

Service de la faune aquatique (SFA)

Analyse de viabilité de populations de saumon atlantique
(*Salmo salar*) : premiers développements de l'approche au
Québec

Par

Friso Palstra
et
Mélanie Dionne

Pour le
Ministère des Ressources naturelles et de la Faune
Secteur Faune

Mars 2011

Production

Friso Palstra¹
Mélanie Dionne²

¹Centre national de la recherche scientifique
150-154 Rue du Faubourg Saint Martin
Centre des Récollets
75010 Paris
France
Tel +33 01 53 26 21 3

²Ministère des Ressources naturelles et de la Faune
Direction de l’expertise sur la faune et ses habitats
Service de la faune aquatique
880, chemin Sainte-Foy, 2^e étage
Québec (Québec) G1S 4X4
Téléphone : (418) 627-8694 poste 7487
Télécopieur : (418) 646-6863
melanie.dionne@mrnf.gouv.qc.ca

Référence à citer :

PALSTRA, F. et M. DIONNE. 2011. *Analyse de la viabilité de populations de saumon atlantique (Salmo salar) : premiers développement de l’approche au Québec*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l’expertise sur la faune et ses habitats, Service de la faune aquatique, 101 p.

Table des matières

1	Résumé.....	6
2	Introduction.....	7
2.1	Dynamique des populations chez les espèces en déclin	7
2.2	Taille effective d'une population (N_e)	8
2.3	Exemples d'analyses de viabilité de populations.....	9
2.4	Objectifs du projet.....	10
3	Matériel et méthodes.....	11
3.1	Méthodologie des AVP.....	11
3.2	RAMAS Metapop	13
3.3	Systèmes d'étude	13
3.4	Définition du cycle de vie	14
3.5	Estimation des paramètres biodémographiques et de leurs variances	15
3.5.1	Survie des juvéniles	16
3.5.2	Taux de survie en mer.....	18
3.5.3	Changements temporels de la survie en mer.....	20
3.5.4	Itéroparité.....	21
3.5.5	Liaisons entre les taux de survie	21
3.6	Fécondité.....	21
3.7	Système de reproduction.....	23
3.8	Densité dépendance	24

3.9	Définition d'une fonction de densité dépendance spécifique au saumon atlantique	26
3.10	Données utilisées pour le scénario de base et validation du modèle de Ricker	27
3.11	Modélisation des Femelles Seulement ou des Deux Sexes	28
3.12	Analyse de sensibilité du modèle de Ricker	29
3.13	Scénarios de simulation testés	30
3.14	Impacts d'une diminution de la survie en mer et de la pêche récréative sur la persistance des populations.....	30
3.15	Simulations démographiques de taille effective de population (N_e).....	31
4	Résultats.....	35
4.1	Analyse des matrices de stades de vie	35
4.2	Validation du modèle de Ricker à l'aide du scénario de base	35
4.3	Comparaison des modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes	36
4.4	Analyse de sensibilité	37
4.4.1	Taux d'accroissement maximal $R_{\max}$ et persistance de la population.....	37
4.5	Scénarios de simulation	38
4.5.1	Survie en mer et persistance des populations	38
4.5.2	Taille effective de population et persistance des populations.....	38
4.5.3	Scénarios de taille effective de population lorsque les deux sexes sont modélisés	42
5	Discussion.....	43
5.1	Défis associés à la modélisation de la densité dépendance.....	43

5.2	Estimations et variances des paramètres biodémographiques	45
5.3	Incorporation des tacons précoces comme stratégie de reproduction.....	45
5.4	Catastrophes	46
5.5	Conséquences de la migration	47
5.6	Incertitudes associées aux calculs de fécondité réalisée	47
5.7	Implications des simulations avec différents N_e pour le suivi génétique.....	48
5.8	Facteurs déterministes affectant la persistance d’une population : conditions environnementales changeantes.....	51
5.9	Conclusion générale.....	51
6	Remerciements.....	53
7	Références.....	54
8	Tableaux et Figures.....	63
9	Annexe	98

1 Résumé

Depuis les dernières décennies, un important déclin a été observé chez le saumon atlantique sur toute son aire de répartition dû à une multitude de facteurs. Dans ce contexte, le développement d'outils prédictifs pour orienter la gestion et la conservation des populations représente une priorité. Parmi ceux-ci, les analyses de viabilité de population (AVP) permettent d'effectuer des prédictions sur la probabilité d'extinction d'une population, ou d'une espèce, sur une période de temps donnée dans le futur, en fonction de différents facteurs environnementaux, démographiques et génétiques. Nous avons donc développé l'approche d'AVP pour les populations de saumon atlantique du Québec basé sur deux rivières témoins qui ont fait l'objet d'un important suivi démographique, soit les rivières Saint-Jean et de la Trinité. Différents scénarios de survie en mer, d'intensité d'exploitation et de taille effective de populations ont été testés afin d'évaluer leur influence respective sur la persistance et le risque d'extinction de ces populations. Les résultats montrent qu'une diminution de la survie en mer entraîne une augmentation du risque d'extinction des populations. Un taux d'exploitation plus élevé mène également à un plus grand risque d'extinction, mais uniquement lorsque le taux de survie en mer est faible. De façon générale, les analyses de modélisation montrent qu'une diminution de la taille effective des populations entraîne une augmentation du risque d'extinction. Toutefois, l'influence de la consanguinité sur les populations demeure à approfondir. Ce projet représente une première tentative pour quantifier l'importance de la variabilité environnementale, démographique et génétique sur la persistance des populations de saumon atlantique au Québec. Bien que plusieurs défis analytiques demeurent, ce projet permet d'illustrer la complexité, mais aussi l'utilité et la valeur pratique des analyses de viabilité de populations pour la conservation et la gestion prédictive du saumon atlantique au Québec.

2 Introduction

2.1 Dynamique des populations chez les espèces en déclin

La biodiversité globale est affectée par une multitude de menaces qui mènent plusieurs espèces à devenir un sujet de préoccupation en termes de conservation. Ainsi, savoir prédire l'habileté des espèces à se rétablir et persister dans le temps devient souvent un besoin urgent, et doit idéalement être effectué *de pair* avec l'identification et la quantification des principales menaces à la persistance des espèces et de leurs populations. Ce dernier aspect est la base fondamentale derrière le concept des analyses de viabilité de populations (AVP). L'AVP consiste à faire des prédictions sur la probabilité d'extinction d'une population, ou d'une espèce, pour une période de temps donnée dans le futur (Beissinger & McCullough 2002). Les AVP peuvent prendre différentes formes, allant de simples extrapolations des tendances d'abondance actuelles (ex. Ricker 1954, Beverton & Holt 1957, Dennis et *al.* 1991), à des modèles complexes basés sur les traits d'histoire de vie spécifiques des espèces à l'étude (Beissinger & McCullough 2002). Les modèles d'AVP évaluent l'impact de différentes forces stochastiques et déterministes sur la persistance d'une population. Celles-ci seront brièvement décrites ci-dessous.

Le déclin d'une espèce peut être entraîné par plusieurs facteurs, qui sont typiquement divisés en composantes déterministes et stochastiques. La surexploitation, la perte d'habitat et la pollution qui sont des facteurs déterministes, sont toutes des causes fréquemment invoquées pour expliquer le déclin des espèces. Une fois les populations réduites dû aux effets de facteurs déterministes, elles deviennent souvent plus sensibles à des forces additionnelles qui sont intrinsèques à la dynamique des populations et sont de nature typiquement *stochastiques*, ou *aléatoires*. Ces processus aléatoires ont habituellement un faible impact lorsque les espèces sont abondantes et répandues, mais deviennent importants chez les populations isolées et de petites tailles. Plusieurs événements du cycle de vie d'une espèce, comme la naissance, la mort et la migration sont essentiellement des phénomènes stochastiques similaires à des événements d'échantillonnage aléatoire. Par conséquent, lorsque les populations sont abondantes, la fréquence de ces événements est élevée et entraînera les populations vers les valeurs moyennes attendues des caractéristiques de la population. Cependant, lorsque les populations deviennent très petites, ces populations commenceront à dévier des valeurs moyennes attendues uniquement

dues aux chances aléatoires associées à un nombre limité d'événements démographiques. Ces processus stochastiques peuvent conduire une population vers l'extinction (ex. Lande 1988), puisque l'effet à long terme de ces déviations par rapport aux valeurs moyennes des paramètres biodémographiques est une diminution du taux d'accroissement de la population.

Les facteurs stochastiques sont communément divisés en composantes démographiques, environnementales et génétiques. La stochasticité démographique représente les fluctuations aléatoires des paramètres biodémographiques (c'est-à-dire des taux de survie et de fécondité) d'une population même lorsque les probabilités moyennes de ces événements démographiques demeurent constantes. La stochasticité environnementale représente les fluctuations de la moyenne des paramètres biodémographiques dues à des fluctuations de l'environnement. La stochasticité environnementale agit de façon additive à la stochasticité démographique, mais opère indépendamment de la taille d'une population. Les catastrophes naturelles représentent la forme la plus extrême de variabilité environnementale, mais sont généralement analysées séparément de celle-ci. Finalement, la stochasticité génétique représente les fluctuations des paramètres biodémographiques dues aux composantes génétiques d'une population.

2.2 Taille effective d'une population (N_e)

La stochasticité génétique, ou dérive génétique (changement dans la fréquence des allèles dû à la chance), est plus répandue dans les petites populations, bien qu'elle ne dépende pas de la taille d'une population (N), mais plutôt de la taille effective d'une population (N_e) (Wright 1931). La taille effective d'une population peut être définie comme la taille d'une population théoriquement idéale (ex. taille de population constante, reproduction aléatoire, sex-ratio égal, variance du succès de reproduction similaire entre les individus), qui perd de la variance génétique et accumule de la consanguinité au même rythme que la population sous considération. Puisque les populations naturelles ne sont jamais idéales sur le plan de la génétique des populations, la taille effective d'une population est généralement beaucoup plus petite que la taille de la population. Les observations empiriques suggèrent que le ratio de N_e par rapport à la taille de la population est d'environ 0,11 (Frankham 1995, Palstra & Ruzzante 2008), et que les principaux facteurs associés à cette réduction sont la variance du succès de reproduction entre les individus et les fluctuations temporelles de la taille des populations. Une faible valeur de N_e est

associée aux effets délétères de la dépression de consanguinité à court terme et à une diminution de l'adaptation locale à plus long terme, ce qui entraîne dans les deux cas des conséquences négatives sur la persistance des populations (ex. Newman & Pilson 1997, Saccheri et al. 1998, Nieminen et al. 2001, Frankham et al. 2002). Considérant l'importance de la génétique dans la persistance des populations, N_e est de plus en plus considéré comme étant un paramètre d'importance en gestion et en conservation (ex. Schwartz et al. 2007, Palstra & Ruzzante 2008). Au Québec, des efforts sont actuellement mis de l'avant afin de mettre en place un programme de suivi génétique de populations de saumon atlantique afin d'évaluer l'état et la probabilité de persistance de ces populations selon leurs caractéristiques de taille et d'historique d'ensemencement. Un des principaux objectifs de ce projet est d'ailleurs d'évaluer, par modélisation, les conséquences d'une faible taille effective sur la persistance des populations de saumon atlantique dans un contexte de stochasticité démographique et environnementale, en utilisant une approche d'analyse de viabilité des populations.

2.3 Exemples d'analyses de viabilité de populations

Les applications des AVP pour la gestion et la conservation sont multiples. Par exemple, Spromberg & Johnson (2008) ont utilisé une approche d'AVP pour mesurer l'impact de contaminants sur la viabilité des populations de saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) de la rivière Columbia. Des analyses de viabilité de populations ont aussi été effectuées pour évaluer les impacts de la qualité (Zabel et al. 2006, Newbold & Siikimaki 2009) et de la stabilité (Vincenzi et al. 2008) des habitats d'eau douce sur la viabilité de populations de salmonidés. Ces modèles permettent également de prédire la viabilité future d'une population dans un contexte de conditions environnementales changeantes. Par exemple, Ratner et al. (1997) ont déterminé que, suivant les conditions actuelles, des changements importants dans la persistance des populations de saumon chinook seraient observés au courant des 100 prochaines années. En modélisant une diminution de la qualité des habitats, ils ont observé une forte probabilité d'extinction au courant de cette période.

Dans les dernières années, ces modèles ont aussi été appliqués au saumon atlantique (*Salmo salar*) (Trzcinski et al. 2004, Legault 2004, Legault 2005, Gibson et al. 2008, Gibson et al. 2009). Par exemple, Legault (2004, 2005) a développé un modèle d'AVP pour les populations

menacées de saumon atlantique du Maine, afin d'évaluer les niveaux d'abondance associés au rétablissement de ces populations. Dans un autre contexte, Gibson et *al.* (2008) ont utilisé une approche d'AVP pour modéliser la viabilité des populations en danger de saumon atlantique de l'intérieur de la baie de Fundy. Leur modèle prédit une probabilité d'extinctions locales élevée dans les conditions environnementales actuelles. Ces prédictions étaient plus positives lorsque les populations simulées étaient soumises à un programme de reproduction assistée à l'aide d'une approche génétique. En conclusion, les analyses de viabilité de populations ont plusieurs applications concrètes permettant aux gestionnaires de la conservation d'évaluer les conséquences de différentes stratégies de gestion avant leur mise en œuvre.

Néanmoins, les AVP demeurent un type de modélisation dont la fiabilité des prédictions dépend grandement de la qualité des données entrées dans le modèle. Également, comme plusieurs incertitudes inhérentes aux approches de modélisation demeurent toujours, les résultats des AVP devraient être considérés comme un indicateur parmi d'autres. Cependant, les AVP représentent un outil particulièrement utile pour déterminer l'impact de différentes actions de gestion (ex. Akçakaya & Gulve 2000), pour identifier les stades de vie critiques du cycle de vie d'une espèce ou pour identifier les domaines de recherche où une meilleure connaissance de la biologie d'une espèce est requise. Les AVP peuvent être effectuées de différentes façons. D'une part, les logiciels spécialisés, tels que RAMAS (Akçakaya 2005) et VORTEX (Lacy et *al.* 2005), ont été largement utilisés. D'autre part, des modèles d'histoire de vie spécifiques ont été explicitement développés sur la base de la biologie des espèces d'intérêt (Nickelson & Lawson 1998, Reed et *al.* 2002). La première approche offre l'avantage d'être facile d'utilisation, spécialement lorsque l'information disponible est limitée. La seconde approche peut être plus précise et exacte, mais nécessite un niveau d'information plus détaillé sur le cycle de vie et la démographie de l'espèce. Chez les salmonidés, les deux types d'approches ont été utilisés, avec une prédominance pour les modèles d'histoire de vie spécifiques.

2.4 Objectifs du projet

Depuis les dernières décennies, le saumon atlantique a subi un important déclin partout sur son aire de distribution mondiale dû à une multitude de facteurs (Parrish et *al.* 1998, WWF 2001). À plusieurs endroits, l'espèce est actuellement en voie de disparition (WWF 2001). Ce statut de

conservation nécessite l'élaboration de stratégies de gestion efficaces qui se concentrent sur différents aspects de la biologie de l'espèce et qui aident à atténuer les effets des menaces anthropiques, ou autres, sur la persistance des populations. Dans le cadre de ce projet, nous avons développé des analyses de viabilité de populations à l'aide du logiciel RAMAS pour des populations de saumon atlantique au Québec ayant fait l'objet d'un important suivi démographique et du cycle de vie (Caron et *al.* 1999, Fournier & Cauchon 2009, MRNF 2010). Le logiciel VORTEX a été initialement exploré, mais les analyses suggèrent que son approche ne permet pas de modéliser adéquatement la complexité du cycle de vie du saumon atlantique, et son utilisation a donc été abandonnée (voir le rapport d'avancement précédent pour plus de détails sur le logiciel VORTEX). Pour plusieurs rivières du Québec, des données génétiques ont été utilisées pour estimer la taille effective des populations, N_e (Dionne et *al.* 2007, M. Dionne données non publiées), et ce paramètre est maintenant pris en compte dans un programme de suivi génétique pour évaluer les risques associés à la gestion des populations de petite taille. L'AVP appliquée dans le cadre de ce projet souhaite fournir une dimension complémentaire et contrastante face au risque d'extinction provenant de facteurs génétiques mesurés par N_e . Ce projet vise également à évaluer les risques d'extinction de ces populations en fonction de taux de survie et d'exploitation variables, et représente les premières étapes de développement de telles analyses pour les populations de saumon atlantique au Québec.

3 Matériel et méthodes

3.1 Méthodologie des AVP

Les analyses de viabilité de populations impliquent la construction d'un modèle de cycle de vie basé sur les paramètres biodémographiques d'une population (principalement la survie, la fécondité et la dispersion) et leurs distributions de probabilité. Ces distributions reflètent principalement la variance des paramètres biodémographiques due à la variabilité environnementale, où cette variabilité est considérée comme un aspect intrinsèque de l'habitat de cette population. Lorsque les paramètres biodémographiques varient avec l'âge, c'est-à-dire lorsque les espèces sont structurées en fonction de l'âge (classes d'âge), la façon la plus appropriée de décrire ces paramètres prend la forme d'une matrice de Leslie (Leslie 1945, Caswell 2001) (Figure 1). La matrice de Leslie est une représentation mathématique et visuelle

des paramètres biodémographiques d'une population et peut être utilisée pour projeter une population dans le futur en multipliant les différentes classes d'âge avec un vecteur d'abondances de population. Il est à noter que les matrices de Leslie peuvent être basées sur des recensements pré- ou post-reproduction, c'est-à-dire sur des observations d'abondance qui ont été effectuées avant ou après l'événement de reproduction. Considérant que les populations de saumon atlantique sont généralement dénombrées lors de leur montaison estivale avant la reproduction, les matrices de Leslie utilisées dans ce projet correspondent à un recensement pré-reproduction (Figure 1, voir guide d'utilisation de RAMAS Metapop pour plus de détails : Akçakaya, 2005).

En absence de variabilité environnementale ou de densité dépendance, les populations atteignent généralement une distribution d'âge stable, où les abondances progressent à un rythme constant et exponentiel (la valeur propre de la matrice λ , correspondant au taux d'accroissement intrinsèque de la population). Dans ces conditions, on observe une croissance (ou un déclin) exponentielle de la population. Cependant, puisque les ressources sont toujours limitantes en nature (densité dépendance) et que la variabilité environnementale modifiera les paramètres biodémographiques dans le temps, les populations ne présenteront pas une croissance exponentielle. Dans une situation où la variabilité environnementale est très importante, une distribution stable de la population peut même ne pas être atteinte. Les effets de densité dépendance seront observés à partir d'un certain point lorsque les paramètres biodémographiques d'une population varient en fonction de l'abondance de la population. Avec le temps, la population tendra à fluctuer autour d'une taille plus ou moins stable, appelée la capacité de support (K), soit l'abondance moyenne où une population se remplace elle-même. Puisque la densité dépendance affecte les paramètres biodémographiques d'une population, il est nécessaire de l'intégrer aux modèles d'AVP. Les niveaux de stochasticité démographique et environnementale sont ensuite définis comme des distributions d'échantillonnage, qui indiquent les frontières à l'intérieur desquelles les paramètres biodémographiques varient pendant la période de simulation. La première étape dans les AVP consiste donc en la spécification d'un modèle de cycle de vie. La seconde étape est l'intégration des paramètres biodémographiques dans ce modèle. Ensuite, les variances environnementales associées aux taux de survie et de fécondité doivent être estimées. Finalement, un modèle de densité dépendance spécifique doit être spécifié pour la simulation de populations. Ces quatre éléments seront discutés plus en détail

ci-dessous, mais d'abord, le logiciel utilisé et les populations étudiées pour ces AVP seront brièvement introduits.

3.2 RAMAS Metapop

Toutes les simulations réalisées dans le cadre de ce projet ont été effectuées à l'aide de RAMAS Metapop, un logiciel qui permet de construire des modèles stochastiques pour prédire la persistance d'une population pour une période de temps donnée dans le futur. Le logiciel utilise les matrices de Leslie pour projeter une population dans le temps, en soumettant tous les individus des différentes classes d'âge à la même variance des conditions environnementales affectant les paramètres biodémographiques. Il permet de modéliser les sexes séparément, de façon combinée, ou de considérer la dynamique d'une population basée sur un seul sexe, plus fréquemment les femelles. Il est également possible de modéliser la dépression de consanguinité à l'intérieur d'une population, mais jusqu'à une certaine limite, puisque le logiciel ne permet pas la modélisation au niveau individuel (voir plus bas).

Les AVP font des prédictions sur la persistance d'une population jusqu'à un moment donné dans le futur. Cette période correspond à la durée de la simulation. Dans le cas présent, les unités de simulation représentent des années, au cours desquelles les populations sont projetées à l'année suivante selon les matrices de paramètres biodémographiques et d'effets stochastiques. Pour toutes les simulations, la durée a été déterminée à 200 ans (correspondant à 200 unités), puisque cet horizon de temps est généralement considéré comme approprié pour observer des événements d'extinction aléatoires (Allendorf & Ryman 2002) (voir les annexes de Akçakaya (2005) pour une description de l'entrée des paramètres étape par étape dans RAMAS Metapop).

3.3 Systèmes d'étude

Considérant la richesse des données démographiques, environnementales et génétiques, deux rivières du Québec ont été choisies pour les analyses d'AVP de ce projet. Les informations sur ces deux rivières sont détaillées dans Fournier & Cauchon (2009), mais sont brièvement reprises ci-dessous. La rivière Saint-Jean (48°46'08"N, 64°26'51"O) est la plus grande des deux rivières modélisées dans le cadre de ce projet. Située à l'extrémité est de la Gaspésie, elle draine un bassin de 1 134 km² et la longueur de son cours principal, depuis sa source jusqu'à son estuaire,

est de 115 km. La superficie totale de la rivière utilisable pour l'élevage des juvéniles est de 2,3 millions m². D'après Caron et *al.* (1999), le seuil de conservation est de 1,88 million d'œufs et le seuil de remplacement est de 4,65 millions d'œufs pour cette rivière, ce qui représente un estimé de la capacité de support pour cette rivière. Les retours annuels de saumons anadromes sont suivis depuis 1984, et ont varié d'un minimum de 791 reproducteurs en 2000 à un maximum de 2 373 en 1988. Le nombre de saumoneaux dans cette rivière est suivi depuis 1989 et a varié de 50 993 individus en 2000 à 135 560 en 2007.

La rivière de la Trinité (49°25'05"N, 67°18'16"O) est située sur la rive nord du fleuve Saint-Laurent, à mi-chemin entre les villes de Baie-Comeau et de Sept-Îles. Cette rivière draine un bassin de 562 km², soit environ la moitié de la taille de celui de la Saint-Jean. La longueur de son cours principal est de 80 km, mais le saumon fréquente uniquement les premiers 70 km. Caron et *al.* (1999) ont estimé que le seuil de conservation est de 1,63 million d'œufs et le seuil de remplacement est de 3,75 millions d'œufs dans cette rivière. Les retours annuels de saumons anadromes sont suivis depuis 1984 et ont varié entre 287 individus en 2001 et 2 449 individus en 1988. Cependant, contrairement à la rivière Saint-Jean, un important déclin de l'abondance dans cette rivière a été observé au début des années 1990 et les niveaux d'abondance sont demeurés plus bas comparativement aux abondances enregistrées dans les années 1980 (Dionne et *al.*, *en préparation*). Le nombre de saumoneaux est enregistré depuis 1984 et a varié de 28 962 individus en 1998 à 96 545 individus en 1986.

3.4 Définition du cycle de vie

La première étape d'une AVP est de définir un modèle de cycle de vie des populations qui est suffisamment détaillé et réaliste. Cependant, le cycle de vie du saumon atlantique est très variable, et comporte plusieurs stades de vie (Hutchings & Jones 1998, Fleming 1996, Fleming & Reynolds 2004). Par ailleurs, le moment de transition entre certains de ces stades de vie est variable, ce qui semble être le reflet de la grande plasticité phénotypique observée pour plusieurs traits chez les salmonidés, comme la croissance (Hutchings 2004). Par exemple, les saumons du Québec peuvent devenir des saumoneaux après 2 à 5 ans en eau douce et passer entre 1 et 3 années en mer par la suite. Néanmoins, certaines généralités s'appliquent aux deux rivières témoins du Québec : la majorité des madeleineaux (1SW) sont des mâles, tandis que la majorité

des dibermarins (2SW) et des tribermarins (3SW) sont des femelles (Dionne et *al.*, en préparation). Ces simplifications du cycle de vie ont été utilisées pour générer un modèle de cycle de vie général pour ces rivières.

Le modèle général de cycle de vie utilisé se définit comme suit (voir Figure 2 pour une représentation schématique). Les œufs sont pondus pendant la période de reproduction à l'automne et les alevins vésiculés émergent au printemps suivant, pour devenir des alevins non vésiculés au courant de l'été (considérés comme des 0+). Les juvéniles passeront les trois années suivantes en eau douce en tant que tacons, avant de devenir des saumoneaux à l'âge 3+ (correspond à environ 70% des saumoneaux des rivières témoins, Fournier & Cauchon 2009). Les saumoneaux femelles passeront deux ans en mer avant de revenir en eau douce pour se reproduire en tant que dibermarins d'âge 5+. Pour les modélisations incluant les mâles, nous avons considéré que les mâles deviennent aussi saumoneaux à l'âge 3+, mais qu'ils ne passent ensuite qu'une seule année en mer avant de revenir en eau douce pour se reproduire en tant que madeleineaux d'âge 4+. Un certain pourcentage des mâles et des femelles anadromes survit à la reproduction et se reproduit une deuxième année (considérée comme étant l'année suivante), signifiant que les reproducteurs multiples correspondent à des mâles d'âge 5+ et des femelles d'âge 6+. Dans tous les scénarios, la maturation précoce des tacons a été ignorée. Bien que cette tactique peut et a déjà été modélisée dans le passé (ex. Palstra et *al.* 2009), les informations disponibles sur son occurrence dans les rivières témoins sont insuffisantes.

3.5 Estimation des paramètres biodémographiques et de leurs variances

La prochaine étape dans l'AVP consiste à obtenir des estimations biologiquement réalistes des paramètres biodémographiques (survie et fécondité annuelles) qui pourraient être applicables aux rivières témoins. Les estimés de variance environnementale associées à ces paramètres doivent également être obtenues, puisque qu'ils représentent une composante centrale des AVP. Des estimés de variance environnementale associées à la survie et la fécondité peuvent généralement être obtenus à partir de séries de données temporelles. Cependant, la variance interannuelle des paramètres biodémographiques contient aussi fréquemment une composante de stochasticité démographique. Cette source de variance peut soit être considérée comme peu importante (c'est-à-dire que la population est assez grande pour que la stochasticité démographique soit ignorée)

ou être systématiquement corrigée dans le calcul de variance environnementale. Puisque la quantité des données disponibles variait en fonction des paramètres biodémographiques, les deux approches ont été prises en considération dans le calcul des moyennes et des variances de survie et de fécondité (voir l'explication ci-dessous). Les deux rivières témoins sont généralement bien caractérisées pour plusieurs aspects démographiques et écologiques (ex. MRNF 2010, Fournier & Cauchon 2009) et cette information a été incorporée dans les modèles d'AVP dans la mesure du possible. Lorsque des informations spécifiques n'étaient pas disponibles, une revue de littérature exhaustive a été effectuée afin d'obtenir des données sur les paramètres d'intérêt.

3.5.1 *Survie des juvéniles*

Une revue de littérature a été effectuée pour estimer le taux de survie annuel en eau douce du saumon atlantique. Seuls les estimés de survie de poissons d'origine sauvage ont été inclus, car les poissons d'élevage présentent souvent des taux de survie réduits par rapport aux poissons sauvages (ex. Araki et al. 2007). D'autre part, certaines études ont été exclues, car elles ont été menées dans des zones trop éloignées par rapport aux rivières à l'étude. Nous avons considéré les estimés de taux de survie brutes, contrairement à Legault (2005) qui a plutôt standardisé les taux de survie à l'intérieur d'un intervalle de temps commun et défini. Cette décision est basée sur le fait que la période de temps au cours de laquelle la survie est mesurée dans les études empiriques inclut généralement la période hivernale, pendant laquelle l'essentiel de la mortalité annuelle est habituellement observée.

