



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 2024/022

Région de l'Ontario et des Prairies

Modélisation du potentiel de rétablissement de la lamproie du Nord (*ichthyomyzon fossor*) – populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson

Amanda L. Caskenette

Centre de contrôle de la lamproie de mer
Pêches et Océans Canada
1219 rue Queen est, Sault Ste Marie, Ontario, P6A 2E5

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, 2024

ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-70684-9 Cat. No. Fs70-5/2024-022F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Caskenette, A.L. 2024. Modélisation du potentiel de rétablissement de la lamproie du Nord (*Ichthyomyzon fossor*) – populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson. Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2024/022. v + 25 p.

Also available in English :

Caskenette, A.L. 2024. Recovery Potential Modelling of Northern Brook Lamprey (*Ichthyomyzon fossor*) – Saskatchewan-Nelson River Populations. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2024/022. v + 22 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	v
INTRODUCTION	1
MÉTHODES.....	1
LE MODÈLE DE POPULATION.....	1
Dépendance à la densité	3
PARAMÉTRAGE.....	3
Recrutement.....	5
Transitions d'un stade à l'autre	5
Dépendance à la densité	6
RÉPERCUSSIONS DES DOMMAGES	6
Élasticité du taux de croissance de la population	7
Simulation	7
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	8
Abondance : Population minimale viable (PMV).....	8
Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV).....	9
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT.....	9
RÉSULTATS.....	10
INCIDENCE DES DOMMAGES.....	10
Élasticité du taux de croissance de la population	10
Simulation	12
CIBLE DE RETABLISSEMENT.....	14
Abondance : Population minimale viable (PMV).....	14
Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV).....	15
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT.....	16
ANALYSE	17
INCERTITUDES.....	19
ÉLÉMENTS.....	21
Élément 3 : Estimer les paramètres actuels ou récents du cycle biologique de la lamproie du Nord	21
Élément 12 : Proposer des objectifs de rétablissement en matière d'abondance et de répartition	21
Élément 14 : Présenter un avis indiquant dans quelle mesure la superficie d'habitat convenable répond aux besoins de l'espèce, tant à l'heure actuelle que lorsque l'espèce aura atteint les objectifs de rétablissement indiqués à l'élément 12	21
Élément 15 : Évaluer la probabilité que les objectifs possibles de rétablissement puissent être atteints selon les paramètres actuels de la dynamique des populations et la manière dont 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).....	21

Élément 19 : Estimer la diminution prévue du taux de mortalité pour chaque mesure d'atténuation et activité de rechange de l'élément 16, et l'augmentation de la productivité ou de la survie associée à chaque mesure de l'élément 17	22
Élément 20 : Projeter la trajectoire attendue des populations (et les incertitudes) sur une période raisonnable sur le plan scientifique et jusqu'au moment où seront atteints les objectifs de rétablissement, en fonction des taux de mortalité et de productivité en rapport avec les mesures particulières de l'élément 19 désignées aux fins d'examen. Inclure les objectifs qui présentent la plus forte probabilité de survie et de rétablissement pour des valeurs de paramètres réalistes sur le plan biologique	22
Élément 21 : Recommander des valeurs pour les paramètres liés à la productivité des populations et aux taux de mortalité initiaux et, au besoin, des éléments précis relatifs aux modèles des populations qui seraient requis pour étudier des scénarios supplémentaires dans le cadre de l'évaluation des répercussions économiques, sociales et culturelles visant à appuyer le processus d'inscription	22
Élément 22 : Évaluer la valeur maximale des taux de mortalité et de destruction de l'habitat anthropiques que l'espèce peut subir sans risque pour sa survie ou son rétablissement ..	22
RÉFÉRENCES CITÉES	23

RÉSUMÉ

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a déterminé que les populations de lamproie du Nord (*Ichthyomyzon fossor*) de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson étaient en voie de disparition. 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 révélé que les populations de lamproie du Nord étaient très sensibles aux perturbations des indices vitaux qui ont une incidence sur le recrutement, comme la survie au stade larvaire, la fécondité et la survie lors de la métamorphose, ainsi que la survie des larves d'âges 1 à 3. À mesure que le taux de croissance de la population (λ) augmentait, la sensibilité de tous les indices vitaux à la perturbation, à l'exception des taux de survie des larves d'âge 4 et plus, augmentait également. Une analyse de viabilité de la population a été menée pour déterminer les cibles de rétablissement potentielles ayant une viabilité démographique, définie comme une population autosuffisante sur 60 ans, qui était réalisable avec une taille de population (PMV) d'environ 2 569 [intervalle de confiance à 95 % : 1 110, 4 950] femelles adultes. La taille, les taux de croissance et la densité de la population actuelle étaient inconnus pour ces populations; par conséquent, on a utilisé une gamme des tailles et des taux de croissance de la population initiale pour estimer les temps de rétablissement et la superficie minimale pour une population viable (SMPV). Le temps de rétablissement moyen pour les tailles et les taux de croissance les plus faibles de la population initiale était de 51 ans, et la SMPV moyenne était de 6,3 km² pour les estimations de la densité la plus faible et de la PMV la plus élevée.

INTRODUCTION

La lamproie du Nord (*Ichthyomyzon fossor*) est un poisson d'eau douce endémique à l'est de l'Amérique du Nord. Au Canada, la lamproie du Nord est présente dans les zones biogéographiques nationales d'eau douce (ZBNED) qui s'étendent sur le Québec, l'Ontario et le Manitoba, les ZBNED des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent et les ZBNED de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson. Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a déterminé que la population de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson était en voie de disparition en raison de sa répartition très limitée dans le bassin versant de la rivière Winnipeg dans le sud-est du Manitoba, du nombre décroissant d'individus matures, de la réduction de la zone d'occurrence, de la zone d'occupation et du nombre d'emplacements, ainsi que d'un déclin présumé de la quantité et de la qualité de l'habitat aquatique (COSEPAC 2020).

La *Loi sur les espèces en péril* (LEP) prévoit l'élaboration de stratégies pour la protection et le rétablissement des espèces menacées de disparition ou d'extinction du Canada. En réponse, Pêches et Océans Canada (le MPO) a élaboré l'évaluation du potentiel de rétablissement (EPR; MPO 2007a, MPO 2007b) comme moyen de fournir de l'information et des avis scientifiques. Chaque EPR compte trois composantes – une évaluation de la situation de l'espèce, la portée du rétablissement, et les scénarios des mesures d'atténuation et des solutions de rechange – qui sont ensuite subdivisées en 22 éléments. Le présent rapport contribue à l'EPR en permettant de recourir à la modélisation des populations pour évaluer les répercussions des dommages anthropiques sur celles-ci, déterminer les objectifs de rétablissement et effectuer des projections du rétablissement des populations au moyen des incertitudes connexes. Ces travaux sont fondés sur une approche démographique élaborée pour ce processus (Vélez-Espino et Koops 2009, 2012; Vélez-Espino *et al.* 2010) et s'appuient sur des analyses récentes (p. ex., van der Lee et Koops 2021).

MÉTHODES

Les renseignements sur les indices vitaux ont été compilés pour construire des modèles matriciels de population (Caswell 2000) qui intègrent l'incertitude des paramètres, la stochasticité environnementale et la dépendance à la densité. Les répercussions des dommages anthropiques sur les populations ont été quantifiées au moyen d'analyses de l'élasticité et par simulation. On a estimé les objectifs en matière de rétablissement pour l'abondance et l'habitat au moyen de l'estimation de la population minimale viable (PMV) et de la superficie minimale pour une population viable (SMPV). Enfin, des analyses par simulation ont été utilisées pour estimer les temps de rétablissement potentiels. Toutes les analyses et simulations ont été effectuées à partir du programme statistique R version 4.1.3 (2022-03-10) (R Core Team 2022), y compris les progiciels R : popbio (version 2.7), ggplot2 (version 3.4.1), parallel (version 4.2.1), tidyr (version 1.3.0), data.table (version 1.14.8), dplyr (version 1.1.2), et stringr (version 1.5.0).

LE MODÈLE DE POPULATION

Le cycle biologique de la lamproie du Nord a été modélisé à partir d'un modèle matriciel d'une population de femelles uniquement, structuré en fonction du stade biologique, de la période qui précède la reproduction, du rythme des naissances et de la dépendance à la densité, avec un intervalle de projection annuel (voir la Figure 2.1 dans Caswell 2000).

La matrice comprenait huit stades (Figure 1), les sept premiers représentant les larves d'âge 1 à 7, et le dernier stade incorporant toutes les lamproies du Nord après la métamorphose en des juvéniles sexuellement immatures jusqu'à la maturation et la fraie comme adultes. La lamproie

du Nord traverse une phase larvaire prolongée (ammocète), qui dure habituellement cinq ans, mais peut varier de trois à sept ans, jusqu'à la métamorphose (COSEPAC 2020). La lamproie du Nord n'a pas de phase parasitaire et ne se nourrit pas pendant la métamorphose. Le stade juvénile dure de six à huit mois, et les adultes fraient généralement dans les trois mois suivant la maturation et meurent dans le mois suivant la fraie (COSEPAC 2020).

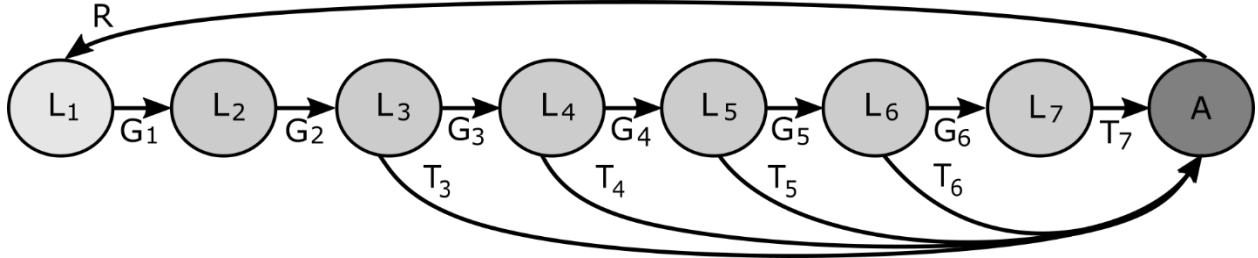


Figure 1. Généralisation du cycle biologique servant à modéliser la dynamique de la population de la lamproie du Nord. R représente le recrutement, y compris la survie des nouveau-nés, G_i représente la probabilité de survie et de passage au stade $i + 1$ chaque mois, et T_i représente la probabilité de transition vers le stade final, et inclut la mortalité lors de la métamorphose. Il y a sept stades larvaires (L_1 à L_6) et un stade final (A) qui représente les individus de la métamorphose jusqu'à la fraie.

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 dépendance à la densité \mathbf{D} (voir l'équation 8) représentant les effets de la dépendance à la densité, où :

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & R \\ G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & T_3 & T_4 & T_5 & T_6 & T_7 & 0 \end{pmatrix} \quad (1)$$

et,

$$A = B \odot D \quad (2)$$

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

$$n_{y+1} = A_n y n_y \quad (3)$$

où n est un vecteur d'abondance propre au stade et la matrice de projection de la population 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 indices vitaux.

