



Pêches et Océans
Canada

Fisheries and Oceans
Canada

Sciences des écosystèmes
et des océans

Ecosystems and
Oceans Science

Secrétariat canadien des avis scientifiques (SCAS)

Document de recherche 2023/087

Région de l'Ontario et des Prairies

**Modélisation du potentiel de rétablissement de la moule verruqueuse
(*Cyclonaias tuberculata*) au Canada**

Adam S. van der Lee et Marten A. Koops

Pêches et Océans Canada
Laboratoire des Grands Lacs pour les pêches et les sciences aquatiques
867 chemin Lakeshore
Burlington (Ontario) 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 scientifiques
200, rue Kent
Ottawa (Ontario) K1A 0E6

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



© Sa Majesté le Roi du chef du Canada, représenté par le ministre du
ministère des Pêches et des Océans, 2023

ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-68882-4 N° cat. Fs70-5/2023-087F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

van der Lee, A.S. et Koops, M.A. 2023. Modélisation du potentiel de rétablissement de la mulette verruqueuse (*Cyclonaias tuberculata*) au Canada. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2023/087. iv + 28 p.

Also available in English :

van der Lee, A.S. and Koops, M.A. 2023. Recovery Potential Modelling of Purple Wartyback (*Cyclonaias tuberculata*) in Canada. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2023/087. iv + 24 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
MÉTHODES.....	1
SOURCES	1
LE MODÈLE DE POPULATION	2
PARAMÉTRAGE	4
Cycle biologique.....	4
Dépendance à la densité	8
Stochasticité.....	9
RÉPERCUSSIONS DES DOMMAGES	9
Élasticité de λ	10
Simulation	10
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	11
Abondance : Population minimale viable (PMV).....	11
Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)	12
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT	12
RÉSULTATS.....	13
RÉPERCUSSIONS DES DOMMAGES	13
Élasticité de λ	13
Simulation	15
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	16
Abondance : Population minimale viable (PMV).....	16
Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)	18
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT	18
DISCUSSION.....	19
INCERTITUDES	22
ÉLÉMENTS.....	23
REFERENCES CITÉES	26

RÉSUMÉ

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué la moule verruqueuse (*Cyclonaias tuberculata*) comme étant une espèce menacée au Canada. La modélisation de la population est présentée ici pour évaluer les répercussions des dommages, déterminer les objectifs de rétablissement de l'abondance et de l'habitat, et établir des projections à long terme du rétablissement de la population à l'appui d'une évaluation du potentiel de rétablissement (EPR). Le modèle a intégré l'incertitude des paramètres, la stochasticité environnementale et la dépendance à la densité dans les projections de la population. L'analyse a démontré que les populations de la moule verruqueuse étaient plus sensibles aux perturbations du taux de survie des adultes dans la plupart des circonstances. À mesure que le taux de croissance de la population (λ) augmentait la sensibilité aux perturbations des taux de survie des juvéniles augmentait et dépassait la sensibilité aux perturbations des taux de survie des adultes lorsque $\lambda > 1,2$. Des estimations du niveau des dommages qui réduirait le taux de croissance de la population à 1 ont été effectuées pour les populations des rivières Sydenham et Thames. L'analyse de la viabilité de la population a été utilisée pour déterminer les objectifs potentiels de rétablissement. La viabilité démographique (c.-à-d. une population autosuffisante sur une période de 250 ans) peut être atteinte avec une population d'environ 2 800 adultes (intervalle de confiance [IC] : de 1 900 à 4 000 adultes). On a estimé que pour atteindre une population minimale viable (PMV), la population de moules verruqueuses nécessiterait des surfaces de 623,3 m² (IC : de 251,9 à 1 396,9) et de 2 900 m² (IC : de 301,5 à 17 166, 3) dans les rivières Sydenham et Thames, respectivement. Par conséquent, l'habitat est suffisant pour soutenir les populations de moule verruqueuse dans les deux réseaux des rivières.

INTRODUCTION

La moule verruqueuse (*Cyclonaias tuberculata*) est une moule d'eau douce de taille moyenne (de la famille des unionidés) endémique à l'est de l'Amérique du Nord. Au Canada, la moule verruqueuse a toujours été présente dans le lac Érié et les rivières Détroit, Sydenham, Thames et Ausable. La moule verruqueuse n'a été observée ni dans le lac Érié ni dans la rivière Détroit depuis plus de 20 ans, et on croit qu'elle a disparu du pays (COSEPAC 2021). Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué que les populations de la moule verruqueuse au Canada étaient menacées en raison de la perte de populations dans le lac Érié et la rivière Détroit et d'un déclin continu de la qualité de l'habitat là où elles demeurent (COSEPAC 2021).

La *Loi sur les espèces en péril* (LEP) prévoit l'élaboration de stratégies de protection et de programmes de rétablissement pour les espèces menacées d'extinction ou de disparition du Canada. En réponse, Pêches et Océans Canada (MPO) a préparé l'évaluation du potentiel de rétablissement (EPR; MPO 2007a, b) comme moyen de fournir des renseignements et un avis scientifique. 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 permettant de recourir à la modélisation des populations pour évaluer les répercussions des dommages anthropiques sur les populations, déterminer les objectifs de rétablissement et projeter le rétablissement des populations avec les incertitudes connexes. Ce travail est fondé sur une approche démographique élaborée par Vélez-Espino et Koops (2009, 2012) et Vélez-Espino *et al.* (2010).

MÉTHODES

Les renseignements sur les taux vitaux ont été compilés pour construire des matrices de modèle de la population (Caswell 2001) qui intègrent l'incertitude des paramètres, la stochasticité environnementale et la densité-dépendance. Les répercussions des dommages anthropiques sur les populations ont été quantifiées au moyen d'analyses de l'élasticité et par simulation. Des estimations des objectifs de rétablissement pour l'abondance et l'habitat ont été réalisées en fonction de l'estimation de la population minimale viable (PMV) et de la superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP). Enfin, des analyses par simulation ont été utilisées pour projeter l'abondance de la population et estimer les délais de rétablissement potentiels. Toutes les analyses et simulations ont été effectuées à partir du programme statistique R 4.1.2 (R Core Team 2021).

SOURCES

Le MPO mène un programme de surveillance à long terme des populations d'unionidés de l'Ontario, le Unionid Monitoring and Biodiversity Observation (UMBO; Sheldon *et al.* 2020). Le programme de surveillance comprend des sites repères dans les rivières Sydenham et Thames. Dans la rivière Sydenham, 12 sites repères ont été échantillonnés entre 1999 et 2015 au cours de deux périodes d'échantillonnage (1999-2003 et 2012-2015). Dans la rivière Thames, 14 sites ont été échantillonnés entre 2004 et 2018 sur deux périodes d'échantillonnage (2004-2010 et 2015-2018). Dans la rivière Sydenham, 10 sites ont été échantillonnés deux fois, une fois à chaque période d'échantillonnage, et dans la rivière Thames, 8 sites ont été échantillonnés deux fois dans les limites de la répartition prévue de la moule verruqueuse. À chaque site, l'échantillonnage par quadrat a été effectué selon des méthodes modifiées de Metcalfe-Smith *et al.* (2007). Les sites ont été divisés en environ 25 blocs mesurant 3 m sur 5 m (15 m²). Trois

quadrats de 1 m² ont été échantillonnés au hasard dans chaque bloc. Les moules ont été dénombrées, identifiées par rapport aux espèces et mesurées (longueur maximale). De plus, des coquilles de moules mortes ont été recueillies et leur âge établi. Au total, 3 275 mulettes verruqueuses ont été échantillonnées, dont 3 085 dans la rivière Sydenham et 190 dans la rivière Thames. De plus, l'âge a été établi pour 61 coquilles de mulette verruqueuse dans les deux rivières (35 provenaient de la rivière Sydenham, 25 de la rivière Thames et 1 incertaine). Les données de surveillance qui ont été analysées par van der Lee *et al.* en préparation¹, ont fourni des renseignements sur la trajectoire, la densité, la croissance et le taux de survie de la population, qui ont été intégrés au modèle de population.

L'analyse des données par quadrat a été effectuée à l'aide d'un modèle bayésien hiérarchique, avec un dénombrement par quadrat modélisé en fonction de l'année de l'échantillon (en tant que variable continue), afin d'estimer la densité, la trajectoire de la population et la taille de la population du projet (van der Lee *et al.* en préparation¹). L'analyse s'est limitée aux sites qui ont été échantillonnés deux fois pour les années de 1999 à 2015 dans la rivière Sydenham et de 2004 à 2017 dans la rivière Thames. La densité de la mulette verruqueuse était plus élevée dans la rivière Sydenham que dans la rivière Thames. La densité médiane prévue, projetée à partir du modèle ajusté, a été estimée pour la dernière année de l'échantillonnage dans chaque rivière. Dans la rivière Sydenham, la densité prévue en 2015 était de 1,82 moule au m⁻² (IC : de 0,94 à 3,87) et dans la rivière Thames, la densité prévue en 2017 était de 0,12 moule au m⁻² (IC : de 0,03 à 0,42). La croissance de la population a toutefois été plus importante dans la rivière Thames. Les populations de mulette verruqueuse des deux rivières ont connu une croissance positive au cours des périodes respectives (1999-2015 pour la rivière Sydenham et 2004-2017 pour la rivière Thames). Les taux de croissance de la population (λ) étaient de 1,047 (IC : de 1,037 à 1,058) dans la rivière Sydenham et de 1,157 (IC : de 1,10 à 1,221) dans la rivière Thames. La tendance temporelle a également été modélisée en utilisant la période d'échantillonnage comme variable catégorique, plutôt que l'année comme variable continue, ce qui a confirmé l'importance du changement de densité au fil du temps. L'abondance de la population a été projetée uniquement aux emplacements du relevé (c.-à-d. qu'elle n'a pas été extrapolée à d'autres zones des rivières). La portion échantillonnée des rivières couvre une superficie de 3 600 m² dans la rivière Sydenham et de 3 000 m² dans la rivière Thames. Le nombre estimé de mulettes verruqueuses dans la région échantillonnée de la rivière Sydenham était de 10 504 (IC : de 9 563 à 11 505) en 2015 et 872 dans la rivière Thames (IC : de 696 à 1 091) pour 2017.

Des renseignements supplémentaires sur le cycle biologique des unionidés ont été tirés de Haag et Staton (2003), Haag et Rypel (2011) et Haag (2012).

LE MODÈLE DE POPULATION

Le cycle biologique de la mulette verruqueuse a été modélisé à partir d'un modèle matriciel d'une population de femelles uniquement, structuré en fonction du stade biologique, de la longueur, du rythme des naissances, avant la reproduction et de la dépendance à la densité, avec des intervalles de projection annuels (Caswell 2001, Figure 1).

¹ van der Lee, A.S., Goguen, M.N., McNichols-O'Rourke, K.A., Morris, T.J., and Koops, M.A. En prép. Evaluating the status and biology of an imperilled freshwater mussel, Purple Wartback (*Cyclonaias tuberculata*), in Southern Ontario. En préparation.

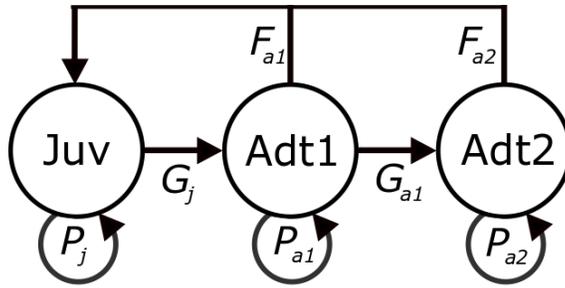


Figure 1. Généralisation du cycle biologique servant à modéliser la dynamique de la population de la mulette verruqueuse. F_i représente la fécondité annuelle propre au stade biologique, P_i représente la probabilité de survivre et de rester au stade i , et G_i représente la probabilité de survivre et de passer au stade $i+1$ chaque année.

La matrice était composée de trois stades (Figure 1) représentant les juvéniles, les jeunes adultes et les adultes âgés. Le stade juvénile représente la mulette verruqueuse immature, de l'âge de 1 an à l'âge de maturité (T_{mat}). Le stade adulte a été divisé en deux, les jeunes et les adultes âgés, selon la croissance somatique annuelle prévue. Le stade de jeune adulte représentait des individus matures qui continuaient à consacrer des ressources à la croissance somatique; le stade d'adulte âgé représentait des individus qui exprimaient une croissance somatique minimale. La croissance en mm a été estimée à partir du modèle de croissance de von Bertalanffy (VBGF, voir l'équation 7 ci-dessous). La division a été établie à l'âge où la croissance annuelle était $< 0,5$ mm (âge de 34 ans). La plus ancienne mulette verruqueuse identifiée au Canada était âgée de 92 ans (van der Lee *et al.* en préparation¹). Par conséquent, le stade 1 comprend les âges de 1 à T_{mat} , qui représentent les classes d'âge de 5 à 9 selon les valeurs de T_{mat} (voir ci-dessous); le stade 2 comprend les âges de T_{mat} à 34, qui représentent les classes d'âge de 24 à 28; et le stade 3 comprend les âges > 34 , qui représentent les classes d'âge 58+.