Le taux de survie moyen de l'œuf à l'alevin vésiculé a été estimé à 0,244 (Elson 1957, Jordan & Beland 1981, Cunjak et al. 1998) (Tableau 1) et le taux de survie de l'alevin vésiculé à l'alevin non vésiculé de 0,526 (Egglshaw & Shackley 1973, Gardiner & Shackley 1991) (Tableau 2). Pour les simulations, nous avons plutôt utilisé des estimés de survie empiriques de l'œuf au saumoneau disponibles pour les deux rivières témoins (Fournier & Cauchon 2009, Tableau 3). En supposant que le taux de survie annuel est constant pendant la période en eau douce, nous avons estimé le taux de survie de l'œuf à l'alevin en divisant le taux de survie de l'œuf au saumoneau par la durée de cette période (en moyenne trois ans; $s = 0,615$ et $0,471$ pour Saint-Jean et Trinité respectivement). Ces taux de survie annuels de l'œuf à l'alevin n'ont pas été utilisés directement dans la simulation, mais ont plutôt servi à calculer la fécondité réalisée, en multipliant cette valeur par la fécondité (voir section 4.6 sur la fécondité). D'après la littérature,

le taux de survie des tacons de 0+ à 1+ a été estimé à 0,343, et celui des tacons de 1+ à 2+ à 0,364 (Myers 1984, Cunjak & Therrien 1998, Cunjak *et al.* 1998) (Tableau 4). Aucune valeur de survie n'est disponible pour les tacons de 2+ à 3+. Evans *et al.* (1984) ont calculé un taux de survie moyen de 0,475 pour les tacons de 3+ à 4+ à Terre-Neuve (Tableau 4). L'écart-type du taux de survie annuel en eau douce varie entre 0,079 et 0,217 entre les études, et le coefficient de variation annuelle des taux de survie varie entre 0,019 et 0,14. Globalement, le taux de survie annuel moyen en eau douce, basé sur la moyenne des études, était de 0,364 avec un écart-type de 0,109. Ce sont ces valeurs qui ont été utilisées dans les tables d'analyse des différents stades de vie en eau douce.

Pour les simulations qui incluent les mâles, des taux de survie en eau douce plus faibles doivent être utilisés pour ceux-ci, puisque les observations empiriques du sex-ratio des saumoneaux suggèrent un biais vers les femelles. Fournier & Cauchon (2009) ont rapporté qu'en moyenne 64 % des saumoneaux de la rivière Saint-Jean et 60 % de la rivière de la Trinité sont des femelles. Pour tenir compte de ce déséquilibre et générer un sex-ratio de saumoneaux qui reflète les observations empiriques, les taux de survie des tacons mâles de 1+ à 2+ et de 2+ à 3+ ont été réduits à 0,278 et 0,3 pour les rivières Saint-Jean et de la Trinité, respectivement. La présence de tacons précoces dans la population pourrait expliquer ce déséquilibre dans le sex-ratio, mais cette stratégie de reproduction n'a pas été considérée plus en détail dans les analyses.

La variance environnementale associée aux taux de survie des juvéniles a été calculée en utilisant différentes approches, dépendamment du stade de vie et de la disponibilité des données. L'écart-type a d'abord été calculé à partir de toutes les estimations disponibles dans la littérature (taux de survie de l'œuf à l'alevin et de l'alevin au tacon). Deuxièmement, l'écart-type a été calculé à partir des moyennes estimées pour chaque étude (taux de survie annuelle des tacons en eau douce). Les études diffèrent généralement dans leur façon d'intégrer la variation environnementale dans les modèles d'AVP. Legault (2005), par exemple, a assumé une distribution uniforme de la variance en utilisant les taux de survie minimums et maximums observés dans les différentes études. Dans RAMAS Metapop, nous avons plutôt utilisé une distribution lognormale, qui est plus appropriée qu'une distribution normale lorsque les paramètres biodémographiques ont des valeurs près de 0 ou 1 (ex. Gibson *et al.* 2008). En effet,

les simulations utilisant des distributions normales mèneront fréquemment à des extinctions (lorsque des valeurs de taux de survie de 0 sont échantillonnées, par exemple).

3.5.2 Taux de survie en mer

Les taux de survie en mer sont disponibles pour plusieurs rivières du Canada (Dempson et *al.* 2001, O'Connell et *al.* 2006, Fournier & Cauchon 2009) et ont été utilisés dans le cadre de nos analyses d'AVP. Pour les deux rivières témoins, les taux de survie moyens du saumoneau à l'adulte sont 0,0226 pour la rivière de la Trinité (1984-2007) et 0,0137 pour la rivière Saint-Jean (1989-2007) (Fournier & Cauchon 2009) (Tableau 5). Il est à noter que les taux de survie en mer dans la rivière de la Trinité ont déclinés depuis 1991 : le taux de survie moyen du saumoneau à l'adulte dans cette rivière n'était que de 0,0142 entre 1991 et 2007. La variance du taux de survie en mer due à des facteurs environnementaux a été estimée comme étant la variance des estimés de taux de survie annuels (en ignorant la stochasticité démographique et les erreurs de mesure) pour les deux rivières. À des fins de comparaison, les mêmes calculs ont été effectués pour déterminer le taux de survie en mer de quelques rivières à saumon atlantique de Terre-Neuve (voir le Tableau 5). Un résumé des taux de survie du saumoneau à l'adulte pour les deux rivières témoins est fourni au Tableau 3 (données de Fournier & Cauchon 2009).

Les taux de survie du saumoneau à l'adulte sont difficiles à convertir en taux de survie annuels en mer puisque les saumons anadromes des rivières témoins présentent un mélange de madeleineaux et de dibermarins dans des proportions variables (et parfois une petite proportion de tribermarins) (voir Fournier & Cauchon 2009). Dans des régions comme Terre-Neuve, où les saumons deviennent généralement des madeleineaux, les taux de survie du saumoneau au madeleineau varient entre 0,049 et 0,056, ce qui est substantiellement plus élevé que les taux de survie rapportés pour les rivières témoins du Québec. Le taux de survie du saumoneau au dibermarin a donc été séparé en deux taux de survie annuels pour les femelles: du saumoneau au madeleineau et du madeleineau au dibermarin selon la méthode qui suit.

Pour le calcul du taux de survie en mer des femelles, nous avons assumé que la survie pendant la première année en mer était similaire pour les madeleineaux et les dibermarins, puisque l'essentiel de la mortalité semble se produire lorsque les poissons entrent dans l'environnement marin (ICES 2010). Ainsi, nous avons assumé que le taux de survie durant la deuxième année

était supérieur à celui de la première année en mer, soit équivalent à 0,40. Les taux de survie en mer sur une période de deux ans étant de 0,0137 pour la rivière Saint-Jean et de 0,0142 (après 1991) pour la rivière de la Trinité, le taux de survie durant la première année en mer a ainsi été calculé en divisant ces valeurs par le taux de survie durant la deuxième année en mer (0,40). Nous avons donc obtenu des valeurs de taux de survie du saumoneau au madeleineau de 0,035 pour la rivière Saint-Jean et de 0,0356 pour la rivière de la Trinité. Ces valeurs sont légèrement plus faibles que celles rapportées pour les rivières de Terre-Neuve. Bien que nous reconnaissons qu'il y a une composante arbitraire dans le calcul de ces taux de survie, il est important de souligner que si nous avions assumé un taux de survie plus faible pour la deuxième année en mer, le taux de survie du saumoneau au madeleineau aurait été plus grand qu'observé partout ailleurs, et donc moins réaliste. À l'inverse, pour obtenir un taux de survie du saumoneau au madeleineau plus faible, nous aurions dû faire des suppositions irréalistes sur le taux de survie durant la deuxième année en mer.

La variance annuelle associée à la survie pendant la première année en mer a été calculée à partir des retours annuels de madeleineaux. Les estimés de variance (σ^2) environnementale pour la survie durant la première année en mer sont de 0,0000015 ($\sigma = 0.00121$, CV = 0.00033) pour la rivière Saint-Jean et de 0,000039 ($\sigma = 0.00628$, CV = 0.00277) pour la rivière de la Trinité. La variance annuelle associée à la survie du madeleineau au dibermarin a été estimée de deux façons différentes. Premièrement, la variance annuelle des retours de dibermarins a été calculée directement à partir des données annuelles. Les résultats obtenus sont $\sigma^2 = 0.000010$ ($\sigma = 0.0034$, CV = 0.00128) pour la rivière Saint-Jean et $\sigma^2 = 0.0000036$ ($\sigma = 0.0025$, CV = 0.00121) pour la rivière de la Trinité. En second lieu, la variance du taux de survie pendant la deuxième année en mer a été estimée en quantifiant la variance des résidus de la régression entre les retours de dibermarins et les retours de madeleineaux. Les résultats de cette approche sont une variance de 0.0000096 ($\sigma = 0.0031$) pour la rivière Saint-Jean et de 0.0000040 ($\sigma = 0.0021$) pour la rivière de la Trinité. Les résultats obtenus montrent que les deux méthodes fournissent des estimés de la variance environnementale associée au taux de survie durant la deuxième année en mer similaires. Nous avons donc utilisé un écart-type associé à la survie pendant la deuxième année en mer de 0,3% et 0,2% pour les rivières Saint-Jean et de la Trinité, respectivement.

L'approche utilisée pour estimer le taux de survie en mer des mâles a été légèrement différente. Puisque le pourcentage de retour des différentes stratégies de migration ne correspond pas directement aux taux de survie (puisque cela nécessiterait de connaître à l'avance le pourcentage de saumoneaux qui choisit chacune des stratégies de migration), la survie des mâles a été estimée en fonction des femelles anadromes. Les informations sur le sex-ratio des saumons anadromes suggèrent qu'il est inégal, mais l'ampleur de ce déséquilibre varie avec l'âge, le stade de vie et la rivière. Pour les deux rivières témoins, les madeleineaux sont principalement des mâles, tandis que les multibermarins sont presque exclusivement des femelles. Dans la rivière Saint-Jean, 55% des poissons seraient donc des femelles et seulement 47% dans la rivière de la Trinité. Une approche de simulation par itération a été choisie pour estimer le taux de survie des mâles du saumoneau au madeleineau, de façon à ce que le sex-ratio corresponde à celui observé dans les rivières témoins. De cette façon, un taux de survie des saumoneaux mâles a été estimé à 0,020, pour les deux rivières. Cette valeur est plus faible que la survie des femelles pendant leur première année en mer, mais cela est compatible avec ce qui était anticipé, soit que les saumoneaux mâles ayant mûri de façon précoce aient un taux de survie en mer réduit (Berglund *et al.* 1992, mais voir Skilbrei 1990). Ce raisonnement reconnaît donc implicitement que la maturation précoce des tacons mâles est présente dans les rivières témoins, bien qu'elle n'ait pas été modélisée comme stratégie de reproduction.

3.5.3 *Changements temporels de la survie en mer*

La diminution de la survie en mer a été identifiée comme l'une des principales raisons expliquant le déclin de plusieurs populations de saumon atlantique. Le modèle d'AVP devrait donc permettre d'incorporer adéquatement la survie en mer, de même que son déclin dans le temps. La variance du taux de survie du saumon atlantique et d'autres espèces de poissons anadromes semble être liée à des phénomènes océaniques tels que l'oscillation nord-atlantique (Friedland 1998, Friedland *et al.* 2003). Cette oscillation tend à générer des patrons cycliques dans la survie en mer. Legault (2005) a modélisé la survie en mer en fonction d'une onde sinusoïdale et a été en mesure de reproduire l'évolution des populations de son système d'étude. L'incorporation de ces fluctuations temporelles dans les taux de survie pour la présente étude nécessiterait l'utilisation de modèles spécifiques. Également, les taux de survie en mer ont déclinés plus fortement dans certaines rivières seulement (de la Trinité par exemple, Fournier & Cauchon 2009). RAMAS

Metapop permet de simuler des taux de survie variables dans le temps, mais cette option impose aussi cette condition sur tous les taux de survie (Akçakaya 2005), ce qui n'est pas réaliste d'un point de vue biologique. Conséquemment, cette composante de variance n'a pas été incluse dans les simulations.

3.5.4 *Itéroparité*

La fréquence à laquelle les saumons adultes fraient à plus d'une occasion varie entre 0 et 10 % (Fleming 1996), ce qui correspond donc au taux de survie des adultes après leur première saison de reproduction. Les données empiriques des rivières du Québec et de Terre-Neuve montrent que l'itéroparité varie entre 0,017 et 0,099 (Tableau 6). Plus spécifiquement, le taux d'itéroparité pour les femelles dibermarins est de 0,099 pour la rivière de la Trinité et de 0,0471 pour la rivière Saint-Jean, tandis que celui des mâles madeleineaux est de 0,0173 et 0,0229 pour les deux rivières, respectivement. La variance environnementale de l'itéroparité, exprimée en coefficient de variation, varie entre 0,02 et 0,15 (si on ignore la contribution de la stochasticité démographique), avec une moyenne de 0,086. Cela se traduit par un écart-type des effets environnementaux reliés au taux moyen d'itéroparité de 29%, ce qui a été utilisé pour les deux rivières.

3.5.5 *Liaisons entre les taux de survie*

Considérant que tous les stades de vie juvéniles sont exposés au même environnement d'eau douce, il est fort probable que les variances de ces taux de survie ne soient pas indépendantes, mais bien liées (Legault 2004). À l'inverse, les variances des taux de survie en eau douce et en mer ne sont probablement pas liées. Dans RAMAS Metapop, les variances des taux de survie, de fécondité et de capacité de support de tous les stades de vie peuvent être définies comme étant liées ou non liées, ou seules les variances des taux de survie et de fécondité peuvent être définies comme étant liées (Akçakaya 2005). Cette liaison entre tous les stades de vie semble incompatible avec le cycle de vie du saumon atlantique, et c'est la raison pour laquelle nous avons considéré que les variances des paramètres annuels ne sont pas liés entre elles.

3.6 Fécondité

Nous avons utilisé les données empiriques de poids frais des femelles anadromes pour calculer la fécondité des femelles des rivières Saint-Jean et de la Trinité. La fécondité, soit le nombre

d'œufs produits par femelle, a été calculée en multipliant le poids frais par une moyenne de 1 535 œufs/kg par femelle dibermarin vierge (Caron et *al.* 1999). Les femelles dibermarins vierges ont un poids moyen de 4,39 kg dans la rivière Saint-Jean, ce qui se traduit une fécondité de 6 907 œufs par individu ($\sigma^2 = 755$, CV = 0.11). Pour la rivière de la Trinité, les valeurs sont similaires, soit un poids moyen de 4,11 kg et une fécondité de 6 508 œufs ($\sigma^2 = 715$, CV = 0.11) par individu. Ces valeurs semblent élevées, mais considérant que la survie de l'œuf au saumoneau et du saumoneau à l'adulte sont respectivement d'environ 0,025 et 0,015 (voir Fournier & Cauchon 2009), une femelle doit produire en moyenne au moins 6 154 œufs pour atteindre le seuil de remplacement dans ces rivières. Ces valeurs de fécondité peuvent donc être considérées comme étant réalistes pour les AVP. En comparaison, Legault (2004) a utilisé une valeur de fécondité de 7 650 œufs (SD = 1 134 œufs) pour des femelles dibermarins vierges du Maine et Gibson et *al.* (2008) une valeur de 5 541 pour les femelles dibermarins de l'intérieur de la Baie de Fundy. De façon générale, la taille des œufs chez le saumon atlantique est corrélée avec la taille des femelles. Les plus grosses femelles ont de plus gros œufs (voir Fleming 1996, 1998), mais produisent un moins grand nombre d'œufs par unité de poids. En nous basant sur les informations de Fleming (1996), nous avons considéré que la taille des œufs des reproducteurs multiples (~130 mg) est généralement 38% plus grande que celle des femelles dibermarins vierges (~94 mg) (130 mg / 94 mg = 1.38). La fécondité des reproducteurs multiples a donc été ajustée de 1 535 œufs/kg à 1 535/1,38, ce qui donne 1 109 œufs/kg. La fécondité des femelles à reproductions multiples serait donc 10 002 œufs dans la rivière Saint-Jean et 8 281 œufs dans la rivière de la Trinité, considérant que ces femelles ont un poids moyen de 9,02 kg dans la rivière Saint-Jean et 7,46 kg dans la rivière de la Trinité.

La fécondité réalisée a été estimée en multipliant ces valeurs de fécondité avec les taux de survie de l'œuf à l'alevin. Nous avons utilisé des observations empiriques de taux de survie de l'œuf au saumoneau (Tableau 3) pour obtenir des estimés du taux de survie de l'œuf à l'alevin. Fournier & Cauchon (2009) ont observé un taux de survie de l'œuf au saumoneau de 0.0229 pour la rivière de la Trinité (1985-2003) et de 0.0296 pour la rivière Saint-Jean (1985-2003). En divisant $0,0229 / (0.364)^3$, on obtient un taux de survie de l'œuf à l'alevin de 0,471 pour la rivière de la Trinité, si on considère que les juvéniles demeurent en eau douce pendant trois ans. De la même façon, la survie de l'œuf à l'alevin dans la rivière Saint-Jean a été estimée à 0,615. En multipliant

ces taux de survie avec les taux de fécondité fournis précédemment, on obtient les estimés de fécondité réalisée pour les deux rivières qui ont été utilisés dans les AVP (Tableau 7).

La variance environnementale associée à la fécondité a été calculée dans plusieurs rivières du Canada afin d'obtenir une idée générale de ce paramètre. La grande résolution des données pour ces rivières a permis de calculer la variance environnementale de la fécondité annuelle, en utilisant une ANOVA. Les estimés de fécondité ont été groupés par année et la variance entre les années a été estimée. Cette variance entre les années (CM_{entre}) inclut la variance démographique et la variance environnementale. En soustrayant la variance démographique (CM_{intra}) de cette valeur, on obtient :

$$\text{Variance entre les groupes} = (CM_{\text{entre}} - CM_{\text{intra}}) / n_0$$

où n_0 est la moyenne arithmétique de la taille des groupes (dans ce cas-ci, les années). Ce calcul permet d'obtenir des estimés non biaisés de la variance environnementale des taux de fécondité, qui prennent la forme de coefficients de variation, variant entre 0,004 et 0,047 pour le saumon atlantique au Québec. Pour les rivières de Terre-Neuve, le coefficient de variation annuelle des taux de fécondité varie entre 0,004 et 0,019. Les coefficients de variation moyens de toutes les rivières sont de 0,013, ce qui se traduit par un écart-type de 12 %, une valeur utilisée pour l'ensemble des analyses. Cette valeur est comparable à celle de Legault (2004, 2005), qui a utilisé un écart-type associé à la fécondité de 15 % dans les analyses d'AVP pour les populations de saumon atlantique du Maine.

3.7 Système de reproduction

Le système de reproduction du saumon atlantique correspond à un système polygame, où les mâles peuvent frayer avec plusieurs femelles, et *vice versa* (Fleming 1996, Fleming & Reynolds 2004). La modélisation détaillée de ce système de reproduction nécessiterait de considérer la présence des tacons précoces comme stratégie de reproduction. Les AVP antérieures n'ont pas considéré cette tactique, mais ont plutôt pris pour acquis que les populations de saumons sont limitées par le dépôt des œufs (Legault 2005, Gibson et al. 2008). Dans cette situation, les femelles deviennent la composante limitante de la reproduction, et les populations sont caractérisées par un système de reproduction polygyne. Lorsque l'évolution d'une population est

simulée (modélisée séparément pour chaque sexe, avec des matrices pour les mâles et les femelles), un système de reproduction polygyne est donc assumé. Les études en milieu naturel ou semi-naturel (Mjølnerod et *al.* 1998, Garant et *al.* 2001) suggèrent qu'un à cinq mâle peuvent se reproduire avec une femelle pendant une saison. Conséquemment, dans nos analyses, nous avons considéré qu'une femelle pouvait se reproduire avec un maximum de trois mâles anadromes par saison de reproduction.

3.8 Densité dépendance

Les modèles d'AVP incorporent habituellement une composante de densité dépendance dans les simulations de dynamiques de population. Pour le saumon atlantique, la densité dépendance a été modélisée par plusieurs auteurs (Myers et *al.* 1995, Caron et *al.* 1999, Legault 2005, Gibson 2006, Gibson et *al.* 2008). Les modèles les plus fréquemment utilisés sont les modèles de Ricker (Ricker 1954) et de Beverton & Holt (Beverton & Holt 1957). L'application de ces modèles au saumon atlantique peut cependant s'avérer complexe (voir Prevost & Chaput 2001). Au Québec, Caron et *al.* (1999) ont appliqué le modèle de Ricker, représentant un mode de compétition par exploitation, à plusieurs rivières à saumons dont les deux rivières témoins. Les exigences de conservation (nombre d'œufs déposés) pour le saumon atlantique au Québec sont actuellement basées sur ce modèle de Ricker (MRNF 2010). Certains auteurs (ex. Gibson 2006) considèrent néanmoins le modèle de Beverton & Holt comme étant plus approprié pour décrire la dynamique des populations de saumon atlantique, car les juvéniles compétitionnent entre eux pour obtenir les meilleurs habitats, ce qui s'apparente davantage à une compétition par interférence plutôt que par exploitation. Ce modèle a notamment été utilisé par Legault (2004, 2005) et Gibson et *al.* (2008) pour effectuer des AVP sur des rivières à saumons du Maine et de l'intérieur de la baie de Fundy. Afin de se conformer au modèle historiquement utilisé pour la gestion du saumon atlantique au Québec, nous avons utilisé le modèle de Ricker afin de caractériser la relation entre la croissance et l'abondance des populations (pour une introduction au modèle de Ricker, voir Caron et *al.* 1999). Ces modèles n'incluent pas l'effet Allee, qui correspond à la diminution du taux d'accroissement d'une population lorsque le nombre de reproducteurs est faible (l'inverse de la densité dépendance). Cependant, peu d'observations empiriques permettent de conclure que l'effet Allee est présent chez les salmonidés (Myers et *al.* 1995, mais voir Minto et *al.* 2008).

Pour effectuer des simulations d'AVP dans RAMAS Metapop, deux paramètres du modèle de Ricker doivent être spécifiés : le point de remplacement (capacité de support K) et le taux d'accroissement maximal de la population lorsque l'abondance de la population est nulle (R_{max}). À partir des informations démographiques et écologiques des populations de saumon atlantique du Québec, Caron et *al.* (1999) ont estimé les valeurs de K , soit le nombre d'œufs requis pour le remplacement de la population (*Srep* dans le Tableau 3 de Caron et *al.* 1999), à $4,54 \times 10^6$ œufs pour la rivière Saint-Jean et à $3,75 \times 10^6$ œufs pour la rivière de la Trinité. Des valeurs de R_{max} ont aussi été estimées à 5,47 pour la rivière Saint-Jean et à 5,84 pour la rivière de la Trinité. Nos propres calculs de R_{max} , à l'aide de l'application Fisheries Stock Analysis (FSA) dans R (version 1.0.3, Derek Ogle 2009) et basés sur les retours d'adultes et leur progéniture les années suivantes, nous donnent des valeurs légèrement plus faibles, soit 4,10 et 5,42 pour les rivières Saint-Jean et de la Trinité, respectivement. Cependant, ces valeurs de R_{max} ne peuvent pas être utilisées directement dans RAMAS Metapop, puisque des valeurs aussi élevées sont incompatibles avec la matrice de Leslie modifiée lorsque la densité de population est de zéro. À cette densité, la matrice et ses taux de survie sont multipliés par R_{max} pour générer le taux d'accroissement maximal de la population. Cela générerait donc des taux de survie plus grands que 1.0 lorsque $R_{max} > 1/s_{1i}$, où s_1 est le taux de survie du stade influencé par la densité dépendance, et violerait les contraintes imposées par le programme. Conséquemment, des valeurs de R_{max} inférieures ont été utilisées, et comme les taux de survie doivent être entre 0 et 1 dans RAMAS Metapop, le R_{max} maximal possible à utiliser était de 2,50.

Tout comme Legault (2005), nous avons utilisé un écart-type de la capacité de support (K) de 20 %. En transformant les valeurs de capacité de support de Caron et *al.* (1999), exprimées en nombre d'œufs, en nombre d'adultes, on obtient 1 860 individus pour la rivière Saint-Jean et 1 224 individus pour la rivière de la Trinité. Par contre, en se basant sur nos calculs de R_{max} , on obtient plutôt 855 et 513 individus pour les deux rivières respectivement, ce qui se rapproche de la taille actuelle des populations. Ces résultats suggèrent que les capacités de support de Caron et *al.* (1999) étaient probablement trop optimistes, mais il n'est pas du ressort de ce projet de discuter de cet aspect plus en profondeur. Par conséquent, il est possible que les résultats des simulations fournissent des indications à tendance optimiste sur la stabilité des populations, si les valeurs réelles de K des rivières témoins sont plus faibles que celles utilisées dans les simulations. Néanmoins, pour des raisons de cohérence et de comparaison avec les exigences de

conservation actuelles dans les rivières du Québec, nous avons utilisé les valeurs de K spécifiées dans Caron et al. (1999).

3.9 Définition d'une fonction de densité dépendance spécifique au saumon atlantique

Les évidences empiriques suggèrent que chez le saumon atlantique, les effets de densité dépendance sont plus importants chez les stades de vie en eau douce (Elson 1975, Jonsson et al. 1998, Gibson 2006). Les modèles d'AVP précédents ont modélisé un effet de densité dépendance sur les jeunes stades de vie (tacons 0+), où la densité dépendance affecte plus particulièrement la survie des juvéniles 0+ à 1+ (Legault 2004, Gibson et al. 2008). Les logiciels d'AVP ont différentes contraintes quant à la façon de modéliser la densité dépendance. Les options définies par défaut dans RAMAS Metapop permettent de spécifier quels stades de vie subissent des effets de densité dépendance (dans ce cas-ci, le nombre d'individus 0+), mais considèrent tout de même que la densité dépendance affecte tous les taux de survie, autant en eau douce qu'en mer. Des simulations préliminaires utilisant ce modèle ont, de façon générale, généré des prédictions trop pessimistes quant à la persistance des populations dans le futur, et ont donc été considérées comme biologiquement irréalistes (voir le rapport d'avancement, F. Palstra, non publié).

Par conséquent, une fonction de densité dépendance spécifique a été écrite et incorporée au modèle d'AVP dans RAMAS Metapop. Plus particulièrement, nous avons généré une fonction *dll* pour le saumon atlantique, écrite dans Borland Delphi, où seul le taux de survie des stades 0+ à 1+ est régulé par la densité (voir l'Annexe pour une description du fichier). Cette fonction de densité dépendance utilise l'abondance des tacons 0+ comme base de densité dépendance, et réduit la survie des stades 0+ à 1+ lorsque cette abondance excède la capacité de support du milieu. Inversement, le taux de survie augmente lorsque l'abondance est inférieure à la capacité de support. Les capacités de support, originellement exprimées en nombre d'œufs, ont été transférées en nombre de poissons 0+, en les multipliant avec le taux de survie de l'œuf à l'alevin pour chacune des rivières (voir les taux de survie des juvéniles utilisés à la section 2.5.1). Nous avons donc obtenu une capacité de support (exprimée en nombre de poissons 0+) de $2,792 \times 10^6$ pour la rivière Saint-Jean et de $1,78 \times 10^6$ pour la rivière de la Trinité.

Dans RAMAS Metapop, la densité dépendance est modélisée de la façon suivante. Le logiciel utilise un raccourci pour calculer les effets de densité dépendance sur le taux d'accroissement de la population $R(t)$ au temps t (voir section 4.5, p. 50 dans Akçakaya 2005). Il fait cela en calculant le paramètre m (appelé *IMult* dans le code), lequel est fonction de la taille de la population $N(t)$, du taux d'accroissement maximal R_{max} et de la capacité de support K (fonction non fournie dans le manuel d'utilisation). Le paramètre m est utilisé pour modifier la matrice des stades de vie de façon à ce qu'elle corresponde à $R(t)$, soit le taux d'accroissement instantané de la population au temps t considérant une taille de population $N(t)$, laquelle est représentée par l'abondance des poissons 0+ au temps t .

$$R(t) = R_{max} \cdot \exp\left(\frac{-\ln(R_{max}) \cdot N(t)}{K}\right)$$

$$R(t) = m \cdot \text{Matrice}$$

En d'autres termes, les taux de survie des différents stades dans la matrice sont ajustés en fonction de la taille de la population au temps t , mais la fonction de densité dépendance spécifique que nous avons définie limite cet ajustement à la survie des stades 0+ à 1+ seulement. Puisque les valeurs de survie ne peuvent à aucun moment être plus élevées que 1,0 pendant les simulations, cette approche impose une limite supérieure à la valeur de R_{max} pouvant être utilisée dans les analyses. Cette approche représente donc une approximation du comportement de densité dépendance réel, mais il n'est pas du ressort de ce projet d'évaluer cette problématique plus en détail. La modélisation des populations témoins de saumon atlantique au Québec utilise donc ici le modèle de Ricker dans lequel les effets de densité dépendance sont limités au taux de survie d'un seul stade de vie en eau douce. Ce modèle sera subséquemment appelé le « modèle de Ricker », par contraste avec le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité qui seront présentés ultérieurement.