Le modèle matriciel par stade comprend des estimations de R , le recrutement, G_i , la probabilité de survie et de passage au stade suivant, et T_i , la probabilité de survie et de métamorphose jusqu'au stade adulte. Le recrutement, R , représente le nombre de descendantes femelles produites par femelle adulte et comprend tous les paramètres de reproduction, y compris la fécondité (F), le rapport des sexes de la progéniture (SR), et la survie de l'état d'œuf jusqu'à la première année du stade larvaire (s_0). G_i et T_i sont tous deux des fonctions de la survie propre

au stade, σ_i , T_i comprend également les probabilités de transition propre au stade et la survie lors de la métamorphose, où :

$$G_i = \sigma_i(1 - \tau_i) \quad (4)$$

et

$$T_i = \sigma_i \tau_i \quad (5)$$

La proportion d'individus au stade i qui passeront au stade final, τ_i , peut être estimée à partir de :

$$\tau_i = \frac{\sigma_m}{(1 + e^{-t_1(i-t_2)})} \quad (6)$$

où σ_m est le taux de survie lors de la métamorphose; t_1 et t_2 dictent la forme de la courbe (Tableau 1). L'équation 6 est adaptée de l'équation généralement appliquée pour estimer la probabilité de transition de la lamproie en fonction de la longueur (Slade *et al.* 2003).

Dépendance à la densité

On a supposé que la dépendance à la densité agissait sur le recrutement. La dépendance à la densité aurait une incidence sur la survie jusqu'à l'enfouissement en raison des limites de disponibilité de l'habitat (Dawson *et al.* 2015). Bien qu'il y ait certaines données probantes qui montrent qu'il existe, chez les espèces de lamproies, une dépendance à la densité pour ce qui est de la croissance larvaire (Dawson *et al.* 2015) qui pourrait avoir des répercussions sur la survie des larves et la probabilité de transformation, des expériences ont été réalisées sur des densités beaucoup plus élevées que prévu pour cette population. La dépendance à la densité a été appliquée en utilisant la fonction de Beverton-Holt :

$$d = \frac{\left(\frac{\sigma_{max}}{\sigma_0}\right)}{\left(1 + \left(\frac{b}{K}\right)N_l\right)} \quad (7)$$

où N_l est la densité larvaire (tous les stades), K est la capacité de charge, b est le coefficient de dépendance à la densité, σ_0 est la survie jusqu'au recrutement lorsque la population est stable et σ_{max} est la survie jusqu'au recrutement lorsque la population est au taux de croissance maximal (λ_{max}) (van der Lee et Koops 2021). Le paramètre de dépendance à la densité représente les effets négatifs d'une densité élevée, avec d qui diminue avec l'augmentation de la densité larvaire (N_l). La valeur de b dicte la forme de la courbe, des valeurs plus élevées entraînant une diminution plus rapide de la dépendance à la densité.

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

$$D = \begin{pmatrix} 1 & \dots & 1 & d \\ 1 & \dots & 1 & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 1 & \dots & 1 & 1 \end{pmatrix} \quad (8)$$

et intégrée à l'équation 2.

PARAMÉTRAGE

De nombreuses caractéristiques importantes du cycle biologique et de l'écologie des populations de lamproie du Nord sont encore mal comprises. Les paramètres du modèle ont été estimés à partir de différentes populations de lamproie du Nord, d'espèces de lamproies semblables, de relations communes, ou résolus pour fournir un certain état de la population

(p. ex., taux de croissance de la population $\lambda = 1$; Tableau 1). L'incertitude a été intégrée dans les exécutions du modèle en tirant le paramètre inconnu d'une distribution de probabilité spécifiée fournissant une fourchette de valeurs plausibles. L'incertitude a été appliquée dans le modèle pour la majorité des paramètres, y compris les taux de survie, les paramètres de métamorphose et la fécondité.

Tableau 1. Valeurs des paramètres intégrées dans le modèle matriciel de population pour la lamproie du Nord. Les paramètres fixes ont été maintenus constants d'une exécution du modèle à l'autre, les paramètres incertains ont été échantillonnés de façon aléatoire à partir des distributions spécifiées (B = bêta, N = normal et U = uniforme), et les paramètres estimés ont été estimés à partir de combinaisons d'autres paramètres, ou résolus pour fournir un certain état de la population (p. ex. $\lambda = 1$). Sources : 1. Docker et al. (2019), 2. COSEPAC (2020), 3. Vélez-Espino et al. 2008, 4. Morman 1979, 5. Reed et al. 2003, 6. Sources multiples, voir le texte pour plus de détails.

Paramètre	Définition, source	Valeur ou distribution
Paramètres fixes		
f_1, f_2	Paramètres de fécondité pour les relations fécondité-longueur ^{1,2}	3,104, -3,461
SR	Rapport des sexes au recrutement ¹	0,5
Paramètres incertains		
λ_{max}	Taux de croissance maximal de la population ³	$U(\min = 1,21, \max = 1,43)$
σ_L	Taux de survie des larves ⁶	$B(\alpha =, \beta = 38)$
σ_m	Taux de survie à la métamorphose ⁶	$B(\alpha = 49,5, \beta = 38)$
TL	Longueur totale des adultes ⁴	$N(\mu = 115, sd = 5,5)$
t_1	Paramètre d'échelle de transition ⁶	$N(\mu = 2, sd = 0,1)$
t_2	Paramètre de forme de transition ⁶	$N(\mu = 5, sd = 0,1)$
P_{cat}	Probabilité qu'une catastrophe se produise par génération ⁵	$U(\min = 0,5, \max = 0,20)$
Paramètres estimés		
λ	Taux de croissance de la population	—
R	Recrutement jusqu'au premier stade larvaire (âge 1)	—
F	Fécondité	—
G_i	Probabilité de survie et de passage au stade suivant	—
L_i	Stade larvaire i	—
A	Stade adulte; comprend les juvéniles	—
T_i	Probabilité de passer à A à L_i	—
N_i	Abondance du stade i	—
ξ	Temps de génération	~6 ans
b	Coefficient de dépendance à la densité	—
σ_0	Taux de survie au recrutement pour une population stable	—
σ_{max}	Taux de survie au recrutement à la croissance maximale de la population	—
K	Capacité de charge	—

Recrutement

Le modèle matriciel exige une estimation du recrutement (R) par femelle. Le recrutement représente le nombre de femelles qui survivent au premier stade larvaire et comprend tous les aspects de la reproduction, y compris la fécondité, le rapport des sexes de la progéniture, et la survie. La relation entre la fécondité (F , nombre d'œufs) et la longueur totale (TL) pour la lamproie du Nord a été calculée comme suit :

$$\log_{10}(F) = 3,104 \cdot \log_{10}(TL) - 3,461 \quad (9)$$

Cette relation d'importance explique environ 66 % de la variation de la fécondité ($p < 0,05$ $R^2 = 0,661$ $n = 9$; Vladykov 1951, dans Docker *et al.* 2019). La longueur de la lamproie du Nord adulte est inconnue pour ces populations; cependant, la longueur moyenne pour 156 lamproies du Nord adultes dans la basse péninsule du Michigan était de 115 mm (plage de 86 à 166 mm, Morman 1979), ce qui donne une fécondité moyenne de 862 œufs (IC : 350, 2 693). Pour représenter l'incertitude des paramètres pour la fécondité, la TL des lamproies du Nord adultes utilisée dans l'équation 9 a été estimée en utilisant une distribution normale ($\mu = 115$, $sd = 5,5$).

Le rapport des sexes des espèces de lamproies au stade larvaire est généralement égal ou presque égal (Docker *et al.* 2019). Il est raisonnable de supposer que le rapport des sexes au moment du recrutement à l'âge 1 n'est pas grandement différent de 1:1, car la différenciation ovarienne pourrait ne pas être complète avant l'âge d'environ 1 an chez les espèces de lamproies non parasitaires (Docker *et al.* 2019). Les lamproies femelles semblent toutefois avoir un taux de mortalité plus élevé juste avant ou pendant la métamorphose, ce qui entraîne des rapports des sexes adultes biaisés en faveur des mâles. Les populations de lamproie du Nord ayant des rapports des sexes adultes mesurés se situent entre 25 à 46 % de femelles (COSEPAC 2020).

La survie jusqu'à l'âge 1 est inconnue pour la lamproie du Nord, mais est considérée comme la plus faible de tous ses stades. La valeur de la survie qui aboutirait à une population stable (taux de croissance de la population ($\lambda = 1$) = 1) a été résolue pour une combinaison donnée de paramètres du cycle biologique. Cela donne une estimation du nombre moyen de recrues femelles qui doivent survivre pour que la population soit stable.

Transitions d'un stade à l'autre

Survie

Les taux de survie de la lamproie du Nord par stade (σ_i) sont inconnus. La mortalité de la lamproie est généralement considérée comme la plus élevée à partir de la phase de l'œuf jusqu'à ce que les larves atteignent un habitat larvaire d'enfouissement convenable (voir ci-dessus), puis à nouveau lors de la métamorphose. Cependant, on pense que les ammocètes enfouies connaissent un taux de mortalité relativement faible et uniforme à tous les âges, les taux de survie annuels estimés variant de 56,8 % à 77 % (Tableau 2). Les taux de survie annuels utilisés pour le stade juvénile dans deux modèles de population de lamproie marine (*Petromyzon marinus*) variaient de 35 % à 53 %; cependant, on ne savait pas si ces taux étaient fondés sur les données du stade juvénile. En raison de ces incertitudes, les valeurs de σ_i ont pu varier dans le modèle. Pour le stade larvaire, σ_i a été tiré d'une distribution bêta, les paramètres de forme $\alpha = 57$ et $\beta = 38$ étant dérivés de la moyenne de 0,6 et de l'écart type de 0,05 pour représenter l'incertitude des paramètres. Pour ce qui est de la survie des juvéniles, qui a été incluse dans l'équation de transition entre les larves et les adultes, elle a été tirée d'une distribution bêta, avec les paramètres de forme $\alpha = 49,5$ et $\beta = 38$ dérivés d'une moyenne de 0,5 pour représenter une mortalité plus élevée et un écart type de 0,05 pour représenter l'incertitude des paramètres.

Tableau 2. Estimations de la survie par stade pour différentes espèces de lamproies tirées de la littérature. Sources : 1. Kelso et Todd (1993), 2. Johnson et al. (2014), 3. Weise et Pajos (1998), 4. Howe et al. (2012), 5. Vélez-Espino et al. (2008).

Âge/stade	Survie annuelle (%)	Erreur/[IC]	Espèce	Source
Âge 0-1	47	-	<i>Geotria australis</i>	1
Âge 1-2	77	-	<i>Geotria australis</i>	1
larvaire	57,6	3,2 %	<i>Petromyzon marinus</i>	2
larvaire	56,8	3,2 %	<i>Petromyzon marinus</i>	2
larvaire	57,1	3,6 %	<i>Petromyzon marinus</i>	2
larvaire	61	-	<i>Petromyzon marinus</i>	3
juvénile	35	0,029 %	<i>Petromyzon marinus</i>	4
juvénile	53	[0,3;0,7]	<i>Petromyzon marinus</i>	5

Durée du stade

Les larves restent enfouies jusqu'à ce qu'elles commencent à se métamorphoser, à partir d'environ trois ans et jusqu'à sept ans, trois ans étant principalement des mâles, et cinq ans étant la période la plus typique (COSEPAC 2020). Pour atteindre les caractéristiques de population susmentionnées, ainsi qu'un temps de génération d'environ six ans (COSEPAC 2020), les paramètres τ , t_1 et t_2 , ont été tirés d'une distribution normale avec une moyenne de deux et cinq respectivement, et un écart type de 0,1 représentant l'incertitude des paramètres. Pour l'âge 7, τ a été établi à un, car il s'agissait du dernier stade larvaire et tous les individus qui restaient passeraient à l'âge adulte. La lamproie du Nord subit une métamorphose au cours de sa dernière année, demeurant juvénile pendant six à huit mois avant la maturation et frayant dans les trois mois suivant la maturation. Bien que cela n'ait pas été observé chez la lamproie du Nord, les lamproies adultes meurent habituellement dans le mois suivant la fraie (COSEPAC 2020). Le stade adulte représentait les juvéniles et les adultes, et n'a duré qu'un an.

