologique, les dommages sont plus grands s'ils vont aux juvéniles et aux adultes de l'UD de grande taille au lieu de l'UD de petite taille. Encore là, les valeurs s'accordent avec les résultats de l'analyse d'élasticité. Les dommages aux adultes et aux juvéniles de l'unité de grande taille causent un plus haut taux initial de diminution de population que les dommages aux jeunes de l'année. Les dommages causés à l'une ou l'autre des UD ne peuvent pousser la population entière à l'extinction, quel que soit le degré de dommages; il faut pour qu'il y ait extinction que les dommages s'appliquent aux juvéniles et aux adultes des deux UD ou aux jeunes de l'année. Il reste que les dommages à une seule UD peuvent pour l'essentiel effacer cette unité de la population (Figure 10). Dans le cas d'une population avec $p = 0,5$ (Figure 9), les dommages causés à une seule UD constituant environ la moitié de la population sont de nature à réduire la population totale à la moitié de la capacité de charge,

parce que cette UD est éliminée de la population. Ce phénomène est plus probable par l'application des dommages à l'UD de grande taille compte tenu des valeurs supérieures d'élasticité relevées pour les adultes et les juvéniles de cette UD.

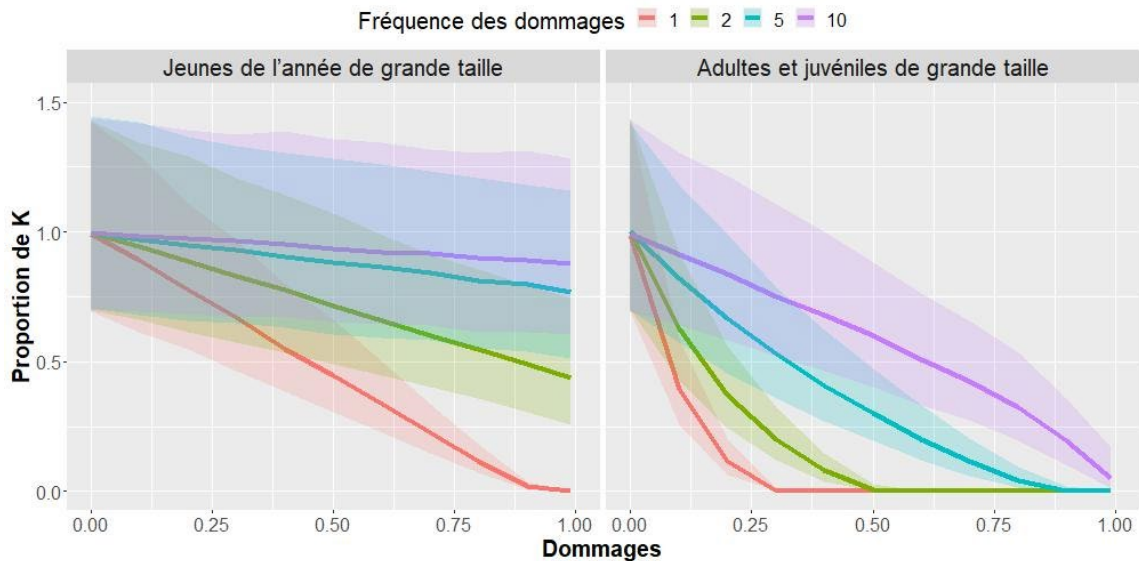


Figure 7. Résultats de l'analyse par simulation des dommages lorsqu'ils sont appliqués à différentes fréquences soit aux jeunes de l'année soit aux individus d'âge 1 ou supérieur de l'UD de grande taille. L'axe des abscisses représente les dommages proportionnels (mortalité annuelle, par exemple) selon le stade biologique et l'axe des ordonnées, la baisse proportionnelle d'abondance des adultes de l'UD de grande taille dans les 15 dernières années d'une simulation sur 100 ans. Les traits unis représentent l'incidence médiane et les polygones qui les entourent, les intervalles de confiance à 95 %.

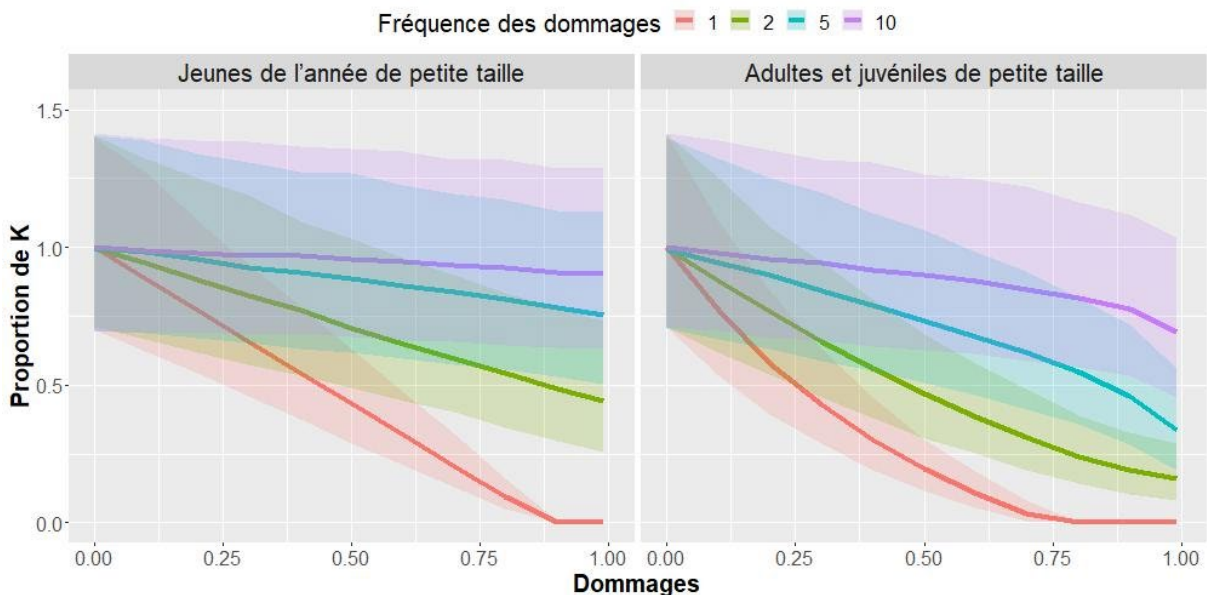


Figure 8. Résultats de l'analyse par simulation des dommages lorsqu'ils sont appliqués à différentes fréquences soit aux jeunes de l'année soit aux individus d'âge 1 ou supérieur de l'UD de petite taille. L'axe des abscisses représente les dommages proportionnels (mortalité annuelle, par exemple) selon le stade biologique et l'axe des ordonnées, la baisse proportionnelle d'abondance des adultes de l'UD de petite taille dans les 15 dernières années d'une simulation sur 100 ans. Les traits unis représentent l'incidence médiane et les polygones qui les entourent, les intervalles de confiance à 95 %.