3.10 Données utilisées pour le scénario de base et validation du modèle de Ricker

Pour les deux rivières témoins, des simulations du modèle de Ricker ont été effectuées à partir d'un scénario de base établi à partir des données d'abondance enregistrées pour les deux rivières témoins. Ces simulations servent principalement à valider les paramètres du modèle avec les observations empiriques. Pour les deux rivières, les simulations ont utilisé les retours de poissons

anadromes de 1992 à 1997, ce qui représentait les données requises pour le vecteur d'abondance de la population. Nous avons utilisé les données à partir de 1992 en raison des changements observés dans les taux de survie en mer à partir de ce moment; par conséquent, les résultats des simulations peuvent ainsi être comparés avec 19 années de retour d'adultes. Les vecteurs d'abondance de chaque classe d'âge formant la population de base pour les simulations ont été calculés à partir de rétro calculs de l'abondance observée des adultes. Par exemple, l'abondance des 0+ a été rétrocalculée à partir de l'abondance des femelles anadromes 5+ de 1997, pour être utilisée comme donnée dans le scénario de base du modèle de Ricker. Cette valeur reflète donc l'abondance des 0+ en 1992 qui mènera aux retours de saumons anadromes cinq ans plus tard. En utilisant cette approche, il a été possible de valider les modèles d'AVP, en comparant les trajectoires d'abondance simulées avec celles observées pour les deux rivières témoins.

3.11 Modélisation des Femelles Seulement ou des Deux Sexes

Les modèles d'AVP peuvent modéliser un sexe ou les deux sexes simultanément. Ces deux approches comportent des avantages et des inconvénients. D'un côté, on peut s'attendre à ce que la modélisation des deux sexes fournisse une meilleure impression de la dynamique d'une population, plus particulièrement lorsque les paramètres biodémographiques des deux sexes diffèrent de façon importante. Considérant que la pêche récréative au Québec n'affecte pas également les deux sexes, la modélisation des deux sexes peut s'avérer être l'approche la plus réaliste d'un point de vue biologique pour évaluer les conséquences de l'exploitation sur la persistance des populations (voir plus bas). D'un autre côté, modéliser une population à partir des femelles seulement peut simplifier considérablement les simulations. Lorsque la dynamique et la productivité d'un système sont limitées par le nombre d'œufs pondus (c'est-à-dire en situation de polygynie), la modélisation des femelles seulement permet de ne pas avoir à modéliser les mâles d'une population et peut s'avérer être un moyen de gérer la complexité d'un système de reproduction, tel celui du saumon atlantique (ex. présence de tacons précoces). En d'autres termes, cet aspect peut être ignoré sans invalider le modèle. Effectuer les simulations exclusivement sur les femelles peut aussi être la seule façon d'évaluer des scénarios spécifiques (comme la dépression de consanguinité dans RAMAS Metapop, par exemple). Finalement, comme les deux approches offrent des avantages, elles ont toutes deux été testées dans le cadre de ce projet. Pour les simulations basées sur les deux sexes, les capacités de support originales

ont été utilisées et un sex-ratio à la naissance de 50 :50 a été spécifié. Dans les simulations basées sur les femelles seulement, seul le nombre de juvéniles issu d'une femelle devait être spécifié (correspondant donc à 50% de la fécondité du modèle complet) et la capacité de support pour les poissons 0+ a été ajustée en conséquence (divisée par deux). Les similarités des taux d'accroissement intrinsèques des populations (c'est-à-dire les valeurs λ) des matrices résultantes ont ensuite été vérifiées. Les résultats des deux approches (Femelles Seulement et Deux Sexes) ont été comparés pour confirmer qu'ils génèrent des résultats comparables. Par exemple, « l'abondance des poissons anadromes » dans les modèles avec Femelles Seulement devrait grossièrement correspondre à « l'abondance des femelles anadromes » dans les modèles considérant les Deux Sexes.

3.12 Analyse de sensibilité du modèle de Ricker

Premièrement, l'inspection des valeurs d'élasticité des paramètres biodémographiques du scénario de base suggère que le paramètre ayant la plus grande influence sur le taux d'accroissement de la population est le taux de survie du saumoneau au madeleineau, puisqu'il représente le taux de survie le plus faible de la matrice. Par conséquent, des analyses de sensibilité ont été effectuées afin d'évaluer les conséquences d'une diminution du taux de survie sur la persistance des populations. Nous avons effectué des simulations où la survie durant la première année en mer était établie à 100%, 50% et 25% des taux de survie observés actuellement (voir ci-dessous pour les différents scénarios d'exploitation et de survie en mer testés).

Deuxièmement, tel que mentionné précédemment, le modèle de densité dépendance utilisé par Caron *et al.* (1999) considérait des valeurs de R_{max} approximativement deux fois plus grandes que les valeurs utilisées pour les présentes simulations. De façon générale, de plus grandes valeurs de R_{max} sont associées à un plus grand chaos dans les dynamiques de population (May 1976), et donc à un plus grand risque d'extinction dû aux dynamiques chaotiques. Comme il était impossible de simuler des populations avec un $R_{max} = 5,0$ sans modifier la matrice des taux de survie (voir la section 3.8 Densité dépendance), une approche différente a été utilisée afin de vérifier l'impact d'un changement de R_{max} dans les simulations. Nous avons répété les simulations en utilisant un $R_{max} = 1,25$, qui correspond à la moitié de la valeur utilisée dans les

simulations originales. Les différences observées entre les deux scénarios ($R_{\max} = 1.25$ et 2.5) permet ainsi d'obtenir une indication des différences que nous aurions obtenus entre un $R_{\max} = 2.5$ par et un $R_{\max} = 5.0$. Cette approche prend cependant en considération que le chaos dans la dynamique de population augmente linéairement avec $R_{\max}$.

3.13 Scénarios de simulation testés

L'impact de deux principaux facteurs sur la persistance des populations de saumon atlantique a été testé : les taux de survie et la taille initiale des populations. D'abord, afin d'évaluer l'influence potentielle de la survie sur la persistance des populations, différents « taux de survie durant la première année passée en mer » et « intensité d'exploitation relative » ont été incorporés à l'intérieur d'un seul et même scénario. Dans un deuxième temps, afin d'évaluer l'influence potentielle de la taille initiale et de certaines composantes génétiques sur la persistance des populations, différentes tailles effectives de population ont été comparées.

3.14 Impacts d'une diminution de la survie en mer et de la pêche récréative sur la persistance des populations

Les rivières à saumon du Québec sont actuellement exploitées sportivement, avec des quotas annuels fixés et régis par le gouvernement provincial. Pour la plupart des rivières, l'exploitation est orientée vers les madeleineaux, et touche donc principalement les mâles d'une population. Au courant des 10 dernières années, le taux d'exploitation moyen dans la rivière Saint-Jean était de 28% pour les madeleineaux et de 3% pour les rédibermarins (MRNF 2010). De façon similaire, le taux d'exploitation des madeleineaux et des rédibermarins était de 18% et 5%, respectivement dans la rivière de la Trinité (MRNF 2010). Les rédibermarins font l'objet d'une remise à l'eau, ce qui explique le taux d'exploitation plus faible pour ces saumons. Puisque ces chiffres suggèrent que les deux sexes sont exploités différemment, une modélisation des Deux Sexes a été effectuée pour simuler les conséquences potentielles de changements dans la pêche récréative sur la persistance des populations. Différents scénarios ont été testés, correspondant à 25%, 50%, 100%, 200% et 400% du niveau d'exploitation actuel. Ces résultats sont présentés en fonction de différents taux de survie en mer (25%, 50% et 100% du taux de survie actuel), afin d'évaluer dans quelle mesure les décisions de gestion peuvent influencer la persistance d'une population sous différents scénarios de survie en mer.

3.15 Simulations démographiques de taille effective de population (N_e)

Un des principaux objectifs de ce projet est d'évaluer le risque d'extinction de populations de différentes tailles effectives (N_e) dû aux composantes environnementales, démographiques et génétiques. À cet effet, des simulations utilisant différentes tailles de population (N), reflétant différentes tailles effectives (N_e) potentielles ont été effectuées pour les Femelles Seulement et les Deux Sexes. Cette approche nécessite de connaître la relation entre N_e et N d'une population. Les données génétiques issues d'observations empiriques suggèrent que ce ratio est d'environ 0,25 dans la rivière Saint-Jean et de 0,56 dans la rivière de la Trinité (M. Dionne, données non publiées). Cependant, ce ratio ne peut pas directement être utilisé pour construire les abondances annuelles de retour, puisque N_e s'applique à une génération (d'environ cinq ans pour le saumon atlantique), et non pas à une seule année. C'est pourquoi, pour les simulations, nous devons nous référer au nombre de reproducteurs efficaces (N_b), un indice similaire à N_e mais associé à une année donnée (voir plus bas).

Pour les espèces ayant des générations discrètes, N_e est principalement influencé par la variance du succès reproducteur entre les individus, de même que par les fluctuations de la taille d'une population dans le temps (Frankham 1995, Vucetich et *al.* 1997). Au contraire, le saumon atlantique possède des populations structurées en âge avec des générations chevauchantes. Dans les populations structurées en âge, les individus sont partiellement isolés en groupes de reproduction annuels (ex. les différentes cohortes de saumons anadromes reproducteurs). Dans ce contexte, il est utile de définir le nombre de reproducteurs efficaces annuels (N_b), qui représente le nombre de reproducteurs efficaces produisant une cohorte de juvéniles pendant une année donnée (Waples 1990, Waples 2005). Dans les populations structurées en âge, la taille effective de population durant une génération (N_e) est principalement influencée par la variance du succès de reproduction entre les individus à l'intérieur d'une année et par la variance inter annuelles dans l'intensité relative de la contribution au recrutement de la population (Waples 2002). De façon générale, la relation suivante existe entre la taille effective de population N_e et le nombre de reproducteurs efficaces annuels N_b , à l'intérieur d'une génération G :

$$N_b < N_e < GN_b$$

où $\tilde{N}_b$ est la moyenne harmonique du nombre de reproducteurs efficaces. L'ampleur de la réduction de N_e par rapport à GN_b a été évaluée chez le saumon du Pacifique (semelpare) (Waples 2002, Waples et *al.* 2010) et ces études rapportent que la réduction due à la variance du recrutement entre les années varie entre 35 et 50%. Comme le saumon atlantique est itéropare, on pourrait s'attendre à ce que la réduction soit moins importante. En se basant sur des analyses démographiques, Palstra et *al.* (2009) ont observé que l'ampleur de la réduction variait entre 5 et 59%. Considérant le niveau d'incertitude relié à l'intensité de cette diminution, nous avons déduit les abondances annuelles d'une population en fonction d'une certaine valeur de N_e , en utilisant le raisonnement suivant.

N_e est fonction du temps de génération G , du nombre de reproducteurs efficaces annuels $\tilde{N}_b$ et du pourcentage de réduction dû à la variabilité dans le recrutement entre les années (a), et peut être estimée de la façon suivante :

$$N_e = aG\tilde{N}_b$$

En réorganisant l'équation, on obtient la moyenne harmonique du nombre de reproducteurs efficaces annuels ($\tilde{N}_b$) :

$$\tilde{N}_b = \frac{N_e}{aG}$$

En connaissant le ratio entre la taille observée et la taille effective de la population, et en considérant que ce ratio est constant dans le temps (c'est-à-dire que $\tilde{N}_b/N_{\text{annuel}} = N_e/N_{\text{generationel}}$), il est possible d'estimer les abondances annuelles à partir de $\tilde{N}_b$. Les abondances ont ensuite été rétrocalculées aux stades de vie antérieurs pour obtenir des données d'abondance d'une taille N constante sur cinq ans (soit environ une génération chez le saumon atlantique), pour ensuite être utilisées comme données de départ dans les simulations. Considérant l'incertitude quant à la réduction de N_e due à la variance annuelle, nous avons estimé l'abondance annuelle N associée à N_e selon deux scénarios différents :

- 1) 30% de réduction, c'est-à-dire la valeur médiane de Palstra et *al.* (2009) ($a = 0.70$) et

2) Une réduction assez forte pour obtenir un N_e égal à $\tilde{N}_b$ (réduction de 80%, $a = 0.20$)

Par exemple pour la rivière Saint-Jean, avec un $N_e = 100$, un ratio de N_e/N de 0,25, un temps de génération de 5 ans et une réduction générationnelle de 30% due à la variance annuelle, on obtient :

$$N_b = \frac{N_e}{aG} = \frac{100}{0.70 \times 5} = \frac{100}{3.5} \sim 29$$

$$N = \frac{29}{0.25} = 116$$

Pour les simulations, des abondances annuelles de population reflétant des N_e de 10, 25, 50, 95 et 200 ont été utilisés. Ces abondances annuelles ont été divisées en deux lorsque les Femelles Seulement étaient modélisées. Pour les simulations effectuées sur les Deux Sexes, les abondances annuelles ont été distribuées de façon à ce que la moitié de l'abondance corresponde à des mâles madeleineaux 4+ et que l'autre moitié corresponde à des femelles dibermarins 5+.

La dépression de consanguinité correspond à la perte de valeur sélective (fitness) causée par l'augmentation de l'expression de mutations délétères associée à une augmentation de l'homozygotie, et donc à l'augmentation de la consanguinité dans les populations de petites tailles. Pour les petites populations, outre la dérive génétique, la dépression de consanguinité représente un élément majeur de la stochasticité génétique et démographique et son incorporation aux simulations augmenterait le réalisme biologique des prédictions de viabilité des populations en présence de N_e réduits. RAMAS Metapop permet d'incorporer les effets de la dépression de consanguinité sur la viabilité d'une population via une fonction de densité dépendance spécifique appelée « Dépression de consanguinité ». Cette fonction ne peut être utilisée qu'à partir du modèle de densité dépendance « Plafond » et seules les femelles peuvent être modélisées, puisque modéliser les conséquences de la dépression de consanguinité sur la valeur adaptative est beaucoup plus complexe lorsqu'on considère les deux sexes. Le modèle Plafond est un modèle de densité dépendance différent du modèle de Ricker caractérisé par des paramètres biodémographiques qui diminuent exponentiellement avec la diminution de l'abondance sous le seuil d'équilibre de la population (K). À des fins de comparaison, différents scénarios de N_e ont été évalués à partir de trois modèles : le modèle de Ricker (en utilisant la fonction de densité

dépendance spécifique), le modèle Plafond et le modèle Plafond avec Consanguinité, qui sera subséquemment appelé le modèle avec Consanguinité.

4 Résultats

4.1 Analyse des matrices de stades de vie

Certaines indications sur le comportement de la dynamique des populations témoins simulées peuvent être obtenues à partir de l'inspection des matrices de Leslie construites. La matrice du taux d'accroissement intrinsèque (λ) devrait fournir certaines indications à savoir si les populations devraient croître ou décliner. Les taux d'accroissement intrinsèques du scénario de base étaient similaires pour les modélisations des Femelles Seulement et des Deux Sexes (comme attendu) et étaient de 1,03 (rivière de la Trinité) et 1,07 (rivière Saint-Jean). Les deux rivières témoins sont donc caractérisées par une croissance démographique faible, mais positive. La rivière Saint-Jean semble être caractérisée par un potentiel d'accroissement et de rétablissement légèrement plus grand, et cette différence peut s'expliquer principalement par la plus grande fécondité des femelles sur cette rivière. Considérant que les variances environnementales associées aux paramètres biodémographiques étaient similaires pour les deux rivières, la fécondité des femelles, différente pour les deux rivières, peut être un facteur important pour expliquer les différences dans la persistance des populations.

Nous avons ensuite analysé l'élasticité des paramètres biodémographiques de la matrice, qui représente la sensibilité relative du taux d'accroissement intrinsèque à de petits changements dans les paramètres biodémographiques de la matrice. Ce sont donc des mesures de la contribution de chaque paramètres biodémographiques à la valeur propre dominante d'une matrice de stades de vie. Cette analyse suggère que la survie durant la première année passée en mer est le taux de survie qui a la plus grande influence sur la croissance de la population, et c'est ce paramètre qui a donc été évalué dans les modélisations du scénario de base (voir plus bas).

4.2 Validation du modèle de Ricker à l'aide du scénario de base

Avant de tester l'effet de différents scénarios de survie en mer, d'exploitation et de N_e sur les modèles d'AVP, une validation du modèle de Ricker est requise. Cette validation a été effectuée en comparant le modèle de base, utilisant les abondances de saumons anadromes entre 1992 et 1997, avec les abondances observées dans les deux rivières témoins pendant et après cette période. Les résultats de ces comparaisons, pour la modélisation des Femelles Seulement et des

Deux Sexes, sont fournis à la Figure 3. Dans les deux cas, le modèle fournit une approximation acceptable des tendances d'abondances observées dans les deux rivières témoins. La trajectoire d'abondance moyenne dans la rivière Saint-Jean suit de près les abondances observées. Dans la rivière de la Trinité, les AVP tendent à surestimer légèrement l'abondance de la population. L'inspection des paramètres d'entrée suggère que cela pourrait être causé par le niveau de captures sportives plus élevé que la moyenne utilisée dans les simulations dans la rivière de la Trinité.

Les résultats d'abondance obtenus dans ces analyses préliminaires pourraient sembler moins chaotiques que les fluctuations annuelles observées dans les deux rivières. Cependant, cela peut simplement être dû à la façon dont les résultats sont présentés. Les abondances de population simulées constituent une moyenne de 1000 séries indépendantes, alors que les abondances naturelles observées ne représentent qu'une seule observation. Ces résultats montrent aussi que les intervalles de confiance associés aux simulations dans la rivière Saint-Jean sont plus grands, mais cela peut simplement être dû au plus grand nombre de saumons anadromes dans cette rivière. La variance associée aux abondances moyennes simulées suggère que les simulations individuelles ont un certain niveau de variabilité et de chaos dans leurs trajectoires d'abondance de populations. Tout de même, nous observons que les abondances naturelles observées se situent à l'intérieur de la variance associée aux résultats de simulation, ce qui supporte le fait que le modèle fournit une représentation réaliste de la dynamique des populations des deux rivières témoins.

4.3 Comparaison des modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes

Tel que mentionné précédemment, les deux approches de modélisation offrent des avantages. Néanmoins, il est important de valider si celles-ci fournissent des prédictions d'abondance et de persistance des populations semblables. Un simple test qui permet de vérifier la concordance entre les deux types de modélisation consiste à comparer les abondances de femelles anadromes prédites dans la modélisation des Deux Sexes avec celles de la modélisation des Femelles Seulement, qui devraient être similaires. La Figure 4 montre que cette exigence est généralement respectée pour les deux rivières témoins. Le nombre annuel moyen de femelles anadromes est en effet très similaire pour les deux approches de modélisation.

4.4 Analyse de sensibilité

4.4.1 Taux d’accroissement maximal R_{max} et persistance de la population

D’après les résultats des simulations, les conséquences de différentes valeurs de R_{max} sur la persistance des populations varient en fonction de la population simulée. Comme les résultats des modèles basés sur les Femelles Seulement et sur les Deux Sexes sont similaires, ils ont été traités sans distinction dans la description des résultats.

Pour la rivière de la Trinité, un taux d’accroissement maximal de la population (R_{max}) plus faible a généralement donné des résultats similaires à ceux avec un R_{max} plus élevé, à l’exception des scénarios présentant des valeurs de N_e très faibles, où on observe un risque d’extinction accru et une légère diminution de l’abondance de la population ($N_e = 10$, Figure 5). Les résultats sont différents lorsque les simulations sont effectuées avec de plus grandes valeurs de N_e (95, scénario de base). Les résultats obtenus suggèrent donc que dans la rivière de la Trinité, un taux d’accroissement de la population plus faible entraîne un plus long rétablissement lorsque les valeurs de N_e sont faibles (Figure 6), et mène donc à un plus grand risque d’extinction puisque les populations simulées présentent une faible abondance sur une plus longue période.

Les résultats sont différents dans la rivière Saint-Jean, où une diminution de R_{max} entraîne une légère diminution du risque d’extinction peu importe la valeur N_e testée (Figure 7). Après un certain temps, l’abondance de la population est aussi légèrement plus grande lorsque R_{max} est plus faible, même si le rétablissement est plus lent au début de la période de simulation (Figure 8). Ces résultats sont plutôt surprenants et pourraient être reliés à la façon de modéliser la densité dépendance dans RAMAS Metapop. D’un autre côté, l’abondance et la persistance de la population dans la rivière Saint-Jean pourraient être limitées par le taux d’accroissement maximal de la population. Cela signifierait que dans cette rivière, le chaos généré par la densité dépendance représente un facteur limitant plus important que la stochasticité environnementale ou démographique pour la persistance de la population.

Ensembles, ces résultats suggèrent que la simulation de populations avec des taux d’accroissement d’environ 50% de ceux estimés par Caron et *al.* (1999) peut mener à des prédictions de persistance de population qui sont soit légèrement optimistes ou pessimistes, dépendamment de la rivière modélisée.

4.5 Scénarios de simulation

4.5.1 *Survie en mer et persistance des populations*

Considérant que la survie durant la première année en mer a été identifiée comme le paramètre ayant la plus grande influence sur la croissance des populations, des analyses de sensibilité ont été effectuées afin d'évaluer l'influence de taux de survie différents sur la persistance des populations. Les Figures 9 et 10 confirment que la persistance des populations diminue dramatiquement lorsque la survie en mer est plus faible. En réalité, une réduction de la survie en mer de 50 % semble affecter nettement plus la persistance des populations qu'une augmentation des captures récréatives de 200 %. Ces prédictions se reflètent dans les trajectoires d'abondance moyenne des populations (Figure 11 et 12), où on observe un déclin dramatique de la persistance des populations avec une augmentation de la mortalité en mer, alors que cet effet est moins marqué avec une augmentation de l'exploitation.

Cette différence peut s'expliquer par le fait que les taux de survie et d'exploitation n'ont pas la même portée. Par exemple, une réduction du taux de survie en mer de 50 % entraînera une diminution d'abondance de 50 %, alors qu'une augmentation du taux d'exploitation de 100 % dans la rivière Saint-Jean entraînera une diminution de l'abondance des femelles dibermarins d'environ 3 % seulement (mais une diminution de l'abondance des mâles madeleineaux de 28 %). Par ailleurs, la survie en mer affecte également tous les individus d'une population, tandis que la pêche récréative cible une classe d'âge et un sexe en particulier (c'est-à-dire les mâles madeleineaux 4+). Dans un système de reproduction polygyne, la disparition d'une partie substantielle des mâles de la population entraînera des effets moins importants sur la croissance de la population, puisque le système est limité par les femelles et non par les mâles. Ces résultats indiquent néanmoins qu'un niveau d'exploitation élevé et une faible survie en mer sont susceptibles d'entraîner une augmentation de la probabilité d'extinction et une diminution de l'abondance des populations. L'impact du niveau d'exploitation augmente donc lorsque la taille des populations est réduite par une importante mortalité en mer.

4.5.2 *Taille effective de population et persistance des populations*

Un des principaux objectifs de ce projet était d'évaluer le risque d'extinction d'une population dû aux facteurs stochastiques associés à différentes tailles effectives de population (N_e). Les

résultats prennent la forme de probabilités d'extinction cumulatives et de prédictions d'abondances moyennes dans les rivières témoins pour différentes tailles de N_e et sont présentés dans les Figures 13 à 20. Ces figures contiennent une grande quantité d'informations, mais les principaux résultats seront présentés, en commençant par la description des différents modèles de densité dépendance pour un même ratio de N_e/N pour la rivière de la Trinité. Ensuite, une comparaison des deux scénarios liants N_e à N ($a = 0,20$ ou $a = 0,70$) sera effectuée, et finalement les différences entre les résultats obtenus pour les deux rivières seront décrites.

Pour la rivière de la Trinité, les trois modèles de densité dépendance (Ricker, Plafond et avec Consanguinité) ont généré des prédictions de persistance et d'abondance de population différentes pour une même valeur de N_e (Figures 13 et 15). Pour toutes les tailles de populations simulées (c'est-à-dire N_e), les probabilités d'extinction cumulatives et les prédictions d'abondance obtenues avec le modèle de Ricker, dans lequel la stochasticité génétique est ignorée, sont plutôt optimistes. De façon générale, les résultats des simulations avec le modèle de Ricker suggèrent que la stochasticité démographique et environnementale associée aux populations de petites tailles n'augmente pas le risque d'extinction de façon importante. L'observation des abondances moyennes obtenues avec le modèle de Ricker montre que, peu importe les conditions de départ, les populations retrouvent l'équilibre stable du scénario de base, ce qui suggère que le potentiel reproductif est assez grand pour permettre un rétablissement de la population. Cependant, ce rétablissement est plus lent lorsque N_e est plus faible. Finalement, lorsque la dépression de consanguinité est ignorée (modèle de Ricker), le risque d'extinction de la population de la rivière Trinité dû à la stochasticité environnementale et démographique est relativement faible peu importe le scénario N_e .

Lorsque la dépression de consanguinité est introduite comme facteur de stochasticité génétique dans la rivière de la Trinité, on observe une forte augmentation du risque d'extinction avec une diminution du N_e (Figures 13 et 15). Les courbes de probabilités d'extinction cumulatives montrent que la plupart des extinctions sont observées tôt dans la période de simulation lorsque la taille des populations est petite (Figure 14 et 16), ce qui est appuyé par l'augmentation rapide des probabilités d'extinction (voir Figure 15, $N_e = 10$, par exemple). Contrairement au modèle de Ricker, presque toutes les populations simulées ne se rétabliront pas des faibles abondances de

départ, ce qui explique l'augmentation des probabilités d'extinction dans les modèles Plafond et avec Consanguinité.

Une comparaison des modèles Plafond et avec Consanguinité suggère que ces résultats sont attribuables au fait que ces deux modèles considèrent que tous les paramètres biodémographiques sont affectés par la densité dépendance. À l'inverse, le modèle de Ricker limite l'effet de la densité dépendance à la survie des individus 0+, et montre donc une plus grande stabilité et de moins grandes probabilités d'extinction. La principale différence entre les modèles avec Consanguinité et Plafond est l'ajout de la stochasticité génétique dans le modèle avec Consanguinité. Les différences entre les deux modèles peuvent donc fournir une indication de l'importance de la stochasticité génétique sur la persistance des populations. Il est néanmoins important de noter que la dépression de consanguinité n'est pas nécessairement réaliste d'un point de vue biologique lorsque $N_e = 200$, mais gagne en importance lorsque $N_e = 10$. Par conséquent, les différents modèles (de Ricker et avec Consanguinité) ont probablement différents niveaux d'applicabilité en fonction de différentes valeurs de N_e . Cela s'illustre d'ailleurs dans les trajectoires d'abondance de population générées par le modèle avec Consanguinité pour des valeurs de N_e élevées (200, scénario de base, Figures 14 et 16). Les fluctuations d'abondance de population sont plus importantes avec le modèle avec Consanguinité, ce qui mène à un déclin d'abondance plus prononcé qu'avec le modèle de Ricker pour une même abondance de départ.