Dépendance à la densité

Les taux de croissance maximaux de la population (λ_{max}) ne sont pas disponibles pour la lamproie du Nord. L'estimation de ces taux à partir des analyses de la série chronologique sur la lamproie marine dans les Grands Lacs variait de 1,21 à 1,43 (Vélez-Espino et al. 2008). Pour tenir compte de l'incertitude du taux de croissance maximale de la population de la lamproie du Nord, λ_{max} a été tiré des données d'une distribution uniforme avec une valeur minimale de 1,21 et une valeur maximale de 1,43. σ_{max} a été résolu de la même manière que σ_0 pour trouver la valeur qui fait qu'une population croît à son taux maximal. La valeur b a ensuite été calculée en réarrangeant l'équation de dépendance à la densité comme suit : $b = \sigma_{max} / \sigma_0 - 1$. La valeur de la capacité de charge (K) a été définie ou optimisée dans le modèle pour un λ souhaité, selon l'analyse effectuée (comme décrit ci-dessous).

RÉPERCUSSIONS DES DOMMAGES

Les répercussions des dommages anthropiques sur une population de lamproie du Nord ont été évaluées à l'aide d'une analyse déterministe de l'élasticité 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 indices vitaux sur une population. Plus précisément, les élasticités mesurent le changement proportionnel au taux de croissance de la population (λ) qui résulte d'un changement proportionnel à un indice vital (v). Par exemple, une élasticité de λ d'une

valeur de 0,2 pour la survie lors de la métamorphose indique qu'une augmentation de 10 % du taux de survie (p. ex., $0,5 \times (1+0,1) = 0,55$) 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 les répercussions des changements des indices vitaux et d'autres paramètres du modèle sur une population et, comme elles représentent des changements proportionnels, leurs valeurs sont directement comparables. Les analyses de l'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, qui peut fournir de meilleures prévisions en présence de dynamiques hors équilibre, a également été utilisée pour comparer les effets d'un dommage transitoire ou périodique sur une population.

Élasticité du taux de croissance de la population

Les élasticités de λ (ϵ_λ) sont calculées en prenant les dérivés partiels à l'échelle de la valeur λ par rapport à l'indice vital (v , Caswell, 2000) :

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

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

On a estimé une gamme d'élasticités potentielles de l'indice vital en permettant la variation des paramètres incertains. De plus, le taux de croissance de la population a pu varier en intégrant l'effet de la densité sur le recrutement. Pour ce faire, on a généré de façon aléatoire la densité des larves en proportion (0 à 1 000 %) de la capacité de charge tirée d'une distribution uniforme sur une échelle logarithmique. $\lambda = 1$ quand $N_t = K$, $\lambda < 1$ quand $N_t > K$ et $\lambda > 1$ quand $N_t < K$. L'analyse de l'élasticité a été répétée 5 000 fois.

Le dommage maximal admissible peut être estimé à partir des élasticités en calculant la variation d'un indice vital qui permet à une population de maintenir un $\lambda > 1$. Les dommages admissibles s'appliquent lorsqu'une population a un $\lambda > 1$ initial. Les dommages maximaux admissibles sont estimés comme suit (Vélez-Espino et Koops, 2009) :

$$\text{Maximum allowable harm} = (1/\epsilon_\lambda)((1 - \lambda)/\lambda) \quad (11)$$

Puisque λ est inconnu pour la lamproie du Nord, les dommages maximaux admissibles n'ont pas été estimés pour cette population.

Simulation

Des analyses par simulation ont été effectuées pour étudier l'incidence des dommages propres aux stades sur la densité de la population. Les larves d'âge 1 à 7 ont été combinées puisque, en raison de leurs taux de survie et de leur utilisation de l'habitat semblables, elles auraient une susceptibilité semblable aux dommages anthropiques. Le stade final (adulte) dure seulement un an avec un taux de mortalité de 100 % (c.-à-d., sémelpare); on a plutôt évalué les répercussions des dommages pour le recrutement, ce qui tient compte à la fois de la survie lors de la métamorphose et de la survie jusqu'au premier stade larvaire. Les étapes du cycle de vie ont été touchées par des dommages allant de zéro à 99 %, tirés d'une distribution uniforme à des fréquences différentes, soit un, deux, cinq et dix ans, sur une période de simulation sur

100 ans. La capacité de charge initiale a ensuite été comparée à la taille moyenne de la population au cours des 15 dernières années de la simulation afin de déterminer l'effet à long terme du dommage, quantifié comme la proportion initiale de K . Il est important de faire remarquer que la dynamique transitoire, qui pourrait entraîner un effet varié et plus important sur l'abondance, serait saisie si une période plus proche du moment où le dommage a été appliqué par opposition aux 15 dernières années. La fréquence indique la fréquence à laquelle le dommage a été appliqué. 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. Étant donné que le modèle intègre la dépendance à la densité, on suppose que la population est en mesure de se rétablir entre les applications du dommage à mesure que les conditions reviennent à l'état initial. Les simulations ont intégré l'incertitude des paramètres en variant les paramètres incertains (Tableau 1) 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 lamproie du Nord. 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 60 ans (~10 générations de lamproies du Nord, où le temps de génération $[\xi]$ a été estimé à partir de matrices de projection stochastiques (Caswell 2000) où $\lambda = 1$ était de 5,97 [IC : 5,72–6,20]). 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 dépendance à la densité.

Les éléments importants intégrés à l'analyse de 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 60 ans, car cela équivaut à environ 10 générations de lamproies du Nord.

Les catastrophes représentent un événement qui entraîne une diminution de plus de 50 % de la taille de la population. Une population de lamproies du Nord peut être touchée par des catastrophes comme une sécheresse grave ou une augmentation de la température de l'eau (COSEPAC). Le taux et la gravité des événements catastrophiques qui ont une incidence pour les populations de lamproies du Nord sont inconnus. En se fondant sur une méta-analyse, Reed et ses collaborateurs (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 en un an) se produisaient à un taux de $14\% \xi^{-1}$ en moyenne. L'incidence d'un événement catastrophique touche toutes les étapes du cycle de vie 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 et 1,5 (Reed *et al.* (2003), $\beta(0,762, 1,5) \times (1 - 0,5) + 0,5$) représentant la probabilité d'une diminution de 50 à 100 % de la taille de la population.

La quasi-extinction représente les effets conjugués des répercussions 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 est impossible de mesurer empiriquement la

valeur du seuil de quasi-extinction et, par conséquent, nous avons pris 25 femelles adultes comme approximation raisonnable (Morris et Doak 2002).

Des simulations ont été effectuées pour des populations ayant diverses abondances initiales de femelles adultes, allant de 50 à 5 000 (la densité initiale représentait la capacité de charge, K , où $\lambda = 1$) et des taux de catastrophe de 5 à 20 % par génération (tirés d'une distribution uniforme). Elles ont été effectuées pour 60 ans et répétées 20 000 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 initiale des femelles transformée de \log_{10} , du taux de catastrophe (P_{cat}) et de tous les paramètres incertains du modèle de population où :

$$P_{ext} = \frac{1}{1 + e^{-X\beta}} \quad (12)$$

et X est une matrice de toutes les covariables et β un vecteur de coefficients incluant l'ordonnée à l'origine. Étant donné que l'analyse de régression est sensible à la taille de l'échantillon, qui dans ce cas est le nombre de simulations, le processus a été répété pour les estimations de la PMV à partir de simulations avec 5 000, 10 000 et 15 000 répétitions. Le meilleur modèle a été choisi en supprimant tous les paramètres non importants du modèle de population ainsi que ceux qui n'étaient pas déterminants de manière cohérente pour toutes les tailles d'échantillon de simulation.

Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV)

La superficie minimale pour une population viable (SMPV) est une quantification de la superficie d'habitat nécessaire pour soutenir une population dont la taille correspond à la taille de la population minimale viable (PMV). La SMVP a été estimée en divisant l'estimation de la PMV par la densité. Dans les habitats optimaux, les densités de larves de lamproie du Nord peuvent être très élevées (p. ex., jusqu'à 126 larves de lamproie du Nord m^{-2}), bien que, lorsque la moyenne de la densité est calculée sur de plus grandes zones, une quantité de moins de 1 à 20 larves m^{-2} est plus typique pour d'autres espèces de lamproies (COSEPAC 2020). Ces estimations des données sur la densité représentent la densité potentielle de la population de larves, tandis que la PMV est propre aux femelles adultes. Pour déterminer le nombre de larves de lamproie du Nord qui correspond à la PMV adulte femelle, on a calculé la distribution par stade stable pour la matrice de la population, en incorporant l'incertitude des paramètres, et réalisé 10 000 répétitions pour déterminer la moyenne et l'intervalle de confiance à 95 %.

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Il n'existe actuellement aucune estimation de l'abondance ou des taux de croissance de la population de lamproies du Nord. Pour déterminer une fourchette de temps de rétablissement, on a utilisé des tailles de population commençant à 10 % de la PMV et des taux de croissance allant de 1 à λ_{max} . La capacité de charge de l'habitat disponible a été résolue pour l'utilisation de la matrice de projection compte tenu de l'abondance estimée et de λ . 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

INCIDENCE DES DOMMAGES

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

Élasticité du taux de croissance de la population

Les élasticités montrent quels indices vitaux, s'ils sont modifiés, ont la plus grande incidence sur le taux de croissance d'une population. La plupart des indices vitaux individuels présentaient des élasticités semblables de 0,17, y compris la survie jusqu'à l'âge 1, la survie des larves à l'âge 1 à 3, la fécondité et la survie lors de la métamorphose (Figure 2). Les populations de lamproie du Nord étaient les moins sensibles aux modifications de la survie des larves d'âge 4 et plus, avec une élasticité médiane combinée de 0,08 et une probabilité de transition avec des élasticités médianes de 0,01, 0,02, 0,04 et 0,02 pour les âges 3, 4, 5 et 6 respectivement. La probabilité de transition présentait la plus grande variabilité de l'élasticité.

Les valeurs d'élasticité pour les indices vitaux ont été influencées par l'état de la population (λ) et d'autres valeurs des paramètres du cycle biologique (Figure 3). Les paramètres les plus influents étaient le taux de croissance de la population, la probabilité de transition à l'âge 5, et la survie des larves. Les valeurs d'élasticité de tous les indices vitaux, à l'exception de la survie des larves plus âgées (âge 4 et plus), ont augmenté avec λ alors que la survie des larves plus âgées a diminué. Les probabilités de transition présentaient le plus grand changement d'élasticité pour tous les λ , suivi de la survie des larves plus âgées. De plus, les élasticités de la probabilité de transition des larves d'âge 5 avaient une relation non linéaire avec λ avec un point d'inflexion à $\lambda > 1$ après lequel les élasticités ont cessé d'augmenter avec des augmentations des λ .