La matrice de projection \mathbf{A} est le produit de la matrice de transition \mathbf{B} , composée des caractéristiques du cycle biologique, et de la matrice de densité-dépendance \mathbf{D} (voir l'équation 10 ci-dessous) représentant les effets de la densité-dépendance, où :

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} P_j & F_{a1} & F_{a2} \\ G_j & P_{a1} & 0 \\ 0 & G_{a1} & P_{a2} \end{bmatrix}, \quad (1)$$

et :

$$\mathbf{A} = \mathbf{B} \circ \mathbf{D}, \quad (2)$$

où le symbole \circ représente le produit de Hadamard ou la multiplication élément par élément des matrices. L'abondance par stade, \mathbf{n} , chaque année, y , est calculée à partir de :

$$\mathbf{n}_{y+1} = \mathbf{A}_{n,y} \mathbf{n}_y, \quad (3)$$

Où \mathbf{n} est un vecteur d'abondance propre au stade et la matrice de projection de la population \mathbf{A} varie d'une année à l'autre en fonction des conditions environnementales et de la taille de la population ayant une incidence sur les taux vitaux.

Les modèles matriciels fondés sur le stade intègrent des estimations de F_i , la fertilité propre au stade, P_i , la probabilité de survie et de maintien au stade i , et G_i , la probabilité de survivre et de passer au stade suivant. La fécondité, F_i , représente le nombre de descendantes femelles produites par femelle adulte chaque année et comprend tous les paramètres de reproduction, y compris la fécondité, le rapport de sexe, la périodicité de la fraie et la survie de l'état de l'œuf à

l'âge de 1 an. Les termes P_i et G_i sont tous deux une fonction de la survie propre au stade (σ_i) et des probabilités de transition propres au stade (τ_i) décrivant la probabilité de passer du stade i à $i + 1$, où :

$$P_i = \sigma_i(1 - \tau_i) \text{ et} \quad (4)$$

$$G_i = \sigma_i\tau_i. \quad (5)$$

La probabilité de transition vers le prochain stade (τ_i) décrit la proportion d'individus au stade i qui passeront au stade $i + 1$, ce qui peut être estimé à partir de Caswell (2001):

$$\tau_i = \frac{\sigma_i^{T_i} - \sigma_i^{(T_i-1)}}{(\sigma_i^{T_i} - 1)}. \quad (6)$$

Où T_i représente la durée du stade en années. L'équation 6 décrit les individus les plus âgés au stade i qui passent au stade $i + 1$ l'année suivante.

PARAMÉTRAGE

La compréhension de nombreuses caractéristiques importantes du cycle biologique et de l'écologie des populations de moule verruqueuse est incomplète. Dans la mesure du possible, les paramètres du modèle ont été estimés directement à partir des données de terrain (Tableau 1). Lorsque ce n'était pas possible, les paramètres ont été estimés à partir de relations génériques ou résolues pour fournir un certain état de la population (p. ex. le taux de croissance de la population (λ) = 1). Lorsqu'un paramètre n'a pas été estimé directement à partir de l'incertitude des données propres à la population de la moule verruqueuse, l'incertitude des données a été intégrée dans les exécutions du modèle, en tirant le paramètre inconnu d'une distribution de probabilité précisée qui fournit une fourchette de valeurs plausibles (Tableau 1). Cela permet à différentes exécutions du modèle d'intégrer différentes combinaisons de paramètres et fournit des résultats qui couvrent toute l'étendue de l'incertitude.

Cycle biologique

La croissance de la moule verruqueuse a été décrite à l'aide de la fonction de croissance de von Bertalanffy ajustée aux coquilles âgées trouvées dans les rivières Sydenham et Thames. L'âge des individus allait de 1 à 92 ans. La longueur selon l'âge a été décrite par (van der Lee *et al.* en préparation¹) :

$$L_t = 110,9(1 - e^{-0,091t}). \quad (7)$$

La relation de croissance a seulement été utilisée pour déterminer la division d'âge entre les jeunes et les adultes âgées, qui a été définie comme l'âge où la croissance était < 0,5 mm par année, se produisant à l'âge de 34 ans.

Les données sur l'âge ont également été utilisées pour estimer les taux de survie des adultes. L'analyse de la courbe des prises a été effectuée à l'aide de la méthode de Chapman-Robson (Smith *et al.* 2012). Les âges des moules incluses dans l'analyse se situaient entre 7 et 92 ans. Les estimations des taux de survie des adultes et de la mortalité instantanée étaient de 0,9504 (ET = 0,069) et de 0,0508 (ET = 0,008), respectivement. Haag (2012) fournit une relation permettant d'estimer la mortalité instantanée des espèces d'unionidés à partir de la longévité (T_{max}) et en se fondant sur une analyse de régression avec des données de 14 espèces (15 populations). La relation ajustée était $M = 4,171T_{max}^{-1,070}$ ($r^2 = 0,93$). En utilisant l'âge maximal observé de 92 ans pour représenter la longévité, la relation prédictive donne une estimation de la mortalité instantanée de 0,035 ou un taux de survie de 0,966. L'estimation prévue correspond bien à l'analyse de la courbe des prises.

Tableau 1. Valeurs des paramètres intégrées dans le modèle matriciel de population pour la mulette verruqueuse. Les paramètres fixes ont été maintenus constants d'une exécution du modèle à l'autre, et des paramètres incertains ont été échantillonnés au hasard à partir de la distribution précisée.

Paramètres	Définition	Valeur
Paramètres fixes		
M_a	Taux de mortalité instantanée chez l'adulte	0,0508
σ_a	Taux de survie des adultes (e^{-M_a})	0,9504
CV_M	Coefficient de variation pour M . Utilisé pour décrire la variation interannuelle des taux de survie.	0,15
L_∞	Longueur asymptotique (mm)	112,6
k	Coefficient de croissance	0,0871
T_a	Répartition par âge entre les jeunes adultes et les stades avancés	34
ζ	Durée d'une génération	25,4 ans (calculée)
Paramètres incertains		
T_{mat}	Âge à 50 % de maturité	$Unif(6, 10)$
σ_j	Taux de survie des juvéniles	$Beta(15,1; 2,9)$
F	Fécondité	Résolus pour (Figure 3)
CV_F	Coefficient de variation pour F . Utilisé pour décrire la variation interannuelle de la fécondité.	$Unif(0,15; 0,5)$
α	Fécondité relative entre les jeunes et les adultes âgés	$Unif(0,5; 2,0)$
λ_{max}	Taux de croissance de la population maximal	$Unif(1,1; 1,4)$

L'analyse de la courbe des prises fournit une estimation de la survie moyenne des adultes qui a été maintenue constante à la fois chez les jeunes et les adultes âgés. Toutefois, aucune donnée n'était disponible pour soutenir les taux de survie des mulettes verruqueuses juvéniles. Pour estimer la survie des juvéniles, la relation a été ajustée (régression bêta) entre les taux de survie des adultes (σ_a) et des juvéniles (σ_j) en fonction des données de 11 espèces déclarées par Haag (2012). La régression bêta a été ajustée en utilisant le progiciel Betareg dans R (Cribari-Neta et Zeileis 2010). La relation ajustée (Figure 2) était la suivante :

$$\text{logit}(\sigma_j) = 4,38\sigma_a - 2,52 \quad (\varphi = 8,51; p < 0,01; \text{pseudo } r^2 = 0,493) \quad (8)$$

L'équation 8 donne une estimation moyenne de la survie des juvéniles pour la mulette verruqueuse de 0,838 (variance = 0,0143). Parce que σ_j est un paramètre inconnu pour la mulette verruqueuse, il a été inclus dans le modèle de population comme paramètre stochastique. Par conséquent, pour chaque exécution de modèle, σ_j a été tiré d'une distribution de probabilité pour donner une valeur aléatoire pour cette simulation. La distribution utilisée pour générer des taux stochastiques de survie des juvéniles était $Bêta(15,1; 2,9)$ (Figure 2) fondée sur la moyenne et la moitié de la variance produite à partir de l'équation 8. La variance a été réduite de moitié pour limiter les taux de survie potentiels des juvéniles à une fourchette raisonnable.

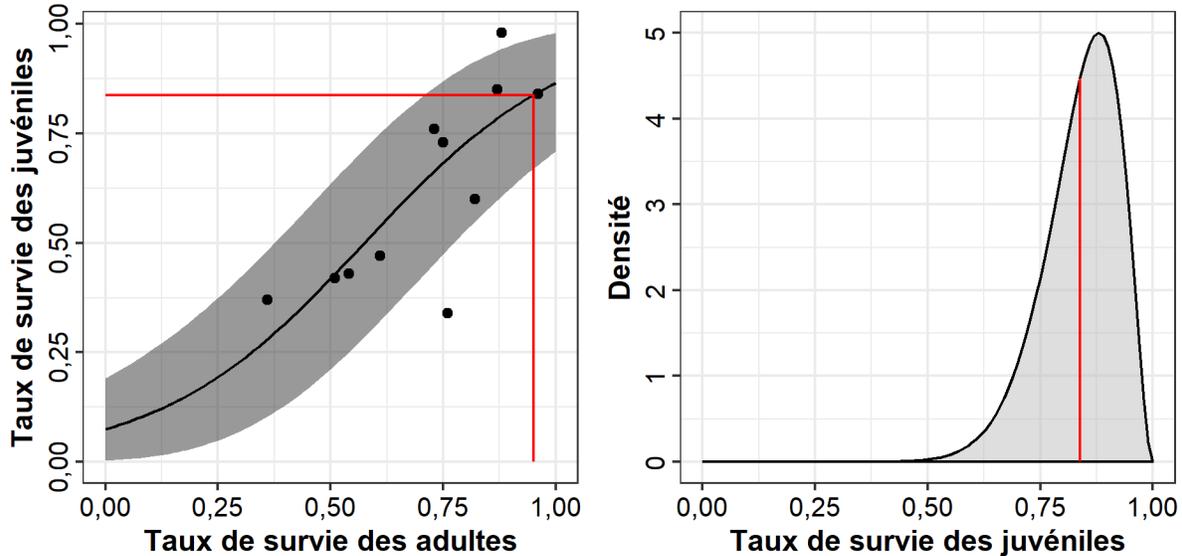


Figure 2. Estimations du taux de survie des juvéniles utilisées dans le modèle de population de la moule verruqueuse. Le graphique de gauche représente l'ajustement du modèle de régression bêta qui prédit la survie des juvéniles à partir de données provenant de Haag (2012); la ligne noire représente la tendance moyenne et la zone grise représente les IC à 80 %. Le graphique de droite correspond à la distribution bêta utilisée pour établir de façon aléatoire des estimations de la survie des juvéniles dans les exécutions du modèle ($B\grave{e}ta(15,1; 2,9)$). Les lignes rouges indiquent l'estimation moyenne pour la moule verruqueuse.

L'âge à maturité (T_{mat}) était également un paramètre incertain. Jirka et Neves (1992) a signalé que la plus jeune femelle mature de la moule verruqueuse observée à New River, en Virginie, avait 6 ans et mesurait 58,6 mm de longueur. Aucun autre renseignement sur la maturité de la moule verruqueuse n'était disponible. Haag (2012) fournit une relation pour estimer l'âge à la première maturité à partir du coefficient de croissance du VBGF (k) fondé sur une analyse de régression de 16 espèces d'unionidés. La relation ajustée était $T_{mat} = 0,69k^{-1,031} - 1$ ($r^2 = 0,94$). Cela donne une estimation pour la moule verruqueuse, où la valeur de k était 0,091, de 7,2 ans. Ces estimations représentent l'âge de la première maturité, tandis que le modèle exige la valeur de l'âge à 50 % de maturité. Compte tenu de la maturité des autres espèces d'unionidés (Haag et Staton 2003), il est probable qu'il faudra au moins 2 ans pour atteindre 50 % de maturité, ce qui suggère des valeurs de l'ordre de 8 à 10 ans. L'âge à la maturité a été inclus dans le modèle de population en tant que paramètre stochastique qui variait d'une exécution du modèle à l'autre. L'incertitude dans T_{mat} a été représentée au moyen d'une répartition uniforme distincte avec des limites d'âge de 6 et 10 ans ($Unif[6, 10]$). Cela a permis une probabilité égale pour T_{mat} soit 6, 7, 8, 9 ou 10 pour l'ensemble des exécutions du modèle.