Dans la rivière de la Trinité, les prédictions du risque d'extinction et d'abondance moyenne de la population semblent sensibles à la relation entre l'abondance et N_e . Les prédictions de persistance des populations sont généralement plus pessimistes dans les cas où $a = 0,70$ ($N_b \sim 0,30 N_e$), par rapport aux cas où $a = 0,20$ ($N_b = N_e$), à l'exception des résultats du modèle de Ricker (Figures 13 à 16), qui sont très similaires peu importe la taille de N_e (sauf lorsque $N_e = 10$). Les probabilités d'extinction sont généralement plus grandes pour les modèles Plafond et avec Consanguinité lorsqu'un $a = 0,70$ est utilisé (Figure 15) par rapport à un $a = 0,20$ (Figure 14), mais les différences entre les deux ratios sont minimales. De la même façon, les abondances moyennes de population pour les modèles Plafond et avec Consanguinité sont plus faibles lorsqu'on utilise un $a = 0,70$ (Figure 12) par rapport à un $a = 0,20$ (Figure 14). Encore une fois, les différences entre les deux situations sont faibles. Les différences entre ces deux scénarios peuvent simplement être une conséquence du fait que les abondances de population utilisées

pour initier les simulations sont souvent plus petites dans le scénario où $a = 0,70$, ce qui a pour effet d'augmenter l'influence des facteurs stochastiques, et donc d'augmenter les probabilités d'extinction.

Une comparaison des résultats de simulation entre les deux rivières suggère que la rivière Saint-Jean est moins sensible aux facteurs stochastiques que la rivière de la Trinité (Figures 17 à 20). La comparaison des trois modèles permet de voir que les modèles Plafond et avec Consanguinité prédisent de plus grands risques d'extinction que le modèle de Ricker lorsque les N_e sont faibles, et des risques d'extinction plus faibles ou similaires lorsque les N_e sont plus grands (figures 17 et 19). En effet, lorsque les N_e sont plus élevés, les prédictions du modèle Plafond sont moins pessimistes que celles du modèle de Ricker. Avec des N_e plus faibles, les prédictions du modèle avec Consanguinité sont plus pessimistes que celles du modèle Plafond. Les abondances prédites suggèrent que ce résultat peut être dû au fait que les populations se rétablissent de faibles abondances utilisées au début des simulations dans le modèle Plafond, tandis qu'elles demeurent faibles dans presque tous les scénarios de N_e testés dans le modèle avec Consanguinité (Figures 18 et 20). Tel que mentionné précédemment, les simulations dans la rivière Saint-Jean suggèrent que l'abondance et la dynamique de la population sont plus chaotiques dans cette rivière, ce qui expliquerait le risque d'extinction légèrement plus élevé que pour la rivière de la Trinité dans le modèle de Ricker. Les probabilités d'extinction plus faibles obtenues pour la rivière Saint-Jean comparativement à la rivière de la Trinité dans les modèles Plafond et avec Consanguinité, peuvent principalement être reliées aux différences de ratio entre la taille effective et la taille observée de la population. En effet, dans la rivière Saint-Jean, ce ratio est beaucoup plus faible ($N_e/N = 0,25$) que dans la rivière de la Trinité ($N_e/N = 0,56$). Cela signifie donc que les abondances annuelles simulées pour une certaine valeur de N_e sont toujours plus faibles pour la rivière de la Trinité, comparativement à la rivière Saint-Jean.

Comme dans la rivière de la Trinité, les probabilités d'extinction sont généralement plus élevées lorsqu'un $a = 0,70$ ($N_b \sim 0.3N_e$) est utilisé dans la rivière Saint-Jean, et sont probablement le reflet des abondances initiales utilisées pour les simulations de ce scénario. Une comparaison des deux scénarios de liaison entre N_e et N suggère d'autre part que la méthode choisie pour lier ces deux paramètres n'est pas triviale. De façon générale, les probabilités d'extinction sont plus grandes lorsqu'un $a = 0,70$ est utilisé, où on estime que N_e est environ 2,5 fois plus grand que le nombre

de reproducteurs efficaces (N_b). Dans les scénarios où $a = 0,20$ est utilisé, c'est-à-dire lorsque l'on considère que $N_b = N_e$, les abondances annuelles spécifiées dans les paramètres de départ sont toujours plus grandes, ce qui explique les risques d'extinction plus faibles observés dans ces simulations. Ces résultats soulignent l'importance de mieux comprendre l'effet de la taille effective sur l'évolution des populations structurées en âge.

Les résultats de simulation suggèrent que la dynamique des populations des rivières Saint-Jean et de la Trinité peut être caractérisées par différents niveaux de sensibilité face aux facteurs stochastiques. Ce résultat peut s'expliquer en partie par les différents ratios de N_e/N dans les deux rivières, et donc la façon dont N est calculé pour une certaine valeur de N_e . Les autres facteurs pouvant expliquer les différences de résultats sont le taux d'accroissement et la capacité de support plus élevés utilisés dans la rivière Saint-Jean. Ces deux facteurs peuvent avoir comme effet de diminuer le risque d'extinction dû à des facteurs stochastiques pour de faibles tailles de population dans la rivière Saint-Jean (voir les graphiques des modèles Plafond et avec Consanguinité), mais peuvent aussi générer un plus grand chaos à des tailles de population plus grandes (voir les résultats du modèle de Ricker).

4.5.3 Scénarios de taille effective de population lorsque les deux sexes sont modélisés

Une comparaison des probabilités cumulatives d'extinction et des trajectoires d'abondance suggère que les deux approches de modélisation, Femelles Seulement ou Deux Sexes, génèrent des résultats généralement similaires pour tous les scénarios de N_e testés (Figures 21 à 28). Indépendamment de la méthode utilisée pour lier N à N_e , les trajectoires d'abondance des femelles dans la modélisation des Deux Sexes, sont habituellement similaires à celles obtenues par la modélisation des Femelles Seulement (colonnes 2 et 3 des Figures 22 et 24, par exemple). Ce patron est également observé dans les probabilités cumulatives d'extinction, où les deux approches montrent des résultats similaires. Cela confirme que la modélisation des Femelles Seulement et des Deux Sexes donne des résultats similaires sous différentes valeurs de N_e .

5 Discussion

Ce rapport représente les premières étapes de développement d'analyse de viabilité de populations (AVP) chez le saumon atlantique au Québec. Les résultats présentés dans ce rapport pourront servir d'informations complémentaires au programme de suivi génétique initié au Québec par le Service de la faune aquatique du ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF). Le développement et l'application de ce type d'outil dans l'avenir pourra permettre de fournir de l'information pertinente pour une gestion prédictive des stocks de saumon atlantique au Québec. Ces premiers résultats permettent aussi d'illustrer le défi que représentent les analyses de viabilité de populations chez le saumon atlantique, du moins avec le logiciel utilisé. Un des défis consiste à modéliser et à incorporer adéquatement la densité dépendance dans les simulations. Des difficultés peuvent aussi être rencontrées pour modéliser les variances associées à des paramètres biodémographiques cruciaux du cycle de vie du saumon atlantique, comme le taux de survie en mer. Finalement, l'ensemble de la diversité du cycle de vie, comme les tacons précoces, reste encore à être adéquatement modélisé dans les AVP. Ces différents défis seront discutés en détail ci-dessous, de même que les principaux résultats obtenus et leurs implications dans la gestion et la conservation du saumon atlantique au Québec.

5.1 Défis associés à la modélisation de la densité dépendance

La nature de la densité dépendance est particulièrement complexe chez le saumon atlantique et sa modélisation adéquate dans un modèle de population stochastique représente un défi. Les effets de la densité dépendance sont plus importants chez les jeunes stades de vie en eau douce. Certains auteurs ont avancé l'hypothèse que cela serait dû à une forte compétition pour les territoires après l'émergence des alevins (voir Prevos & Chaput 2001 et leurs références). Ce type de compétition par « interférence » est habituellement modélisé dans un modèle de Beverton-Holt. Cependant, puisque les politiques de gestion actuelles au Québec sont basées sur le modèle de Ricker, il a été décidé de choisir ce modèle de densité dépendance pour effectuer les simulations. Tout de même, la concordance de ces deux modèles avec les données empiriques semble similaire chez les populations de saumon atlantique de l'est du Canada selon Gibson (2006).

Une modélisation appropriée de la densité dépendance à des fins de prédiction sur la viabilité des populations de saumon atlantique dépend aussi de la façon dont elle est intégrée au logiciel d'AVP. RAMAS Metapop permet une certaine flexibilité et réalité biologique dans la modélisation de la densité dépendance. D'abord, il est possible d'utiliser l'abondance de différents stades de vie comme base de densité dépendance, ce qui est compatible avec l'observation selon laquelle chez le saumon atlantique, les effets de la densité dépendance seraient principalement observés chez les jeunes stades de vie. D'autre part, nous avons utilisé une fonction de densité dépendance spécialement développée pour le saumon atlantique. L'essentiel de complexité de la densité dépendance chez le saumon atlantique a donc probablement été représenté dans le modèle d'AVP.

Une limitation plus importante de RAMAS Metapop concerne la façon d'ajuster les taux d'accroissement d'une population pour atteindre R_{max} à de faibles abondances. Cela est effectué en multipliant la matrice de transition avec R_{max} . Cependant, les contraintes du logiciel (biologiquement réalistes) associées aux taux de survie (dont les valeurs doivent être situées entre 0 et 1) imposent une limite supérieure à la valeur de R_{max} à $1/s_{i(max)}$ où $s_{i(max)}$ est le plus haut taux de survie de la matrice de Leslie. Si les calculs de R_{max} provenant de Caron et *al.* (1999) et de nos propres calculs sont réalistes biologiquement, alors les taux de survie du saumon atlantique ne peuvent excéder 20% pour chaque stade, ce qui semble contredire les estimés empiriques rapportés dans la littérature (voir Tableau 4). Deux explications peuvent expliquer ce problème : soit les valeurs rapportées dans la littérature sont biaisées à la hausse, soit l'approche de modélisation employée dans RAMAS biaise la façon dont la densité dépendance agit sur le cycle de vie du saumon atlantique. Les analyses de sensibilité où R_{max} a été modifié (Figures 25 à 28) suggèrent qu'une diminution de R_{max} pour le rendre compatible avec les fonctionnalités de RAMAS Metatpop peut augmenter ou diminuer la persistance et l'abondance des populations, dépendamment de la population modélisée. En général, on pourrait s'attendre à ce que la modélisation de la viabilité d'une population de saumon atlantique à partir d'une sous-estimation du R_{max} entraîne une sous-estimation du chaos généré par la dynamique de densité dépendance, produisant ainsi des indications trop optimistes de persistance des populations. L'interprétation des résultats utilisant différentes valeurs de R_{max} devrait donc être effectuée avec précaution. Il n'est pas du ressort de ce projet d'explorer cette problématique plus en détail, mais le développement d'une approche de modélisation encore plus spécifiquement adaptée au cycle de

vie du saumon atlantique pourrait être une solution à ce problème (ex. Legault 2004, Gibson et *al.* 2008). Par exemple, le programme SALMONPVA est disponible sur demande (Chris Legault, *communication personnelle*).

5.2 Estimations et variances des paramètres biodémographiques

Occasionnellement, le niveau de résolution et la qualité des données écologiques compliquent l'estimation de la distribution de la variance autour des taux de survie. Cette complication a mené certains auteurs à modéliser ces taux de survie comme des distributions uniformes (Cross & Beissinger 2001, Legault 2004, Legault 2005, Vincenzi et *al.* 2008). Par exemple, Legault (2004) a utilisé les valeurs minimales, moyennes et maximales d'études empiriques pour créer des distributions de taux de survie uniformes pour les AVP de populations de saumon atlantique du Maine.

RAMAS Metapop doit inévitablement faire des hypothèses sur la nature de la distribution de la variance environnementale autour des taux de survie. Ces hypothèses sont nécessaires pour incorporer la stochasticité environnementale et démographique dans les simulations. À chaque intervalle de temps, les paramètres biodémographiques sont aléatoirement échantillonnés à partir de la distribution des données autour de leurs moyennes. Les distributions des paramètres biodémographiques utilisées dans RAMAS Metapop sont des distributions log-normales, ce qui génère des distributions asymétriques qui ne mènent pas à des paramètres irréalistes (voir les pages 58-59 de Akçakaya 2005). Ce type de distribution a aussi été utilisé dans les modèles d'AVP de Gibson et *al.* (2008) et est plus réaliste que celui utilisé dans VORTEX (les désavantages associés au logiciel VORTEX sont décrits dans le rapport d'avancement (F. Palstra, non publié). Les prochaines études devraient néanmoins avoir comme objectif d'améliorer le réalisme biologique de la distribution de la variance autour des paramètres biodémographiques modélisés dans les analyses de viabilité de populations.

5.3 Incorporation des tacons précoces comme stratégie de reproduction

Un important défi qui reste encore être relevé dans plusieurs études de modélisation de populations de saumon atlantique est l'incorporation de la stratégie de reproduction des tacons précoces et leur contribution à la dynamique des populations. Considérant une structure d'âge

stable sans éléments stochastiques, Palstra et *al.* (2009) ont évalué l'influence génétique des tacons précoces sur l'estimation de N_e , et ont déterminé que leur impact est relativement faible. Toutefois, ces conclusions pourraient ne pas s'appliquer aux taux d'accroissement des populations ou aux effets de la stochasticité. Cette avenue de simulation demeure à être explorée plus en détail. Bien que la construction de tables de survie et de fécondité incorporant la maturation des tacons précoces ne soit pas impossible (voir le rapport d'avancement, F. Palstra, non publié), la façon dont la variance des paramètres biodémographiques en serait affectée est moins claire. D'autre part, dans ce modèle complet de structure d'âge, les taux de survie annuels représentent des valeurs composées, qui combinent les taux de survie de différents stades de vie. Le calcul de la variance environnementale associée aux taux composés peut s'avérer complexe. Assumer un système polygyne simplifie quelque peu cette situation, puisqu'il n'est alors pas nécessaire d'émettre plusieurs hypothèses sur le succès reproducteur des tacons précoces. Le seul paramètre qui devient important est le nombre de tacons précoces qui prennent part au succès de reproduction. Certaines études d'AVP chez le saumon atlantique ont simplement ignoré la présence de tacons précoces dans la population (ex. Legault 2004, Gibson et *al.* 2008). Néanmoins, cette stratégie de reproduction devrait être incorporée dans les futurs développements, afin de mieux comprendre son impact sur la persistance des populations. Considérant que la mortalité en mer semble être un élément crucial de la dynamique des populations, l'inclusion des tacons précoces dans les analyses pourrait réduire la sensibilité des populations à l'extinction dans les projections où la survie en mer diminue davantage (ex. Figures 6 et 7).

5.4 Catastrophes

La modélisation des catastrophes est une composante inhérente de plusieurs analyses de viabilité de populations. Nous avons d'abord évalué la possibilité d'incorporer les inondations et les sécheresses comme événements catastrophiques dans les AVP, mais faute de temps de développement, les analyses présentées n'incluent finalement pas ces événements. En fait, il est difficile de séparer la variance des paramètres biodémographiques générée par ces événements catastrophiques de la variance environnementale « naturelle » rapportée dans les études empiriques (voir Tableaux 1-4). À moins que les années où les paramètres biodémographiques ont été fortement influencés par des événements catastrophiques ne soient identifiées, il est très

difficile d'isoler l'influence des catastrophes sur ces paramètres. L'incorporation adéquate d'événements catastrophiques dans les AVP nécessite une bonne estimation de leurs effets, de même qu'un estimé de la variance environnementale corrigée pour les effets des catastrophes. Néanmoins, Legault (2004) a inclus les effets d'inondations dans la variance associée à la capacité de support (basée sur la densité des tacons d'âge 0+). Les analyses ultérieures de viabilité de population pour le saumon atlantique au Québec pourraient tenter d'inclure les conséquences de catastrophes sur la persistance des populations.

5.5 Conséquences de la migration

Les modèles d'AVP utilisés dans ce projet assument que les rivières témoins sont isolées des migrants provenant d'autres rivières. Ce type de migration est présent chez le saumon atlantique, bien qu'à des niveaux faibles ou modérés (ex. Stabell 1984, Dionne et *al.* 2008). On pense que la connectivité entre les rivières atténue les risques d'extinction, à travers le processus appelé « effet de secours » (Brown & Kodric-Brown 1977). Il a aussi été démontré que la migration d'individus entre les rivières atténue les effets négatifs de la stochasticité génétique (ex. Westemeier et *al.* 1998, Madsen et *al.* 1999, Palstra & Ruzzante 2008). Dionne et *al.* (2008) ont identifié des regroupements régionaux dans les rivières du Québec, qui peuvent se comporter comme des métapopulations. D'autre part, Legault (2004) a explicitement utilisé une approche de métapopulation pour modéliser la persistance des populations de saumon atlantique du Maine. L'une des options de développement de ce projet dans le futur pourrait être d'élargir les simulations à une métapopulation. L'ajout de la migration dans des scénarios éventuels pourrait certainement ajouter un autre niveau de réalisme aux simulations. L'exploration de ces options dans RAMAS Metapop peut se faire facilement.

5.6 Incertitudes associées aux calculs de fécondité réalisée

Pour obtenir des estimés de fécondité réalisée, soit la fécondité observée multipliée par le taux de survie de l'œuf à l'alevin, un certain nombre de suppositions ont dû être établies et ont pu influencer les résultats obtenus. Plus particulièrement, nous n'avons pas utilisé les valeurs de survie empiriques des jeunes stades de vie rapportés dans la littérature. Par exemple, pour la rivière de la Trinité, nous avons recalculé la capacité de support et la fécondité en multipliant la valeur de *K* de Caron et *al.* (1999) avec les moyennes de taux de survie empiriques de l'œuf à

l'alevin vésiculé et de l'alevin vésiculé à l'alevin non-vésiculé. Le taux d'accroissement de la matrice qui en découle est négatif (taux d'accroissement intrinsèque $\lambda = 0.828$). En utilisant cette matrice, la population était rapidement menée vers l'extinction (temps d'extinction médian de 52,6 années), même dans le scénario de base (résultats non montrés). Cette dernière simulation est probablement trop pessimiste, mais un écart important demeure entre le taux de survie moyen de l'œuf à l'alevin vésiculé retrouvé dans la littérature (0,128) et les valeurs utilisées dans les AVP pour les rivières Saint-Jean (0,615) et de la Trinité (0,473), qui ont été calculées pour se conformer aux taux de survie empiriques de l'œuf au saumoneau observés dans ces deux rivières. Bien que ces taux de survie ne soient pas explicitement modélisés dans les AVP, ils affectent les calculs de capacité de support K (exprimée en nombre de poissons 0+) et de fécondité réalisée. Les analyses ultérieures devraient évaluer l'influence de différents niveaux de fécondité réalisée dans les analyses de sensibilité du modèle.

5.7 Implications des simulations avec différents N_e pour le suivi génétique

Ces simulations représentent une première tentative pour estimer l'impact de la stochasticité environnementale, démographique et génétique sur la persistance des populations, dans un contexte où on retrouve différentes tailles effectives de population (N_e). Un des principaux résultats obtenus concerne l'importante sensibilité de la persistance des populations face au modèle de densité dépendance utilisé. La dépression de consanguinité, qui est un phénomène de densité dépendance inverse, est probablement le facteur de stochasticité génétique qui a le plus d'influence sur la persistance d'une population à court terme (Newman & Pilson 1997, Saccheri et al. 1998, Nieminen et al. 2001, Frankham et al. 2002). Les résultats du modèle avec Consanguinité montrent que la dépression de consanguinité affecte les taux de survie et la fécondité d'une population. Cette hypothèse est réaliste lorsque N_e est très petit ($N_e < 50$) ou modéré ($N_e < 200$), mais semble moins applicable aux scénarios où les populations ont une taille plus importante. Avec le modèle de Ricker, qui ignore la stochasticité génétique, la stochasticité démographique et environnementale semble avoir peu d'influence sur la persistance d'une population, même lorsque $N_e = 10$. Ceci suggère que le modèle de Ricker ne reflète pas adéquatement la réalité des petites populations aux prises avec des effets de dépression de consanguinité.

La principale diminution dans la persistance des populations de très petites tailles (correspondant à des $N_e < 50$) semble provenir de facteurs génétiques comme la dépression de consanguinité. Ce résultat est en contradiction avec Lande (1988), qui a montré que la plupart des populations seraient menées vers l'extinction par des facteurs de stochasticité démographique et environnementale bien avant que les facteurs génétiques deviennent importants. Néanmoins, en étudiant les résultats du modèle avec Consanguinité avec ceux du modèle Plafond, il est évident que les prédictions de persistance pessimistes sont essentiellement attribuables à la manière dont les dynamiques de population sont influencées par le modèle Plafond. Dans ce modèle de densité dépendance, tous les paramètres biodémographiques sont affectés à de faibles abondances de populations. Le haut degré de similarité entre les résultats des modèles Plafond et avec Consanguinité (ex. Figure 9), suggère qu'une réduction additionnelle de la persistance des populations due à la stochasticité génétique est minimale. Cependant, les analyses présentées ici seraient considérablement renforcées si la dépression de consanguinité pouvait être modélisée chez les Deux Sexes, à l'intérieur du modèle de Ricker, ce qui n'est pas possible dans la version actuelle de RAMAS Metapop. Également, l'utilisation de populations témoins de plus petite taille permettrait de mieux cerner l'influence de la taille effective sur la persistance des populations, les rivières de la Trinité et Saint-Jean utilisées comme modèle étant considérées comme ayant une abondance modérée par rapport aux autres rivières du Québec. En effet, les petites populations sont de plus en plus abondantes dans l'est du Canada, comme par exemple à l'intérieur de la Baie de Fundy (Fraser et *al.* 2007), et l'évaluation de leur probabilité d'extinction devient d'une grande importance pour la gestion et la conservation.

Dans le contexte de la modélisation des petites populations, un important défi à relever consiste à bien déterminer la relation entre la taille observée et la taille effective d'une population dans les populations structurées en âge. Cette incertitude a été testée à l'aide de deux scénarios d'estimation d'abondance d'une population par rapport à une certaine valeur de N_e . Les prédictions de persistance des populations étaient toujours plus pessimistes lorsque le nombre de reproducteurs efficaces (N_b) était plus petit que la taille effective N_e de la génération (voir et comparer les graphiques de $a = 0,70$ avec ceux de $a = 0,30$). Peu d'études empiriques ont étudié la relation entre N_b et N_e chez le saumon atlantique. Palstra et *al.* (2009) ont démontré que N_e était habituellement plus faible que le produit GN_b et plus similaire à N_b . Cela signifierait que les simulations considérant que $N_b = N_e$ sont plus réalistes d'un point de vue biologique. Les

prochaines études devraient estimer la taille effective des populations en fonction de différentes structures d'âge et de paramètres biodémographiques, afin de confirmer que les abondances simulées reflètent réellement une population avec une certaine valeur de N_e . Par exemple, AgeNe est une application de logiciel récemment développée qui permet d'effectuer ce type d'estimation (Waples *et al.*, *sous presse*). La relation entre N_e et N peut aussi avoir été influencée par les hypothèses que nous avons faites sur le système de reproduction. Dans les simulations basées sur les Deux Sexes, nous avons statué qu'une femelle pouvait se reproduire avec un maximum de trois mâles. Pour les populations à générations discrètes, on s'attend à ce que ce biais du sexe ratio réduise le ratio N_e/N (Wright 1938). Cependant, ce biais potentiel a pu être évité en utilisant le ratio N_e/N pour calculer les abondances annuelles.

La précédente discussion concerne principalement la méthodologie utilisée pour le calcul des abondances dans les simulations impliquant différents N_e . Cependant, une différence génétique potentiellement importante entre les deux rivières témoins semble être la façon dont N_e est lié à l'abondance des saumons anadromes N . Ce ratio est beaucoup plus faible pour la rivière Saint-Jean (0,25) que pour la rivière de la Trinité (0,56). Si on considère que ce ratio demeure constant peu importe la taille des populations (mais voir Adren & Kapuscinski 2003, Palstra & Ruzzante 2008), cela impliquerait que pour une même abondance de saumons anadromes, N_e serait plus faible dans la rivière Saint-Jean que dans la rivière de la Trinité. À l'inverse, cela pourrait partiellement expliquer pourquoi les prédictions sur la persistance de la population sont toujours plus pessimistes dans la rivière de la Trinité, puisqu'une certaine valeur de N_e dans cette rivière correspond à une abondance plus faible que dans la rivière Saint-Jean. Ce dernier point met l'accent sur le fait que les simulations ont été effectuées pour des valeurs de N_e similaires, pas nécessairement pour des valeurs de N similaires pour les deux rivières. Les résultats du programme de suivi génétique permettront de mettre en lumière l'importance de cette distinction, de clarifier la relation entre N_e , N_b et N et finalement, de mieux cerner l'influence potentielle de N_e sur la persistance des populations et les risques d'extinction.

5.8 Facteurs déterministes affectant la persistance d'une population : conditions environnementales changeantes

L'approche d'AVP travaille avec les forces stochastiques qui influencent la persistance d'une population, et ne considère pas d'emblée l'impact des forces déterministes. Par définition, les forces stochastiques sont aléatoires, tandis que les forces déterministes exercent une influence directionnelle sur les paramètres biodémographiques d'une population. Les conditions environnementales ont été définies pour demeurer constantes à l'intérieur d'une période de simulation, même si des options permettent d'explorer les effets de cette variabilité sur les paramètres biodémographiques. Par exemple, l'augmentation des températures estivales dans le contexte des changements climatiques peut entraîner une diminution graduelle de la survie en eau douce, mais ce scénario n'a pas été évalué ici. Également, les AVP présentées assument que les populations ne subissent pas de changements évolutifs et qu'elles ne s'adaptent pas à des conditions environnementales changeantes. Cependant, plusieurs études tendent à démontrer que le saumon atlantique s'adapte à son environnement (ex. Taylor 1991, Dionne et al. 2007, Garcia de Leaniz et al. 2007). Plus spécialement, les données démographiques de quelques populations du Canada suggèrent que ces populations auraient subi des changements phénotypiques dans les dernières décennies (F. Palstra, *non publié*). Si les résultats de cette AVP reflètent la réalité, il peut devenir important de mettre plus d'emphasis sur les facteurs déterministes qui ont un impact sur la persistance des populations. Ceux-ci peuvent avoir des impacts en eau douce ou en mer, mais sont probablement plus faciles à gérer en eau douce pour favoriser la conservation des populations. Il s'agit d'un autre exemple de la façon dont les AVP peuvent être utilisées pour guider les actions de gestion dans un environnement changeant.

5.9 Conclusion générale

Ce projet représente les premiers développements en modélisation pour quantifier l'importance de la variabilité environnementale, démographique et génétique sur la persistance des populations de saumon atlantique au Québec. Les conséquences de différents scénarios d'abondance reliés au taux de survie, à l'exploitation et à la taille effective des populations sur la persistance des populations ont été évaluées à l'aide de simulations de populations. Les résultats suggèrent qu'une diminution de la survie en mer entraîne une diminution de la persistance des

populations et une augmentation de leur risque d'extinction. Lorsque la survie en mer est faible, l'impact du taux d'exploitation sur la persistance des populations est plus important. Les résultats suggèrent aussi que, selon les scénarios démographiques testés, les facteurs stochastiques n'ont pas une influence dominante sur la persistance des rivières témoins (tailles de populations moyennes à grandes). Toutefois, des effets de dépression de consanguinité semblent être apparents à faible taille effective de population. Cette conclusion dépend néanmoins fortement des hypothèses implicitement faites dans les AVP, spécialement celles qui concernent le modèle de densité dépendance des populations et la relation entre la taille observée et la taille effective des populations. Le développement de ce type de modélisation doit être poursuivi afin d'évaluer plus en profondeur l'influence potentielle des composantes environnementales et génétiques sur les risques d'extinction d'une population, spécialement dans un contexte de dynamique de populations de petites tailles. Les futurs travaux devraient aussi aborder les questions soulevées précédemment afin d'améliorer notre compréhension de cette approche de modélisation pour des fins de gestion prédictive des stocks. En conclusion, ce projet permet d'illustrer la complexité, mais aussi l'utilité et la valeur pratique des analyses de viabilité de populations pour la conservation et la gestion prédictive du saumon atlantique au Québec.

6 Remerciements

Merci à Vanessa Cauchon qui a aidé à fournir les informations détaillées sur la démographie et le cycle de vie du saumon atlantique pour les deux rivières témoins. Un merci spécial à Jeroen Steenbeek qui a fourni une aide indispensable pour l’écriture des fonctions dll. Nous remercions également Jamie Gibson et Robin Waples qui ont fourni des suggestions pour améliorer les simulations.