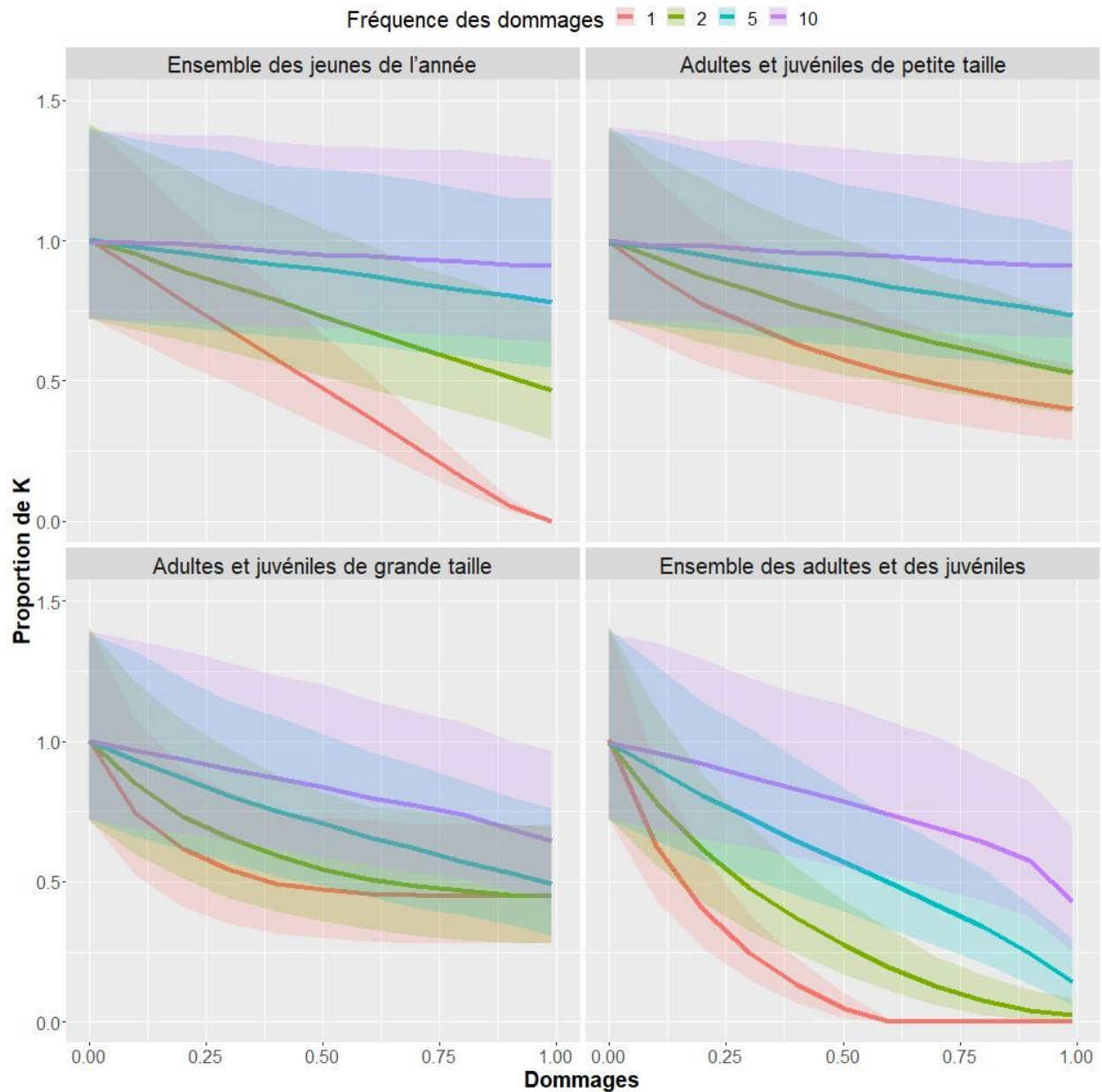


Figure 9. Résultats de l'analyse par simulation des dommages lorsqu'ils sont appliqués à différentes fréquences selon certains stades dans le modèle à différence de cycle biologique. L'axe des abscisses représente les dommages proportionnels (mortalité annuelle, par exemple) selon le stade biologique et l'axe des ordonnées, la baisse proportionnelle d'abondance des adultes en combinaison dans les 15 dernières années d'une simulation sur 100 ans. Les traits unis représentent l'incidence médiane et les polygones qui les entourent, les intervalles de confiance à 95 %. Les valeurs de population dans cette figure représentent les effectifs combinés des UD de grande et de petite taille. Dans les parties de cette figure sur les adultes et les juvéniles de petite et de grande taille, les dommages sont causés à une seule UD et, par conséquent, la population ne peut être poussée à l'extinction dans l'ensemble. Toutefois, la région où la courbe s'aplanit représente pour l'essentiel l'extinction de l'UD frappée par les dommages.