L'élasticité de tous les paramètres de recrutement et de survie a été influencée par la probabilité de transition à l'âge 5, avec des élasticités plus élevées pour tous les indices vitaux à des probabilités de transition plus élevées, sauf pour la survie des larves d'âge 4 et plus, où l'élasticité diminuait avec une probabilité croissante pour tout l'éventail. L'élasticité des probabilités de transition a été influencée par la survie des larves, avec des élasticités plus faibles à des taux de survie plus élevés pour l'éventail complet pour les âges 3, 4, et 5 seulement pour $\lambda < 1$ pour l'âge 6.

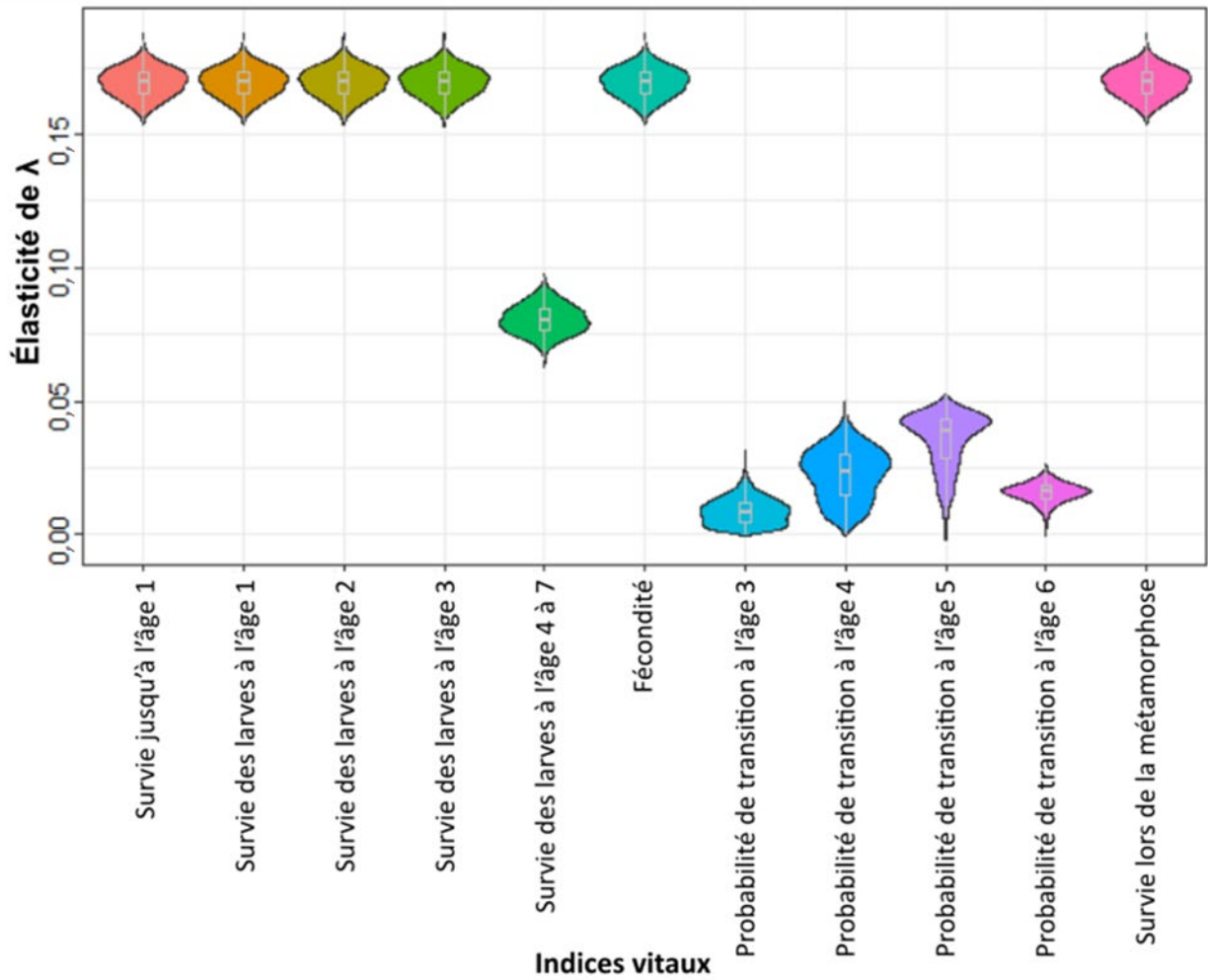


Figure 2. Élasticité des résultats de l'analyse du taux de croissance de la population pour les populations de lamproies du Nord, représentée par des graphiques en violon ou des diagrammes en boîte. Les résultats tiennent compte de l'incertitude des caractéristiques du cycle biologique des différentes valeurs du taux de croissance de la population.

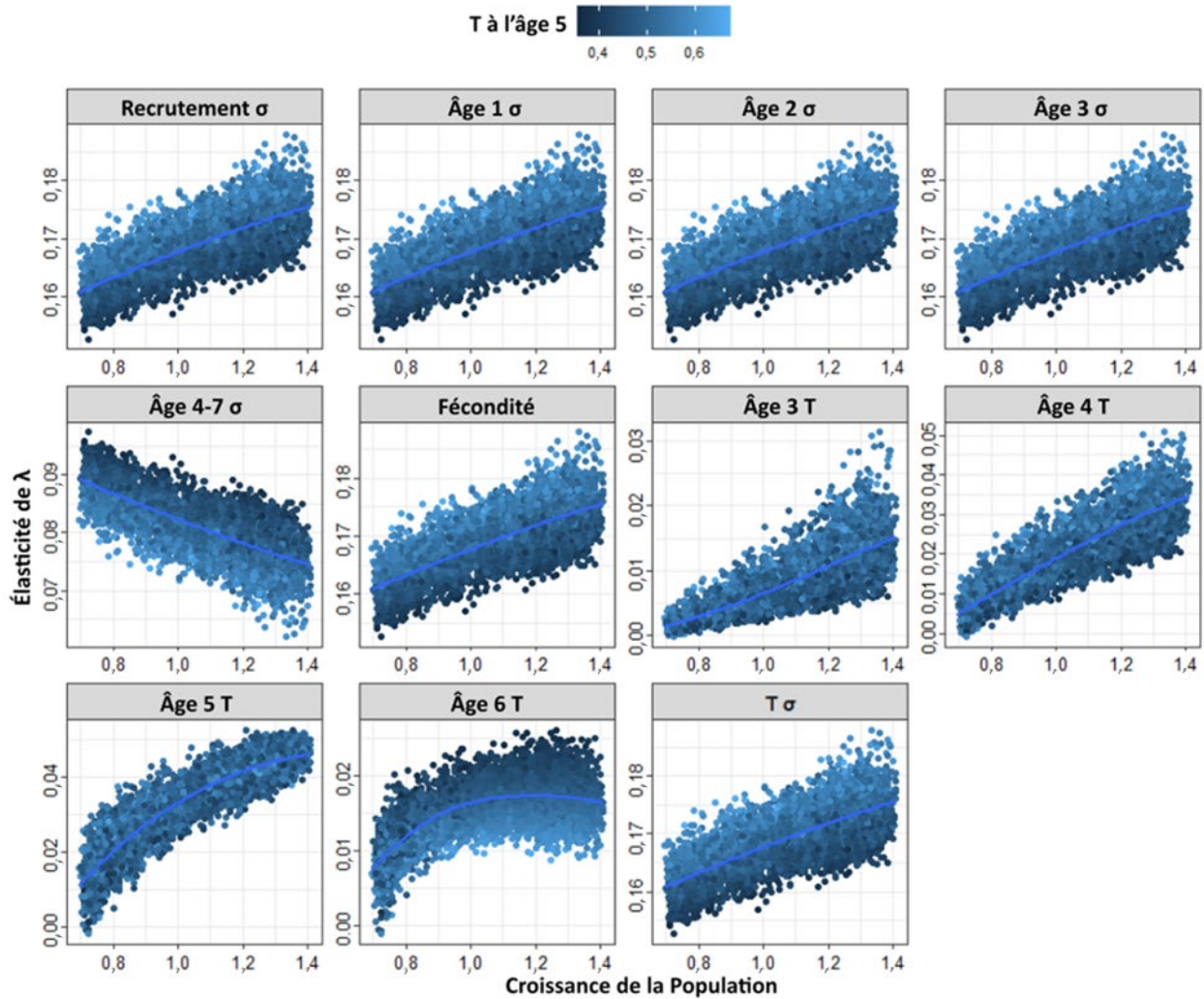


Figure 3. Élasticité des résultats de l'analyse du taux de croissance de la population pour les populations de lamproies du Nord, représentée par rapport aux taux de croissance de la population. Les graphiques représentent les élasticités de l'indice vital (σ = survie, T = probabilité de transition). La couleur indique la probabilité de transition à l'âge 5. À NOTER, les différentes échelles de l'axe des Y.

Simulation

Une analyse par simulation a été utilisée pour étudier les répercussions des dommages anthropogéniques sur la taille stable de la population et les perturbations périodiques survenant annuellement (aux fins de comparaison avec l'analyse de l'élasticité), tous les deux, cinq et dix ans (Figure 4).

Les dommages (c.-à-d., l'augmentation proportionnelle de la mortalité par stade particulier) appliqués au stade larvaire ou à la fois au stade larvaire et aux recrues ont eu une plus grande incidence sur l'abondance que les dommages appliqués uniquement au recrutement. De faibles taux de mortalité ont eu d'importantes répercussions sur la taille de la population. Lorsque les dommages sont appliqués annuellement, un dommage d'environ 0,06 au stade larvaire, d'environ 0,2 au recrutement ou d'environ 0,05 aux deux stades entraîne une réduction de 25 % de la taille de la population; lorsque les dommages sont appliqués tous les deux ans, le dommage passe à environ 0,1 au stade larvaire, à environ 0,4 au recrutement ou à environ

0,09 pour les deux stades. Lorsque des dommages étaient appliqués tous les cinq ans, la quantité de dommages requise pour réduire la taille de la population de 25 % augmentait à environ 0,1 lorsqu'ils étaient appliqués au stade larvaire et aux deux stades, et à environ 0,9 lorsqu'ils étaient appliqués uniquement aux recrues. Enfin, lorsque des dommages étaient appliqués tous les dix ans, la quantité de dommages requise pour réduire la taille de la population de 25 % augmentait à environ 0,45 lorsqu'ils étaient appliqués au stade larvaire et aux deux stades, et à environ 0,3 pour les deux stades; pratiquement aucun niveau de dommage au recrutement ne permet de réduire la population à moins de 25 %. Lorsque les dommages étaient appliqués aux larves ou aux deux stades tous les un à deux ans, la population tendait à être nulle. Cependant, lorsque les dommages étaient appliqués tous les cinq ou dix ans, ce qui était tout juste inférieur ou égal au double du temps de génération, ces populations étaient peu susceptibles de s'effondrer, sauf aux niveaux de dommages les plus élevés (c.-à-d., > 70 %).