7 Références

- Akçakaya H.R. (2005) RAMAS Metapop: Viability analyses for Stage-Structured Metapopulations (version 5) 2005. Applied Biomathematics, Setauket, New York.
- Akçakaya H.R. & Gulve, P.S. (2000) Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48: 9-21.
- Allendorf F.W. & Ryman, N. (2002) The role of genetic in population viability analyses. In: *Population Viability Analysis*. Beissinger SR, McCullough DR (editors). Chicago University Press, Chicago.
- Araki, H., Cooper, B., & Blouin, M.S. (2007) Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 318: 100-103.
- Ardren, W.R. & Kapuscinski, A.R. (2003) Demographic & genetic estimates of effective population size (N_e) reveals genetic compensation in steelhead trout. *Molecular Ecology* 12: 35-49.
- Beissinger, S.R. & McCullough, D.R. (2002) Population Viability Analysis. The University of Chicago Press, Chicago.
- Berglund, I., Schmitz, M., & Lundqvist, H. (1992) Seawater adaptability in baltic salmon (*Salmo salar*) - A bimodal smoltification pattern in previously mature males. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 49: 1097-1106.
- Beverton, R.J.H. & Holt, S.J. (1957) On the dynamics of exploited fish populations. Fish and Fisheries Series 11. Chapman & Hall, London.
- Brown, J.H., & Kodric-Brown, A. (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Caron, F., Fontaine, P.M. & Picard, S.E. (1999) Seuil de conservation et cible de gestion pour les rivières à saumon (*Salmo salar*) de Québec 48 p.

- Caswell, H. (2001) Matrix Population Models: Construction, Analyses and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Cross, P.C., & Beissinger, S.R.. 2001. Using logistic regression to analyze the sensitivity of PVA models: a comparison of methods based on African wild dog models. *Conservation Biology* 15: 1335–1346.
- Cunjak, R.A., Prowse, T.D. & Parrish, D.L. (1998) Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "the season of parr discontent"? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 161-180.
- Cunjak, R.A. & Therrien, J. (1998) Inter-stage survival of wild juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fisheries Management and Ecology* 5: 209-224.
- Dempson, J.B., Furey, G. & Bloom, M. (2001) Assessment of the status of Atlantic salmon stocks of Conne River, SFA 11. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2001/030.
- Dennis, B., Munholland, P.L. & Scott, J.M (1991) Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs* 61: 115-143.
- Dionne, M., Miller, K.M., Dodson, J.J., Caron, F. & Bernatchez, L.(2007) Clinal variation in MHC diversity with temperature: evidence for the role of host-pathogen interaction on local adaptation in Atlantic salmon. *Evolution* 61: 2154-2164.
- Dionne, M., Caron, F., Dodson, J.J. & Bernatchez, L.(2008) Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology* 17(10): 2382-2396.
- Dionne, M., Fournier, D. & Cauchon, V. *En préparation*. Travaux de recherche sur le saumon des rivières Saint-Jean et de la Trinité en 2010. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats, Service de la faune aquatique.

- Egglishaw, H.J. & Shackley, P.E. (1973) An experiment on faster growth of salmon *Salmo salar* (L.) in a Scottish stream. *Journal of Fish Biology* 5: 197–204.
- Elson, P.F. (1957) The Role of Hatcheries in Securing Maritime Stocks of Atlantic Salmon. *Canadian Fish Culture* 21.
- Elson, P.F. (1975) Atlantic salmon rivers smolts production and optimal escapement: An overview of natural production. *New England Atlantic salmon restoration conference 1975*. 119 p.
- Evans, G.T., Rice, J.C. & Chadwick, E.M.P. Patterns in growth and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 783-797.
- Fleming, I.A. (1996) Reproductive strategies of Atlantic salmon: Ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6(4): 379-416.
- Fleming, I.A. (1998) Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 59-76.
- Fleming, I.A. & Reynolds, J.D. (2004) Salmonid Breeding Systems. In: Hendry AP, Stearns SC, editors. *Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives*. Oxford University Press, Oxford.
- Fournier, D. & Cauchon, V. (2009) Travaux de recherche sur le saumon des rivières Saint-Jean et de la Trinité en 2008. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats, Service de la faune aquatique.
- Frankham, R. (1995) Effective population size adult population size ratios in wildlife - A review. *Genetical Research* 66: 95-107.
- Frankham, R., Ballou, J.D., & Briscoe, D.A. (2002) Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, New York.

- Fraser, D.J., Jones, M. W., McParland, T.L., & Hutchings, J.A. (2007) Loss of historical immigration and the unsuccessful rehabilitation of extirpated salmon populations. *Conservation Genetics* 8: 527-546.
- Friedland, K.D. (1998) Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55(Suppl. 1): 119-130.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G., McMenemy, J.R. & Drinkwater, K.F. (2003) Multidecadal trends in North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks and climate trends relevant to juvenile survival. *ICES Journal of Marine Science* 50: 481-492.
- Garant, D., Dodson, J.J., Bernatchez, L. (2001). A genetic evaluation of mating system and determinants of individual reproductive success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Heredity* 92: 137-145.
- García de Leániz, C., Fleming, I.A., Einum, S., Verspoor, E., Jordan, W.C., Consuegra, S., Aubin-Horth, N., Lajus, D., Letcher, B.H., Youngson, A.F., Webb, J.H., Vøllestad, L.A., Villanueva, B., Ferguson, A., & Quinn, T.P. (2007) A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biological Reviews* 82: 173-211.
- Gardiner, R. & Shackley, P. (1991) Stock and recruitment and inversely density-dependent growth of salmon, *Salmon salar* L., in a Scottish stream. *Journal of Fish Biology* 38(5): 691-696.
- Gibson, A.J.F. (2006) Population regulation in Eastern Canadian Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document* 2006/016.
- Gibson, A.J.F., Bowlby, H.D., Bryan, J.R. & Amiro, P.G. (2008) Population viability analyses of Inner Bay of Fundy Atlantic salmon with and without Live Gene Banking. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document* 2008/057.

- Gibson, A.J.F., Jones, R.A. & Bowlby, H.D. (2009) Equilibrium Analyses of a Population's Response to Recovery Activities: A Case Study with Atlantic Salmon. *North American Journal of Fisheries Management* 29: 958-974.
- Hutchings, J.A. (2004) Norms of reaction and phenotypic plasticity. In: Hendry AP, Stearns SC, editors. *Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives*. Oxford University Press, Oxford.
- Hutchings, J.A. & Jones M.E.B. (1998) Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 22-47.
- ICES (International Council for the Exploration of the Sea) (2010) Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 22–31 March 2010 Copenhagen, Denmark.
- Jonsson, N., Jonsson, B., & Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751–762.
- Jordan, R.M. & Beland, K.F. (1981) Atlantic salmon spawning and evaluation of natural spawning success. Atlantic Sea-Run Salmon Commission. Augusta, Maine.
- Lacy, R.C., Borbat, M. & Pollak, J.P. (2005) VORTEX: A stochastic simulation of the extinction process: Version 9.50. Chicago Zoological Society, Brookfield, IL.
- Lande R. (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241(4872): 1455-1460.
- Legault, C.M. (2004) Salmon PVA: A Population Viability Analysis model for Atlantic Salmon in the Maine Distinct Population Segment. *Northeast Fisheries Science Center Reference Document* 04-02.
- Legault, C.M. (2005) Population Viability Analysis of Atlantic salmon in Maine, USA. *Transactions of the American Fisheries Society* 134:5 49-62.

- Leslie, P.H. (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M., & Wittzell, H. (1999) Conservation biology - Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402: 34-35.
- May, R.M. (1976) Theoretical Ecology. Saunders, Philadelphia.
- Minto, C., Myers, R.A. & Blanchard, W. (2008) Survival variability and population density in fish populations. *Nature* 452: 344-348
- Mjølnerød, I.B., Fleming, I.A., Refseth U.H. & Hindar, K. 1998 Mate and sperm competition during multiple-male spawnings of Atlantic salmon. *Canadian Journal of Zoology* 76: 70–75.
- MRNF (ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec) (2010). Bilan de l'exploitation du saumon au Québec en 2009. Secteur Faune Aquatique, Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec.
- Myers, R.A. (1984) Demographic consequences of precocious maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 1349-1353.
- Myers, R.A., Barrowman, N.J., Hutchings, J.A. & Rosenberg, A.A. (1995) Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269: 1106-1108.
- Newbold, S.C. & Siikamäki, J. (2009) Prioritizing conservation activities using reserve site selection methods and population viability analysis. *Ecological Applications* 19(7): 1774-1790.
- Newman, D. & Pilson, D. (1997) Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: Experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution* 51: 354-362.

- Nickelson, T.E. & Lawson, P.E. (1998) Population viability of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, in Oregon coastal basins: Application of a habitat-based life cycle model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 2383-2392.
- Nieminen, M., Singer, M.C., Fortelius, W., Schops, K., & Hanski, I. (2001) Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *American Naturalist* 157: 237-244.
- O'Connell, M.F., Dempson, J.B., Mullins, C.C., Reddin, D.G., Bourgeois, C.E., Porter T.R, Cochrane, N.M. & Caines, D. (2006) Status of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks of insular Newfoundland (SFAs 3-14A). *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document* 2006/058.
- Palstra, F.P., O'Connell, M.F. & Ruzzante, D.E. (2009) Age structure, changing demography and effective population size in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Genetics* 182(4): 1233-1249.
- Palstra, .FP. & Ruzzante, D.E. (2008) Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? *Molecular Ecology* 17(15): 3428-3447.
- Parrish, D.L., Behnke, R.J., Gephard, S.R., McCormick, S.D. & Reeves, G.H. (1998) Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 281-287.
- Prevost, E. & Chaput, G. (2001) Stock, recruitment and reference points: Assessment and management of Atlantic salmon. INRA Editions, Paris.
- Ratner, S., Lande, R. & Roper, B.B. (1997) Viability analysis of Spring Chinook Salmon in the South Umpqua River, Oregon. *Conservation Biology* 11(4): 879-889.
- Reed, J.M., Mills, L.S., Dunning Jr, J.B., Menges, E.S., McKelvey, K.S., Frye, R., Beissinger, S.R., Anstett, M-C. & Miller, P. (2002) Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16: 7-19.

- Ricker, W.E. (1954) Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11: 559-623.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., & Hanski, I. (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392: 491-494.
- Schwartz, M.K., Luikart, G., & Waples, R.S. (2007) Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 25-33.
- Skilbrei, O.T. (1990) Compensatory sea growth of male Atlantic salmon, *Salmo salar* which previously mature as parr. *Journal of Fish Biology* 37: 425-435.
- Spromberg, J.A. & Johnson, L.L. (2008) Potential effects of freshwater and estuarine contaminant exposure on lower Columbia River chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations. In: Akçakaya HR, Stark JD, Bridges TS, editors. *Demographic Toxicity: Methods in Ecological Risk Assessment*. Oxford University Press, New York.
- Stabell, O.B. (1984) Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special references to the Atlantic salmon. *Biological Review* 59: 333-388.
- Taylor, E.B. (1991) A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 185-207.
- Trzcinski, M.K., Gibson, A.J.F., Amiro, P.G. & Randall, R.G. (2004) Inner Bay of Fundy Atlantic salmon (*Salmo salar*) critical habitat case study. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document* 2004/114.
- Vincenzi, S., Crivelli, A.J., Jesensek, D., Rubin, J.F., Poizat, G. & De Leo, G.A. (2008) Potential factors controlling the population viability of newly introduced endangered marble trout populations. *Biological Conservation* 141: 198-210.
- Vucetich, J. A., Waite, T. A., & Nunney, L. (1997) Fluctuating population size and the ratio of effective to census population size. *Evolution* 51: 2017-2021.

- Waples, R.S. (1990) Conservation genetics of Pacific salmon .3. Estimating effective population size. *Journal of Heredity* 81: 277-289.
- Waples, R.S. (2002) Effective size of fluctuating salmon populations. *Genetics* 161: 783-791.
- Waples, R.S. (2005) Genetic estimates of contemporary effective population size: to what time periods do the estimates apply? *Molecular Ecology* 14: 3335-3352.
- Waples, R.S. (2010) Eco-evolutionary dynamics: fluctuations in population growth rate reduce effective population size in chinook salmon. *Ecology* 91(3): 902-914.
- Waples, R.S., Do, C., & Choquet, J. *Sous-presse*. Calculating N_e and N_e/N in age-structured populations : a hybrid Feilstein-Hill approach. *Ecology*.
- Westemeier, R.L., Brawn, J.D., Simpson, S.A., Esker, T.L., Jansen, R.W., Walk, J.W., Kershner, E.L., Bouzat, J.L., & Paige, K.N. (1998). Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science* 282: 1695-1698.
- Wright, S. (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- Wright, S. (1938) Size of a population and breeding structure in relation to evolution. *Science* 87: 430-431.
- WWF (2001) Report on the status of Atlantic salmon: a river by river assessment.
- Zabel, R.W., Scheuerell, M.D., McClure, M.M. & Williams, J.G. (2006) The Interplay between Climate Variability and Density Dependence in the Population Viability of Chinook Salmon. *Conservation Biology* 20(1): 190-200.

8 Tableaux et Figures

Tableau 1: Estimés de survie de l'œuf à l'alevin vésiculé. L'origine et les taux de survie moyens rapportés dans les études empiriques sont fournis. Seuls les estimés issus des populations naturelles ont été considérés. La moyenne arithmétique des taux de survie de ces études est 0,244 ($\sigma^2 = 0.004$, SD = 0.066, CV = 0.018).

<i>Source</i>	<i>Localisation</i>	<i>Origine</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Écart (%)</i>	
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	Sauvage	0,307	9,2	61
Elson (1957)	Rivière Pollet, NB	Inconnue	0,176		
Eglishaw & Shackley, 1980	Écosse	Élevage	0,129	11,1	14,8
Jordan & Beland 1981	Maine	Sauvage	0,250	15	35

Tableau 2: Estimés de survie de l'alevin vésiculé à l'alevin non vésiculé de la littérature. L'origine et les taux de survie moyens rapportés dans les études empiriques sont fournis. Seuls les estimés issus des populations naturelles ont été considérés. La moyenne arithmétique des taux de survie de ces études est 0,526 ($\sigma^2 = 0.003$, SD = 0.056, CV = 0.006).

<i>Source</i>	<i>Localisation</i>	<i>Origine</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Écart (%)</i>	
Eglishaw & Shackley 1973	Écosse	Sauvage	0,565	50,4	61,8
Gardiner & Shackley 1991	Écosse	Sauvage	0,486	23,9	64,2

Tableau 3 : Estimés de survie de l'oeuf au saumoneau et du saumoneau à l'adulte pour les rivières Saint-Jean et de la Trinité. Les données sont issues de Fournier & Cauchon (2009).

Saint-Jean			de la Trinité		
Année	Œuf au saumoneau	Saumoneau à l'adulte	Année	Œuf au saumoneau	Saumoneau à l'adulte
1980			1980	0,0398	
1981			1981	0,0482	
1982			1982	0,0265	
1983			1983	0,0314	
1984			1984	0,0169	0,0327
1985	0,0360		1985	0,0349	0,0403
1986	0,0485		1986	0,0281	0,0269
1987	0,0293		1987	0,0168	0,0341
1988	0,0275		1988	0,0120	0,0538
1989	0,0257	0,0211	1989	0,0377	0,0457
1990	0,0277	0,0186	1990	0,0265	0,0502
1991	0,0154	0,0142	1991	0,0251	0,0214
1992		0,0114	1992	0,0213	0,0131
1993		0,0114	1993	0,0207	0,014
1994	0,0334	0,0129	1994	0,0134	0,013
1995	0,0298	0,0149	1995	0,0124	0,0143
1996	0,0310	0,0068	1996	0,0150	0,0119
1997	0,0388		1997	0,0210	0,0272
1998	0,0326	0,0074	1998	0,0222	0,0213
1999	0,0184	0,0104	1999	0,0209	0,0069
2000	0,0363	0,0175	2000	0,0172	0,0038
2001	0,0249	0,0141	2001	0,0338	0,0083
2002	0,0294	0,0145	2002		0,0133
2003	0,0189	0,0206	2003	0,0295	0,0082
2004		0,0179	2004		0,0172
2005		0,0104	2005		0,0198
2006		0,0079	2006		
2007			2007		
2008			2008		

Tableau 4: Estimés de survie annuelle en eau douce chez le saumon atlantique, considérant les estimés d'études effectuées en nature seulement.

<i>Source</i>	<i>Localisation</i>	<i>Stade</i>	<i>Année</i>	<i>Survie</i>
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	1989	0,744
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	1990	0,235
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	1991	0,324
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	1992	0,354
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	1993	0,198
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	1994	0,140
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	moyenne	0,333
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	0+ to 1+	1959	0,300
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	0+ to 1+	1960	0,240
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	0+ to 1+	1961	0,400
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	0+ to 1+	1962	0,400
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	0+ to 1+	moyenne	0,335
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	en hiver	0,200
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	en hiver	0,320
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	en hiver	0,250
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	en hiver	0,350
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	en hiver	0,750
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	0+ to 1+	moyenne	0,374
Gardiner & Shackley (1991)	Écosse	0+ to 1+	annuel	0,113
Meister 1962	Maine	0+ to 1+	annuel	0,505
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	1988	0,477
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	1989	0,259
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	1990	0,287
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	1991	0,429
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	1992	0,303
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	1993	0,255
Cunjak & Therrien (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	moyenne	0,335
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	1+ to 2+	1959	0,720
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	1+ to 2+	1960	0,490
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	1+ to 2+	1961	0,330
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	1+ to 2+	1962	0,250
Myers (1984)	Rivière Fitzroy, TN	1+ to 2+	moyenne	0,448
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	en hiver	0,180
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	en hiver	0,270
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	en hiver	0,300
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	en hiver	0,430
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	en hiver	0,480
Cunjak et al (1998)	Catamaran Brook, NB	1+ to 2+	moyenne	0,332
Meister 1962	Maine	1+ to 2+	annuel	0,298
Symons 1979	Nouveau-Brunswick	1+ to 2+	inconnue	0,461

Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1968	0,400
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1969	0,950
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1970	0,400
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1971	0,400
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1972	0,400
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1973	0,450
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1974	0,400
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	1975	0,400
Evans et al (1984)	Western Arm Brook	3+ to 4+	moyenne	0,475

Tableau 5: Estimés de survie du saumoneau à l'adulte pour des rivières à saumon atlantique du Québec (Qc) et de Terre-Neuve (TN). Le taux de survie moyen basé sur n observations (années) est fourni, de même que l'écart-type (SD) et le coefficient de variation (CV).

<i>Rivière</i>	<i>Région</i>	<i>Stade</i>	<i>n (années)</i>	<i>Survie</i>	<i>SD</i>	<i>CV</i>
Western Arm Brook	TN	Saumoneau à madeleineau	33	0,0575	0,0272	0,0133
Conne River	TN	Saumoneau à madeleineau	17	0,0490	0,0238	0,0115
Northeast Brook	TN	Saumoneau à madeleineau	18	0,0556	0,0186	0,0066
Saint-Jean	QC	Saumoneau à adulte	18	0,0137	0,0044	0,0014
De la Trinité	QC	Saumoneau à adulte	22	0,0226	0,0145	0,0093
Saint-Jean	QC	Saumoneau à madeleineau	18	-	0,0012	0,0003
De la Trinité	QC	Saumoneau à madeleineau	22	-	0,0086	0,0054
Saint-Jean	QC	Madeleineau à dibermarin	18	-	0,0031	0,0198
De la Trinité	QC	Madeleineau à dibermarin	22	-	0,0032	0,0777

Tableau 6: Estimés d'itéroparité et de variance environnementale pour des rivières de différentes régions du Canada (Lab = Labrador, TN = Terre-Neuve, Qc = Québec). L'itéroparité moyenne basée sur n cohortes pour un stade de vie donné est fournie, de même que l'écart-type (SD) et le coefficient de variation (CV) de variance environnementale.

<i>Rivière</i>	<i>Région</i>	<i>Stade</i>	<i>Unité</i>	<i>n</i>	<i>Iteroparité</i>	<i>SD</i>	<i>CV</i>
Sandhill River	Lab	Madeleineau	cohortes	19	0,0561	0,0682	0,0829
Gander	TN	Madeleineau	cohortes	13	0,0697	0,0913	0,1197
Middle Brook	TN	Madeleineau	cohortes	14	0,0583	0,0948	0,1543
Terra Nova	TN	Madeleineau	cohortes	10	0,0308	0,0539	0,0944
Northeast Brook	TN	Madeleineau	cohortes	13	0,1271	0,2140	0,3604
de la Trinité	Qc	Femelles dibermarins	cohortes	28	0,0999	0,1156	0,1338
de la Trinité	Qc	Mâles madeleineau	cohortes	30	0,0173	0,0185	0,0197
Saint-Jean	Qc	Femelles dibermarins	cohortes	12	0,0471	0,0311	0,0206
Saint-Jean	Qc	Mâles madeleineau	cohortes	23	0,0229	0,0378	0,0627

Tableau 7: Estimés de poids frais et de fécondité réalisée, et écarts types de la variance environnementale entre les années (*SD*) qui y sont rattachés. La fécondité réalisée est montrée pour les modélisations des deux sexes (poissons 0+) et des femelles seulement. Un écart-type du à la variance environnementale de 12% a été considéré pour la variabilité reliée à la fécondité. Voir le texte pour plus de détails sur le calcul de l'écart-type.

<i>Rivière</i>	<i>Stade</i>	<i>Poids frais (kg)</i>	<i>Fécondité (oeufs)</i>	<i>Fécondité réalisée (poissons 0+)</i>	<i>Fécondité réalisée (femelles 0+)</i>	<i>12% SD</i>
de la Trinité	Dibermarins vierges	4,11	6309	2987	1493	179
	Reproducteurs multiples	7,46	8281	3920	1960	235
Saint-Jean	Dibermarins vierges	4,39	6739	4144	2072	249
	Reproducteurs multiples	9,02	10012	6158	3079	369

Figure 1. Exemple d'une matrice de Leslie avec deux vecteurs d'abondance de population. L'aspect pré-reproduction se manifeste principalement dans l'expression du résultat de la reproduction, soit la fécondité réalisée (le nombre de progéniture qui survit du dépôt des œufs jusqu'à l'automne suivant), plutôt que dans le nombre d'œufs déposés lors de la reproduction. Dans cette matrice, les abondances annuelles de chaque cohorte $N_x(t)$ sont prédites en multipliant les abondances de la cohorte de l'année d'avant ($N_x(t-1)$) avec les taux de survie (s) et de fécondité réalisée (s_0f) de la matrice de Leslie.

$$\begin{bmatrix} N_0(t) \\ N_1(t) \\ N_2(t) \\ N_3(t) \\ N_4(t) \\ N_5(t) \\ N_6(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} s_0f_0 & s_0f_1 & s_0f_2 & s_0f_3 & s_0f_4 & s_0f_5 & s_0f_6 \\ s_1 & & & & & & \\ & s_2 & & & & & \\ & & s_3 & & & & \\ & & & s_4 & & & \\ & & & & s_5 & & \\ & & & & & s_6 & \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_0(t-1) \\ N_1(t-1) \\ N_2(t-1) \\ N_3(t-1) \\ N_4(t-1) \\ N_5(t-1) \\ N_6(t-1) \end{bmatrix}$$

Figure 2. Cycle de vie général utilisé pour les analyses de viabilité de population.

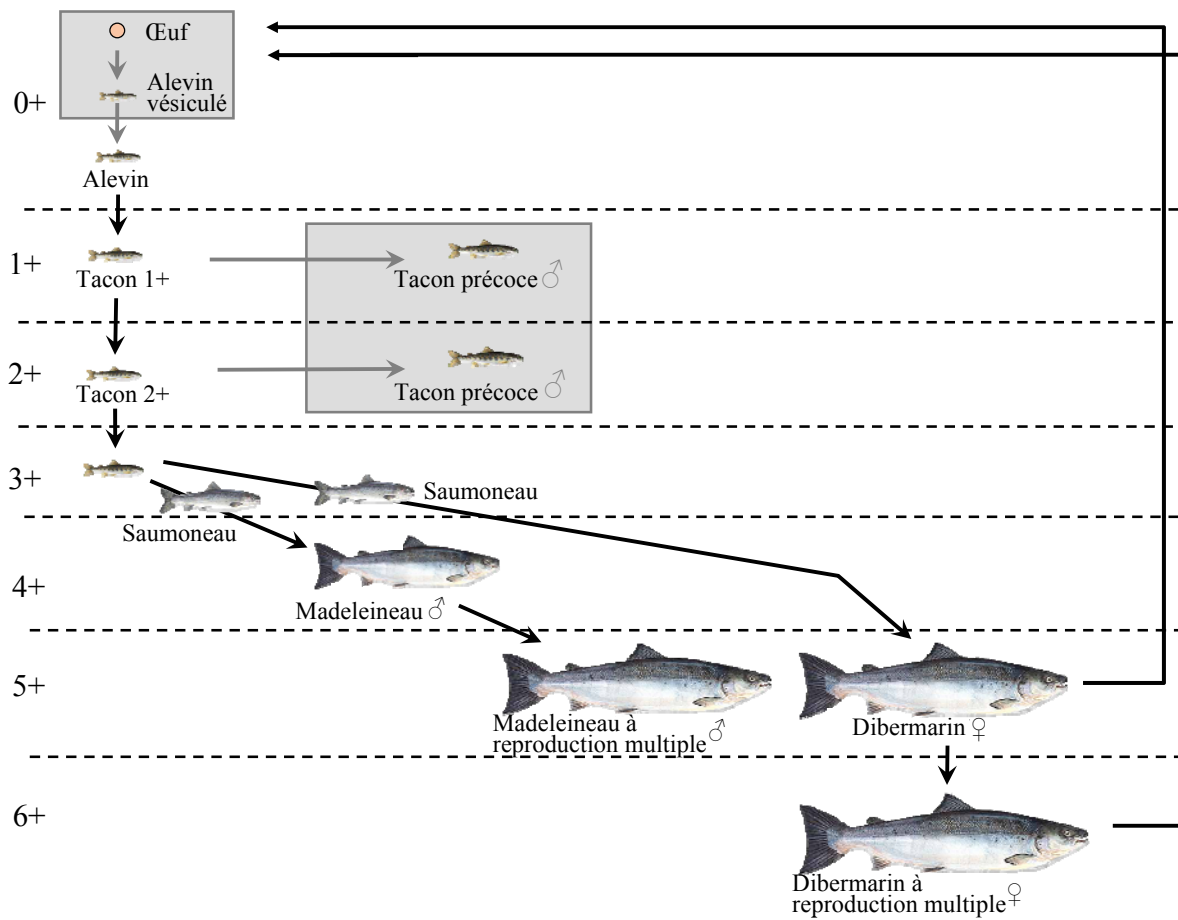


Figure 3. Comparaison des résultats des simulations du modèle de base (ligne pointillée) avec les abondances de saumons anadromes observés entre 1992 et 2009 (ligne pleine). La ligne pointillée représente les abondances simulées de saumons anadromes et leurs variances en gris ($\pm$ un écart-type) pour les modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes, pour les deux rivières témoins.