La reproduction de la moule verruqueuse est en grande partie non étudiée au Canada, mais elle est semblable à celle d'autres espèces de la famille des unionidés (COSEPAC 2021). La fraie se produit probablement au printemps, les mâles rejetant des spermatozoïdes dans l'eau et les femelles les filtrant. Les moules verruqueuses sont des couveuses à court terme qui libèrent leurs glochidies (larves de moules) durant le même été. Comme toutes les autres espèces de la famille des unionidés, la moule verruqueuse est un parasite obligatoire des vertébrés (habituellement des poissons) hôtes. Les glochidies doivent s'attacher à une espèce hôte particulière pour terminer leur développement. Les espèces hôtes de la moule verruqueuse sont la barbotte noire (*Ameiurus Melas*), la barbotte jaune (*Ameiurus Natalis*), la barbotte de rivière (*Ictalurus punctatus*) et le barbu à tête plate (*Pylodictus olivaris*) (Hove 1997).

La moule verruqueuse s'attache à ses hôtes à la fois par son manteau et un congélinant amorphe pour augmenter la probabilité d'infester l'hôte (Sietman *et al.* 2012). La mortalité, cependant, au cours de cette phase, devrait être élevée, avec une survie de 10^{-5} à 10^{-6} du stade de la glochidie au stade de la fixation pour la plupart des unionidés (Haag 2012). Après la phase parasitaire, les moules juvéniles sont libérées de l'hôte et se déposent au fond de la rivière.

Le modèle matriciel exige une estimation de la fécondité annuelle par femelle. La fécondité représente le nombre de femelles qui survivent jusqu'à l'âge de 1 an et comprend tous les aspects de la reproduction, y compris la fécondité, la périodicité de la fraie, le rapport des sexes à la naissance et la survie à partir de l'œuf jusqu'à l'âge de 1 an. Aucun de ces aspects n'est connu pour la moule verruqueuse. Au lieu de cela, la valeur de la fécondité qui aboutirait à une population stable (taux de croissance de la population (λ) = 1) a été résolue pour une combinaison donnée de paramètres du cycle biologique. Cela fournit une estimation du nombre moyen de femelles nouvellement frayées nécessaires pour survivre jusqu'à l'âge de 1 an chaque année pour que la population soit stable; cependant, la valeur de chacune des composantes de la fécondité demeure inconnue.

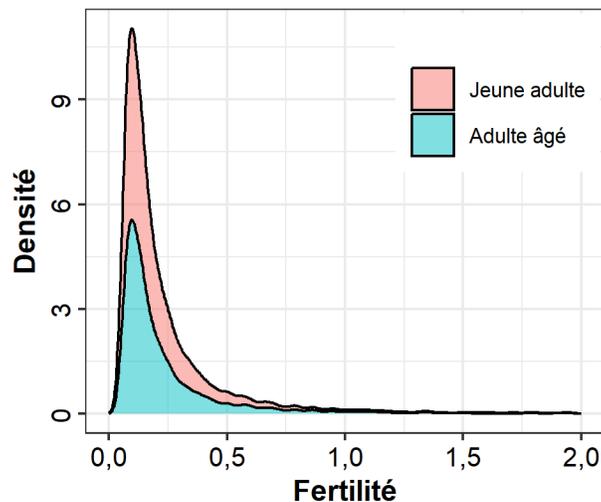


Figure 3. Distribution des valeurs estimées de la fécondité (le nombre de descendantes femelles produites par femelle adulte chaque année qui survivent jusqu'à l'âge de 1 an) pour les jeunes adultes et les adultes âgées de la moule verruqueuse qui donnaient le taux de croissance de la population de 1.

La moule verruqueuse est une espèce principalement dioïque, avec peu d'incidence d'hermaphrodisme et un rapport des sexes égal (Haggerty *et al.* 1995). La périodicité de la fraie n'a pas été mesurée pour la moule verruqueuse, mais des données provenant d'autres espèces d'unionidés suggèrent que la fraie peut se produire chaque année, car un pourcentage élevé (> 90 %) de femelles matures étaient gravides chez 6 espèces d'unionidés (Haag et Staton 2003). La fécondité n'a pas été mesurée pour la moule verruqueuse. Haag (2012) fournit une relation permettant d'estimer la fécondité par rapport à la longueur adulte lorsque $Fécondité = 0,213L_a^{3,146}$ ($r^2 = 0,751$ $n = 71$); cependant, 5 espèces périphériques ont été exclues de l'analyse. En utilisant une taille moyenne d'adulte de 75 mm estimée à partir de la moyenne géométrique de L_{mat} et de L_{max} , calculée à partir du VBGF (équation 7), la relation prédit une fécondité annuelle d'environ 170 000 œufs pour la moule verruqueuse. Chez les individus d'une même espèce, la fécondité augmente généralement avec la longueur des moules, mais certaines données indiquent qu'elle pourrait se stabiliser ou même diminuer à un âge plus avancé, ce qui pourrait indiquer une sénescence reproductive (Haag et Staton 2003).

Par conséquent, la relation de la fécondité entre les jeunes et les adultes âgées dans le modèle matriciel de la population n'est pas claire. Pour tenir compte des différences potentielles entre les deux stades, un paramètre supplémentaire, α , a été inclus pour représenter la fécondité relative chez les jeunes et les adultes âgés. La fécondité relative a été intégrée en tant que paramètre stochastique (Tableau 1) et tirée d'une distribution uniforme avec des limites de 0,5 et de 2 ($Unif(0,5; 2,0)$). Une valeur de 1 pour α , signifie que la fertilité est constante tout au long du stade adulte. Une valeur de $\alpha > 1$ signifie que la fertilité des adultes âgées est supérieure à celle des jeunes adultes; peut-être en raison d'une plus grande fécondité attribuable à l'augmentation de la taille corporelle ou d'une plus grande survie des glochidies des adultes âgées. Une valeur de $\alpha < 1$ signifie que la fécondité diminue avec l'âge en raison d'un certain degré de sénescence reproductive. La fourchette de valeurs α incluse dans les analyses permet à la fécondité des adultes âgés d'être aussi peu que la moitié de celle des jeunes adultes ($\alpha = 0,5$) et jusqu'à deux fois plus élevée que celle des jeunes adultes ($\alpha = 2$). Le taux de survie de la première année est inconnu.

En résolvant la valeur pour la fécondité, l'incertitude des divers paramètres de reproduction est réduite à une seule valeur pour chaque matrice. Parmi les échantillons répétés ayant différents paramètres stochastiques du cycle biologique, la valeur médiane de la fécondité pour les jeunes adultes était de 0,14 (IC à 95 % : de 0,06 à 1,33) et pour les adultes âgés, elle était de 0,17 (IC à 95 % : de 0,05 à 1,62). Représentant le nombre de descendantes femelles produites par femelle qui survivent jusqu'à l'âge requis de 1 an pour obtenir une taille de population stable. Si la fécondité est de 170 000, le rapport des sexes est de 1:1, et 95 % des femelles fraient chaque année, ce qui donne un taux de survie approximatif de l'œuf à l'âge de 1 de $1,9 \times 10^{-6}$. Une espèce d'unionidé typique produit entre 0,1 et 1,3 juvénile par année ou entre 0,05 et 0,75 juvénile femelle par année (Haag 2012), ce qui est conforme aux estimations pour la mulette verruqueuse.

Dépendance à la densité

La dépendance à la densité était censée agir pendant la première année de vie. Comme il s'agit d'espèces en grande partie sédentaires, la dépendance à la densité est moins susceptible d'avoir une incidence sur les stades biologiques ultérieurs. Pour les unionidés, la dépendance à la densité a le potentiel d'agir à deux stades au cours de la première année de vie : l'infestation de l'hôte et l'établissement. La mulette verruqueuse peut utiliser plusieurs espèces hôtes (la barbue de rivière, la barbotte noire et la barbotte jaune) pour achever son développement, hôtes qui sont communs dans tout le sud de l'Ontario (COSEPAC 2021). Par conséquent, la mulette verruqueuse est moins limitée par la disponibilité des hôtes que d'autres espèces d'unionidés (Daniel *et al.* 2018). Dans le modèle, on suppose donc que la mulette verruqueuse n'est pas limitée par la disponibilité de l'hôte. Par ailleurs, on suppose que la dépendance à la densité découle de la disponibilité de l'habitat pendant la fixation, après la phase parasitaire. La dépendance à la densité a été incorporée en utilisant une des fonctions de Beverton-Holt avec la fertilité comme une fonction de la densité adulte :

$$d = \frac{F_{max}/F_1}{1 + b/K N_a}, \quad (9)$$

où N_a est la densité adulte, K est la capacité de charge, b est le coefficient densité-dépendance, F_1 est la fécondité lorsque la population est stable et F_{max} est la fécondité lorsque la population est au taux de croissance maximal de la population (λ_{max}). Le taux de croissance maximal de la population était inconnu et a été inclus comme paramètre stochastique (Tableau 1). λ_{max} a été tirée d'une distribution uniforme avec une valeur minimale de 1,1 et une valeur maximale de 1,4 ($Unif(1,1; 1,4)$). La valeur maximale était fondée sur le ratio production/biomasse (P/B) le plus

élevé observé pour une espèce d'unionidé (Patterson 1985). Le F_{max} a ensuite été résolu de la même manière que la fécondité pour trouver la valeur qui fait qu'une population croît à son taux maximal. La valeur b a été calculée en réarrangeant l'équation 9, comme suit : $b = F_{max}/F_1 - 1$. La matrice de densité-dépendance, \mathbf{D} , a été structurée comme suit :

$$\mathbf{D} = \begin{bmatrix} 1 & d & d \\ 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \end{bmatrix}, \quad (10)$$

et intégrée à l'équation 2.

Stochasticité

La stochasticité a été intégrée aux simulations à deux niveaux, afin de tenir compte de l'incertitude des paramètres entre les exécutions du modèle et pour tenir compte de la variabilité environnementale au sein des exécutions du modèle. L'incertitude des paramètres a été mise en œuvre en tirant des paramètres incertains de distributions de probabilité définies avant chaque exécution de modèle (Tableau 1). Les paramètres incertains comprenaient le taux de survie des juvéniles, l'âge à la maturité, la fécondité relative, le taux de croissance maximal de la population et la variance interannuelle de la fécondité.

La stochasticité environnementale a été intégrée au modèle en permettant à certains paramètres de varier d'une année à l'autre dans une exécution du modèle, afin de simuler les changements des taux vitaux qui se produisent naturellement en raison de la variation des conditions environnementales. La stochasticité environnementale a été appliquée au taux de survie annuel et à la fertilité. La survie des juvéniles et des adultes a pu varier de manière indépendante à la suite d'une distribution log-normale avec un CV de 0,15, soit le montant approximatif d'erreur dans le taux de survie annuel estimé à partir de l'analyse de la courbe des prises de Chapman-Robson. La variabilité de la fécondité était inconnue. Par conséquent, la variabilité de la fécondité intégrée aux simulations a été incluse comme variable stochastique (Tableau 1). La fécondité a été modifiée en utilisant une distribution log-normale avec un CV tiré d'une distribution uniforme avec des limites de 0,15 et de 0,5 ($Unif(0,15; 0,5)$). La valeur minimale, 0,15, a été choisie pour refléter la variabilité du taux de survie, car la survie de la première année est un élément de la fécondité. La limite supérieure a été choisie arbitrairement, mais elle est fixée de façon à permettre une plus grande variation dans le succès du recrutement d'une année à l'autre. À la limite supérieure de confiance à 95 % pour la fécondité chez l'adulte âgé, soit 1,62, un CV de 0,5 permet une valeur de limite supérieure de confiance à 95 % pour la fécondité de 3,66, ce qui signifie que dans des conditions environnementales exceptionnelles, 3,66 femelles pourraient survivre jusqu'à l'âge 1 par femelle adulte dans les populations où la mortalité juvénile est élevée et la maturité plus tardive (conditions qui exigent une meilleure fertilité pour la stabilité de la population).

RÉPERCUSSIONS DES DOMMAGES

Les répercussions des dommages anthropiques sur une population de la mulette verruqueuse ont été évaluées à l'aide d'une analyse de l'élasticité déterministe des matrices de projection et des simulations stochastiques.

L'analyse de l'élasticité des éléments de la matrice fournit une méthode pour quantifier l'incidence des variations des taux vitaux sur une population. Plus précisément, les élasticités mesurent la variation proportionnelle du taux de croissance de la population (λ) qui résulte d'une variation proportionnelle d'un taux vital (v). Par exemple, une élasticité ayant une valeur λ de 0,2 pour la survie des juvéniles indique qu'une variation de 10 % du taux de survie des

juvéniles (p. ex. $0,84 \times (1 + 0,1) = 0,92$) entraînerait une augmentation de 2 % du taux de croissance de la population (p. ex. $1 \times (1 + 0,1 \times 0,2) = 1,02$)).