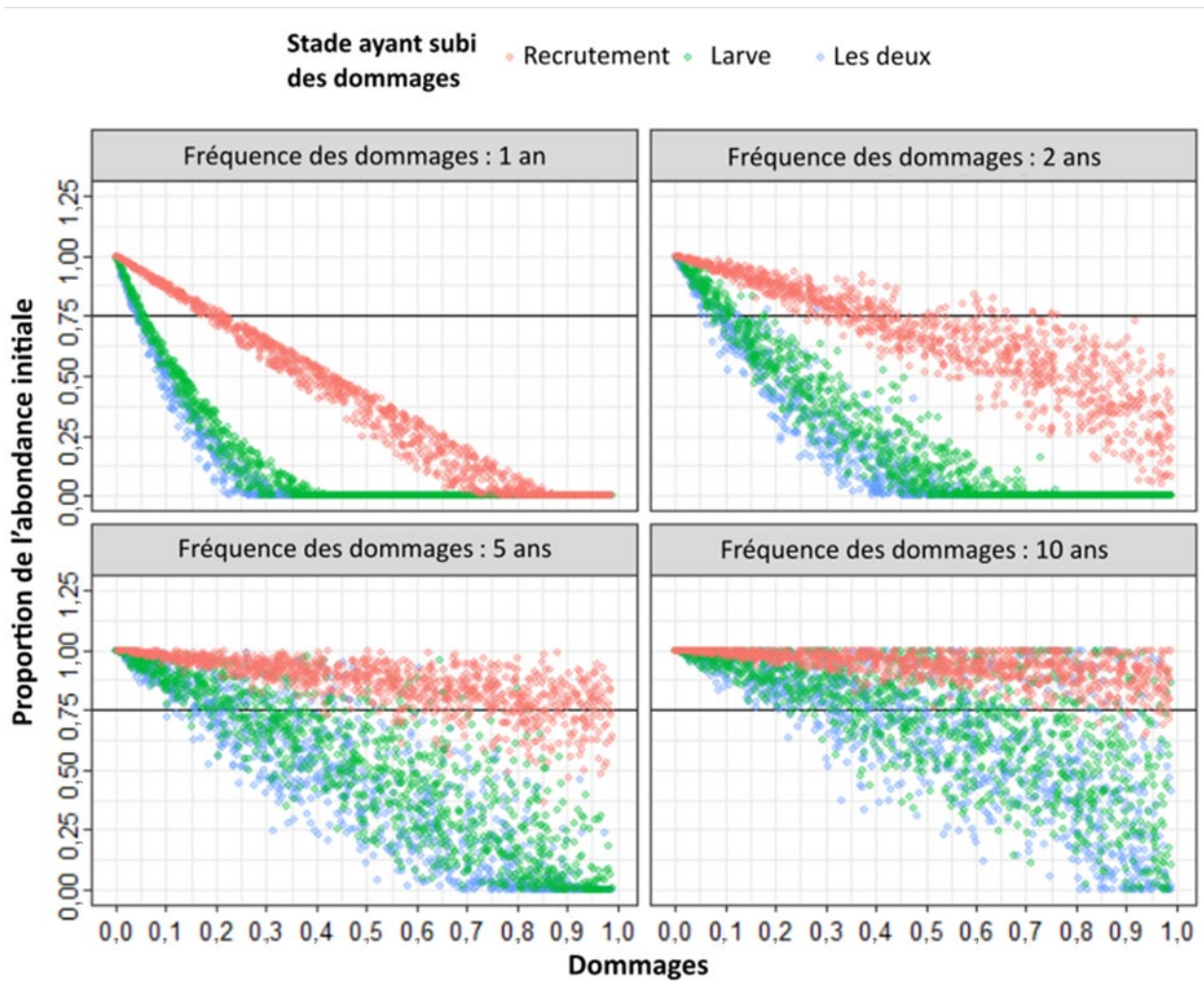


Figure 4. Résultats de l'analyse par simulation examinant le changement proportionnel de la taille stable de la population de lamproie du Nord qui a entraîné des dommages anthropiques à différentes fréquences (intervalles de 1, 2, 5 et 10 ans). Les dommages (c.-à-d., l'augmentation proportionnelle de la mortalité par stade) ont été appliqués au recrutement (rouge), au stade larvaire (vert), et aux deux (bleu). La ligne horizontale indique une réduction de 25 % de la taille de la population.

CIBLE DE RETABLISSEMENT

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 dépendance à la densité. Les résultats de la simulation, les quasi-extinctions binomiales (1 : disparues; 0 : 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.

Seules la taille de la population et la probabilité de catastrophe ont eu un effet important sur la probabilité d'extinction (Tableau 3, Figure 5). Aucun des autres paramètres du cycle biologique n'a influencé de manière constante le risque d'extinction sur la fourchette de valeurs incluses (Tableau 1) et sur la durée (60 ans; ~ 10 générations) simulée, ainsi que sur le nombre de répétitions de la simulation. Le paramètre d'échelle pour l'équation de probabilité de transition (équation 9) était toutefois important pour la simulation avec seulement 5 000 répétitions (Figure 6).

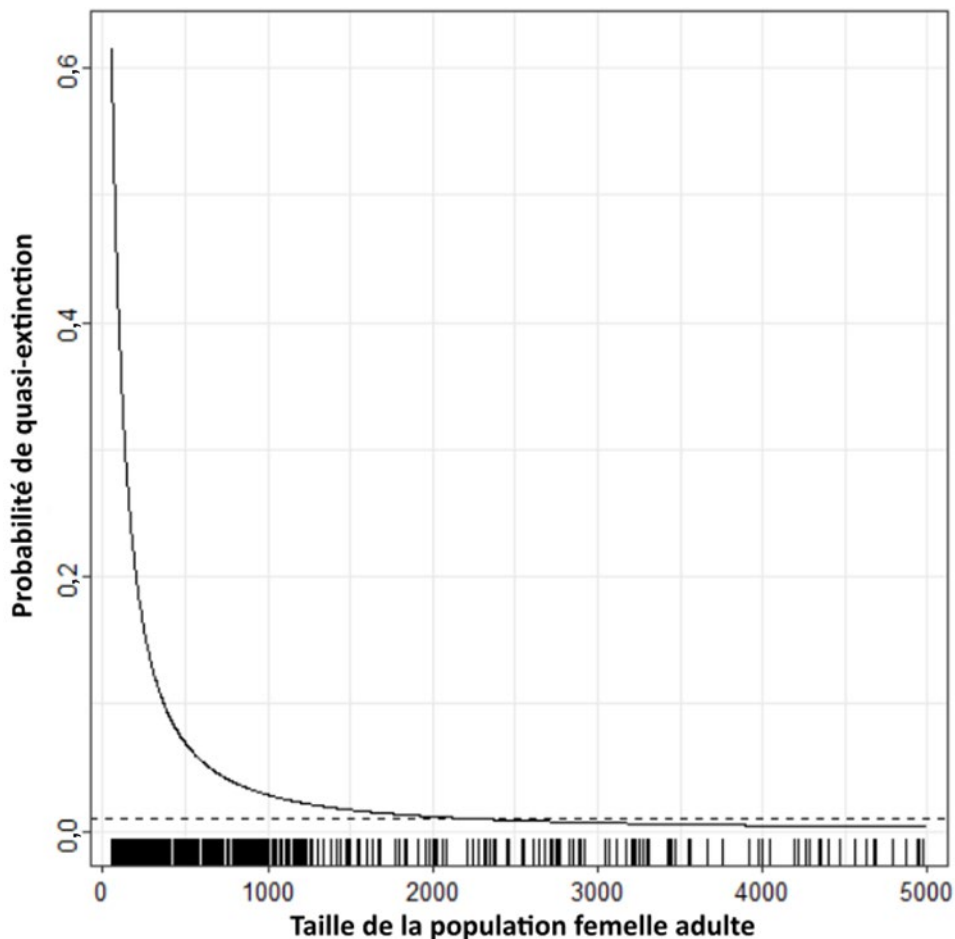


Figure 5. La probabilité de quasi-extinction en fonction de la taille de la population de lamproies du Nord femelles adultes. Les traits courts indiquent des quasi-extinctions. La ligne pleine représente la tendance de la régression logistique, la région grise représentant les intervalles de confiance (pour P_{cat} variant de 13 % à 15 % par génération). La ligne pointillée indique une probabilité d'extinction de 1 %.

Tableau 3. Résultats du modèle de régression logistique pour la probabilité d'extinction de la lamproie du Nord. N_a représente la taille de la population femelle adulte et P_{cat} représente la probabilité de catastrophe par génération (~ 6 ans).

Paramètre	Estimation	Erreur En erreur	Valeur p
(Ordonnée à l'origine)	3,28	0,27	< 0,001
$\log_{10}(N_a)$	-2,82	0,09	< 0,001
P_{cat}	12,88	1,11	< 0,001

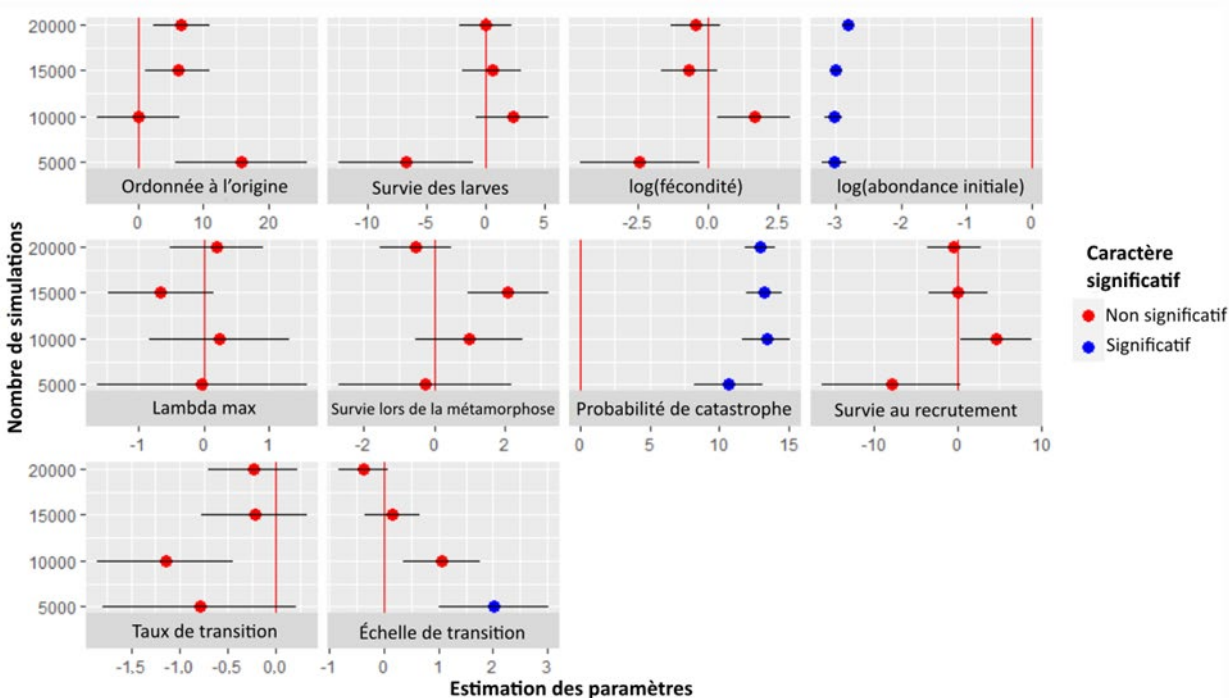


Figure 6. Caractère d'importance et plage des estimations (avec les intervalles de confiance) pour les paramètres du cycle biologique pris en compte dans l'analyse de régression afin de déterminer l'équation de la probabilité d'extinction, dans une vaste gamme de répétitions utilisées dans l'analyse de simulation.