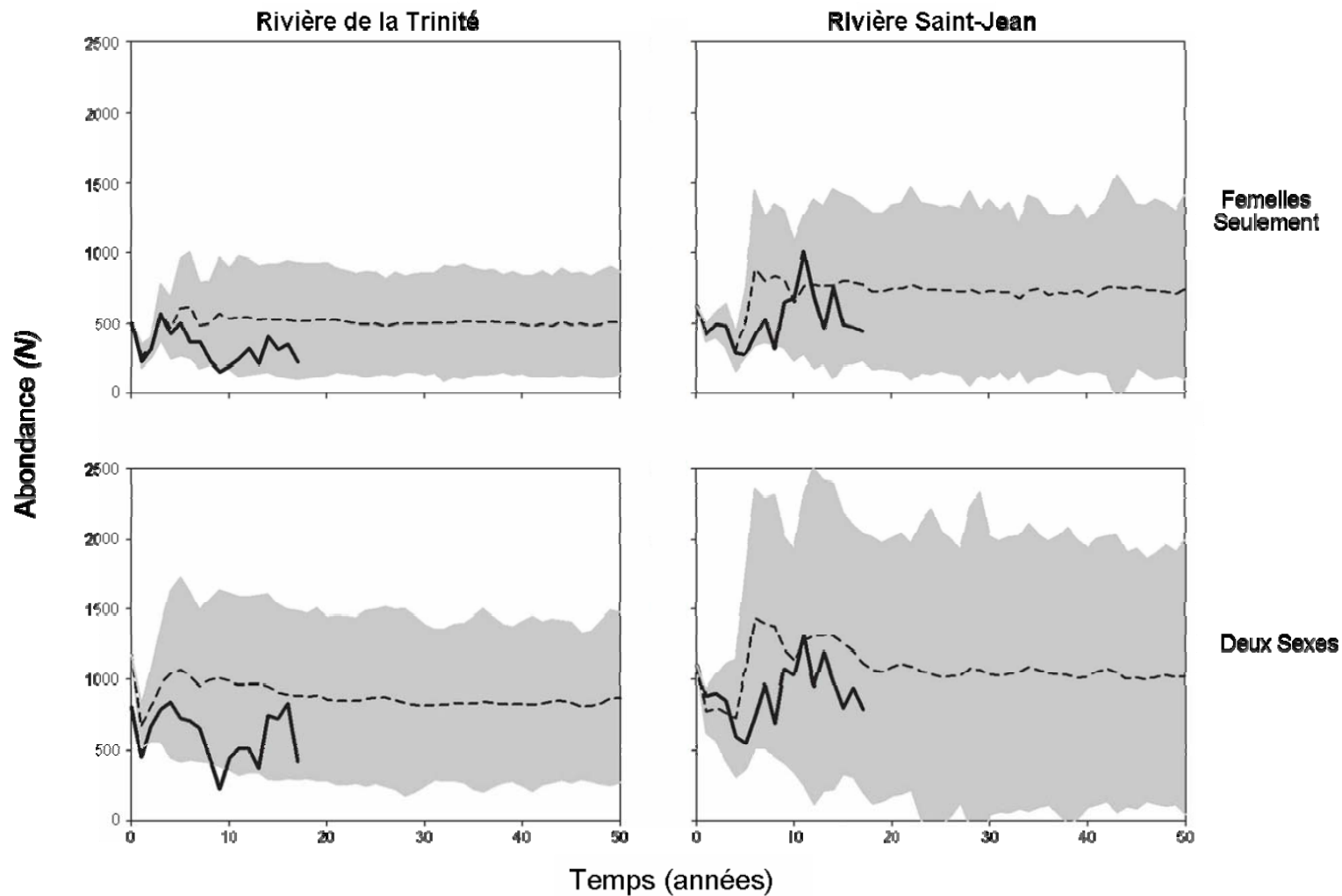


Figure 4. Comparaison des résultats de simulations du modèle de base (ligne pointillée) avec les abondances de femelles anadromes observées entre 1992 et 2009 (ligne pleine). La ligne pointillée représente l'abondance des femelles anadromes et la variance associée en gris ($\pm$ un écart-type) pour les modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes, pour les deux rivières témoins.

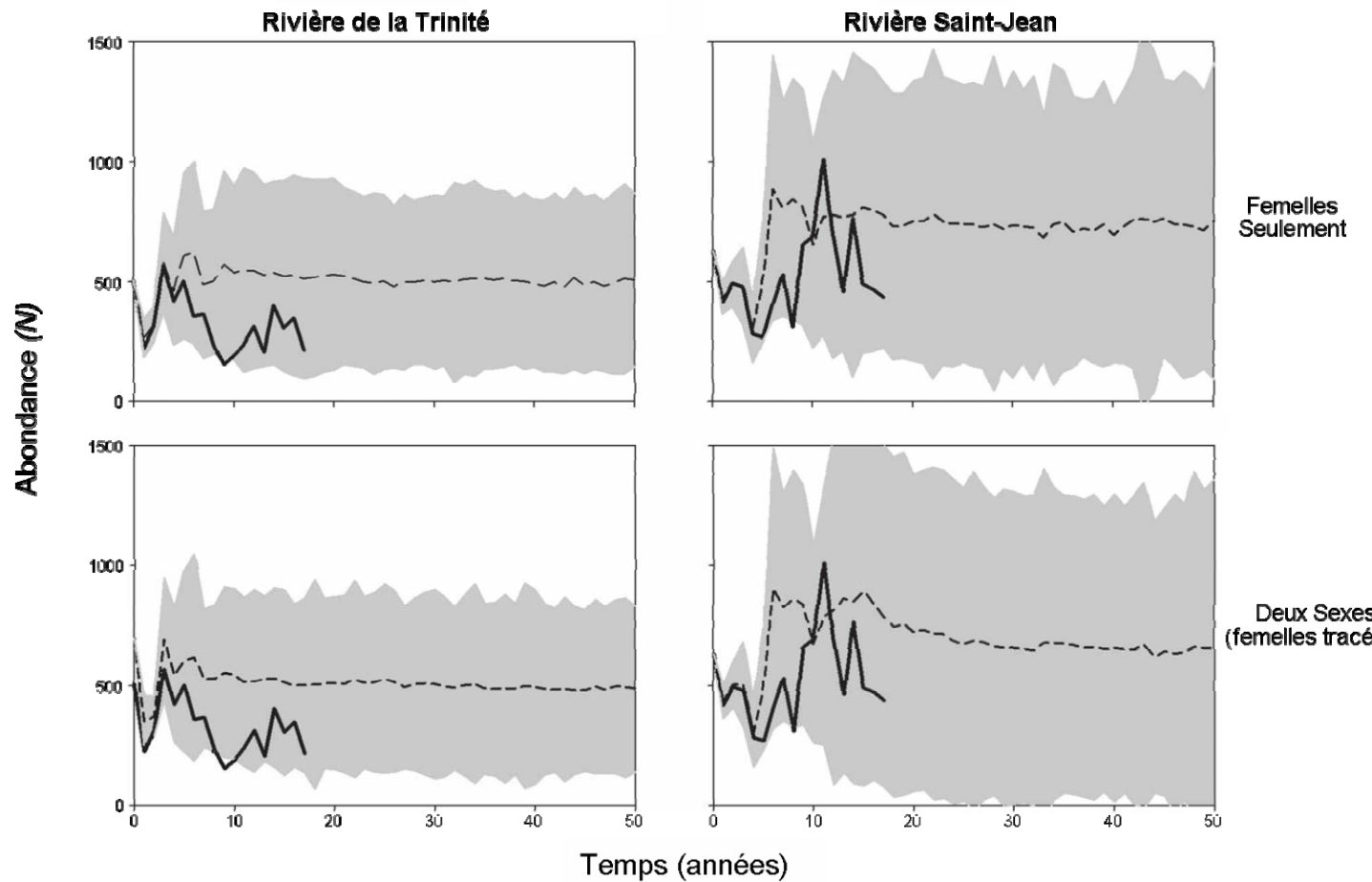


Figure 5. Comparaison des probabilités d'extinction pour les populations simulées avec un taux d'accroissement maximal $R_{max} = 1,25$ et $R_{max} = 2,50$, pour la rivière de la Trinité. Les probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiance 95%) sont données pour trois scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour les modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes. Pour les simulations de N_e , les abondances correspondent à $N_b = N_e$ (réduction $a = 0,20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

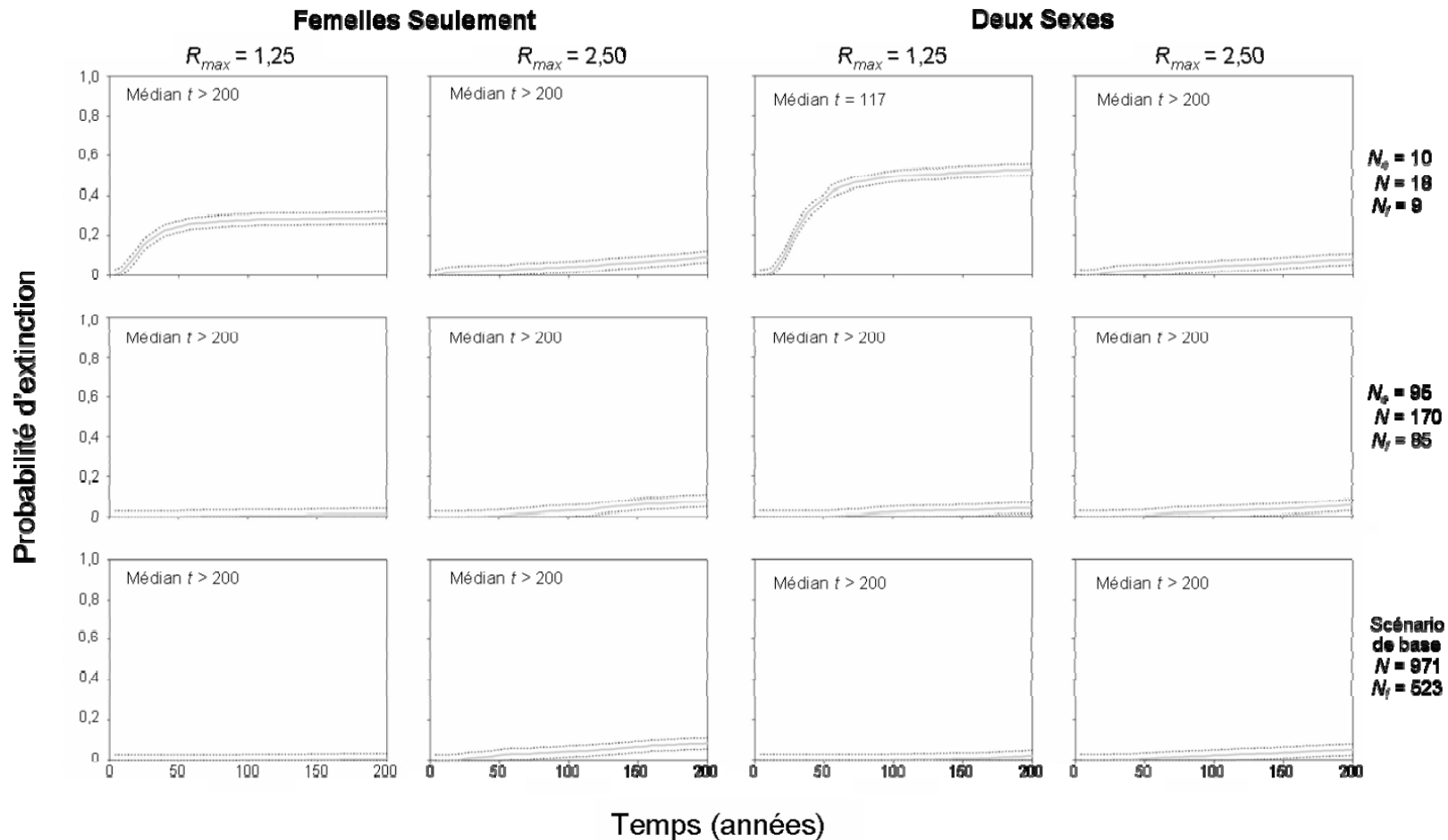


Figure 6. Comparaison des abondances moyennes de saumons anadromes pour les populations simulées avec un taux d'accroissement maximal $R_{max} = 1,25$ et $R_{max} = 2,50$, pour la rivière de la Trinité. Les abondances moyennes de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) sont données pour trois scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour les modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes. Pour les simulations de N_e , les abondances correspondent à $N_b = N_e$ (réduction $a = 0,20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

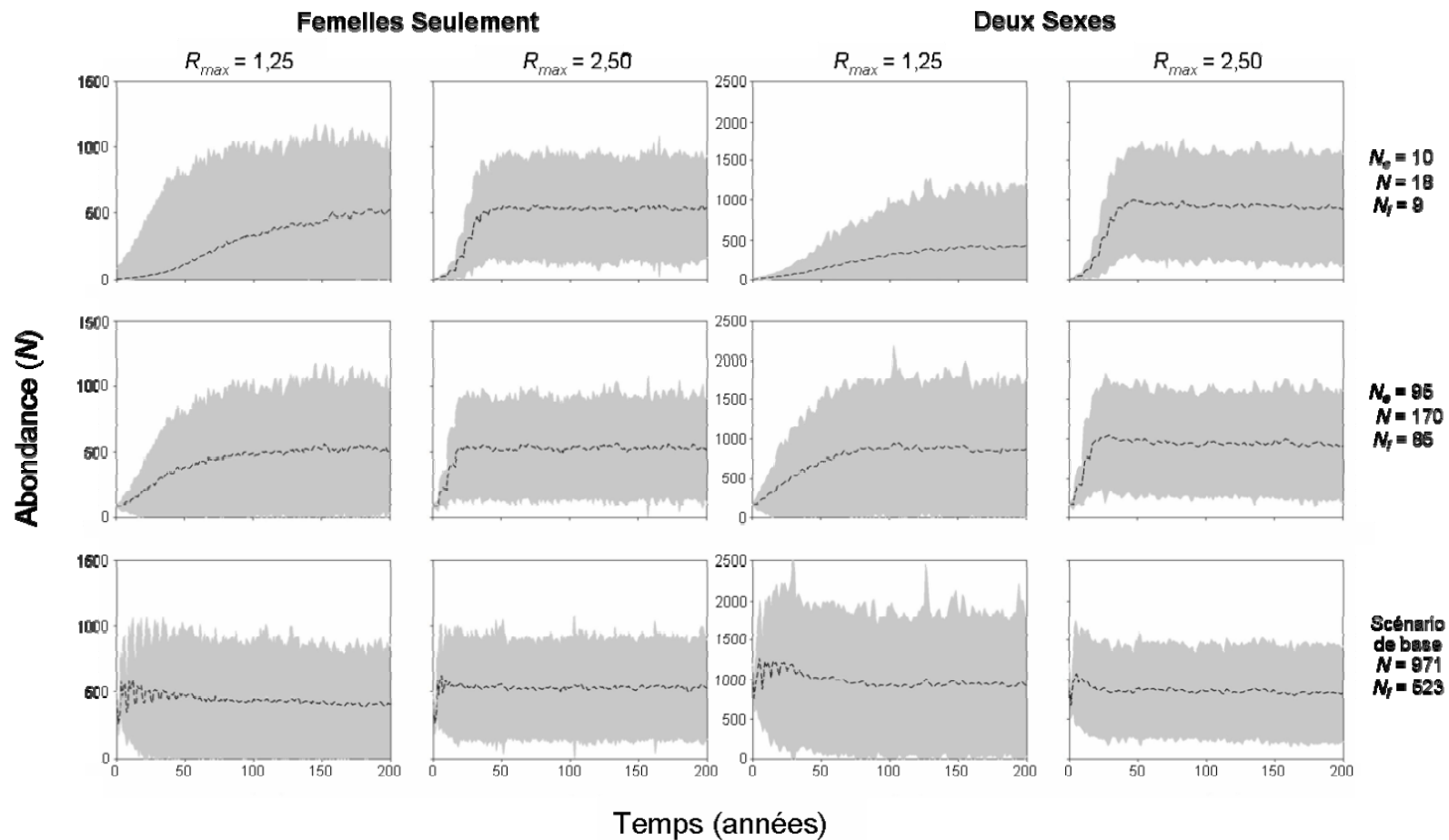


Figure 7. Comparaison des probabilités d'extinction pour les populations simulées avec un taux d'accroissement maximal $R_{max} = 1,25$ et $R_{max} = 2,50$, pour la rivière Saint-Jean. Les probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiance 95%) sont données pour trois scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour les modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes. Pour les simulations de N_e , les abondances correspondent à $N_b = N_e$ (réduction $a = 0,20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

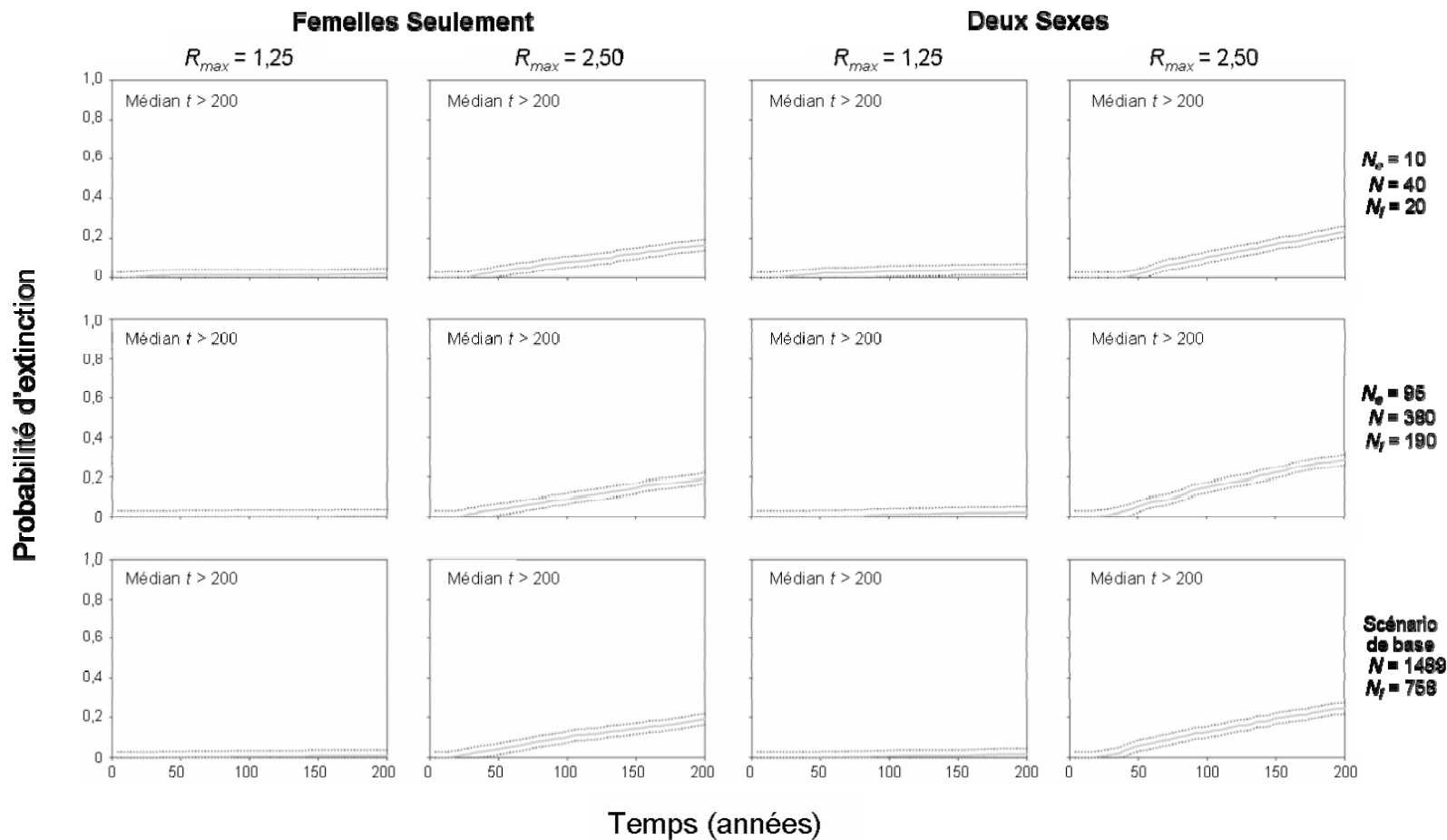


Figure 8. Comparaison des abondances moyennes de saumons anadromes pour les populations simulées avec un taux d'accroissement maximal $R_{max} = 1,25$ et $R_{max} = 2,50$, pour la rivière Saint-Jean. Les abondances moyennes de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) sont données pour trois scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour les modélisations Femelles Seulement et Deux Sexes. Pour les simulations de N_e , les abondances correspondent à $N_b = N_e$ (réduction $a = 0,20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

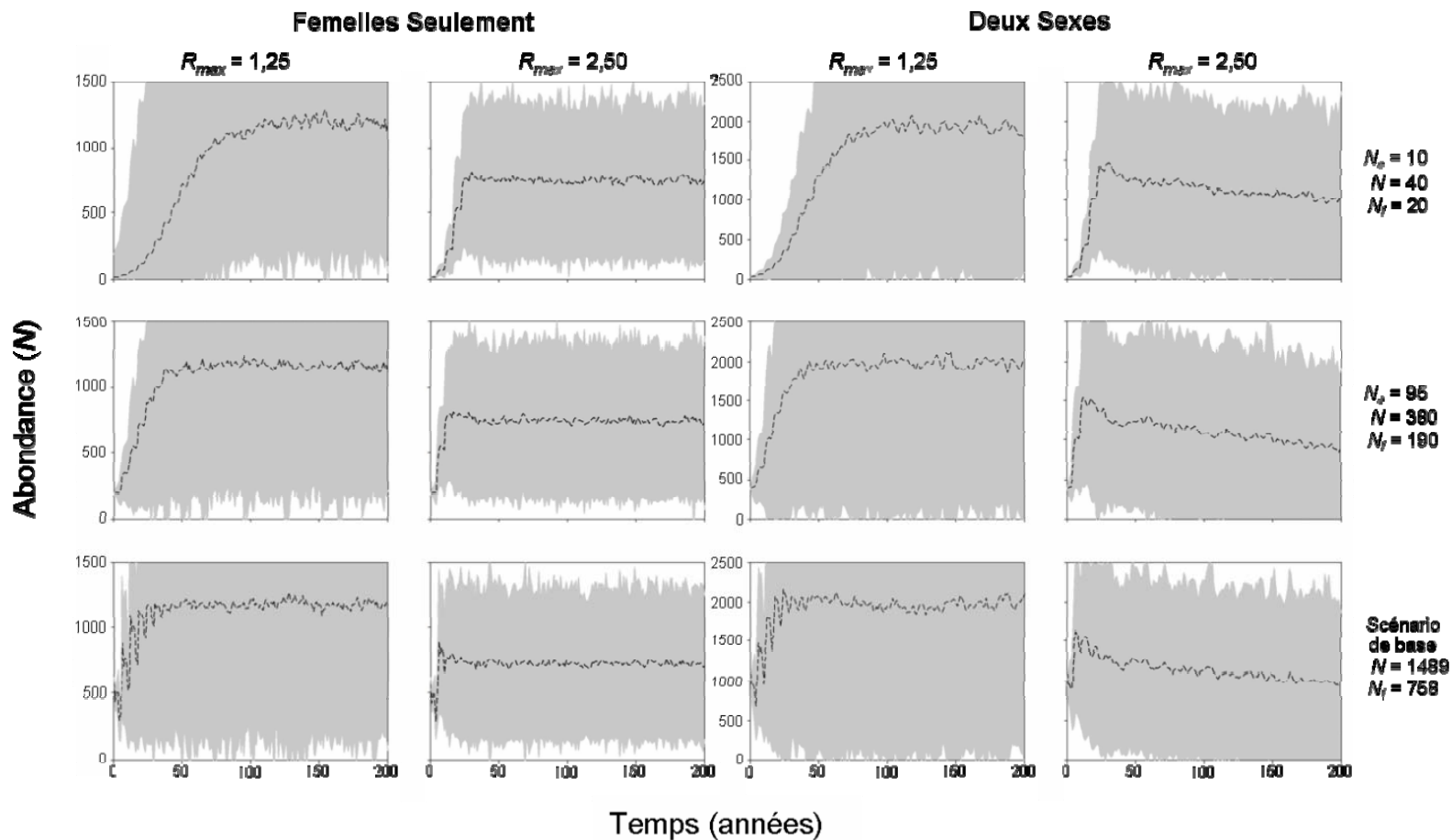


Figure 9. Probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiances 95%) pour la rivière de la Trinité en fonction du taux de survie du saumoneau au madeleineau (variant de 25% à 100% des valeurs observées actuellement) et du taux d'exploitation (captures récréatives, variance de 25% à 400% du niveau d'exploitation observé présentement). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

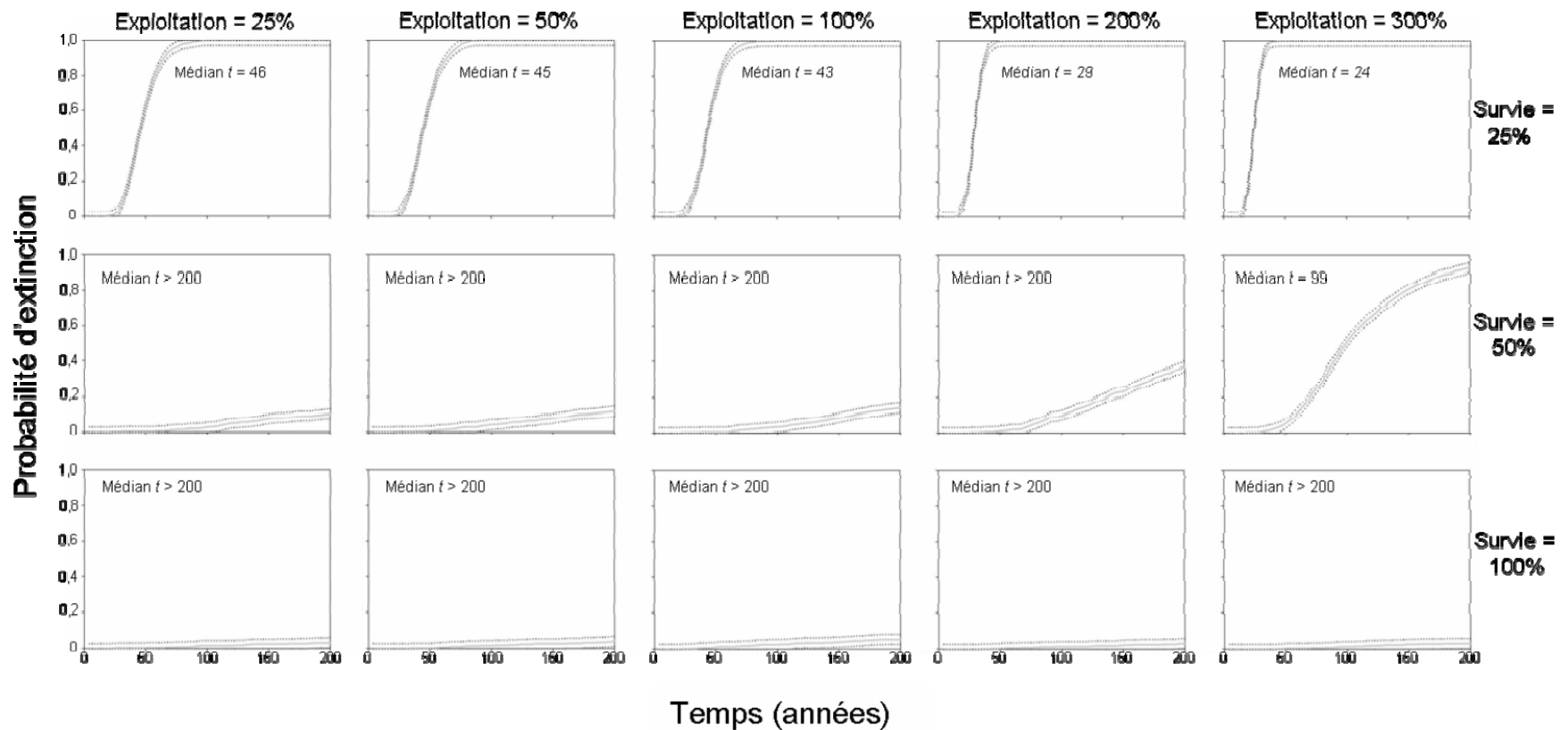


Figure 10. Probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiances 95%) pour la rivière Saint-Jean en fonction du taux de survie du saumoneau au madeleineau (variant de 25% à 100% des valeurs observées actuellement) et du taux d'exploitation (captures récréatives, variance de 25% à 300% du niveau d'exploitation observé présentement). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

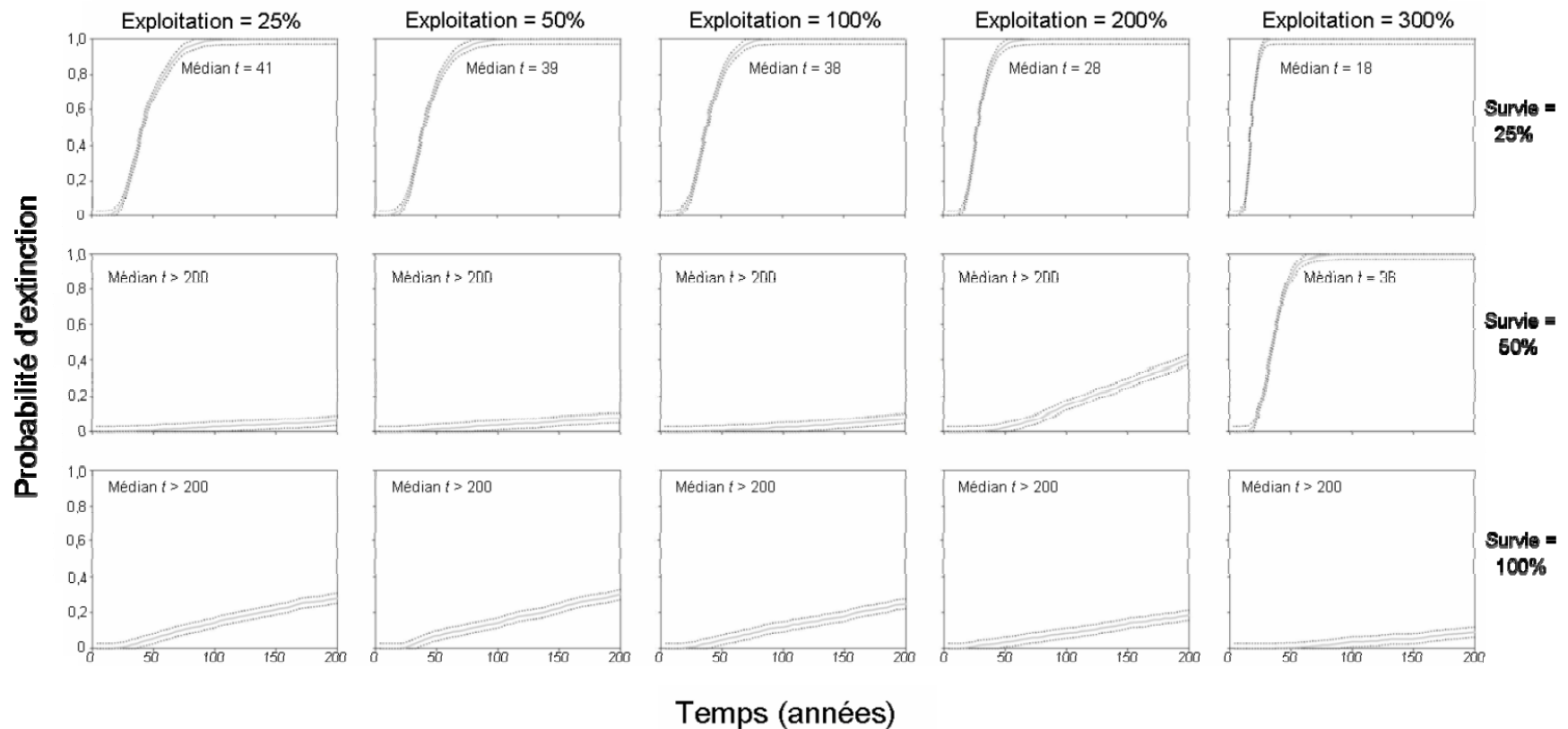


Figure 11. Trajectoires d'abondance moyennes des poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) pour la rivière de la Trinité en fonction du taux de survie du saumoneau au madeleineau (variant de 25% à 100% des valeurs observées actuellement) et du taux d'exploitation (captures récréatives, variance de 25% à 400% du niveau d'exploitation observé présentement).