Les élasticités sont utiles, car elles permettent d'évaluer l'incidence des variations des taux vitaux et d'autres paramètres du modèle sur une population et, comme elles représentent des changements proportionnels, leurs valeurs sont directement comparables. Les analyses d'élasticité sont préférables aux analyses par simulation, parce que la rapidité possible de leur estimation permet d'examiner beaucoup plus de perturbations que par voie de simulation. Les élasticités sont toutefois limitées, car elles représentent des variations permanentes, ne représentent avec précision que de petites perturbations (c.-à-d. < 30 % de variations) et supposent que tous les autres paramètres du modèle restent inchangés. Par conséquent, l'analyse par simulation a été utilisée pour examiner les effets des dommages transitoires ou périodiques sur une population.

Élasticité de λ

On calcule les élasticités de λ (ε_λ) en prenant les dérivées partielles graduées de λ par rapport à un taux vital (v , Caswell 2001) :

$$\varepsilon_\lambda = \frac{v}{\lambda} \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{\partial a_{ij}}{\partial v} \quad (11)$$

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

On a estimé une gamme d'élasticités potentielles du taux vital en permettant la variation des paramètres incertains (Tableau 1). De plus, le taux de croissance de la population a pu varier en intégrant l'effet de la densité sur la fécondité (équations 9 et 10). Pour ce faire, on a généré de façon aléatoire la densité des adultes en proportion de la capacité de charge (0 à 1 000 %) tirée d'une répartition uniforme sur une échelle logarithmique ($e^{Unif(\log(0,01), \log(K \times 10))}$). $\lambda = 1$ lorsque $N_a = K$, $\lambda < 1$ lorsque $N_a > K$ et $\lambda > 1$ lorsque $N_a < K$ jusqu'à un maximum λ de 1,4. L'analyse de l'élasticité a été répétée 5 000 fois.

Le préjudice maximal admissible peut être estimé à partir des élasticités en calculant la variation d'un taux vital qui permet à une population de maintenir un taux de croissance de la population ≥ 1 . Le dommage maximal admissible s'applique lorsqu'une population a un λ initial > 1 . Le dommage maximal admissible est estimé comme suit (Vélez-Espino et Koops 2009):

$$\text{Dommage maximal admissible} = \left(\frac{1}{\varepsilon_\lambda} \right) \left(\frac{1-\lambda}{\lambda} \right). \quad (12)$$

Le dommage maximal admissible est estimé pour les rivières Sydenham et Thames en fonction de la gamme complète des estimations de leurs taux de croissance de la population (van der Lee *et al.* en préparation¹); rivière Sydenham : 1,03 à 1,07, rivière Thames : 1,07 à 1,27.

Simulation

Une analyse par simulation a permis d'étudier les impacts des dommages périodiques propres à un stade sur la densité de la population adulte. Les stades biologiques ont été influencés par un certain niveau de dommages, allant de 0 à 99 %, à différentes fréquences : 1, 2, 5 et 10 ans, dans une simulation sur 100 ans. Nous avons ensuite comparé la capacité de charge initiale à l'effectif moyen de la population sur les 15 dernières années de la simulation afin de déterminer l'effet des dommages, quantifié en tant que proportion de la capacité de charge initiale K_a . La fréquence indique la fréquence à laquelle les dommages ont été appliqués. Une fréquence de 1 indique que les dommages sont constants et appliqués chaque année, alors qu'une fréquence de 10 indique que les dommages sont périodiques et appliqués une fois tous les 10 ans.

Comme il s'agit d'un modèle densité-dépendant, on suppose que la population est en mesure de se rétablir entre les applications des dommages lorsque les conditions sont ramenées à l'état initial et qu'il n'y a pas de concurrents, étant donné qu'il s'agit d'un modèle monospécifique. Les simulations ont intégré l'incertitude des paramètres et la stochasticité environnementale et ont été répétées 1 000 fois.

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable (PMV)

Nous avons utilisé le concept de durabilité démographique pour déterminer les objectifs de rétablissement minimaux possibles pour la mulette verruqueuse. La viabilité démographique est liée au concept d'une population minimale viable (PMV, Shaffer 1981) et a été définie comme la taille minimale de la population adulte qui donne lieu à une probabilité souhaitée de persistance sur 250 ans (~10 générations de mulettes verruqueuses, où la durée de génération [ζ] a été estimée à partir de matrices de projection stochastiques [Caswell 2001] avec $\lambda = 1$ où $\zeta = 25,4$ [IC : de 21,9 à 29,1]). La population minimale viable a été estimée à l'aide d'une analyse par simulation qui intégrait l'incertitude des paramètres, 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 dénué de toute logique biologique. La période doit être assez longue pour avoir des conséquences pour la population examinée, mais pas assez longue pour constituer un délai déraisonnable sur le plan de la gestion. On a choisi 250 ans, car cela équivaut à environ 10 générations de mulettes verruqueuses.

Les catastrophes représentent un événement qui entraîne une diminution de plus de 50 % de la population. Une population de mulettes verruqueuses peut être touchée par des catastrophes comme une sécheresse grave ou une maladie (Haag 2019). Le taux et la gravité des événements catastrophiques qui ont une incidence pour les populations de mulette verruqueuse sont inconnus. D'après une méta-analyse, Reed *et al.* (2003) ont déterminé que parmi les populations de vertébrés, les épisodes de mortalité catastrophiques (définis comme une diminution de plus de 50 % de la taille de la population) se sont produits à un taux de 14 % par génération⁻¹ en moyenne. Le taux des décès catastrophiques parmi les populations d'invertébrés est inconnu et a été inclus dans les simulations en tant que paramètre stochastique en les tirant d'une distribution uniforme avec des limites de 0,05 et de 0,2 (*Unif*(0,05; 0,2)) pour permettre des taux de catastrophe de 5 % à 20 % par génération. Cela équivaut à une mortalité massive qui se produit environ tous les 507 ans (à un taux de 5 % par génération⁻¹) tous les 126 ans (à un taux de 20 % par génération⁻¹), calculée en divisant la durée d'une génération par le taux de catastrophe. L'incidence d'un événement catastrophique touche tous les stades biologiques simultanément et a été tirée de manière aléatoire d'une distribution bêta graduée entre 0,5 et 1 avec des paramètres de forme de 0,762 à 1,5 (Reed *et al.* 2003), *Bêta*(0,762; 1,5) \times (1 - 0,5) + 0,5 représentant la probabilité d'une diminution de 50 à 100 % de l'effectif de la population.

La quasi-extinction représente les effets cumulatifs 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. Il n'est pas possible de mesurer empiriquement la valeur du seuil de quasi-extinction; par conséquent, nous avons utilisé 25 femelles adultes comme approximation (Morris et Doak 2002).

Des simulations ont été menées pour des populations présentant diverses abondances initiales de femelles adultes, allant de 50 à 5 000 (densité initiale représentant la capacité de charge, K , où $\lambda = 1$) et des taux de catastrophe variant de 5 % à 20 % par génération. Les simulations ont été effectuées pour 250 ans et reproduites 10 000 fois. Le nombre de quasi-extinctions a fait l'objet d'un suivi dans toutes les simulations, et la probabilité d'extinction (P_{ext}) a été modélisée au moyen d'une régression logistique qui était une fonction de la densité féminine initiale transformée du $\log_{10}(\log_{10}(N_a))$, du taux de catastrophe (P_{cat}) et de tous les paramètres incertains du modèle de population (Tableau 1) où :

$$P_{ext} = \frac{1}{1+e^{-(X\beta)}}, \quad (13)$$

Où X est une matrice de toutes les covariables et β un vecteur de coefficients incluant l'interception.

Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)

La superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP) représente la quantité d'habitat nécessaire pour soutenir une population dont la taille correspond à la taille de la population minimale viable (PMV). La SMVP est estimée en divisant l'estimation de la PMV par la densité. Des estimations de la densité étaient disponibles pour les populations de la moule verruqueuse dans les rivières Sydenham et Thames à partir d'un modèle bayésien hiérarchique adapté aux données d'enquête en quadrat. La densité médiane, estimée à partir de l'ajustement du modèle, dans la rivière Sydenham était de 1,82 moule m^{-2} (IC : de 0,94 à 3,87) en 2015, et dans la rivière Thames, elle était de 0,12 moule m^{-2} (IC : de 0,03 à 0,42) en 2017 (van der Lee *et al.* en préparation¹). Ces données représentent la densité de l'ensemble de la population, tandis que la PMV est propre aux femelles adultes. On peut supposer un rapport des sexes de 1:1 et, selon la distribution de la fréquence de longueur (van der Lee *et al.* en préparation¹), les moules échantillonnées étaient constituées d'environ 87 % d'adultes dans la rivière Sydenham et de 55 % d'adultes dans la rivière Thames. De plus, ces deux populations ont une trajectoire démographique positive avec des estimations de taux de croissance de la population de 1,047 (IC : de 1,037 à 1,058) dans la rivière Sydenham et de 1,157 (IC : de 1,10 à 1,221) dans la rivière Thames. Par conséquent, les densités actuelles ne représentent pas la capacité de charge de l'habitat et produiraient donc des surestimations de la quantité d'habitat nécessaire pour abriter une population de la taille de la PMV, qui suppose la stabilité de la population. Le modèle matriciel de la population peut être utilisé pour fournir une estimation de la densité qui donnerait une taille de population stable en fonction de la densité actuelle et du taux de croissance de la population. La densité qui donne une taille de population stable a été déterminée et utilisée pour fournir des estimations de la superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP).

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Des simulations du temps de rétablissement ont été effectuées pour les populations de la rivière Thames. La taille actuelle de la population a été tirée de la projection du modèle en quadrats et représente le nombre de moules verruqueuses dans la partie échantillonnée de la rivière en 2017 (872, IC : de 696 à 1 091, 3 000 m^2 , van der Lee *et al.* en préparation¹). Cette valeur a été convertie au nombre de femelles adultes en supposant un rapport des sexes de 1:1 et un échantillon de 55 % d'adultes. La trajectoire actuelle de la population a également été tirée du modèle par quadrats ($\lambda = 1,157$, IC : de 1,10 à 1,221). La capacité de charge de l'habitat disponible a été résolue en utilisant la matrice de projection, compte tenu de l'abondance actuelle et de la valeur λ fondée sur la relation présumée densité-dépendance. Le temps

nécessaire pour que la population dépasse la PMV pour un taux de catastrophe donné a été enregistré. Les simulations ont été répétées 10 000 fois.

RÉSULTATS

RÉPERCUSSIONS DES DOMMAGES

Nous avons évalué l'incidence des dommages anthropiques sur une population de mulettes verruqueuses au moyen de deux analyses de l'élasticité déterministe et par simulations.

Élasticité de λ

Les élasticités montrent quels taux vitaux, s'ils sont modifiés, ont la plus grande incidence sur le taux de croissance d'une population. Dans la plupart des cas, les populations de mulette verruqueuse étaient les plus sensibles aux changements du taux de survie des adultes (Figure 4). Le taux de survie des juvéniles arrivait au deuxième rang pour ce qui est de la valeur de l'élasticité et, dans certaines conditions, cette valeur était plus grande que celle concernant la survie des adultes. L'âge à maturité a produit des élasticités négatives, ce qui indique que les augmentations de T_{mat} entraîneraient une diminution de λ . La fécondité englobe tous les aspects de la reproduction, y compris la production d'œufs et le taux de survie de la première année, et la valeur de l'élasticité de la fécondité peut s'appliquer indépendamment à n'importe lequel de ces aspects. Dans la plupart des cas, cependant, la fécondité présentait de petites valeurs d'élasticité par rapport à la survie des adultes. De plus, l'élasticité de la fécondité chez les adultes âgés était faible et inférieure à celle des jeunes adultes.

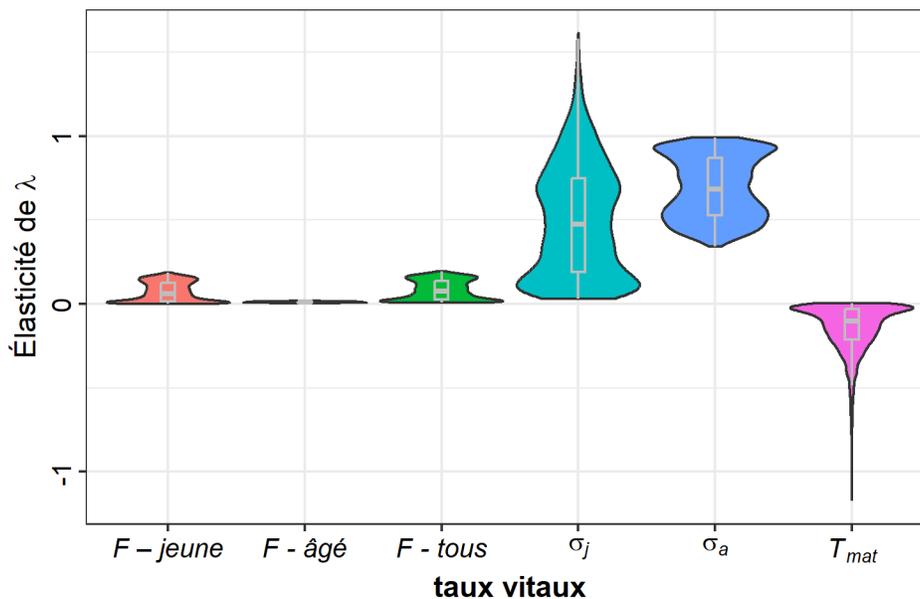


Figure 4. Élasticité des résultats de l'analyse λ pour les populations de mulette verruqueuse représentées par des graphiques en violon ou des diagrammes en boîte. Les résultats reflètent l'incertitude des caractéristiques du cycle biologique des différentes valeurs de la croissance de la population. F représente la fécondité, σ représente le taux de survie (juvénile, j , et adulte, a), et T_{mat} représente l'âge à la maturité.