La taille de la population minimale viable (PMV) a été estimée à partir du modèle de régression logistique pour trouver la taille de la population de femelles adultes qui a entraîné une probabilité d'extinction de 1 %. Cela a donné une estimation de la PMV de 2 569 [intervalle de confiance à 95 % : 1 110, 4 950] femelles adultes, et en utilisant l'estimation prudente du rapport des sexes adultes de 25 % de femelles (COSEPAC 2020), on obtient une PMV adulte totale de 10 276 [intervalle de confiance à 95 % : 4 408, 19 800] adultes.

La probabilité d'extinction de toute taille de population de femelles adultes (N_A) peut être estimée à partir de la relation logistique ajustée pour une probabilité de catastrophe donnée (P_{cat}) comme suit :

$$P_{ext} = \frac{1}{e^{-(3,28-2,82 \cdot \log_{10}(N_A)+12,88 \cdot P_{cat})}} \quad (13)$$

Habitat : Superficie minimale pour une population viable (SMPV)

En utilisant la distribution par stades stables, le nombre moyen de larves correspondant à une femelle adulte a été estimé à 64 [intervalle de confiance à 95 % : 36, 139]. La densité des larves

et l'habitat convenable disponible sont incertains pour la lamproie du Nord; par conséquent, la SMVP a été estimée pour une fourchette de densités de 0,1 à 126 larves par m². Des estimations de l'abondance des larves ont été produites pour chaque combinaison d'un sous-échantillon de 100 estimations de larves par adulte et d'un sous-échantillon de 500 estimations de PMV, pour chaque estimation de la densité. L'estimation de la SMVP pour les catégories d'abondance et de densité des larves a ensuite été résumée à la Figure 7. La gamme des estimations de la densité représente des méthodes (p. ex., moyenne établie pour un tronçon ou un type d'habitat) et des habitats (p. ex., préférés, marginaux) très différents; par conséquent, une valeur moyenne de SMVP n'est pas déterminante et la Figure 7 devrait être utilisée pour déterminer l'étendue des valeurs de SMVP pour une estimation de la densité donnée. Une zone mouillée totale d'environ 4,1 km² disponible se trouve dans la répartition connue de la lamproie du Nord, avec environ 0,7 km² dans la rivière Birch et environ 3,4 km² dans la rivière Whitemouth; cependant, on ne sait pas quelle proportion de cet habitat convient à la lamproie du Nord (D. Watkinson, MPO, données inédites).

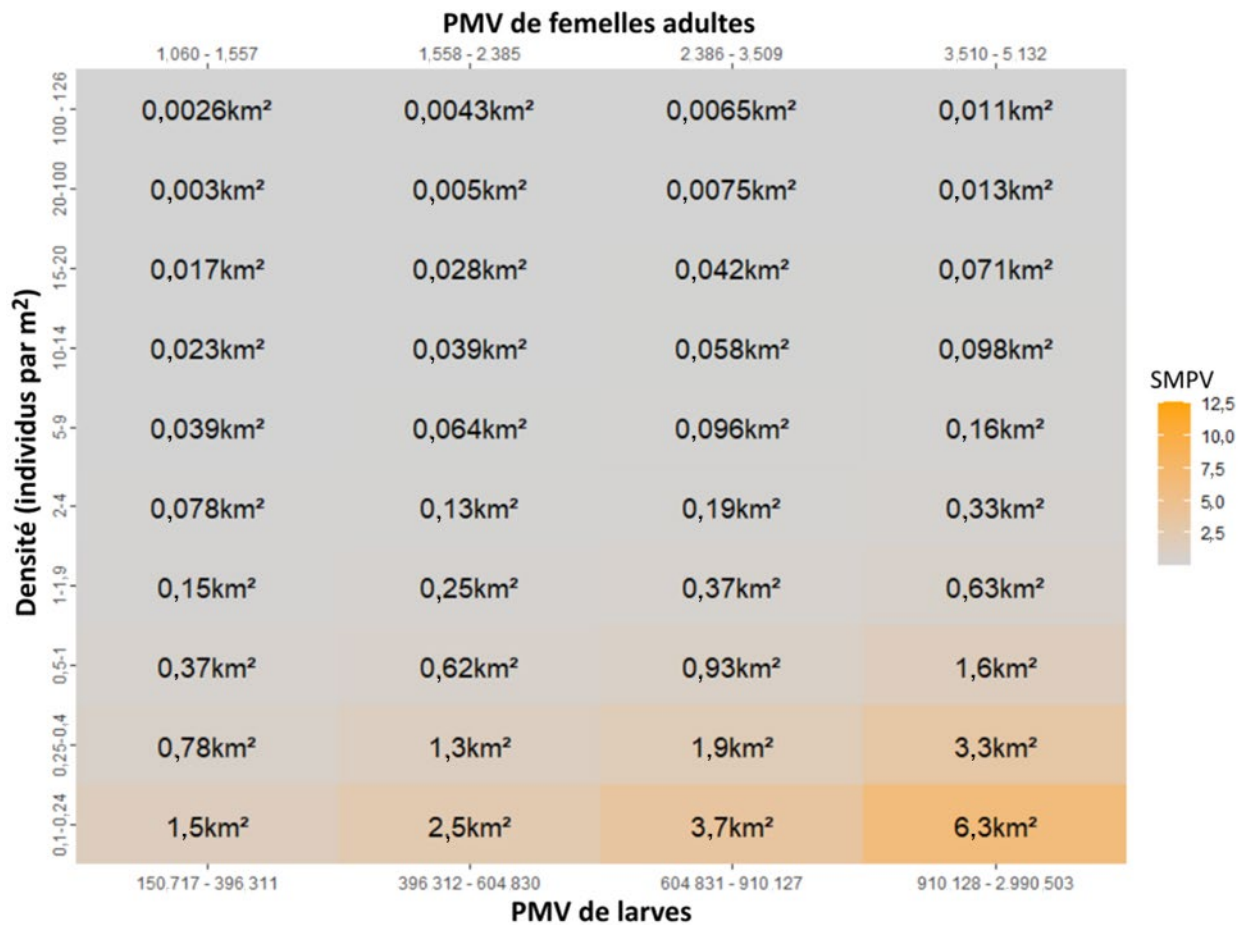


Figure 7. Estimations de la superficie minimale pour une population viable (SMPV) pour un éventail de densités de larves et d'estimations de la PMV (larves et adulte).

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Le temps de rétablissement moyen pour les simulations, les tailles de population commençant à 10 % de la PMV et les taux de croissance variant de 1 à λ_{max} était de 4 ans [IC à 95 % : 1, 57]. Les temps de rétablissement étaient plus longs lorsque la taille initiale de la population et les

taux de croissance étaient faibles, et diminuaient avec l'augmentation de la taille et des taux (Figure 8).

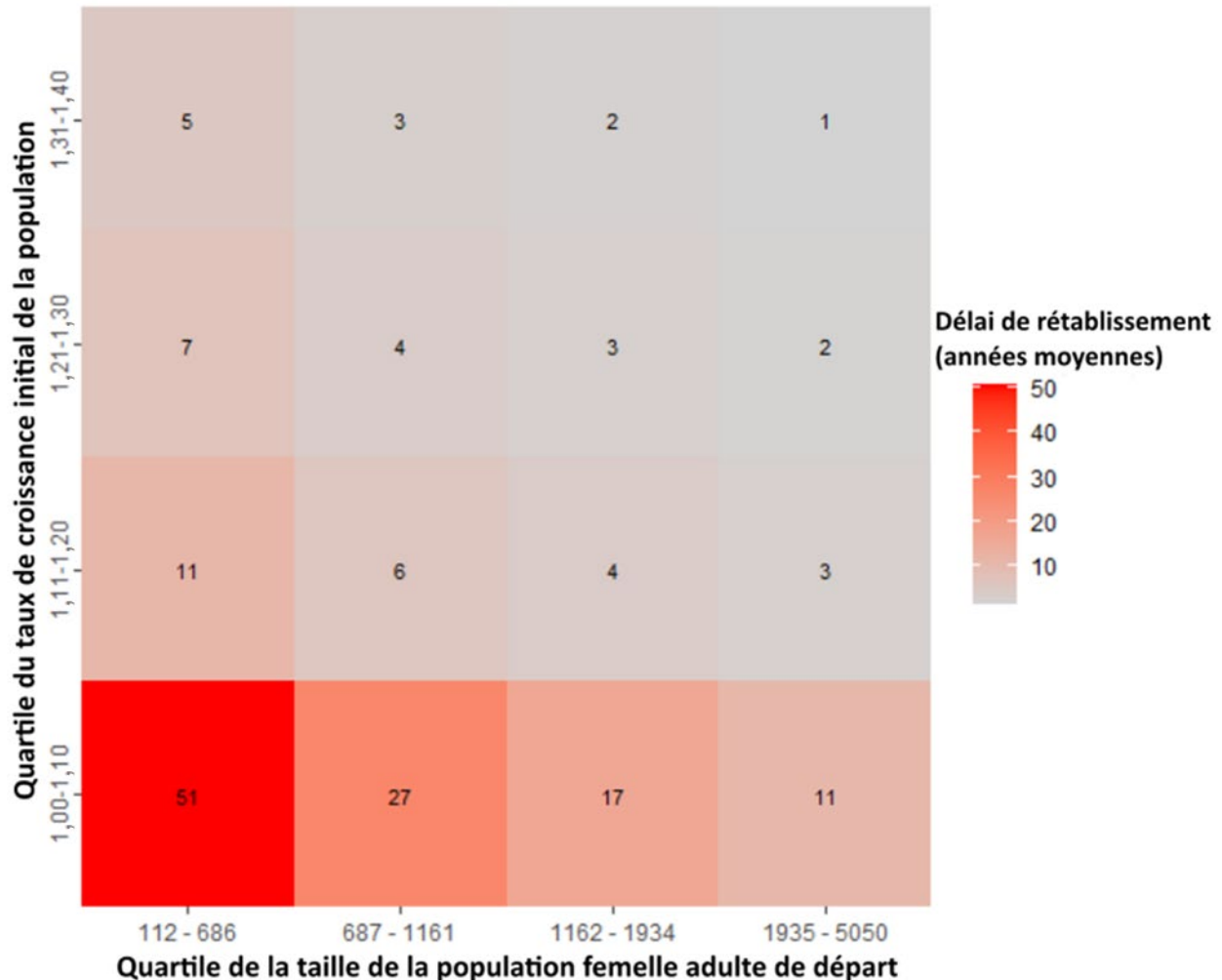


Figure 8. Le nombre moyen d'années qu'il faudrait pour que la population de lamproie du Nord atteigne la population minimale viable en fonction du quartile de la taille initiale de la population adulte femelle et du taux de croissance de la population.

ANALYSE

Nous avons créé un modèle de population pour la lamproie du Nord 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 temps de rétablissement des populations réduites. Le modèle incluait l'incertitude des paramètres, la stochasticité environnementale et les effets de la dépendance à la densité.