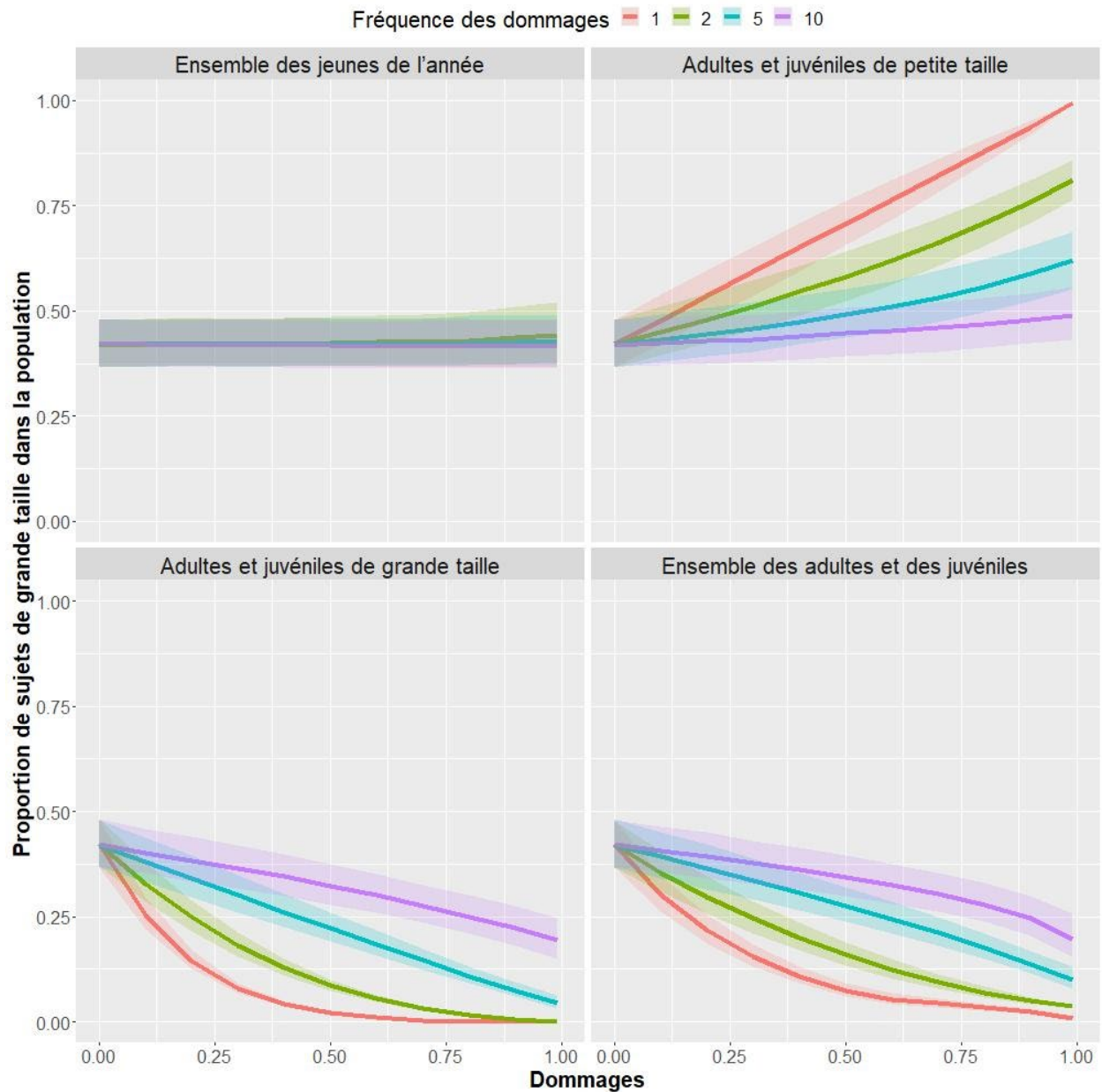


Figure 10. Résultats de l'analyse par simulation des dommages lorsqu'ils sont appliqués à différentes fréquences selon certains stades dans le modèle de différence de cycle biologique. L'axe des abscisses représente les dommages proportionnels (mortalité annuelle, par exemple) appliqués à un certain stade et l'axe des ordonnées, la proportion réalisée de l'UD de grande taille dans la population pour les 15 dernières années de la simulation sur 100 ans. Les traits unis représentent la proportion médiane et les polygones qui les entourent, les intervalles de confiance à 95 %. Lorsque les dommages sont appliqués à l'UD de petite taille (partie de la figure sur les adultes et les juvéniles de petite taille), la proportion de l'UD de grande taille augmente. S'ils sont appliqués à l'UD de grande taille (partie du tableau sur les adultes et les juvéniles de grande taille), la proportion de l'UD de grande taille diminue. À mesure que s'élève le niveau de dommages, la proportion va vers 0 ou 1, palier où l'une des UD sombre pour l'essentiel dans l'extinction.

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable

Nous avons évalué la viabilité démographique par des simulations de population stochastiques en dépendance de la densité. Nous avons ajusté par une régression logistique (Tableau 3; Figures 11 et 12) les résultats obtenus (proportion de simulations où le seuil de quasi-extinction est atteint).

Nous présentons (Tableau 4) les valeurs d'abondance qui, dans les objectifs de rétablissement, donnent des probabilités respectives de quasi-extinction de 5 % et 1 % sur 100 ans. Les résultats ont été appliqués uniquement aux femelles adultes dans la population et devraient être doublés pour donner des estimations d'ensemble de la population adulte (mâles et femelles).

Tableau 3. Valeurs paramétriques de régression logistique de la probabilité d'extinction et de la taille de la population femelle adulte de grands corégonos

Proportion de l'UD de grande taille (p)	Taux de 10 % d'événement catastrophique par génération		Taux de 15 % d'événement catastrophique par génération	
	aPMV	bPMV	aPMV	bPMV
0 (UD de petite taille seulement)	7,350	-3,303	7,361	-3,035
0,1	7,133	-3,483	7,034	-3,208
0,25	7,245	-3,694	7,087	-3,391
0,5	6,656	-3,591	6,708	-3,373
0,75	6,281	-3,504	6,965	-3,526
0,9	6,347	-3,562	6,724	-3,425
1 (UD de grande taille seulement)	6,062	-3,400	6,543	-3,313

Tableau 4. Nombre de femelles adultes d'une population minimale viable (PMV) de grands corégonos selon deux taux d'événement catastrophique et deux probabilités de quasi-extinction

Proportion de l'UD de grande taille (p)	Taux de 10 % d'événement catastrophique par génération		Taux de 15 % d'événement catastrophique par génération	
	Risque d'extinction à 5 %	Risque d'extinction à 1 %	Risque d'extinction à 5 %	Risque d'extinction à 1 %
0 (UD de petite taille seulement)	1309	4137	2489	8709
0,1	782	2327	1290	4217
0,25	574	1606	909	2786
0,5	472	1358	728	2245

Proportion de l'UD de grande taille (ρ)	Taux de 10 % d'événement catastrophique par génération		Taux de 15 % d'événement catastrophique par génération	
	Risque d'extinction à 5 %	Risque d'extinction à 1 %	Risque d'extinction à 5 %	Risque d'extinction à 1 %
0,75	430	1271	647	1900
0,9	407	1182	665	2017
1 (UD de grande taille seulement)	446	1363	731	2302