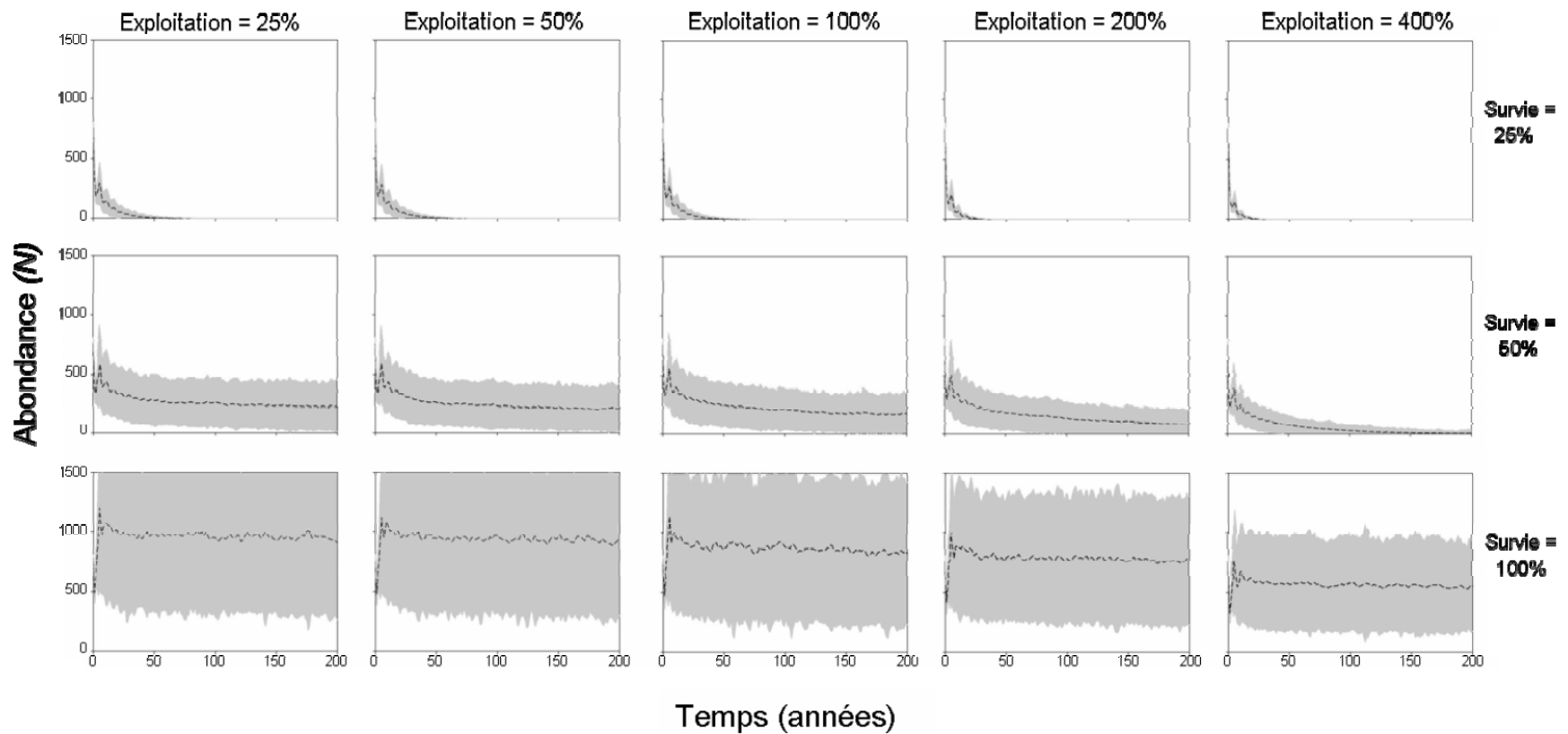


Figure 12. Trajectoires d'abondance moyennes des poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) pour la rivière Saint-Jean en fonction du taux de survie du saumoneau au madeleineau (variant de 25% à 100% des valeurs observées actuellement) et du taux d'exploitation (captures récréatives, variance de 25% à 300% du niveau d'exploitation observé présentement).

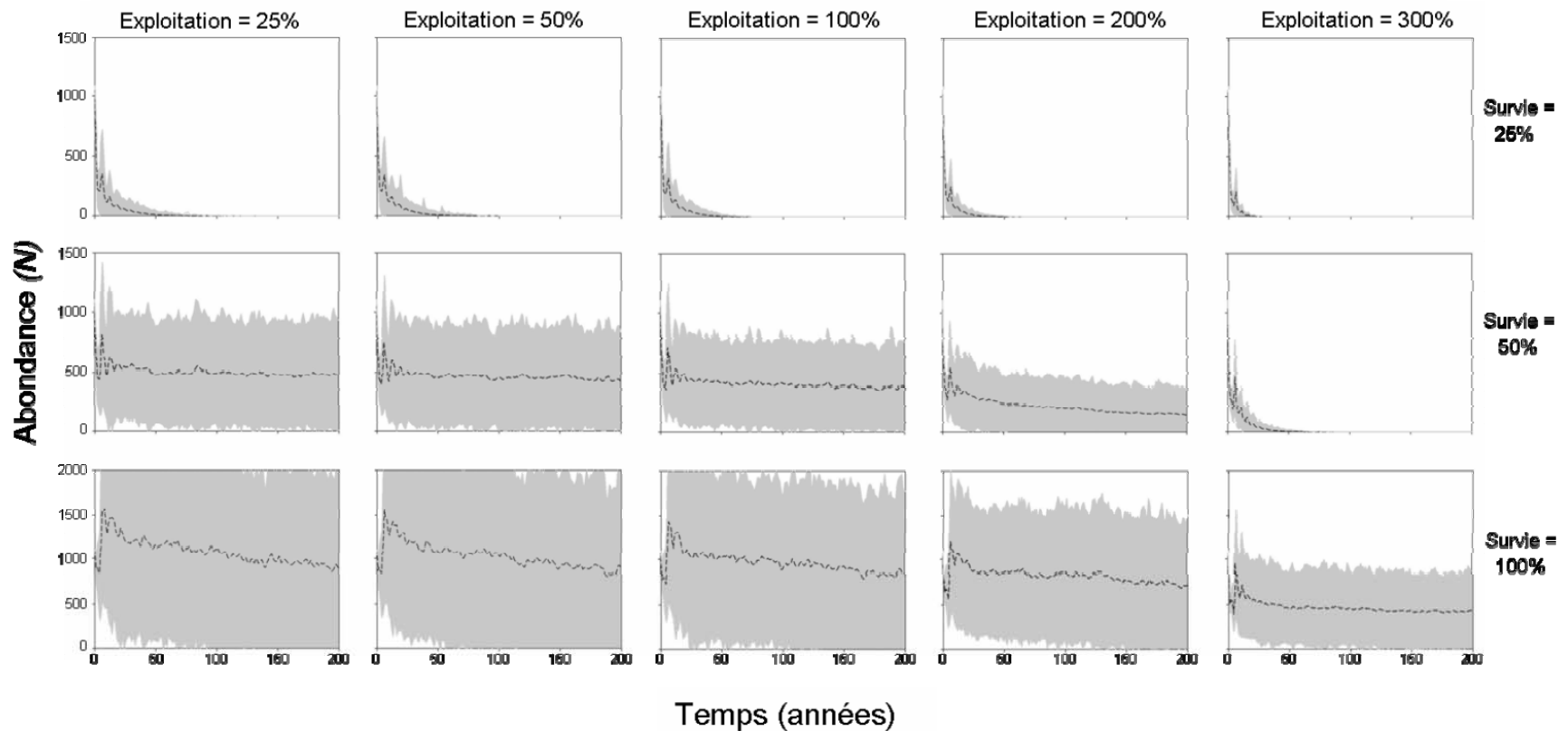


Figure 13. Probabilités d'extinction pour la rivière de la Trinité pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiance 95%). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

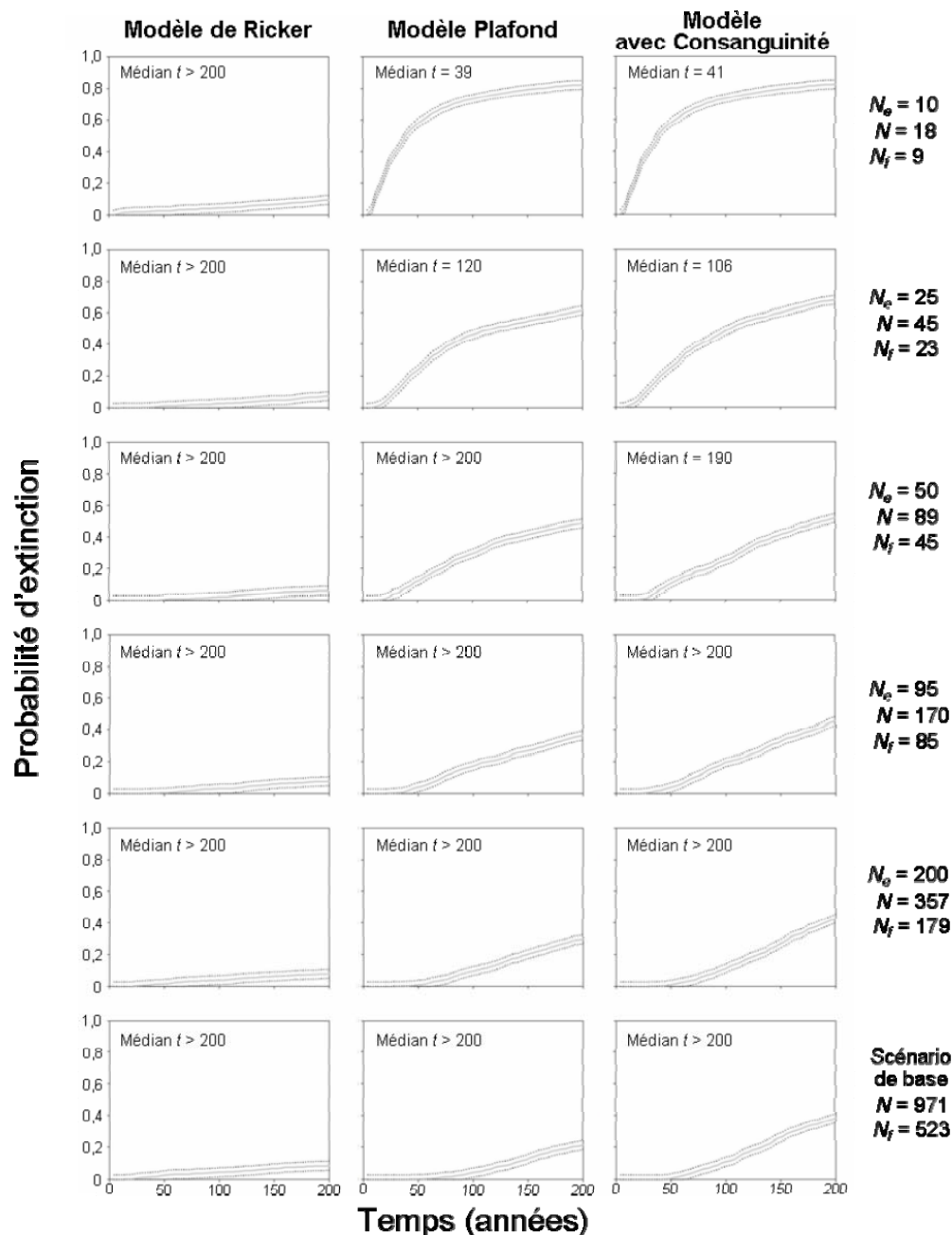


Figure 14. Abondances moyennes de poissons anadromes pour la rivière de la Trinité pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les abondances moyennes de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

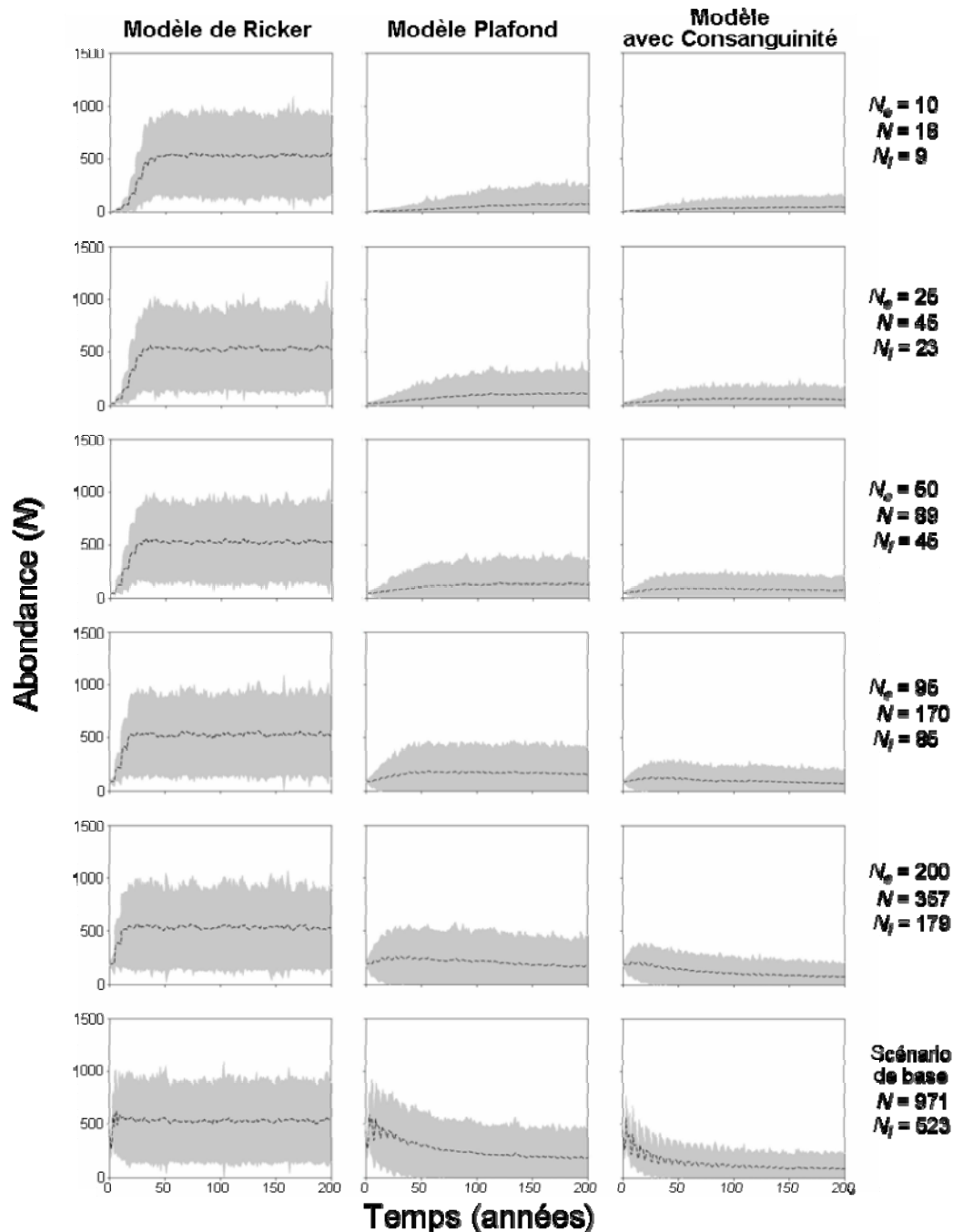


Figure 15. Probabilités d'extinction pour la rivière de la Trinité pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiance 95%). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3 N_e$ (réduction $a = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

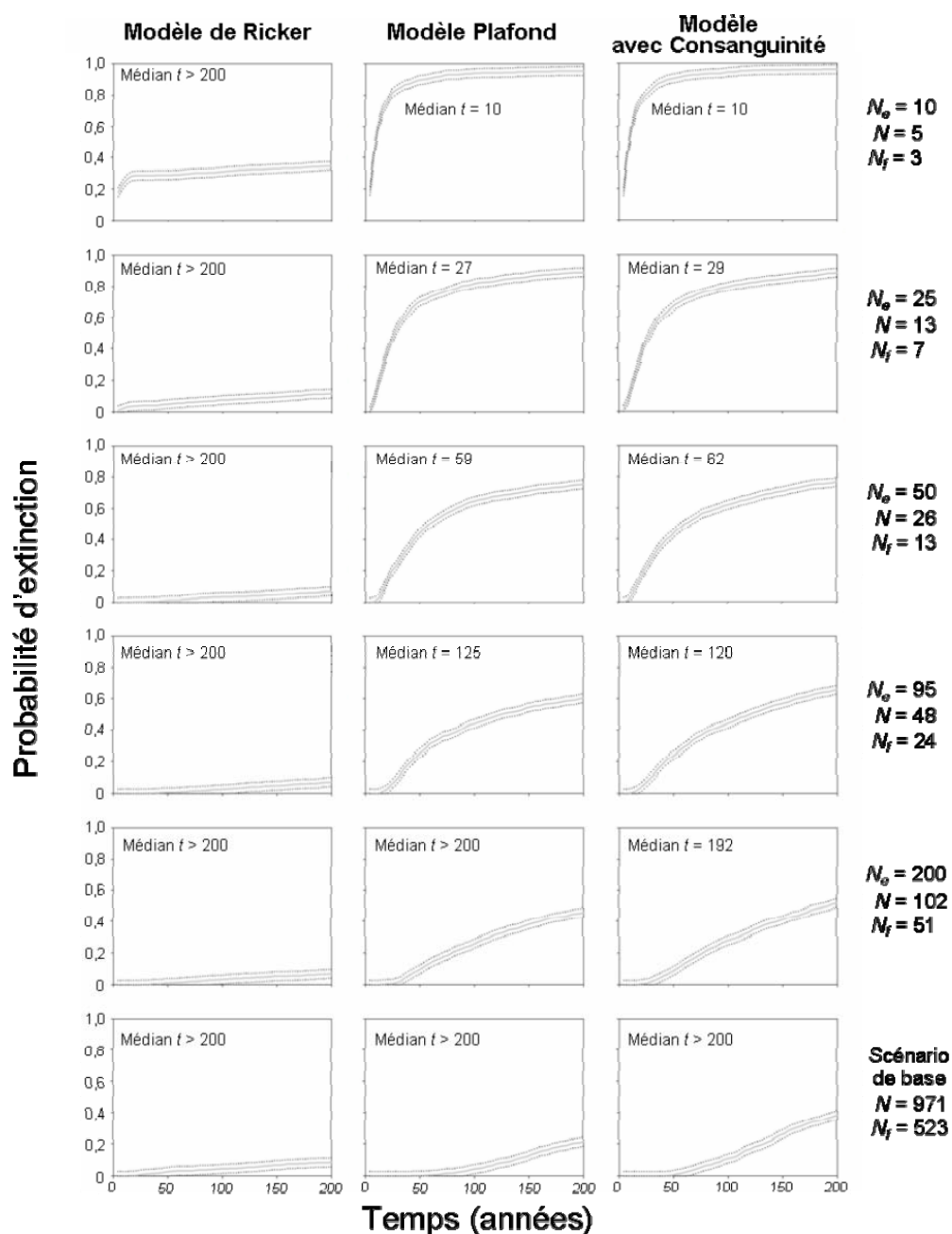


Figure 16. Abondances moyennes de poissons anadromes pour la rivière de la Trinité pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les abondances moyennes de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3N_e$ (réduction $a = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

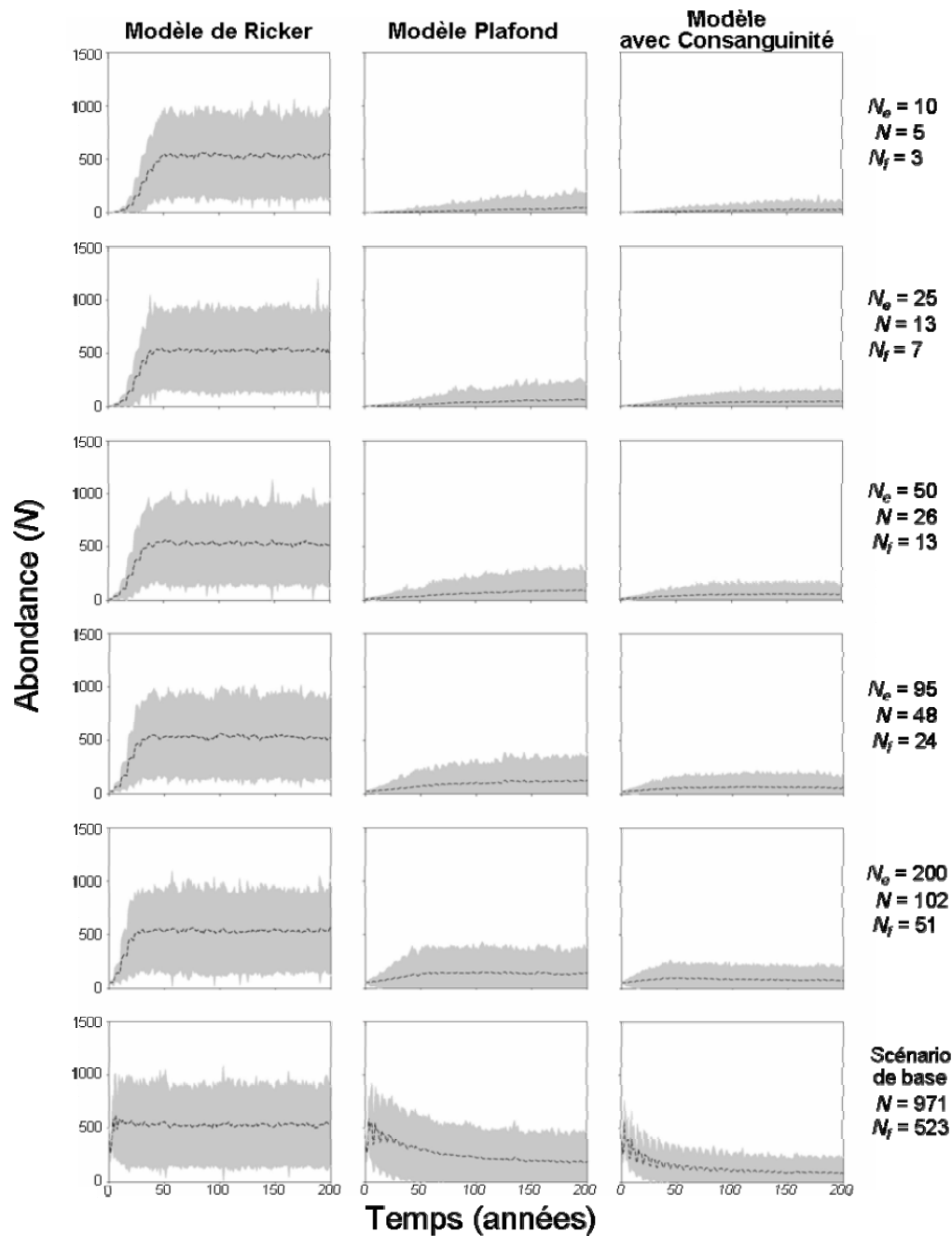


Figure 17. Probabilités d'extinction pour la rivière Saint-Jean pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiance 95%). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

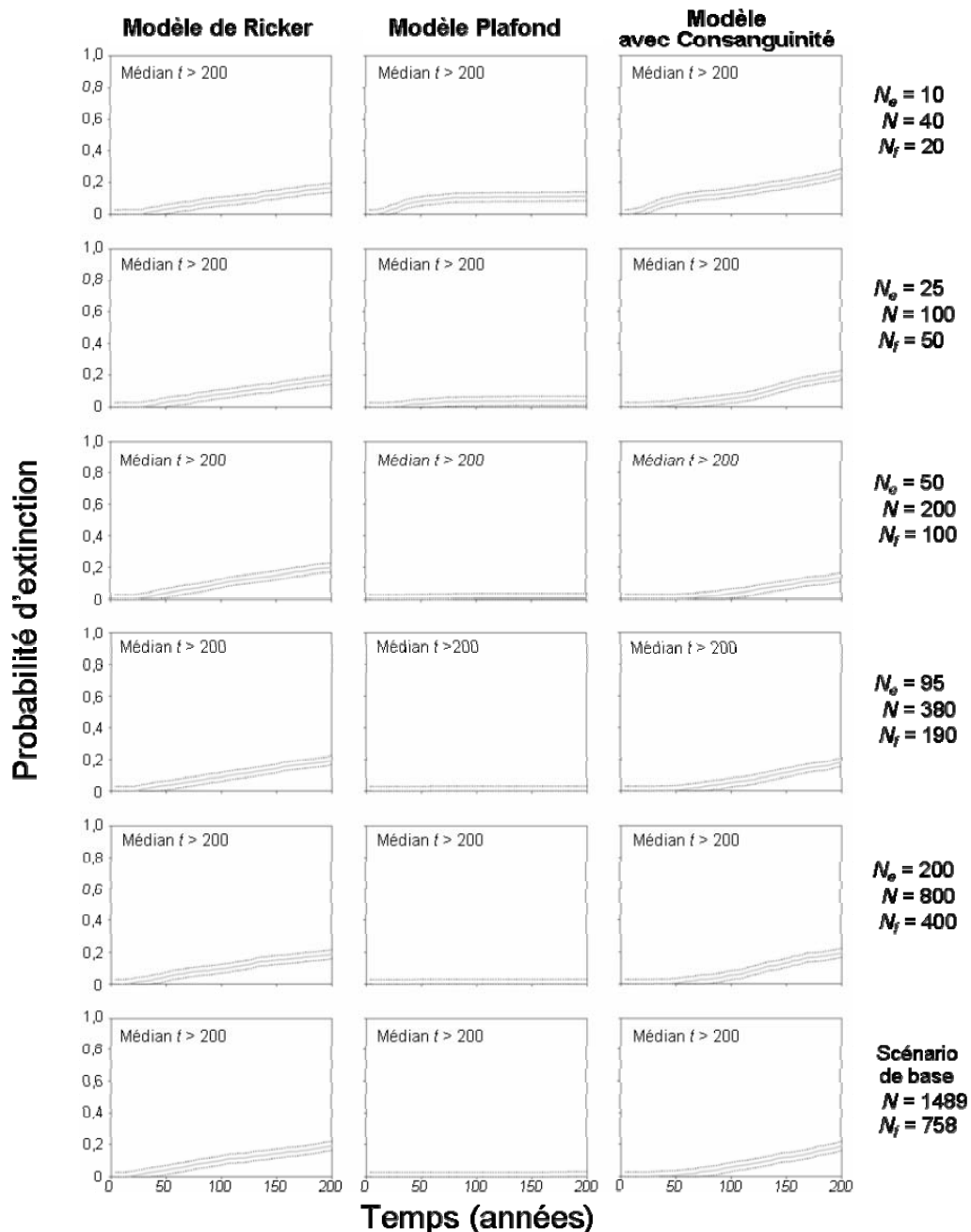


Figure 18. Abondances moyennes de poissons anadromes pour la rivière Saint-Jean pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les abondances moyennes de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