L'analyse de l'élasticité a servi à déterminer quels indices vitaux de la lamproie du Nord étaient les plus sensibles aux dommages. La plupart des indices vitaux individuels présentaient des élasticités semblables légèrement inférieures à 0,17, y compris la survie jusqu'à l'âge 1, la survie des larves à l'âge 1 à 3, la fécondité, et la survie lors de la transformation. Cela indique, par exemple, qu'une diminution de 10 % de la survie lors de la métamorphose pourrait entraîner une croissance stable de la population ($\lambda = 1$) diminuant à $\lambda = 0,98$ (c.-à-d.,

$1 \times (1 - 0,1 \times (0,17)) = 0,98$). Les élasticités étant additives, une diminution de 10 % de la survie qui toucherait tous les âges des larves entraînerait une diminution plus importante de λ (c.-à-d., $1 \times (1 - 0,1 \times (0,17 + 0,17 + 0,17 + 0,08)) = 0,94$). Les populations de lamproie du Nord étaient les moins sensibles aux modifications de la survie des larves d'âge 4 et plus et aux probabilités de transition.

Lorsque la population augmentait ($\lambda > 1$), le taux de croissance de la population de lamproie du Nord devenait de plus en plus sensible à tous les indices vitaux, sauf pour la survie des larves d'âge 4 et plus, probablement en raison du fait que la majorité des larves s'étaient déjà métamorphosées à l'âge 5. Cela indique que les efforts visant à améliorer la survie des larves, la survie lors de la métamorphose, et le recrutement auront la plus grande incidence sur les taux de croissance et la taille des populations. Les estimations de l'élasticité ont été également touchées par la valeur des paramètres incertains du cycle biologique. L'élasticité des indices vitaux augmentait généralement avec l'augmentation de la probabilité de transition à l'âge 5, et l'élasticité de la probabilité de transition diminuait avec des taux de survie des larves plus élevés.

Les analyses par simulation ont été utilisées pour déterminer l'effet de la diminution des taux de survie sur la taille de la population tout en tenant compte de la dépendance à la densité. Ces renseignements sont utiles pour estimer les dommages maximaux admissibles. Il y a eu une réduction d'environ 25 % de la taille de la population avec une augmentation d'environ 5 % seulement des dommages appliqués chaque année; la population s'est effondrée avec une augmentation d'environ 25 % seulement des dommages appliqués chaque année au stade larvaire et au recrutement. 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 au stade larvaire. L'augmentation du taux d'application des dommages annuellement à deux fois par année a eu une incidence minime sur les dommages admissibles, mais il y a eu une diminution importante des répercussions des dommages lorsque ces dommages n'étaient appliqués que tous les cinq ou dix ans. Lorsque les dommages n'étaient appliqués que tous les cinq ou dix ans, la population était peu susceptible de s'effondrer, même aux niveaux les plus élevés de dommages appliqués, probablement parce que le temps de génération est de six ans pour cette population, ce qui lui permet de se rétablir entre les événements nuisibles. Comme il n'y a pas d'estimations actuelles des taux de croissance de la population, les dommages maximaux admissibles n'ont pas été estimés pour la lamproie du Nord, mais on peut appliquer l'équation 11 en utilisant les élasticités des indices vitaux, lorsque les taux de croissance de la population sont disponibles, si la population augmente ($\lambda > 1$).

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 du nombre de femelles adultes requises pour une probabilité d'extinction de 1 % sur 60 ans était d'environ 2 569 [intervalle de confiance à 95 % : 1 110, 4 950] ce qui équivaut à 10 276 [intervalle de confiance à 95 % : 4 408, 19 800] adultes si l'on suppose un rapport mâles-femelles de 3:1. Les caractéristiques incertaines du cycle biologique n'ont pas eu d'incidences sur les estimations de la PMV, probablement en raison de la façon dont le recrutement a été déterminé. La survie jusqu'au recrutement au stade larvaire a été déterminée en trouvant la valeur qui donnait une population stable, c'est-à-dire le même nombre de larves indépendamment des caractéristiques du cycle biologique. Il a été démontré que, lorsqu'il n'est pas formulé de cette manière, le risque d'extinction le plus élevé auquel sont confrontées les espèces sémelpares change en fonction du taux de développement; une métamorphose retardée entraînant une plus grande sensibilité à la survie variable des juvéniles, et une métamorphose plus précoce entraînant une plus grande sensibilité à un taux de développement

variable (Jonsson et Ebenman 2001). La simulation de la PMV ne représentait qu'environ 10 générations (60 ans) pour la lamproie du Nord. Avec des simulations plus longues (p. ex., 500 ans), certaines caractéristiques du cycle biologique, comme le taux de croissance maximal de la population et la probabilité de transition, 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. La SMVP moyenne était de 6,3 km² pour les estimations de la densité la plus faible jumelées aux plus grandes estimations de la PMV, et de 0,0026 km² pour les estimations de la densité la plus élevée jumelées aux plus petites estimations de la PMV. La plage de valeurs de SMVP présentée à la Figure 7 fournit un point de départ à partir duquel il faut travailler pour déterminer la superficie d'habitat nécessaire pour une population de la taille d'une PMV, mais il reste encore du travail à faire pour déterminer les estimations de la densité moyenne pour les populations de lamproie du Nord avant de pouvoir fournir une estimation précise.

Les tailles et les taux de croissance actuels de la population de lamproie du Nord sont inconnus; par conséquent, les temps de rétablissement ont été estimés pour une plage de tailles de population femelle de départ, de 10 % de la PMV à la PMV, et les taux de croissance de la population, de 1 au taux de croissance maximal de la population. Le temps de rétablissement moyen était de 51 ans pour les taux de croissance de la population les plus lents jumelés aux plus petites tailles initiales de population femelle, et d'un an pour les taux de croissance de la population les plus rapides jumelés aux tailles initiales les plus élevées de population femelle. La plage de temps de rétablissement indiquée à la Figure 8 fournit un point de départ à partir duquel il faut travailler, mais il reste encore du travail à faire pour déterminer les estimations de l'abondance moyenne pour les populations de lamproie du Nord avant de pouvoir fournir une estimation précise.

INCERTITUDES

Il y avait d'importantes incertitudes dans le paramétrage du modèle de population pour la lamproie du Nord. Les paramètres incertains comprenaient presque tous les aspects du recrutement, de la survie, de la probabilité de transition selon l'âge 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 lamproie du Nord, on a utilisé une gamme de valeurs potentielles, représentées par des distributions de probabilité. Cela permet de représenter l'incertitude des paramètres de la lamproie du Nord dans les simulations en donnant un éventail de résultats. L'intégration de l'incertitude paramétrique peut avoir une grande incidence sur les conclusions tirées de l'analyse de viabilité de la population (McGowan *et al.* 2011). Des résultats plus précis peuvent être extraits des simulations à mesure que des renseignements supplémentaires sur le cycle biologique de la lamproie du Nord deviennent disponibles. De plus, le manque de données sur 1) la taille et le taux de croissance actuels de la population, 2) la densité de l'espèce, 3) la disponibilité totale d'habitats convenables dans leur répartition et 4) la façon dont les menaces actuelles sont liées à la probabilité et à l'ampleur des catastrophes et à l'évolution des indices vitaux ont nui à la capacité de faire des prévisions sur les dommages admissibles, les temps de rétablissement et la SMVP.

La relation de dépendance à la densité aurait pu influencer sur les résultats du modèle. On a supposé que la dépendance à la densité suivait une relation de Beverton-Holt, qu'elle n'agissait que sur la survie au cours de la première année de vie et qu'elle était fonction de la densité des larves femelles. Il s'agissait de représenter le succès d'enfouissement des larves qui entraient comme recrues dans la population. L'hypothèse était que la dépendance à la densité aurait une incidence réduite une fois que les individus auraient trouvé un site d'enfouissement. Bien que des expériences en laboratoire aient révélé une dépendance à la densité dans les taux de

croissance des larves de lamproie, la plupart de ces expériences ont été menées à des densités considérablement plus élevées que celles prévues pour les populations de lamproie du Nord à l'étude (Dawson *et al.* 2015). Lors de l'estimation de la PMV, le facteur crucial est de savoir si la dépendance à la densité se produit et quel est son degré de force, plutôt que la façon dont elle se produit. Par exemple, Lamothe et ses collaborateurs (2021) ont découvert que le taux de croissance maximal de la population avait une incidence sur les calculs de la PMV, tandis que van der Lee et Koops (2021) ont constaté que la forme de la relation de dépendance à la densité ne l'avait pas. L'intégration de la dépendance à la densité dans l'analyse de la population permet le rétablissement de la population après d'importantes perturbations, ce qui se traduit par des estimations de la PMV considérablement plus faibles que dans les scénarios sans dépendance à la densité (comme le démontrent des études comme celles de Roberts *et al.* 2016). L'intégration de la dépendance à la densité dans d'autres paramètres du modèle, par exemple dans les probabilités de transition, pour intégrer des preuves de taux de croissance larvaire répondant à la densité (Dawson *et al.* 2015), devrait réduire les estimations de la PMV.

Les organismes sémelpares investissent toutes leurs ressources en une seule saison de reproduction, ce qui les rend très vulnérables aux fluctuations environnementales ou aux événements imprévus qui peuvent avoir une incidence négative sur le succès de cet événement de reproduction (Stearns 1976). Cependant, la nature sémelpare permet également une explosion de la reproduction qui peut tirer parti de conditions favorables lorsqu'elles surviennent, par exemple, si la reproduction est déclenchée par une combinaison d'indices environnementaux (p. ex., saumon, Quinn *et al.* 2003). Par conséquent, l'incidence de la nature sémelpare sur le risque d'extinction dépend du contexte et peut varier selon les conditions écologiques et environnementales particulières rencontrées. La réponse du succès de reproduction de la lamproie du Nord aux indices et aux fluctuations de l'environnement doit faire l'objet d'une étude plus approfondie afin d'évaluer son effet sur les tailles de la population minimale viable et les temps de rétablissement.

Bien que la lamproie du Nord ait été analysée au moyen d'une structure de population simple, il est possible qu'une structure de population plus complexe existe, ce qui pourrait avoir des répercussions sur l'estimation de la taille de la population et de la probabilité de persistance globale. Une structure de la métapopulation, comportant une migration ou une inter-reproduction entre les sous-populations, peut augmenter considérablement la persistance de la population. Toutefois, cet effet peut être réduit si les conditions environnementales stochastiques sont corrélées entre les populations (Palmqvist et Lundberg 1998, Reed 2004). S'il existe un certain niveau de structure de métapopulation de la lamproie du Nord dans le bassin versant, par exemple entre les rivières Birch et Whitemouth, la probabilité de persistance peut être plus élevée que ce qui a été estimé dans la présente étude. De plus, la lamproie du Nord a été modélisée comme étant indépendante de la lamproie argentée (*Ichthyomyzon unicuspis*), alors qu'il y a une possibilité de partage du patrimoine génétique, sans différences génétiques distinctes, entre les deux espèces (COSEPAC 2020). Cela entraînerait une modification importante de la formulation du modèle de population. Il est improbable que les deux espèces forment une seule population panmictique interféconde, et on ne pense pas qu'elles coexistent dans les rivières Birch et Whitemouth, et elles sont donc considérées comme des espèces distinctes (COSEPAC 2020).