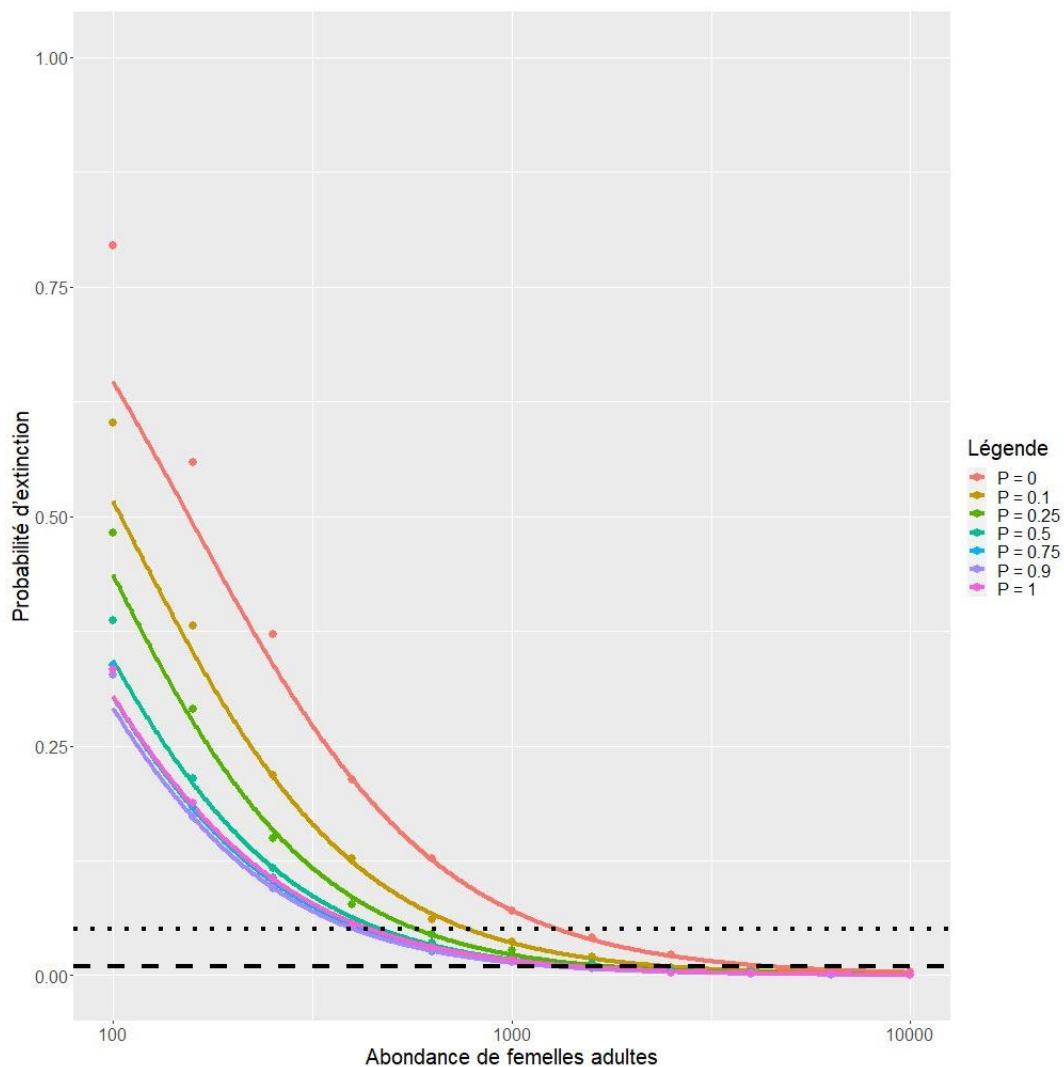


Figure 11. Probabilité de quasi-extinction à diverses valeurs d'abondance de femelles adultes pour sept proportions de l'UD de grande taille et un taux de 10 % d'événement catastrophique par génération. Les points représentent les valeurs moyennes de simulation et les traits, les valeurs d'ajustement de régression logistique. Les pointillés et tiretés horizontaux représentent respectivement les seuils de quasi-extinction à 5 % et 1 %. Les courbes ont été produites par régression logistique.