Les valeurs d'élasticité pour les taux vitaux ont été influencées par l'état de la population (λ) et d'autres valeurs des paramètres du cycle biologique (Figure 5). Les corrélations entre les

estimations de l'élasticité et les valeurs des paramètres du cycle biologique ont montré l'influence des valeurs des paramètres du cycle biologique sur les estimations de l'élasticité (Tableau 2). Les valeurs de corrélation absolue $> 0,1$ indiquent que l'estimation de l'élasticité était sensible à la valeur d'un paramètre particulier du cycle biologique. Les paramètres les plus influents étaient le taux de croissance de la population, l'âge à la maturité et la fécondité relative (Tableau 2). Les valeurs d'élasticité de la fécondité des jeunes adultes et de la survie des jeunes adultes ont augmenté sensiblement avec λ , tandis que celles de la survie des adultes et de l'âge à la maturité ont diminué; les valeurs de corrélation absolues qui étaient $> 0,9$ indiquaient une très forte dépendance. Lorsque $\lambda > \sim 1,2$, l'élasticité de la survie des juvéniles était supérieure à celle de la survie des adultes, tandis que l'élasticité de la survie des adultes était supérieure lorsque $\lambda < \sim 1,075$. Entre ces valeurs, d'autres paramètres du cycle biologique (en particulier l'âge à la maturité et la fécondité relative) ont eu une influence sur l'élasticité supérieure. L'élasticité de la survie des juvéniles était également influencée par l'âge à la maturité. Lorsque la maturité s'est manifestée plus tard, les changements du taux de survie des juvéniles ont eu une plus grande influence sur λ et, à des valeurs plus élevées de λ , l'importance de T_{mat} augmentait. La valeur d'élasticité du taux de la survie des adultes a été influencée par la fécondité relative. Lorsque la fécondité relative était plus élevée, une plus grande proportion de la reproduction survenait plus tard dans la vie, ce qui a entraîné une augmentation de la sensibilité de la population à la survie des adultes. La fécondité relative a également influencé la valeur d'élasticité de la fécondité chez les adultes âgés, mais l'ampleur de la différence était faible ($\sim 0,01$). La valeur de la survie des juvéniles n'a eu une influence que sur les valeurs d'élasticité de l'âge à la maturité.

Tableau 2. Corrélations de Pearson entre les paramètres incertains du cycle biologique et les estimations de l'élasticité. Les valeurs absolues $> 0,1$ indiquent les moments où les estimations de l'élasticité ont été sensibles à la valeur d'un paramètre du cycle biologique.

Élasticité du taux vital	Paramètres du cycle biologique			
	Lambda	Âge à maturité	Fécondité relative	Survie des juvéniles
Survie des juvéniles	0,91	0,26	-0,06	-0,14
Survie des adultes	-0,91	-0,07	0,30	-0,12
Fécondité – Jeune adulte	0,99	-0,05	-0,10	-0,08
Fécondité – Adulte âgé	-0,03	0,19	0,76	-0,10
Fécondité – Total	0,99	-0,03	-0,06	-0,08
Âge à maturité	-0,78	-0,11	0,05	0,52

La quantité maximale de dommages correspondant à l'objectif de maintien de populations stables ou en croissance (c.-à-d. un taux de croissance de la population égal ou supérieur à 1) a été estimée pour les réseaux des rivières Sydenham et Thames en fonction de leur état actuel (Tableau 3). Les populations de moule verruqueuse dans les deux rivières ont des taux de croissance démographique différents et, par conséquent, diffèrent aussi les estimations des dommages maximaux admissibles. De plus, cela mène à des modèles différents d'estimations de l'élasticité, de sorte que dans la rivière Sydenham, la survie des adultes a produit l'estimation des dommages maximaux admissibles la plus faible par stade, tandis que dans la rivière Thames, la survie des juvéniles a produit l'estimation des dommages maximaux admissibles la plus faible par stade. Aucun des deux réseaux de rivières n'était particulièrement sensible à la fécondité avec des estimations plus faibles de l'intervalle de confiance pour les dommages maximaux admissibles supérieurs à 49 % et 81 % pour les rivières Sydenham et Thames, respectivement. On a également estimé les dommages maximaux admissibles si les stades juvénile et adulte étaient tous les deux touchés (Tableau 3).

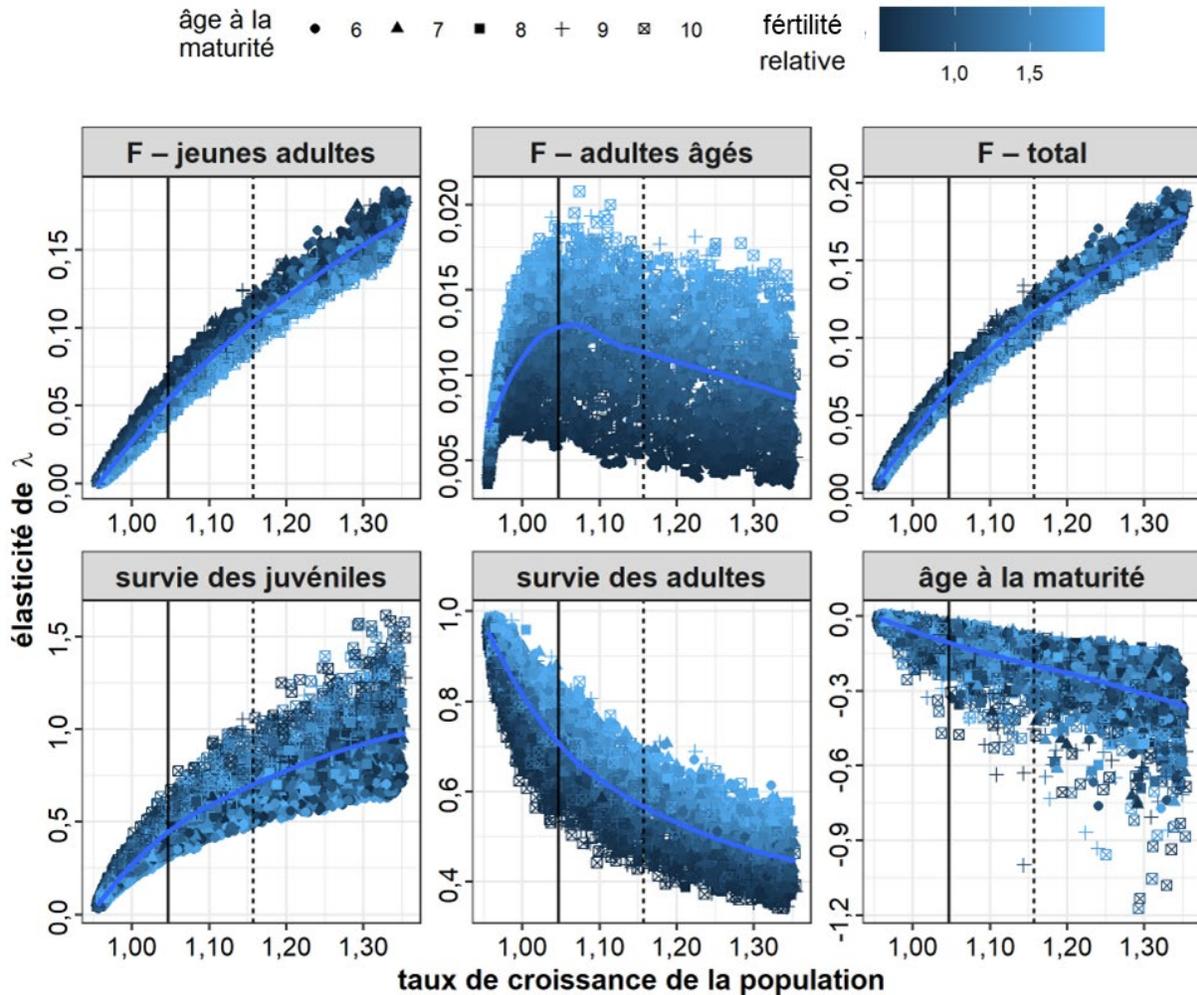


Figure 5. Élasticité des résultats de l'analyse λ pour les populations de moule verruqueuse représentées par rapport au taux de croissance de la population. Les graphiques représentent les élasticités du taux vital. La couleur indique le paramètre de fécondité relative, α , et le symbole du graphique représente l'âge à maturité. Les lignes verticales représentent l'estimation moyenne du taux de croissance de la population pour les populations de la rivière Sydenham (1,05, ligne solide) et de la rivière Thames (1,16, ligne en pointillés). REMARQUE : différentes échelles de l'axe des y.

Simulation

Nous avons procédé à une analyse par simulation pour déterminer les répercussions des dommages anthropiques sur la taille d'une population stable et étudier les effets des perturbations périodiques survenant chaque année (aux fins de comparaison à l'analyse de l'élasticité), tous les deux ans, tous les cinq ans et tous les dix ans (Figure 6). Les dommages appliqués au stade adulte ou à tous les stades ont eu d'importantes répercussions sur l'abondance. De faibles taux de mortalité ont eu d'importantes répercussions sur la taille de la population. Les taux de mortalité annuels de seulement 1 % à 2 % appliqués au stade adulte ont entraîné une réduction de 25 % de la taille de la population. Avec des dommages tous les deux ans, ce pourcentage est passé à environ 3 %, environ 7 % des dommages survenant tous les 5 ans, et environ 15 %, tous les 10 ans. Les effets des dommages étaient moins importants, mais tout de même importants si seules les moules juvéniles étaient touchées. Les populations de la moule verruqueuse n'ont pas été aussi touchées par les dommages causés à la fertilité,

ce qui représente des interruptions de la reproduction ou des dommages causés aux glochidies et aux moules de l'âge 0 après la fixation, particulièrement si les dommages survenaient peu fréquemment.

Tableau 3. Estimations des dommages maximaux admissibles pour les populations de la moule verruqueuse des rivières Sydenham et Thames. Les valeurs représentent la diminution maximale en pourcentage des taux vitaux qui permettra à la population de maintenir un taux de croissance de la population de ≥ 1 . Les estimations des dommages admissibles sont fondées sur les taux de croissance de la population estimés pour chaque rivière (van der Lee et al. en préparation¹); rivière Sydenham : de 1,03 à 1,07, rivière Thames : de 1,07 à 1,27. Les intervalles de crédibilité inférieurs (ICI) et supérieurs (ICS) sont respectivement les intervalles de confiance inférieurs et supérieurs.

Indice vital	Dommages maximaux admissibles		
	Médiane	ICI	ICS
Rivière Sydenham			
Survie des juvéniles	9,9	6,1	16,1
Survie des adultes	6,2	3,7	10,0
Survie des jeunes et des adultes	3,8	2,5	5,5
Fécondité	65,4	49,3	84,6
Rivière Thames			
Survie des jeunes	19,4	11,0	31,3
Survie des adultes	24,5	9,2	48,2
Survie des jeunes et des adultes	10,9	5,4	17,6
Fécondité	> 100	80,7	> 100

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable (PMV)

La durabilité démographique a été estimée à l'aide d'une analyse par simulation qui intégrait l'incertitude des paramètres, la stochasticité environnementale et la densité-dépendance. Les résultats de la simulation, les quasi-extinctions binomiales (1 : populations disparues; 0 : populations existantes) ont été ajustés à l'aide d'une régression logistique en fonction de la taille de la population de femelles adultes, du taux de catastrophe et des paramètres incertains du cycle biologique. Seuls la taille de la population et le taux de catastrophe ont eu un effet important sur la probabilité d'extinction (Tableau 4, Figure 7). Aucun des paramètres du cycle biologique n'a eu une influence importante sur le risque d'extinction sur la fourchette de valeurs incluses (Tableau 1) et sur la durée (250 ans; environ 10 générations) simulée.