ÉLÉMENTS

Élément 3 : Estimer les paramètres actuels ou récents du cycle biologique de la lamproie du Nord

Les paramètres du cycle biologique utilisés pour la lamproie du Nord dans le modèle de population ont été tirés de la littérature et sont principalement des paramètres généraux pour les espèces de lamproies, car il existe peu de données propres à cette espèce et à cette population. Le Tableau 1 présente un résumé des valeurs appliquées dans le modèle; une description plus détaillée des sources de données est fournie dans la section Méthodes. De nombreuses caractéristiques du cycle biologique de la lamproie du Nord doivent faire encore l'objet de recherches plus poussées et sont associées à des incertitudes qui ont été représentées au moyen de distributions de probabilités pour englober l'éventail des valeurs potentielles pour l'espèce (Tableau 1). La section Méthodes explique le processus de sélection de ces paramètres.

Élément 12 : Proposer des objectifs de rétablissement en matière d'abondance et de répartition

Les objectifs d'abondance possibles ont été déterminés à l'aide d'une analyse de viabilité de la population et d'estimations de la population minimale viable (PMV). Les simulations ont pris en compte la dépendance à la densité, la stochasticité environnementale et l'incertitude des paramètres. La probabilité de persistance a été influencée par la taille initiale de la population, avec une taille de population d'environ 9 196 adultes nécessaire pour atteindre une probabilité d'extinction de 1 % sur 60 ans, compte tenu d'un rapport mâles-femelles de 3:1.

Élément 14 : Présenter un avis indiquant dans quelle mesure la superficie d'habitat convenable répond aux besoins de l'espèce, tant à l'heure actuelle que lorsque l'espèce aura atteint les objectifs de rétablissement indiqués à l'élément 12

Les zones mouillées se trouvant actuellement dans l'aire de répartition de la lamproie du Nord sont d'environ 0,7 km² dans la rivière Birch et d'environ 3,4 km² dans la rivière Whitemouth; on connaît mal la proportion de cet habitat qui convient à la lamproie du Nord. La densité de la lamproie du Nord dans un habitat convenable est inconnue. La Figure 7 peut être utilisée pour déterminer la zone requise pour soutenir la PMV (c.-à-d., la SMVP) pour une vaste gamme de densités de la lamproie du Nord. Il est important de souligner que l'estimation de la SMVP ne tient compte que de la superficie d'habitat nécessaire pour soutenir une population de la taille d'une PMV et ne tient pas compte d'autres facteurs qui peuvent avoir une incidence sur la persistance de la population.

Élément 15 : Évaluer la probabilité que les objectifs possibles de rétablissement puissent être atteints selon les paramètres actuels de la dynamique des populations et la manière dont 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)

À l'heure actuelle, il n'existe aucune estimation de la taille de la population ou du taux de croissance de ces populations de lamproie du Nord. Néanmoins, des simulations ont été effectuées pour déterminer le temps moyen de rétablissement pour atteindre la population minimale viable (PMV) en utilisant diverses tailles de population de départ et des taux de croissance positifs. Les résultats laissent penser qu'il faudrait en moyenne quatre ans pour

atteindre la PMV. Cependant, les temps de rétablissement réels fondés sur les résultats de la simulation dépendent de la taille initiale de la population et du taux de croissance, allant jusqu'à une moyenne de 51 ans pour les plus faibles taux de croissance de la population et tailles initiales.

Élément 19 : Estimer la diminution prévue du taux de mortalité pour chaque mesure d'atténuation et activité de rechange de l'élément 16, et 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 lamproie du Nord.

Élément 20 : Projeter la trajectoire attendue des populations (et les incertitudes) sur une période raisonnable sur le plan scientifique et jusqu'au moment où seront atteints les objectifs de rétablissement, en fonction des taux de mortalité et de productivité en rapport avec les mesures particulières de l'élément 19 désignées aux fins d'examen. Inclure les objectifs qui présentent la plus forte probabilité de survie et de rétablissement pour des valeurs de paramètres réalistes sur le plan biologique

Les taux de croissance et la taille de la population de lamproie du Nord sont inconnus; par conséquent, je n'ai pas été en mesure de fournir les trajectoires prévues pour cette population.

Élément 21 : Recommander des valeurs pour les paramètres liés à la productivité des populations et aux taux de mortalité initiaux et, au besoin, des éléments précis relatifs aux modèles des populations qui seraient requis pour étudier des scénarios supplémentaires dans le cadre de l'évaluation des répercussions économiques, sociales et culturelles visant à appuyer le processus d'inscription

Les valeurs des paramètres intégrées dans les modèles de population reposent sur les meilleures données disponibles pour la lamproie du Nord et devraient être utilisées pour toute future modélisation de la population. Les détails concernant la manière dont les paramètres ont été estimés sont présentés à la section Méthodes du présent rapport.

Élément 22 : Évaluer la valeur maximale des taux de mortalité et de destruction de l'habitat anthropiques que l'espèce peut subir sans risque pour sa survie ou son rétablissement

Nous avons évalué les répercussions des dommages anthropiques pour la lamproie du Nord au moyen d'une analyse de l'élasticité déterministe et de simulations du modèle. Le stade larvaire s'est révélé très sensible aux perturbations, une augmentation d'environ 6 % du taux de mortalité annuelle des larves entraînant tout de même une réduction de 25 % de la taille de la population. L'augmentation requise des taux de mortalité des larves a grimpé à environ 10 % avec des dommages aux deux ans, à environ 30 % avec des dommages aux cinq ans et à environ 45 % avec des dommages aux dix ans, pour la même diminution de 25 % de la taille de la population. Lorsque des dommages se produisaient tous les un à deux ans, la population de lamproie du Nord avait tendance à être nulle à des augmentations des taux de mortalité des larves d'environ 35 à 50 %. Cependant, lorsque des dommages se produisaient tous les 5 ou 10 ans, ce qui est tout juste inférieur ou égal au double du temps de génération de la lamproie du Nord, les populations étaient peu susceptibles de s'effondrer.

En revanche, les dommages au recrutement avaient moins d'incidence sur la taille de la population s'ils se produisaient rarement et n'ont donné lieu à une tendance de population nulle que s'ils étaient appliqués annuellement. Une réduction de 25 % de la taille de la population a été observée, avec des augmentations des taux de mortalité d'environ 20 % et d'environ 35 % appliquées au recrutement tous les uns ou deux ans, respectivement.

Si les populations ont un taux de croissance inférieur à un, l'espèce ne peut subir aucun niveau de mortalité et de destruction de l'habitat d'origine humaine sans mettre en péril sa survie ou son rétablissement.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Caswell, H. 2000. Matrix population models. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 746 p.
- COSEPAC. 2020. [Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur la lamproie du Nord \(*Ichthyomyzon fossor*\) \(populations des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent et populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson\) et la lamproie argentée \(*Ichthyomyzon unicuspis*\) \(populations des Grands Lacs et du haut Saint-Laurent, populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson et populations du sud de la baie d'Hudson et de la baie James\) au Canada](#). Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, xxix + 173 p.
- Dawson, H.A., Quintella, B.R., Almeida, P.R., Treble, A.J., and Jolley, J.C. 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys. *In* Lampreys: Biology, Conservation and Control, Volume 1. Edited by M.F. Docker. Springer, Dordrecht, Netherlands. pp. 75–137.
- Docker, M.F., Beamish, F.W.H., Yasmin, T., Bryan, M.B., and Khan, A. 2019. The lamprey gonad. *In* Lampreys: Biology, Conservation and Control, Volume 2. Edited by M.F. Docker. Springer, Dordrecht, Netherlands. pp. 1–186.
- Howe, E.A., Marsden, J.E., Donovan, T.M., and Lamberson, R.H. 2012. A life cycle approach to modelling sea lamprey population dynamics in Lake Champlain basin to evaluate alternative control strategies. *J. Great Lakes Res.* 38(Supplement 1): 101–114.
- Johnson, N.S., Swink, W.D., Brenden, T.O., Slade, J.W., Steeves, T.B., Fodale, M.F., and Jones, M.L. 2014. Survival and metamorphosis of low-density populations of larval Sea Lampreys (*Petromyzon marinus*) in streams following lampricide treatment. *J. Great Lakes Res.* 40(1): 155–163.
- Jonsson, A. and Ebenman, B. 2001. Are certain life histories particularly prone to local extinction? *J. Theor. Biol.* 209(4): 445–463.
- Kelso, J.R.M., and Todd, P.R. 1993. Instream size segregation and density of *Geotria australis* ammocoetes in two New Zealand streams. *Ecol. Freshw. Fish* 2(3): 108–115.
- 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.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241(4872): 1455–1469.
- 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.
- Morman, R.H. 1979. Distribution and ecology of lampreys in the Lower Peninsula of Michigan, 1957-75. Great Lakes Fishery Commission Technical Report No. 33: 49 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.
- 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.
- Palmqvist, E., and Lundberg, P. 1998. Population extinctions in correlated environments. *OIKOS* 83(2): 359–367.
- Quinn, T. P., Unwin, M.J., Kinnison, M.T., and Cunjak, R.A. 2003. Natural selection and the evolution of reproductive timing in fishes. *In* The importance of species: Perspectives on expendability and triage. Edited by P.M. Kareiva and S.A. Levin. Princeton University Press, Princeton, NJ. pp. 163–179.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reed, D.H. 2004. Extinction risk in fragmented habitats. *Anim. Conserv.* 7(2): 181–191.
- 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.
- Roberts, J.H., Angermeier, P.L., and Anderson, G.B. 2016. Population viability analysis for endangered Roanoke Logperch. *J. Fish Wildl. Manag.* 7(1): 46–64.
- Slade, J.W., Adams, J.V., Christie, G.C., Cuddy, D.W., Fodale, M.F., Heinrich, J.W., Quinlan, H.R., Weise, J.G., Weisser, J.W., and Young, R.J. 2003. Techniques and methods for estimating abundance of larval and metamorphosed sea lampreys in Great Lakes tributaries, 1995 to 2001. *J. Great Lakes Res.* 29 (Supplement 1): 137–151.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31(2): 131–134.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51(1): 3–47.
- 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.
- Vélez-Espino, L.A., and Koops, M.A. 2009. Quantifying allowable harm in species at risk: Application to the Laurentian Black Redhorse (*Moxostoma duquesnei*). *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 19(6): 676–688.
- Vélez-Espino, L.A., and Koops, M.A. 2012. Capacity for increase, compensatory reserves, and catastrophes as determinants of minimum viable population in freshwater fishes. *Ecol. Modell.* 247: 319–326.
- Vélez-Espino, L.A., McLaughlin, R.L., and Pratt, T.C. 2008. Management inferences from a demographic analysis of Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*) in the Laurentian Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65(2): 227–244.
- Vélez-Espino, L.A., Randall, R.G., and Koops, M.A. 2010. [Quantifying habitat requirements of four freshwater species at risk in Canada: Northern Madtom, Spotted Gar, Lake Chubsucker, and Pugnose Shiner](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2009/115. iv + 21 p.
-

Weise, J.G., and Pajos, T.A. 1998. Intraspecific competition between larval Sea Lamprey year-classes as Salem Creek was recolonized, 1990–1994, after a lampricide application. *N. Am. J. Fish. Manag.* 18(3): 561–568.