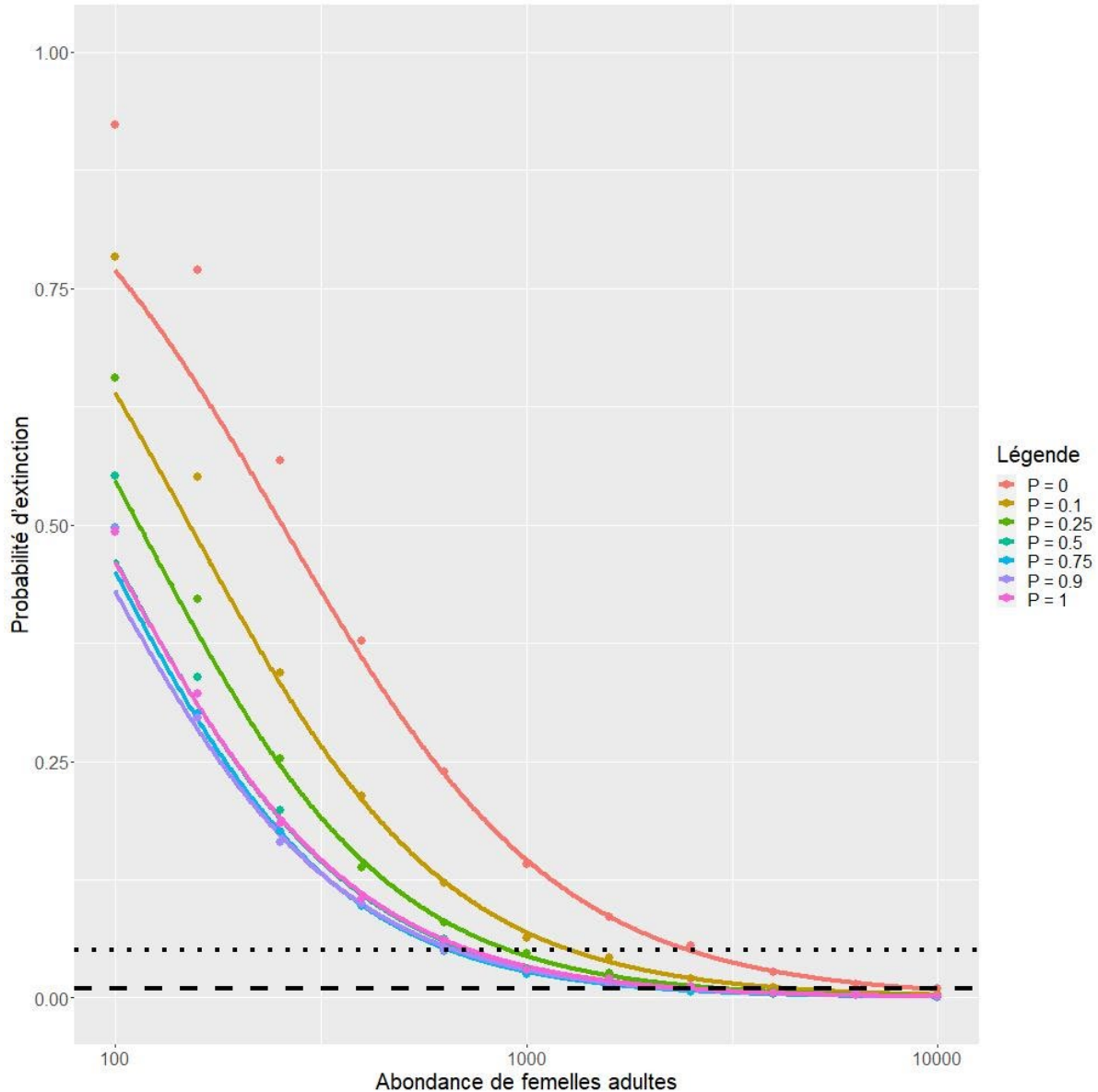


Figure 12. Probabilité de quasi-extinction à diverses valeurs d'abondance de femelles adultes pour sept proportions de l'UD de grande taille et un taux de 15 % d'événement catastrophique par génération. Les points représentent les valeurs moyennes de simulation et les traits, les valeurs d'ajustement de régression logistique. Les pointillés et tiretés horizontaux représentent respectivement les seuils de quasi-extinction à 5 % et 1 %. Les courbes sont produites par régression logistique.

La fréquence des catastrophes influe fortement sur la taille de la population nécessaire à sa viabilité. En règle générale, il faut 1,5 à 2 fois plus de femelles adultes pour maintenir la population avec un taux de catastrophe de 15 % par génération qu'avec un taux de 10 %.

Dans le scénario où les deux UD sont en isolement reproductif, il faut respectivement ~4 100 et ~8 700 comme effectif de femelles adultes dans l'unité de petite taille pour une probabilité de 99 % de persistance sur 100 ans avec des taux respectifs d'événement catastrophique par génération de 10 % et 15 %. Dans le cas de l'UD de grande taille, les valeurs correspondantes sont de ~1 400 et ~2 300 pour des taux respectifs d'événement catastrophique de 10 % et 15 %.

Dans le scénario à différence de cycle biologique et selon la proportion de l'UD de grande taille, le nombre total de femelles adultes qui est nécessaire est de ~1 200 à 2 300 pour un taux d'événement catastrophique de 10 % et de ~1 900 à 4 200 pour le taux de 15 % selon la valeur de p .

Si nous supposons que la structure par âge est stable et que nous appliquons l'échelle de maturité, nous pouvons convertir le nombre de femelles adultes en une taille de population des deux sexes et de l'ensemble des individus juvéniles et adultes. La PMV de l'UD de petite taille sera de ~11 000 pour un taux d'événement catastrophique de 10 % par génération et de ~24 000 pour un taux de 15 %. La PMV de l'UD de grande taille sera respectivement de ~11 000 et ~19 200 pour ces mêmes taux de 10 % et 15 %. Avec l'estimation la plus haute de proportion de femelles adultes selon l'échelle des valeurs proportionnelles, la PMV dans un scénario de différence de cycle biologique sera respectivement de ~8 600 et ~14 700 pour les taux de 10 % et 15 %.

Habitat : Superficie minimale de population viable (SMPV)

Dans un relevé de 2010 au filet, le MRNFO a estimé une taille de population de l'UD de grande taille à 11 378 individus (intervalle de confiance à 95 % : 6 509 à 18 712); en 2019, son estimation a été de 22 792 (IC à 95 % : 10 437 à 54 414). Le lac Opeongo est d'une superficie de 58,6 km² (5 860 hectares). Selon la plus récente estimation de population, l'UD de grande taille est d'une densité de 3,9 individus à l'hectare. À une valeur de densité de 3,9/ha, il faut une superficie de ~4 900 ha à une PMV d'unité de grande taille si le taux d'événement catastrophique par génération est de 15 %. Cette superficie est donc inférieure à celle du lac Opeongo. Ainsi, ce lac assure un habitat suffisant à l'UD de grande taille.

Nous ne disposons pas d'estimations de population ni de densité pour l'UD de petite taille. Avec un taux d'événement catastrophique de 15 %, une PVM d'unité de petite taille de ~24 000 individus correspondrait à une densité de 4,1 individus à l'hectare. Comme les relevés au filet ne nous renseignaient pas sur la densité de l'UD de petite taille, nous avons estimé cette densité à l'aide de l'équation 17 en adaptant la valeur à l'origine aux conditions du lac Opeongo avec une densité de 2,72. Cela donne pour cette UD une estimation de densité de 20,1 individus à l'hectare. Ainsi, un effectif de 24 000 individus de l'unité de petite taille aurait besoin de ~1 200 hectares, ce à quoi ce lac suffit amplement.

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Comme l'abondance des individus de l'UD de petite taille nous était inconnue, nous avons procédé par simulation pour estimer un temps de rétablissement en supposant que l'abondance est faible actuellement. Nous avons fixé la PMV à la capacité de charge et en avons fait notre objectif de rétablissement. Nous avons évalué la population initiale à 10 % de la PMV. Nos simulations rendent compte d'une situation où l'habitat disponible augmente ou où la menace ou la concurrence (corégone cisco, par exemple) diminue au point que les taux vitaux reviennent à un état pouvant élever la taille de population à la capacité de charge.

Les simulations de rétablissement donnent la répartition des temps de rétablissement de la Figure 13. Dans une proportion de 95 %, les populations sont parvenues à se rétablir en 24 ans ou moins.