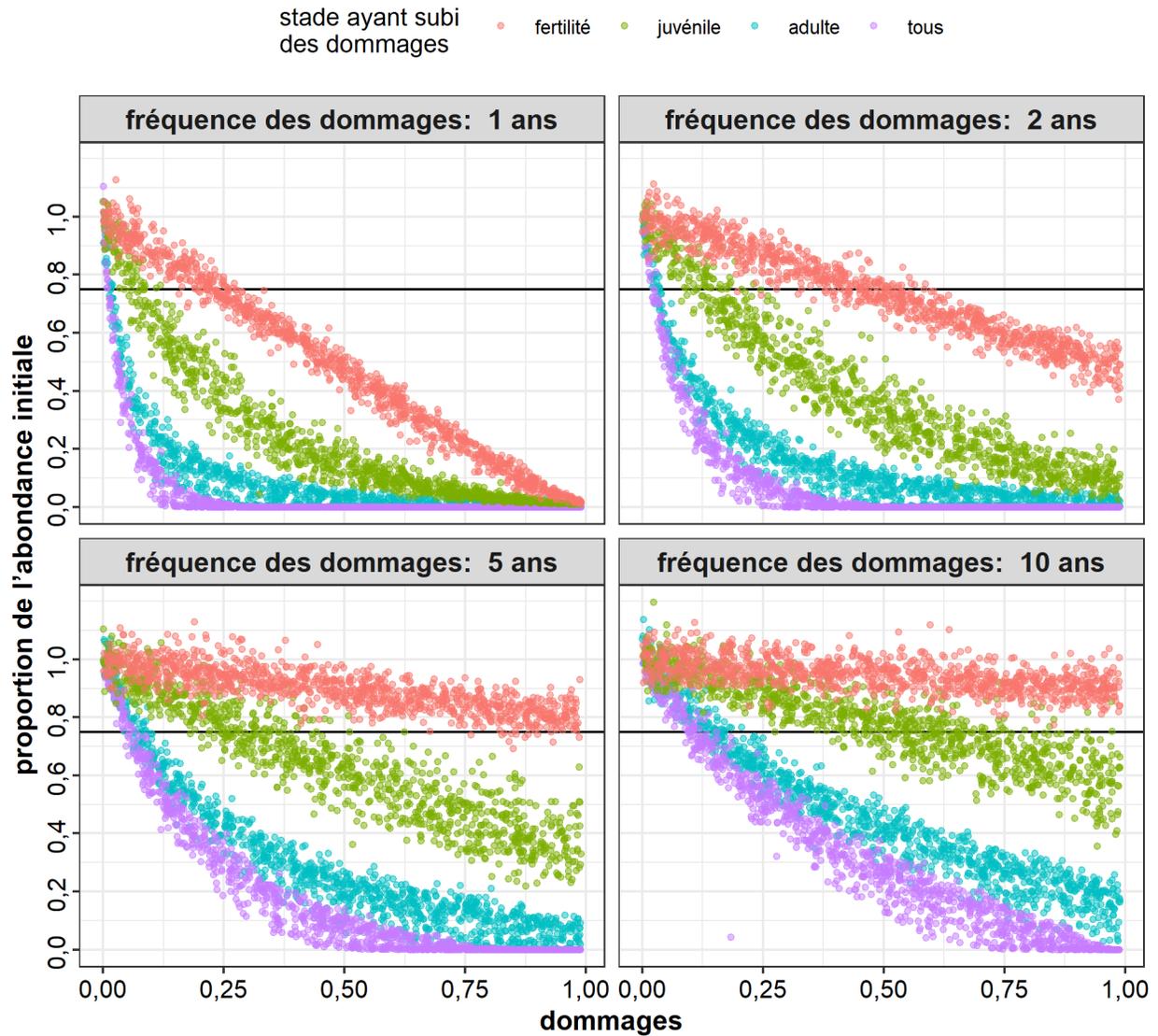


Figure 6. Résultats de l'analyse de simulation examinant le changement proportionnel de la taille stable de la population qui a entraîné des dommages anthropiques à différentes fréquences (intervalles de 1, 2, 5 et 10 ans). Le dommage a été appliqué à différents stades de la vie : la fertilité, les juvéniles, les adultes et tous les stades de la vie ont été représentés par des couleurs. La ligne horizontale indique une réduction de 25 % de la taille de la population.

La taille de la population minimale viable (PMV) a été estimée à partir du modèle de régression logistique en utilisant des taux de catastrophe choisis aléatoirement ($P_{cat} = Unif(0,05; 0,20)$) et en trouvant la taille de la population femelles adultes qui a entraîné une probabilité d'extinction de 1 %. L'estimation médiane de la PMV était d'environ 1 400 (IC : de 950 à 2 000). Si l'on suppose un rapport des sexes de 1:1, alors la PMV incluant toutes les mulettes verruqueuses adultes était d'environ 2 800 (IC : de 1 900 à 4 000). La probabilité d'extinction de toute taille de population de femelles adultes peut être estimée à partir de la relation logistique adaptée pour un taux de catastrophe donné :

$$P_{ext} = \frac{1}{1 + e^{-(5,41 - 3,50 \log_{10}(N_a) + 8,03)}} \quad (14)$$

Tableau 4. Résultats du modèle de régression logistique pour la probabilité d'extinction de la moule verruqueuse. N_a représente la taille de la population de femelles adultes et P_{cat} représente le taux de catastrophe.

Paramètres	Valeur	Erreur-type	Valeur p
Point d'intersection	5,41	0,44	< 0,001
$\log_{10}(N_a)$	-3,50	0,15	< 0,001
P_{cat}	8,03	1,78	< 0,001

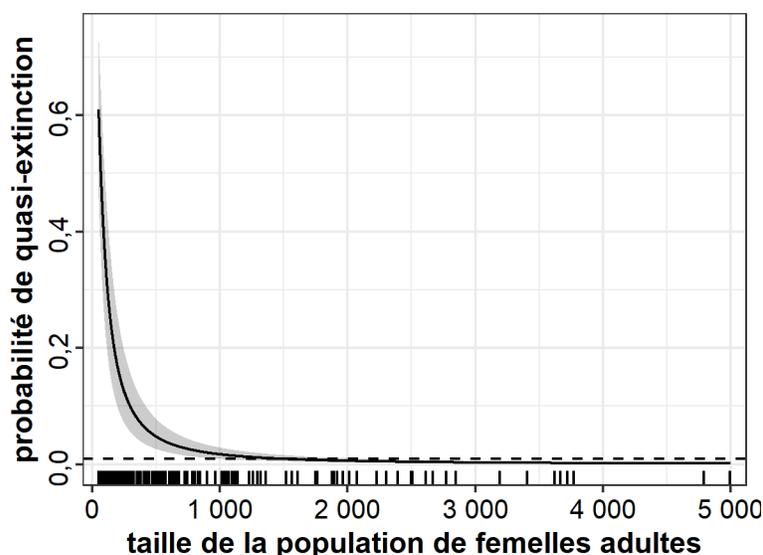


Figure 7. La probabilité de quasi-extinction en fonction de la taille des populations de femelles adultes. Les traits courts indiquent des quasi-extinctions. La ligne pleine représente la tendance de la régression logistique, la région grise représentant les intervalles de confiance (pour P_{cat} variant de 5 % à 20 % par génération). La ligne pointillée indique une probabilité d'extinction de 1 %.

Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)

La quantité d'habitat nécessaire pour soutenir une population de moules verruqueuses de la taille de la PMV a été estimée à partir de la densité prévue de femelles adultes dans une population stable. Cette estimation était fondée sur l'estimation de la densité actuelle de la population, du taux de croissance de la population et de la matrice de projection avec la relation présumée densité-dépendance. La densité prévue de femelles adultes dans la rivière Sydenham qui a donné un $\lambda = 1$ était de 2,21 moules m^{-2} (IC : de 1,14 à 5,04) et pour la rivière Thames, elle était de 0,48 moule m^{-2} (IC : de 0,08 à 4,47). Cela correspond aux estimations de la SMVP de 623,3 m^2 (IC : de 251,9 à 1 396,9) et de 2 900 m^2 (IC : de 301,5 à 17,166,3) pour les rivières Sydenham et Thames, respectivement (Figure 8).

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Le temps nécessaire au rétablissement de la population de la rivière Thames a été estimé comme le temps nécessaire pour que la population actuelle atteigne la taille PMV. La taille actuelle de la population ne s'applique qu'à une portion échantillonnée de 3 000 m^2 de la rivière. Le temps médian avant le rétablissement était de 20 ans (IC : de 10 à 240 [Figure 9]). La population de la rivière Sydenham dépasse actuellement la PMV estimée.

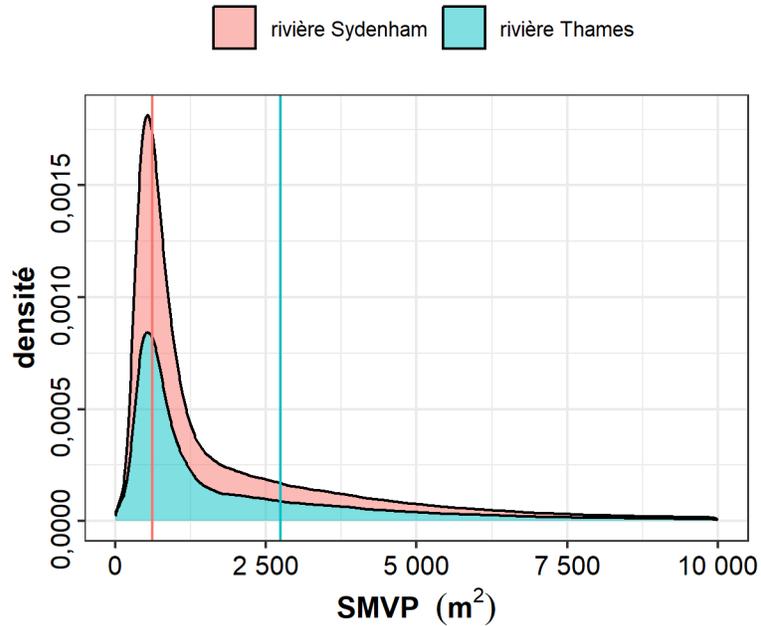


Figure 8. Tracé de la densité de la superficie minimale estimée pour la viabilité de la population (SMVP) pour les populations de la moule verruqueuse dans la rivière Sydenham (en rouge) et la rivière Thames (en bleu). Les lignes verticales indiquent les estimations médianes.

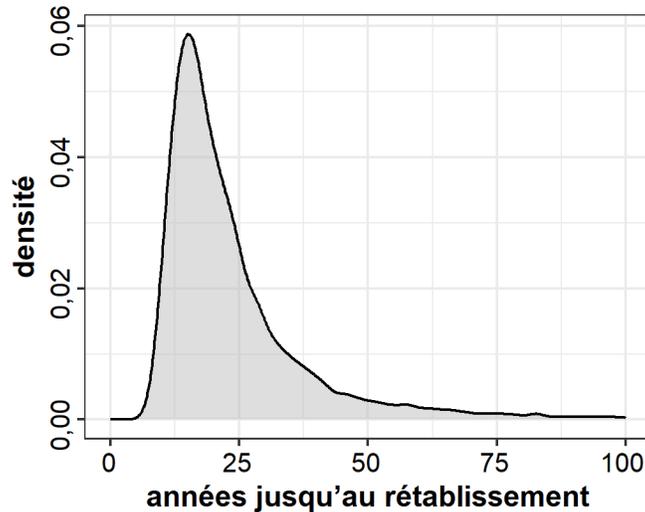


Figure 9. Répartition des temps de rétablissement pour les populations de la moule verruqueuse de la rivière Thames.

DISCUSSION

Nous avons créé un modèle de population pour la moule verruqueuse afin de prédire la façon dont une population peut réagir aux dommages anthropiques, d'estimer les objectifs de rétablissement potentiels pour l'abondance et l'habitat et d'estimer les délais de rétablissement des populations déprimées. Le modèle tenait compte de l'incertitude des paramètres, de la stochasticité environnementale et des effets dépendants de la densité.

Lorsque la population était stable ($\lambda = 1$), la valeur d'élasticité pour la survie des adultes variait d'environ 0,65 à 0,92. Cela indique, par exemple, qu'un taux de mortalité de 5 % appliqué à la mulette verruqueuse adulte pourrait faire baisser le taux de croissance de la population à 0,968 à 0,954. L'analyse par simulation a été utilisée pour déterminer l'effet de la mortalité sur la taille de la population tout en tenant compte de la dépendance à la densité. Avec ce même taux de mortalité de 5 % appliqué chaque année, la population a diminué d'environ 45 % en moyenne. Il s'agit d'un effet important attribuable à un faible niveau de mortalité, ce qui indique un degré élevé de sensibilité de la population aux dommages potentiels pour les adultes. Lorsque la population augmentait ($\lambda > 1$), elle devenait de plus en plus sensible à la mortalité juvénile. Lorsque $\lambda \geq \sim 1,2$, la valeur d'élasticité pour la survie des juvéniles était généralement supérieure à la valeur d'élasticité pour la survie des adultes. La croissance de la population de mulettes verruqueuses dans la rivière Thames était de 1,157 (IC : de 1,10 à 1,221) (van der Lee *et al.* en préparation¹), par conséquent, les dommages appliqués aux juvéniles peuvent avoir un effet égal ou plus important sur l'état de la population que les dommages appliqués aux mulettes verruqueuses adultes. En règle générale, les changements dans la fertilité n'ont pas eu une incidence aussi importante sur le taux de croissance de la population ou sur la stabilité de la densité des adultes que les changements dans la survie des juvéniles ou des adultes. La tendance à une sensibilité accrue au stade adulte et à une faible sensibilité à la fertilité a été observée chez d'autres espèces d'unionidés à longue vie (Haag 2012).