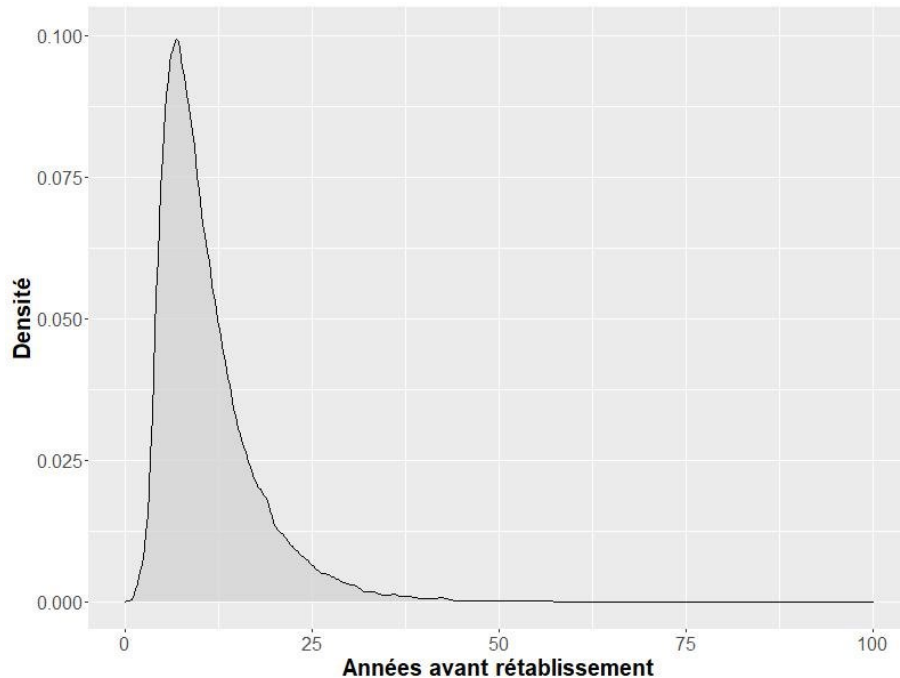


Figure 13. Répartition des temps de rétablissement pour toutes les simulations des corégones de l'UD de petite taille compte tenu d'un objectif de rétablissement correspondant à la PMV et d'une population initiale correspondant à 10 % de celle-ci.

ANALYSE

Nous avons créé un modèle de population pour la paire d'espèces de grands corégones du lac Opeongo en vue de prévoir la réaction possible de cette population aux dommages anthropiques et d'estimer des objectifs de rétablissement d'abondance et d'habitat. Très peu de données ont été diffusées sur les caractéristiques de cycle biologique des grands corégones de ce lac. Nous avons réuni les données disponibles et estimé des paramètres supplémentaires à l'aide des données de relevé du MRNFO.

Nous avons recouru à une analyse d'élasticité de λ et à des simulations pour jauger l'incidence des dommages sur les populations de grands corégones. Nos deux méthodes indiquent que les grands corégones sont généralement les plus touchés par les perturbations au stade adulte. Cette constatation vaut pour les populations décroissantes ou stables, mais à mesure qu'augmente le taux de croissance, λ se fait plus sensible aux stades plus jeunes. Nous avons observé cette tendance pour les deux modèles d'isolement reproductif et de différence de cycle biologique. Ajoutons que, dans le cas du modèle de différence de cycle biologique, la sensibilité de λ aux taux vitaux de l'unité de petite taille augmente avec le taux de croissance de population. La sensibilité de λ à p (proportion d'individus de grande taille) va de positive à négative avec l'élévation du rythme de croissance démographique.

Nous avons dû effectuer une analyse par simulation pour étudier l'incidence de dommages périodiques (à intervalles de plus d'un an), l'analyse de sensibilité présupposant que toutes les perturbations sont permanentes. Pour le modèle d'isolement reproductif, les UD de grande et de petite taille étaient plus touchées par des dommages aux adultes et aux juvéniles. Dans le modèle à différence de cycle biologique, les dommages causés aux juvéniles et aux adultes d'une UD étaient initialement d'une forte incidence, mais à mesure que l'UD touchée se dépeuplait, l'effet sur l'ensemble de la population plafonnait. Pour que toute une population soit

menacée d'extinction, il faudrait que les dommages affectent les jeunes de l'année ou les juvéniles et les adultes des deux UD simultanément.

Pour estimer des objectifs de rétablissement sur le plan de l'abondance, nous avons établi dans une analyse par simulation les tailles de population nécessaires à la stabilité démographique dans une estimation de taille minimale de population viable (PMV). Les résultats dépendent au plus haut point du modèle employé, de la probabilité de persistance et du taux d'événement catastrophique. Dans le modèle à isolement reproductif, il faut à l'UD de grande taille ~2 300 femelles adultes ou ~19 200 adultes et juvéniles des deux sexes pour une probabilité de persistance à 99 % et un taux d'événement catastrophique par génération à 15 %. Dans le cas de l'UD de petite taille, il faut ~8 700 femelles adultes ou ~24 000 adultes et juvéniles des deux sexes. Dans le modèle à différence de cycle biologique, le nombre total nécessaire de femelles adultes des deux UD dépend des proportions de ces unités; ce nombre s'étend de ~1 900 à ~4 200. Avec l'estimation supérieure, la PMV est de ~14 700 adultes et juvéniles. Dans un relevé au filet en 2019, le MRNFO a estimé à 22 792 l'effectif de l'UD de grande taille pour un intervalle de confiance à 95 % allant de 10 437 à 54 414. Ainsi, la population actuelle de l'UD de grande taille est sans doute supérieure à la PMV. Nous ne disposons pas d'estimations d'effectifs semblables pour l'UD de petite taille.

Nous avons converti en besoins d'habitat les estimations de PMV en divisant cette dernière par des estimations de densité moyenne. À la PMV de l'UD de grande taille, il faut une superficie de 49 km². Nous avons estimé à 20,1/ha la densité de l'UD de petite taille, ce qui donne un besoin en habitat de 12 km². Les deux estimations de superficie minimale de population viable sont inférieures à la superficie du lac Opeongo et, par conséquent, l'habitat disponible suffit sans doute aux populations de grands corégones.

INCERTITUDES

Les études spécialisées ne décrivent pas bien les caractéristiques de cycle biologique de la paire d'espèces de grands corégones du lac Opeongo. De l'incertitude s'attache donc au paramétrage du modèle de population. Nous avons ajusté les valeurs de maturité et de croissance en prenant un ensemble modeste de données ($n = 182$ et $n = 23$ respectivement pour les UD de grande et de petite taille) et une durée d'observation limitée. Nous avons calculé les valeurs de mortalité et de croissance maximale de population par des relations allométriques générales. Nous supposons implicitement que les différences entre les UD de grande et de petite taille sont uniquement des différences de taille corporelle, de longévité et de taux de maturité.

Pour mesurer la fécondité, nous nous sommes reportés à un rapport ancien qui n'établit aucune distinction entre les UD (Ihssen *et al.* 1981). À en juger toutefois par les longueurs des poissons analysés, nous avons la forte impression que ceux-ci appartenaient à l'UD de grande taille. Nous avons appliqué la relation longueur-fécondité de l'UD de grande taille à l'UD de petite taille. Si l'UD de petite taille avait un nombre d'œufs supérieur à ce que laisse prévoir cette relation, le taux de croissance de population pourrait être plus élevé et la population, plus résistante. On peut s'attendre à ce que l'UD soit plus vulnérable si le nombre d'œufs est moindre.

Des données inédites des années 1980 du MRNFO semblent indiquer la présence d'individus considérés comme appartenant à l'UD de petite taille, mais avec une longévité de jusqu'à 25 ans et une longueur de plus de 200 mm. Toutefois, comme ces données contredisaient les données de taille des poissons présentées dans Kennedy (1943) à l'origine et dans les relevés les plus récents (décennie 2010) du MRNFO, et comme la documentation manque sur les appareils et les méthodes de capture et de caractérisation de ces mêmes poissons, cette

information n'a pas servi à notre analyse. Si les individus de l'UD de petite taille devaient grossir et vivre aussi longtemps que ces données le font voir, on devrait prévoir que les trajectoires de population et les résultats de simulation de la PMV se rapprocheraient de ceux de l'UD de grande taille.

Les appareils de prélèvement employés retiennent mal les poissons de l'UD de petite taille, ce qui empêche d'estimer avec précision la taille de leur population et limite notre capacité d'évaluer leur situation.

La structure démographique de ce couple d'espèces était incertaine, d'où l'emploi de deux modèles, l'un avec des unités en isolement reproductif et l'autre avec des unités présentant une différence de cycle biologique. Dans le modèle à différence de cycle biologique, la proportion de l'unité de grande taille (p) ne serait pas une valeur statique comme nous l'avons supposé, mais serait plutôt fonction de facteurs intrinsèques (effets de dépendance à l'égard de la densité sur la croissance en début de vie) et extrinsèques (concurrence interspécifique, par exemple). Un modèle où p est une valeur dynamique est susceptible de produire des résultats qui s'écartent de ceux d'un modèle où cette valeur est statique, plus particulièrement à cause de décalages de proportions des UD qui influent sur la sensibilité de la population aux dommages. Le modèle à différence de cycle biologique ne comportait pas de facteur héréditaire déterminant de la stratégie de cycle biologique, mais il est possible que la progéniture des deux UD présente des différences de valeur p attribuables aux différences génétiques.

Des données indirectes nous disent que les deux UD sont en isolement reproductif, mais nous ignorons le mécanisme à l'origine de cette séparation qui se maintient. Si la barrière reproductive est prézygotique (tenant, par exemple, à des différences de temps et de lieu de fraie, à une préférence en matière d'accouplement), il est possible qu'il y ait hybridation si de telles barrières devaient tomber à cause de l'évolution de l'environnement ou de l'introduction d'espèces envahissantes. Une telle hybridation pourrait fondre cette paire d'espèces en une même population.

On a reconnu que l'arrivée d'espèces envahissantes était la grande menace qui pesait sur la persistance de ces deux unités désignables au lac Opeongo. Précisons que l'introduction du cladocère épineux (*Bythotrephes cederstroemi*) et de l'anchois du Pacifique (*Osmerus mordax*) est considérée comme hautement probable. Nous ignorons quelle pourrait être l'incidence de ces espèces et la réaction des grands corégones du lac Opeongo. Les espèces envahissantes pourraient avoir pour effet continu de réduire la population de grands corégones pendant plusieurs années ou de modifier l'espace disponible dans sa niche écologique, ce qui causerait une déperdition rapide dans l'une ou l'autre des UD.

Il convient enfin de noter que la fréquence des événements catastrophiques frappant les grands corégones était inconnue et influait nettement sur les estimations de PMV. Nous présentons les résultats pour deux taux de catastrophe, mais lequel convient le mieux n'est pas clair. La meilleure solution dans la pratique serait d'opter pour l'estimation la plus prudente (15 % par génération), car elle se rapproche de la moyenne des taxons pour les vertébrés (Reed *et al.* 2003) et atténue l'incertitude.

ÉLÉMENTS

Élément 3 : Estimer les paramètres actuels ou récents du cycle biologique des grands corégones.

Les meilleures données disponibles ont été réunies et rendent compte des paramètres du cycle biologique des grands corégones. La valeur de chacun des paramètres utilisés dans la modélisation est présentée au Tableau 1.

Élément 12 : Proposer des objectifs d'abondance et de répartition pour le rétablissement.

Nous avons estimé des objectifs d'abondance par une analyse de viabilité de population et des estimations de population minimale viable (PMV). Dans nos simulations, nous avons tenu compte de la dépendance à l'égard de la densité, de la stochasticité environnementale et des événements catastrophiques aléatoires. Les objectifs variaient selon le modèle employé, la probabilité souhaitée de persistance et le taux d'événement catastrophique (Tableau 4). Dans le modèle à isolement reproductif, les UD de grande et de petite taille ont des effectifs respectifs de ~19 200 et ~24 000 adultes et juvéniles. Dans le modèle à différence de cycle biologique, la PMV d'ensemble est de ~14 700 adultes et juvéniles.

Élément 13 : Projeter les trajectoires attendues de population sur une période scientifiquement raisonnable (minimum de 10 ans) et les trajectoires de réalisation des objectifs de rétablissement en fonction des paramètres actuels de la dynamique de population de grands corégones.

Nous disposons d'estimations de population de l'UD de grande taille pour 2010 et 2019. Ces données sont insuffisantes pour la projection d'une trajectoire de population, mais la population estimée est actuellement supérieure à la PMV. Par ailleurs, nous ignorons les valeurs d'estimation de population et de projection de trajectoire pour l'UD de petite taille.

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 rétablissement à l'élément 12 seront atteints.

Pour les UD de grande et de petite taille, nous avons respectivement estimé à ~49 et ~12 km² la superficie d'habitat nécessaire au maintien d'une population minimale viable de grands corégones pour une probabilité d'extinction à 1 % et une fréquence de catastrophes à 15 % par génération. La superficie disponible d'habitat dépasse ces deux valeurs au lac Opeongo.

Élément 15 : Évaluer la probabilité que les objectifs possibles de rétablissement soient atteints selon les paramètres actuels de dynamique de population, ainsi que la variation de cette probabilité selon les paramètres de mortalité (en particulier avec des valeurs plus basses) et de productivité (en particulier avec des valeurs plus hautes).

Les estimations de population de l'UD de grande taille du lac Opeongo indiquent que celle-ci est actuellement supérieure à la PMV.

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 liée à chaque mesure de l'élément 17.