Les estimations de l'élasticité ont été influencées par la valeur des paramètres incertains du cycle biologique. Par exemple, la valeur de l'âge à maturité a influé sur l'estimation de l'élasticité pour la survie des juvéniles. À mesure que T_{mat} augmentait, la population devenait généralement plus sensible au stade juvénile. Par exemple, avec $T_{mat} = 6$, la moyenne ε_λ pour la survie des juvéniles dans l'ensemble des taux de croissance de la population était d'environ 0,37, tandis qu'avec $T_{mat} = 10$, elle était d'environ 0,63. L'élasticité pour la survie des adultes augmentait généralement avec la fécondité relative, α ; le stade adulte devenait plus important à mesure qu'une plus grande proportion de la reproduction survenait plus tard dans la vie. À mesure que d'autres recherches sont menées sur la mulette verruqueuse et que l'on répond aux questions concernant certains paramètres du cycle biologique, des valeurs d'élasticité plus précises peuvent être extraites de ces résultats.

Des estimations des dommages maximaux admissibles ont été effectuées pour les populations de la mulette verruqueuse dans les rivières Sydenham et Thames en fonction de leurs estimations actuelles du taux de croissance de la population et en tenant compte de l'incertitude des paramètres du cycle biologique. Les estimations représentent le niveau de mortalité qui ferait baisser le taux de croissance de la population à 1. En raison de l'incertitude des paramètres du cycle biologique et des estimations de la croissance de la population, il est prudent de prendre l'intervalle de confiance inférieur comme représentation du dommage maximal admissible. L'application du dommage maximal admissible éliminera toute la production excédentaire de la population qui génère une croissance positive de la population. Cela aura pour effet d'arrêter la croissance de la population et, si la population est en deçà d'une cible de rétablissement, la population n'atteindra jamais cette cible (c.-à-d. que le rétablissement sera compromis).

Les estimations des objectifs de rétablissement potentiels pour l'abondance ont été obtenues à l'aide d'une analyse par simulation afin de déterminer la taille de la population nécessaire pour assurer la stabilité démographique au moyen d'estimations de la taille de la population minimale viable. L'estimation médiane du nombre de femelles adultes requises pour une probabilité d'extinction de 1 % sur 250 ans était d'environ 1 400 (IC : de 950 à 2 000). Cela équivaut à environ 2 800 (IC : de 1 900 à 4 000) adultes si l'on suppose un rapport de 1:1 entre les sexes. L'estimation de la PMV a été considérablement influencée par le taux de catastrophe inclus

dans les simulations. Les estimations plus faibles de la PMV sont représentatives de la plus faible fréquence des catastrophes (5 % par génération⁻¹) et les estimations plus élevées de la PMV sont représentatives de la plus grande fréquence des catastrophes (20 % par génération⁻¹). Reed *et al.* (2003) ont réalisé une méta-analyse pour déterminer la fréquence des catastrophes dans l'ensemble des taxons et a observé un taux moyen de 14 % par génération⁻¹. Cette analyse n'a pas porté sur des espèces d'unionidés ou des espèces dont la durée de génération est aussi longue que celle d'une moule verruqueuse. La fréquence des événements catastrophiques est une variable inconnue et a eu une incidence considérable sur les résultats du modèle. En fin de compte, elle représente la stabilité prévue de l'environnement sur de longues périodes. Le taux d'événements catastrophiques peut varier d'un endroit à l'autre et, par conséquent, l'objectif de rétablissement le plus approprié peut aussi varier. Les estimations fondées sur des événements catastrophiques plus fréquents sont plus prudentes, surtout si la fréquence des perturbations stochastiques à grande échelle augmente avec les changements climatiques.

Les caractéristiques incertaines du cycle biologique n'ont pas eu d'incidences sur les estimations de la PMV. Cela est probablement dû à la façon dont la fécondité a été déterminée après la sélection d'autres paramètres du cycle biologique, à savoir la survie des juvéniles, l'âge à la maturité et la fécondité relative. La fertilité a été déterminée en déterminant la valeur qui donnait une population stable et, par conséquent, le même nombre d'adultes matures résulterait indépendamment des caractéristiques du cycle biologique. De plus, les simulations de la PMV ne représentaient qu'environ 10 générations (250 ans) pour la moule verruqueuse. L'analyse préliminaire a démontré qu'avec des simulations plus longues (p. ex. 500 ans), certaines caractéristiques du cycle biologique, comme le taux de croissance maximal de la population et l'âge à la maturité, peuvent influencer sur la probabilité de persistance et la taille de la PMV, car elles influent sur la rapidité avec laquelle une population peut réagir à une perturbation.

Des estimations de la taille de la population ont été effectuées pour les populations de la rivière Sydenham et de la rivière Thames (van der Lee *et al.* en préparation¹) pour la zone échantillonnée dans chaque rivière. Elles représentent respectivement 3 600 m² et 3 000 m² de chaque rivière. Le nombre estimé de moules verruqueuses dans la région échantillonnée de la rivière Sydenham était de 10 504 (IC : de 9 563 à 11 505) pour l'année 2015 et de 872 dans la rivière Thames (IC : de 696 à 1 091) pour l'année 2017. Par conséquent, la population actuelle de la rivière Sydenham est plus importante que la PMV après avoir pris en compte les juvéniles dans l'échantillon. L'estimation de la population de la rivière Thames était plus petite que la MVP; cependant, la moule verruqueuse habite sans aucun doute d'autres zones de la rivière et, par conséquent, la population, si elle est prise dans l'ensemble de la rivière, est probablement plus importante que l'estimation. Quoi qu'il en soit, compte tenu du niveau estimé de croissance de la population, la population de la rivière Thames pourrait atteindre la taille de la PMV dans les emplacements du relevé dans 20 ans (IC : de 10 à 240). Selon les projections d'abondance actuelles (converties en femelles adultes) pour les rivières Sydenham et Thames, le risque d'extinction pour chacune d'elles sur 250 ans était de 0,16 % (IC : de 0,09 à 0,28) et de 15,3 % (IC : de 7,8 à 25,7), respectivement. Il s'agit probablement de surestimations du risque d'extinction, car cela suppose que les populations sont stables et qu'il n'y a pas d'autres moules verruqueuses à l'extérieur de la zone étudiée pour chaque rivière.

Les estimations de l'abondance pour la PMV ont été converties en besoins d'habitat en divisant la PMV par les densités de la population stable prévues. Les densités de population de moule verruqueuse dans les rivières Sydenham et Thames ont été estimées à partir des données par quadrat. La densité médiane dans la rivière Sydenham était de 1,82 moule m⁻² (IC : de 0,94 à 3,87) en 2015, et dans la rivière Thames, elle était de 0,12 moule m⁻² (IC : de 0,03 à 0,42) en 2017. Ces populations sont en croissance et, par conséquent, les estimations de la densité

ne reflètent pas la capacité de charge de l'habitat. Le modèle matriciel, les estimations de la croissance de la population et les estimations de la densité de la population ont été utilisés pour estimer la densité de la population d'une population stable dans chaque réseau : 2,21 moules m⁻² (IC : de 1,14 à 5,04) dans la rivière Sydenham et 0,48 moule m⁻² (IC : de 0,08 à 4,47) dans la rivière Thames. Ces estimations sont propres aux femelles adultes. L'estimation pour la rivière Thames est plus incertaine, car les densités actuelles sont plus petites et plus éloignées de la capacité de charge. Les estimations de la SMVP correspondantes étaient de 623,3 m² (IC : de 251,9 à 1 396,9) et de 2 900 m² (IC : de 301,5 à 17 166,3) pour les rivières Sydenham et Thames, respectivement. Les estimations de l'intervalle de confiance supérieur correspondent à des estimations plus faibles de la densité actuelle et du taux de croissance de la population et à des taux de catastrophe plus élevés.

En plus des rivières Sydenham et Thames, la mulette verruqueuse habite la rivière Ausable. De nombreux aspects de la présente analyse peuvent s'appliquer à la population de la rivière Ausable si les caractéristiques du cycle biologique, comme la croissance et la mortalité, sont semblables à celles d'autres populations du sud-ouest de l'Ontario. Les estimations de l'élasticité et de la PMV pourraient s'appliquer à la population de la rivière Ausable. Une estimation du taux de croissance de la population effectuée pour la population de la rivière Ausable indique que la population est probablement stable. Si c'est le cas, il y a peu ou pas de risque de dommages, car toute perturbation est susceptible de causer un déclin de la population et d'accroître le risque de disparaître. Les estimations de la SMVP étaient propres aux estimations de la densité et du taux de croissance de la population pour les rivières Sydenham et Thames, mais pourraient être aussi réalisées pour la rivière Ausable avec des densités propres à la rivière.

INCERTITUDES

Il y avait des incertitudes importantes dans le paramétrage du modèle de population pour la mulette verruqueuse. Les paramètres incertains comprenaient presque tous les aspects de la fertilité, de la survie des juvéniles, de l'âge à la maturité et du taux de croissance maximal de la population. Plutôt que de sélectionner des valeurs précises pour ces paramètres qui peuvent être représentatives de la mulette verruqueuse, on a utilisé une gamme de valeurs potentielles, représentées par des distributions de probabilité. Cela permet de représenter dans les simulations toutes les dynamiques possibles du cycle biologique des populations de mulette verruqueuse et d'obtenir un éventail de résultats. L'inclusion de l'incertitude dans les paramètres est importante et peut avoir une influence capitale sur les conclusions tirées de l'analyse de la viabilité de la population (McGowan *et al.* 2011). À mesure que des renseignements supplémentaires sur le cycle biologique des mulettes verruqueuses deviennent disponibles, des résultats plus précis pourront être obtenus des simulations.

La relation densité-dépendance a été présumée et peut avoir influencé les résultats du modèle. On a supposé que la dépendance à la densité suivait une relation Beverton-Holt et qu'au cours de la première année de vie, la fécondité était fonction de la densité des femelles adultes. Cela devait représenter le succès de la fixation après la phase parasitaire des glochidies. On a supposé que, en tant qu'animaux sédentaires, la dépendance à la densité pourrait ne pas agir plus tard dans la vie et que, comme la mulette verruqueuse utilise de multiples espèces d'hôtes, qui sont relativement communs, elle pourrait ne pas être limitée par l'hôte. De plus, la sensibilité de la mulette verruqueuse à la perturbation de la fécondité était relativement faible. Cette valeur est probablement représentative des effets que les perturbations de la densité des hôtes auraient sur la population. Pour les estimations de la PMV, ce qui est important, c'est de savoir si la dépendance à la densité agit ou non et quelle est la force de la dépendance à la densité, plus que la façon dont elle agit. Par exemple, on a constaté que la valeur du taux de croissance

maximale de la population influençait les estimations de la PMV (Lamothe *et al.* 2021), tandis que la forme de la relation densité-dépendance ne les influençait pas (van der Lee et Koops 2021). L'inclusion de la densité-dépendance permet aux populations d'avoir un certain degré de rétablissement à la suite de perturbations importantes, ce qui donne des estimations beaucoup plus petites de la population minimale viable que lorsque la densité-dépendance est exclue (p. ex. Roberts *et al.* 2016).

Les mulettes verruqueuses dans chacune des rivières Sydenham et Thames ont été traitées comme une seule population, avec une reproduction panmictique et soumise aux mêmes conditions environnementales. Une structure de population plus complexe est possible, ce qui peut avoir une incidence sur la façon dont l'abondance est estimée et la probabilité de persistance de la population dans son ensemble. La structure de la métapopulation, avec migration ou croisement entre les sous-populations, peut augmenter considérablement la persistance de la population, mais cela diminue lorsque les conditions environnementales stochastiques sont corrélées entre les populations (Palmqvist et Lundberg 1998, Reed 2004). S'il existe un degré d'indépendance parmi les sous-populations de mulette verruqueuse dans les rivières Sydenham et Thames, la probabilité de persistance peut être supérieure à ce qui est estimé ici.