Aucun lien évident n'a été relevé entre les mesures d'atténuation et les taux de mortalité ou la productivité des grands corégones du lac Opeongo. Il est donc difficile de jeter un éclairage sur l'incidence des mesures d'atténuation sur les taux de mortalité ou la productivité.

Élément 20 : Projeter la trajectoire attendue des populations (et les incertitudes) sur une période scientifiquement raisonnable et jusqu'à l'atteinte des objectifs de rétablissement en fonction des taux de mortalité et des valeurs de productivité liés aux mesures particulières énoncées pour examen à l'élément 19. Inclure les valeurs qui présentent la plus forte probabilité de survie et de rétablissement possible pour des paramètres réalistes sur le plan biologique.

Sans un lien direct entre les mesures d'atténuation et les taux de mortalité ou la productivité des grands corégones du lac Opeongo, il est impossible de fournir cette information pour les scénarios d'atténuation. Dans des conditions idéales, l'UD de petite taille peut atteindre la PMV 95 % des fois en 24 ans ou moins.

Élément 21 : Recommander des valeurs de paramètres pour la productivité et les taux initiaux de mortalité de la population et, si nécessaire, des caractéristiques particulières à prévoir dans les modèles de population pour l'examen d'autres scénarios dans le cadre de l'évaluation des impacts économiques, sociaux et culturels aux fins du processus d'inscription.

Les valeurs de paramètres présentées au Tableau 1 reposent sur les meilleures données disponibles et devraient servir à toute modélisation future de population.

Élément 22 : Évaluer le taux maximal de mortalité et de destruction de l'habitat d'origine anthropique que l'espèce peut soutenir sans risque pour sa survie ou son rétablissement.

Nous avons évalué l'incidence de dommages sur les populations de grands corégones par des estimations d'élasticité de λ (Figures 4 et 5) et des simulations (Figures 6, 7 et 8). Dans chaque analyse, ce sont les perturbations du stade adulte qui influencent le plus sur la population.

Il est possible d'estimer les dommages anthropiques maximaux à partir de l'analyse, mais tout dépend de l'état initial de la population et de l'état final considéré comme acceptable; les dommages maximaux ici définis comme surmortalité ou diminution proportionnelle de l'habitat peuvent s'estimer de la manière suivante :

$$\text{Dommages maximaux} = \frac{\text{état final} - \text{état initial}}{\text{état initial}} \times \frac{1}{\varepsilon \times \text{fréquence}}, \quad (17),$$

où ε est l'estimation de l'élasticité pour le taux vital en perturbation, où la fréquence est le nombre de fois par an que les dommages interviennent (par exemple, 0,2 représente une périodicité de 5 ans) et où l'état est le paramètre de population mesuré (λ). Si l'état initial est actuellement inférieur à l'état final acceptable, les dommages n'entrent pas en jeu comme facteur. À l'heure actuelle, la population de l'UD de grande taille dépasse la PMV, mais nous ne disposons pas d'estimations de la présente population de l'UD de petite taille.

RÉFÉRENCES CITÉES

- 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). 2018. [Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le corégone \(*Coregonus spp.*\), Corégone européen, population d'individus de petite taille du lac Squanga \(*Coregonus lavaretus*\), Grand corégone, population d'individus de grande taille du lac Squanga \(*Coregonus clupeaformis*\), Corégone européen, population d'individus de petite taille du lac Little Teslin \(*Coregonus lavaretus*\), Grande corégone, population d'individus de grande taille du lac Little Teslin \(*Coregonus clupeaformis*\), Corégone européen, population d'individus de petite taille du lac Dezadeash \(*Coregonus lavaretus*\), Corégone européen, population d'individus de grande taille du lac Dezadeash \(*Coregonus lavaretus*\), Grand corégone, population d'individus de petite taille du lac Opeongo \(*Coregonus clupeaformis*\), Grand corégone, population d'individus de grande taille du lac Opeongo \(*Coregonus clupeaformis*\), Grand corégone, population d'individus de petite taille du lac Como \(*Coregonus clupeaformis*\) et Grand corégone, population d'individus de grande taille du lac Como \(*Coregonus clupeaformis*\), au Canada](#), Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, ON. xlix + 46 p.
- Gow, J.L., Peichel, C.L., and Taylor, E.B. 2007. Ecological selection against hybrids in natural populations of sympatric threespine sticklebacks. J. Evol. Biol. 20(6): 2173–2180.

-
- Hoening, J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fish. Bull.* 82: 898–903.
- Ihssen, P.E., Evans, D.O., Christie, W.J., Reckhan, J.A., and DesJardine, R.L. 1981. Life history, morphology, and electrophoretic characteristics of five allopatric stocks of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the Great Lakes Region. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1790–1807.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 3: 348–365.
- Kenchington T.J. 2014. Natural mortality estimators for information-limited fisheries. *Fish Fish.* 15(4): 533–562.
- Kennedy, W.A. 1943. The Whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill), of Lake Opeongo, Algonquin Park, Ontario. *On. Fish. Res. Lab. No.* 62: 25 p.
- 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: 2374–2381.
- Mee, J.A., Bernatchez, L., Reist, J.D., Rogers, S.M., and Taylor, E.B. 2015. Identifying designatable units for intraspecific conservation prioritization: a hierarchical approach applied to the lake whitefish species complex (*Coregonus* spp.). *Evol. App.* 8(5): 423–441.
- Moore, J.-S., Loewen, T.N., Harris, L.N. and Tallman, R.F. 2014. Genetic analysis of sympatric migratory ecotypes of Arctic charr *Salvelinus alpinus*: alternative mating tactics or reproductively isolated strategies? *J. Fish Biol.* 84(1): 145–162.
- 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.
- Morris, W.F., and Doak, D.F. 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 480 p.
- Proulx, R., and Magnan, P. 2004. Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evol. Ecol. Res.* 6: 503–522.
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Randall, R.G., Kelso, J.R.M., and Minns, C.K. 1995. Fish production in freshwaters: Are rivers more productive than lakes? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 631–643.
- 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: 1657–1667.
- 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: 109–114.
- Rundle, H.D., and Schluter, D. 1998. Reinforcement of stickleback mate preferences: sympatry breeds contempt. *Evolution* 52(1): 200–208.

-
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131–134.
- Trudel, M., Tremblay, A., Schetagne, R., and Rasmussen, J.B. 2001. Why are dwarf fish so small? An energetic analysis of polymorphism in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 394–405.
- van der Lee, A.S. and Koops, M.A. 2016. Are small fishes more sensitive to habitat loss? A generic size-based model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73: 716–726.
- 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.
- 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.
- 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.