L'interaction entre la mulette verruqueuse et ses espèces hôtes n'a pas été explicitement intégrée dans le modèle de population, bien qu'elle ait probablement une influence importante sur l'écologie des populations de mulette verruqueuse. La mulette verruqueuse peut être en mesure de parasiter plusieurs espèces hôtes de barbottes qui sont actuellement communes dans leur habitat commun (COSEPAC 2021). Par conséquent, la mulette verruqueuse est moins limitée par la disponibilité des hôtes que d'autres espèces d'unionidés (Daniel *et al.* 2018). Toutefois, il est possible que les répercussions sur les populations des espèces hôtes puissent avoir une incidence importante sur la persistance ou le rétablissement de la mulette verruqueuse. L'abondance des espèces d'unionidés dans un réseau fluvial tend à être corrélée avec l'abondance de leurs espèces hôtes (Haag 2012). De plus, une analyse de simulation précédente des populations d'obovarie olivâtre (*Obovaria olivaria*) a démontré que l'abondance et la trajectoire des hôtes étaient un déterminant important de l'abondance des moules (Young et Koops 2013). La dynamique de la population de la mulette verruqueuse peut donc être liée à la dynamique de la population de ses hôtes. Par exemple, une population hôte peut être exposée à des catastrophes aléatoires de la même manière que ce qui a été supposé pour la mulette verruqueuse dans les simulations de la PMV. Même si une population de mulettes verruqueuses évite les répercussions des décès catastrophiques au départ, elle pourrait être grandement touchée si ses hôtes sont limités. De plus, le rétablissement de la mulette verruqueuse serait limité par l'abondance des hôtes. Ces possibilités n'ont pas été incluses dans la simulation, mais elles pourraient donner lieu à des estimations plus élevées de la PMV et à des temps de rétablissement plus longs.

ÉLÉMENTS

Élément 3 : Estimer les paramètres actuels ou récents du cycle biologique de la mulette verruqueuse.

On a estimé les paramètres du cycle biologique de la mulette verruqueuse pour les populations des rivières Sydenham et Thames dans van der Lee *et al.* (en préparation¹). Les valeurs appliquées au modèle de population sont résumées au Tableau 1. De nombreuses caractéristiques du cycle biologique de la mulette verruqueuse demeurent inconnues. Les incertitudes ont été représentées par des distributions de probabilité pour saisir l'éventail des valeurs possibles pour l'espèce (Tableau 1). La section Méthodes explique les sélections de paramètres.

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

Les objectifs d'abondance du candidat 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 densité-dépendance, la stochasticité environnementale, les paramètres incertains et les événements catastrophiques aléatoires. La probabilité de persistance a été influencée par la taille de la population et le taux de catastrophe. La taille de la population requise pour fournir une probabilité d'extinction de 1 % sur 250 ans était d'environ 2 800 (IC : de 1 900 à 4 000). Les estimations de la PMV plus importantes correspondent à des simulations comportant des catastrophes plus fréquentes.

Élément 14 : Présenter un avis sur la mesure dans laquelle l'habitat approprié disponible répond aux besoins de l'espèce, tant actuellement qu'au moment où les objectifs de rétablissement de l'espèce proposés à l'élément 12 seront atteints.

La quantité d'habitat nécessaire pour soutenir une population de moules verruqueuses de la taille de la PMV a été estimée en déterminant la densité d'une population stable compte tenu de la densité et du taux de croissance actuels de la population. Les densités estimées de femelles adultes d'une population stable étaient les suivantes : 2,21 moules m⁻² (IC : de 1,14 à 5,04) dans la rivière Sydenham et 0,48 moule m⁻² (IC : de 0,08 à 4,47) dans la rivière Thames. Cela correspond aux estimations de la SMVP de 623,3 m² (IC : de 251,9 à 1 396,9) et de 2 900 m² (IC : de 301,5 à 17 166,3) pour les rivières Sydenham et Thames, respectivement. Les estimations de l'intervalle de confiance supérieur correspondent à des estimations plus faibles de la densité actuelle et du taux de croissance de la population et à des taux de catastrophe plus élevés.

La quantité d'habitat disponible pour la moule verruqueuse dans les rivières Sydenham et Thames dépasse les estimations de la SMVP.

L'estimation de la SMVP indique seulement la quantité d'habitat nécessaire pour abriter une population de la taille de la PMV et ne tient pas compte d'autres facteurs comme l'habitat de croissance ou la configuration spatiale des populations. Par exemple, les moules unionidés se reproduisent par distribution de spermatozoïdes lorsque les mâles libèrent du sperme dans l'eau qui est siphonné par les femelles pendant l'alimentation par filtration (Haag 2012). Dans un environnement lotique, la fécondation réussie ne peut être obtenue que lorsque les mâles sont présents en amont des femelles et que seul l'habitat où la fécondation réussie est possible peut contribuer à la SMVP.

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 dénombrements des populations ont été estimés à partir du modèle de données par quadrat pour les rivières Sydenham et Thames (van der Lee *et al.* en préparation¹), mais ils se limitaient à la zone de relevé. Le nombre estimé de moules verruqueuses dans la région échantillonnée de la rivière Sydenham était de 10 504 (IC : de 9 563 à 11 505) en 2015 et 872 dans la rivière Thames (IC : de 696 à 1 091) pour 2017.

L'estimation pour la rivière Sydenham était supérieure à celle de la PMV. L'estimation pour la rivière Thames était inférieure à celle de la PMV; cependant, la moule verruqueuse occupe d'autres zones de la rivière. Des simulations ont été effectuées pour déterminer combien de temps il faudrait à la population de la rivière Thames (zone de relevé seulement) pour atteindre la taille de la PMV compte tenu de sa trajectoire actuelle. Les résultats ont indiqué que la

population de la rivière Thames pourrait atteindre la taille de la PMV à l'emplacement du relevé dans 20 ans (IC : de 10 à 240).

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

Aucun lien évident n'a été décelé entre les mesures d'atténuation et les taux de mortalité ou de productivité de la mulette verruqueuse.

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

Les taux de croissance des populations de la mulette verruqueuse dans les rivières Sydenham et Thames ont été estimés à partir des données de l'enquête par quadrat recueillies entre 1999-2015 et 2004-2017, respectivement (van der Lee *et al.* en préparation¹). Les taux de croissance de la population (λ) ont été estimés à 1,047 (IC : de 1,037 à 1,058) dans la rivière Sydenham et de 1,157 (IC : de 1,10 à 1,221) dans la rivière Thames.

Élément 21 : Recommander des valeurs des paramètres pour la productivité et les taux de mortalité initiaux de la population et, si nécessaire, des caractéristiques particulières concernant les modèles de population qui seraient requises pour permettre l'exploration d'autres scénarios dans le cadre de l'évaluation des impacts économiques, sociaux et culturels en appui au processus d'inscription.

Les valeurs de paramètres incorporées aux modèles de population reposent sur les meilleures données disponibles pour la mulette verruqueuse au Canada et devraient être utilisées pour toute modélisation future de la population. Les détails concernant la manière dont les paramètres ont été estimés et les données sources utilisées sont présentés à la section Méthodes du présent rapport.

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 les incidences des dommages anthropiques au moyen d'une analyse de l'élasticité déterministe et des simulations du modèle. Les populations de mulette verruqueuse étaient très sensibles aux perturbations du stade adulte dans la plupart des conditions. À des taux de croissance de la population plus élevés ($> \sim 1,2$), toutefois, la mulette verruqueuse est devenue plus sensible aux perturbations du stade juvénile.

La mortalité maximale d'origine anthropique a été estimée pour les populations de la rivière Sydenham et de la rivière Thames en fonction de leurs taux actuels de croissance des populations. Les estimations représentent le pourcentage de mortalité qui ferait baisser le taux de croissance de la population à 1 (Tableau 3). Comme il y a un degré élevé d'incertitude dans le modèle, il est prudent d'utiliser l'intervalle de confiance inférieur de l'évaluation des dommages. La population de la rivière Ausable présentant une faible densité et n'étant pas en croissance (COSEPAC 2021), il y a donc peu ou pas de possibilités de dommages anthropiques supplémentaires.

REFERENCES CITÉES

- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 722 p.
- COSEPAC. 2021. [Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur la moule verruqueuse \(*Cyclonaias tuberculata*\) au Canada](#). Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, ON. x + 73 p.
- Cribari-Neta, F., and Zeileis, A. 2010. Beta regression in R. J. Stat. Softw. 34(2): 1–24. doi:10.18637/jss.v034.i02.
- Daniel, W.M., Cooper, A.R., Badra, P.J., and Infante, D.M. 2018. Predicting habitat suitability for eleven imperiled fluvial freshwater mussels. Hydrobiologia 809(1): 265–283. doi:10.1007/s10750-017-3473-z.
- Haag, W.R. 2012. North American freshwater mussels: natural history, ecology, and conservation. Cambridge University Press, New York, NY. 505 p.
- Haag, W.R. 2019. Reassessing enigmatic mussel declines in the United States. Freshw. Mollusk Biol. Conserv. 22(2): 43–60. doi:10.31931/fmbc.v22i2.2019.43-60.
- Haag, W.R., and Rypel, A.L. 2011. Growth and longevity in freshwater mussels: evolutionary and conservation implications. Biol. Rev. 86(1): 225–247. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00146.x.
- Haag, W.R., and Staton, J.L. 2003. Variation in fecundity and other reproductive traits in freshwater mussels. Freshw. Biol. 48(12): 2118–2130. doi:10.1046/j.1365-2427.2003.01155.x.
- Haggerty, T.M., Garner, J.T., Patterson, G.H., and Jones, L.C. 1995. A quantitative assessment of the reproductive biology of *Cyclonaias tuberculata* (Bivalvia: Unionidae). Can. J. Zool. 73(1): 83–88. doi:10.1139/z95-010.
- Hove, M. 1997. Ictalurids serve as suitable hosts for Purple Wartyback. Triannual Unionid Rep. 11(4).
- Jirka, K.J., and Neves, R.J. 1992. Reproductive biology of four species of freshwater mussels (Molluscs: Unionidae) in the New River, Virginia and West Virginia. J. Freshw. Ecol. 7(1): 35–44. doi:10.1080/02705060.1992.9664668.
- Lamothe, K.A., van der Lee, A.S., Drake, D.A.R., and Koops, M.A. 2021. The translocation trade-off for eastern sand darter (*Ammocrypta pellucida*): balancing harm to source populations with the goal of re-establishment. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 78(9): 1321–1331. doi:10.1139/cjfas-2020-0288.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241(4872): 1455–1460. doi:10.1126/science.3420403.
- 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
- 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.

-
- McGowan, C.P., Runge, M.C., and Larson, M.A. 2011. Incorporating parametric uncertainty into population viability analysis models. *Biol. Conserv.* 144(5): 1400–1408. doi:10.1016/j.biocon.2011.01.005.
- Metcalf-Smith, J.L., McGoldrick, D.J., Zanatta, D.T., and Grapentine, L.C. 2007. [Development of a monitoring program for tracking the recovery of endangered freshwater mussels in the Sydenham River, Ontario](#). Water Science and Technology Directorate, Environment Canada, Burlington, ON. 07-210: 63 p
- Morris, W.F., and Doak, D.F. 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 480 p.
- Palmqvist, E., and Lundberg, P. 1998. Population extinctions in correlated environments. *Oikos* 83(2): 359–367.
- Patterson, C.G. 1985. Biomass and production of the Unionid, *Elliptio complanata* (Lightfoot) in an old reservoir in New Brunswick. *Freshw. Invertebr. Biol.* 4(4): 201–207.
- R Core Team. 2021. [R: a language and environment for statistical computing](#). Vienna, Austria.
- Reed, D.H. 2004. Extinction risk in fragmented habitats. *Anim. Conserv.* 7(2): 181–191. doi:10.1017/S1367943004001313.
- 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. Conserv.* 6(2): 109–114. doi:10.1017/S1367943003003147.
- Roberts, J.H., Angermeier, P.L., and Anderson, G.B. 2016. Population viability analysis for endangered Roanoke logperch. *J. Fish Wildl. Manage.* 7(1): 46–64. doi:10.3996/032015-JFWM-026.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31(2): 131–134.
- Sheldon, M.N., McNichols-O’Rourke, K.A., and Morris, T.J. 2020. [Summary of initial surveys at index stations for long-term monitoring of freshwater mussels in southwestern Ontario between 2007 and 2018](#). Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 3203: vii + 85 p.
- Sietman, B.E., Davis, J.M., and Hove, M.C. 2012. Mantle display and glochidia release behaviors of five quadruline freshwater mussel species (Bivalvia: Unionidae). *Am. Malacol. Bull.* 30(1): 39–46. doi:10.4003/006.030.0103.
- Smith, M.W., Then, A.Y., Wor, C., Ralph, G., Pollock, K.H., and Hoenig, J.M. 2012. Recommendations for catch-curve analysis. *North Am. J. Fish. Manag.* 32(5): 956–967. doi:10.1080/02755947.2012.711270.
- 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 reserves, and catastrophes as determinants of minimum viable population in freshwater fishes. *Ecol. Model.* 247: 319–326. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.09.022.
- 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](#). Can. Sci. Advis. Secr. Res. Doc. 2009/115. iv + 21 p.

Young, J.A.M., et Koops, M.A. 2013. [Modélisation du potentiel de rétablissement de l'obovarie olivâtre \(*Obovaria olivaria*\) au Canada](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2013/022. iv + 14 p.