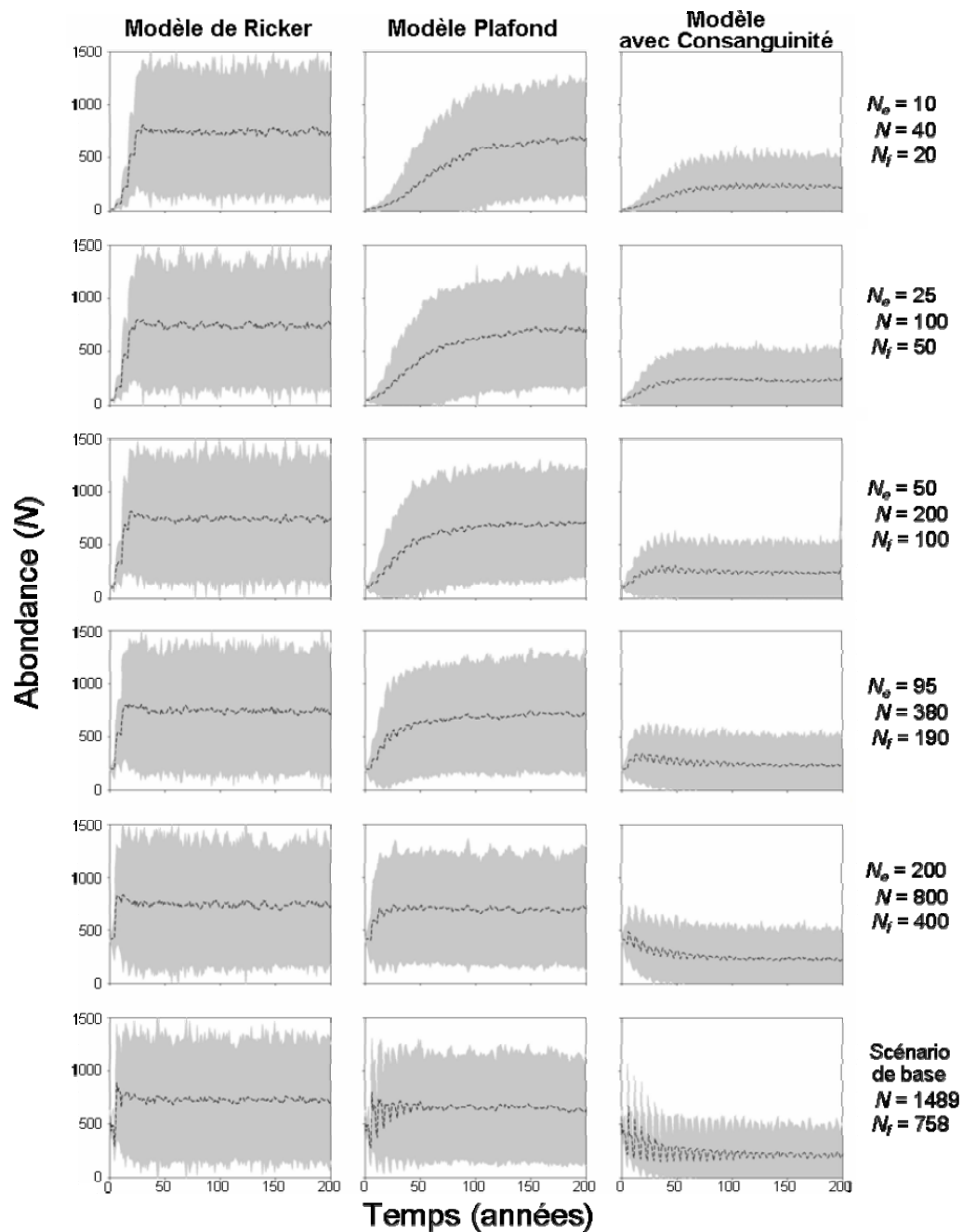


Figure 19. Probabilités d'extinction pour la rivière Saint-Jean pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les probabilités cumulatives d'extinction (avec intervalles de confiance 95%). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3 N_e$ (réduction $a = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

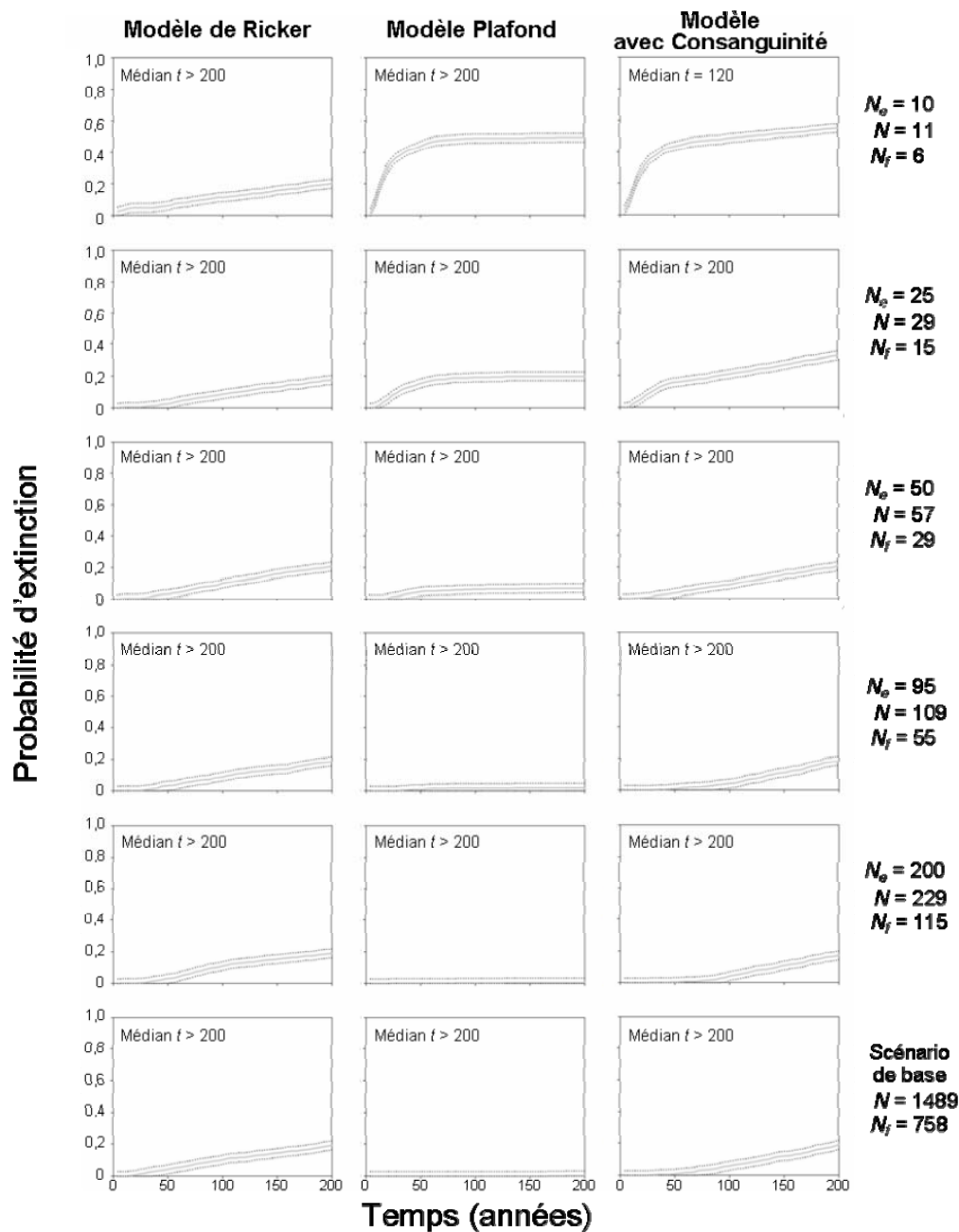


Figure 20. Abondances moyennes de poissons anadromes pour la rivière Saint-Jean pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) et trois modèles basés sur les Femelles Seulement : le modèle de Ricker (avec une fonction de densité dépendance modifiée), le modèle Plafond et le modèle avec Consanguinité. La courbe représente les abondances moyennes de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type). Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3N_e$ (réduction $a = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

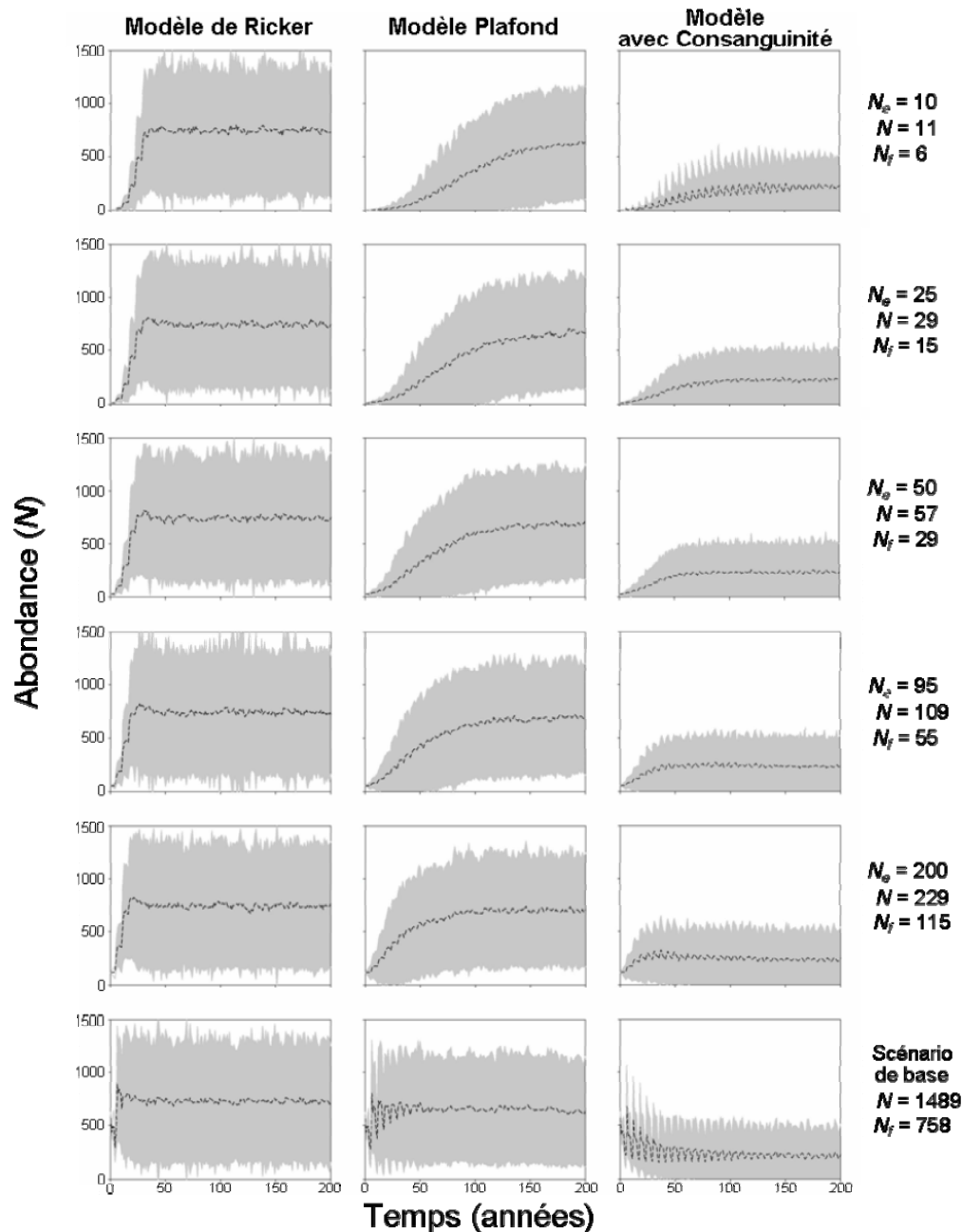


Figure 21. Comparaison des probabilités d'extinction (avec intervalles de confiance 95%) pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour la rivière de la Trinité. Les probabilités cumulatives ont été obtenues à partir du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

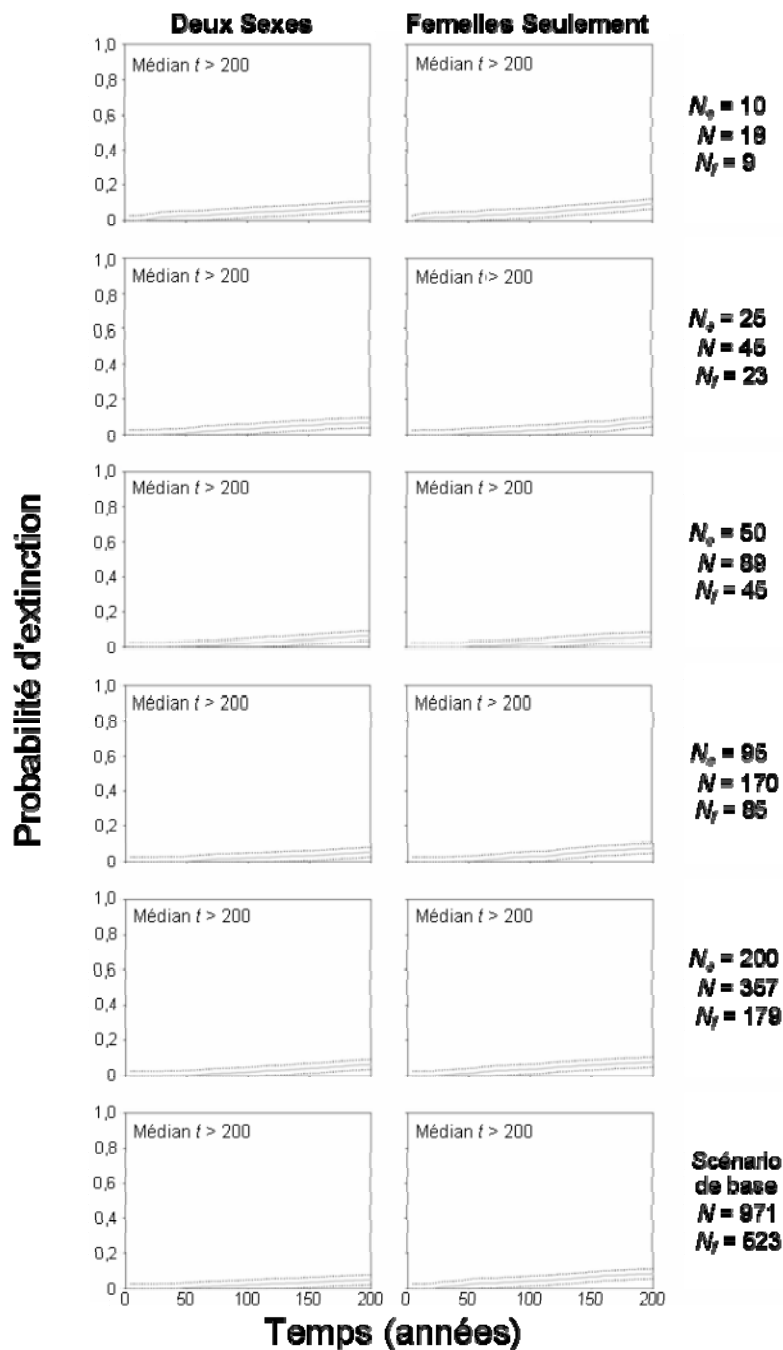


Figure 22. Comparaison des abondances de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour la rivière de la Trinité. Les abondances moyennes ont été obtenues à l'aide du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

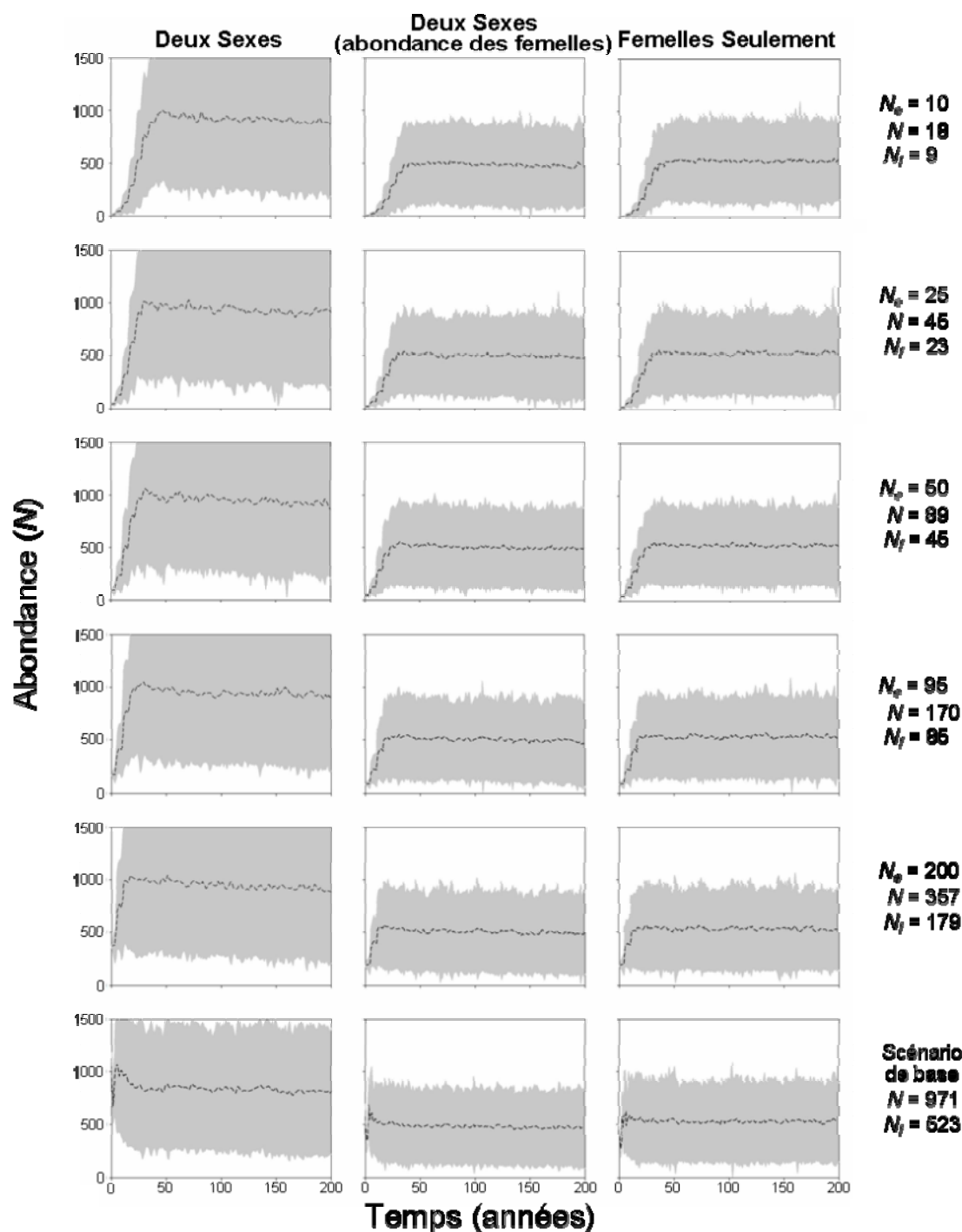


Figure 23. Comparaison des probabilités d'extinction (avec intervalles de confiance 95%) pour différents scénarios de tailles effectives de population les populations (N_e) pour la rivière de la Trinité. Les probabilités cumulatives ont été obtenues à partir du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3N_e$ (réduction $\alpha = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

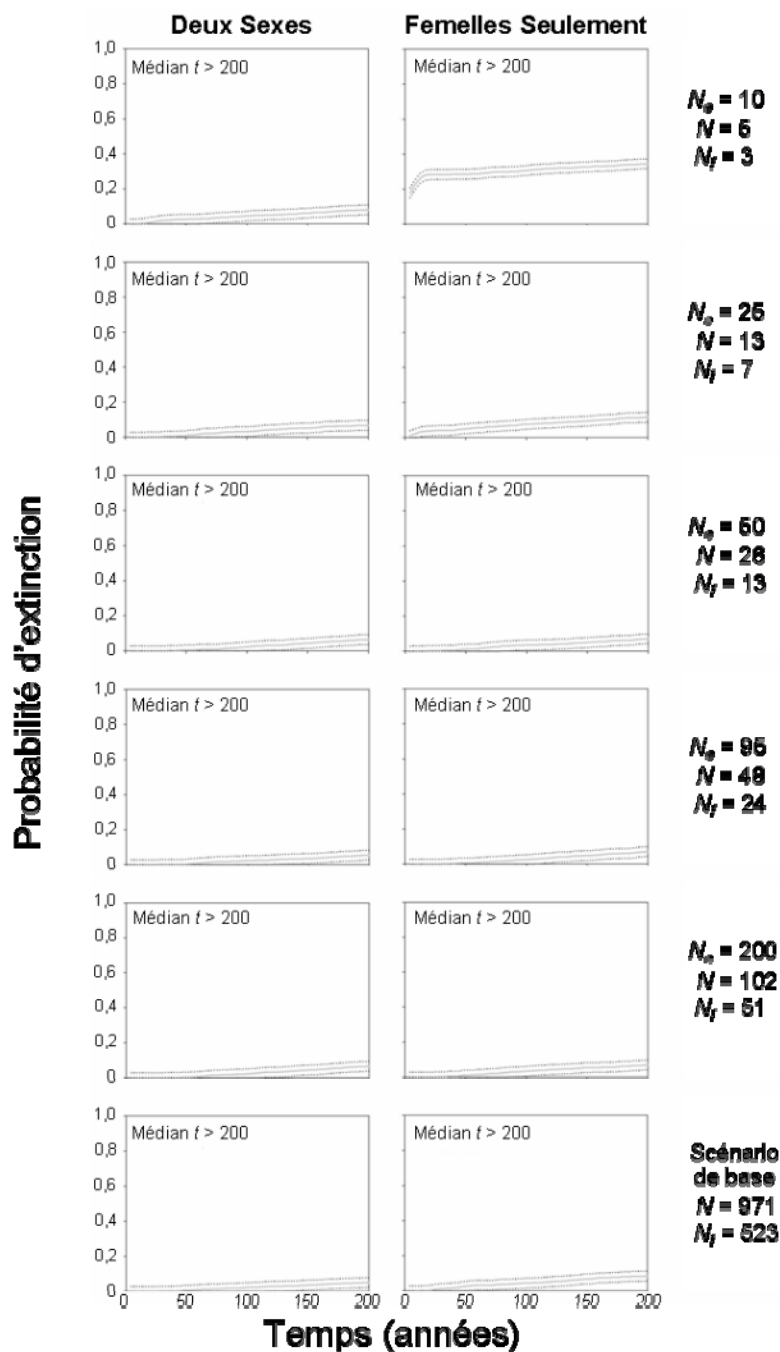


Figure 24. Comparaison des abondances de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour la rivière de la Trinité. Les abondances moyennes ont été obtenues à l'aide du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3N_e$ (réduction $a = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

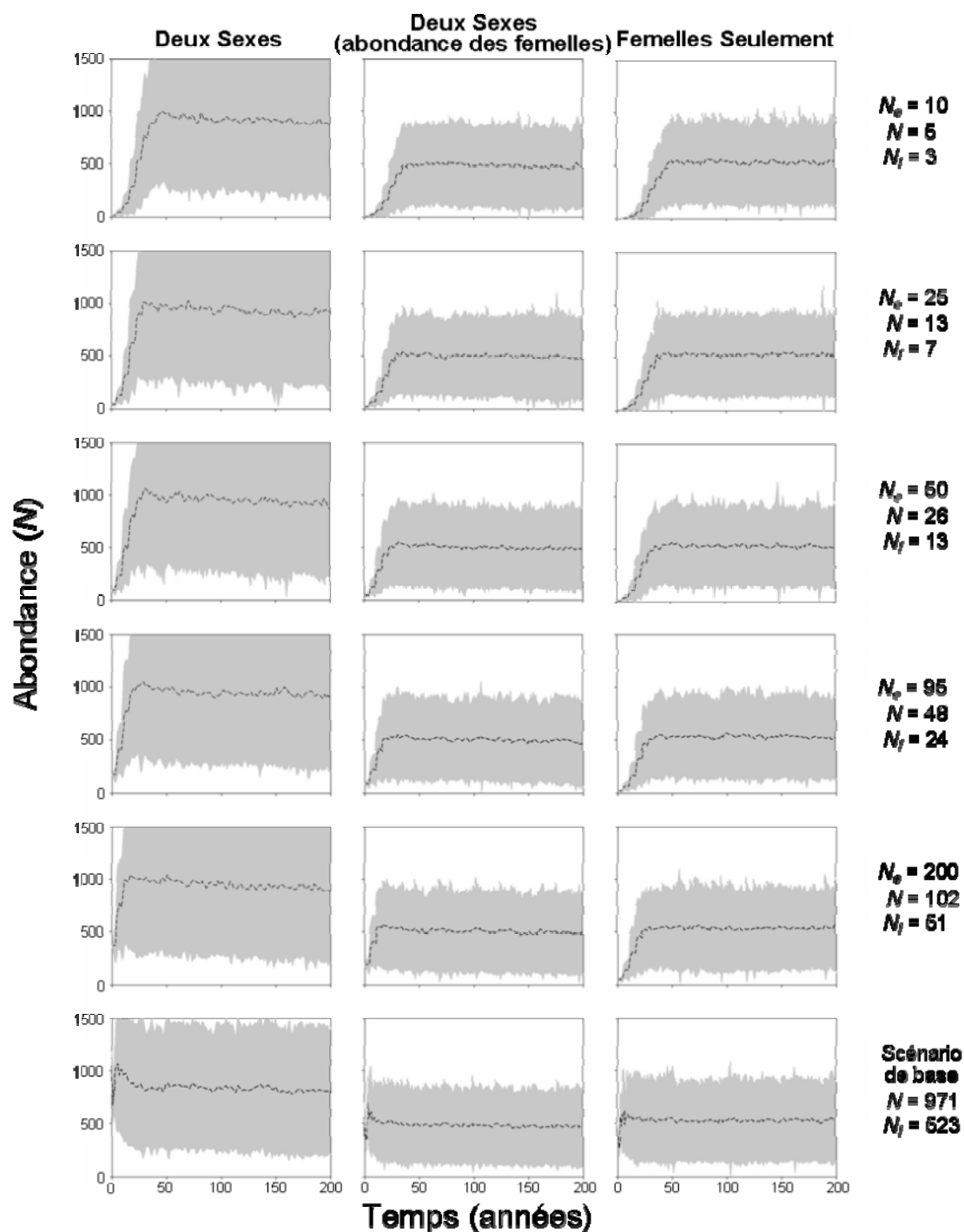


Figure 25. Comparaison des probabilités d'extinction (avec intervalles de confiance 95%) pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour la rivière Saint-Jean. Les probabilités cumulatives ont été obtenues à partir du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

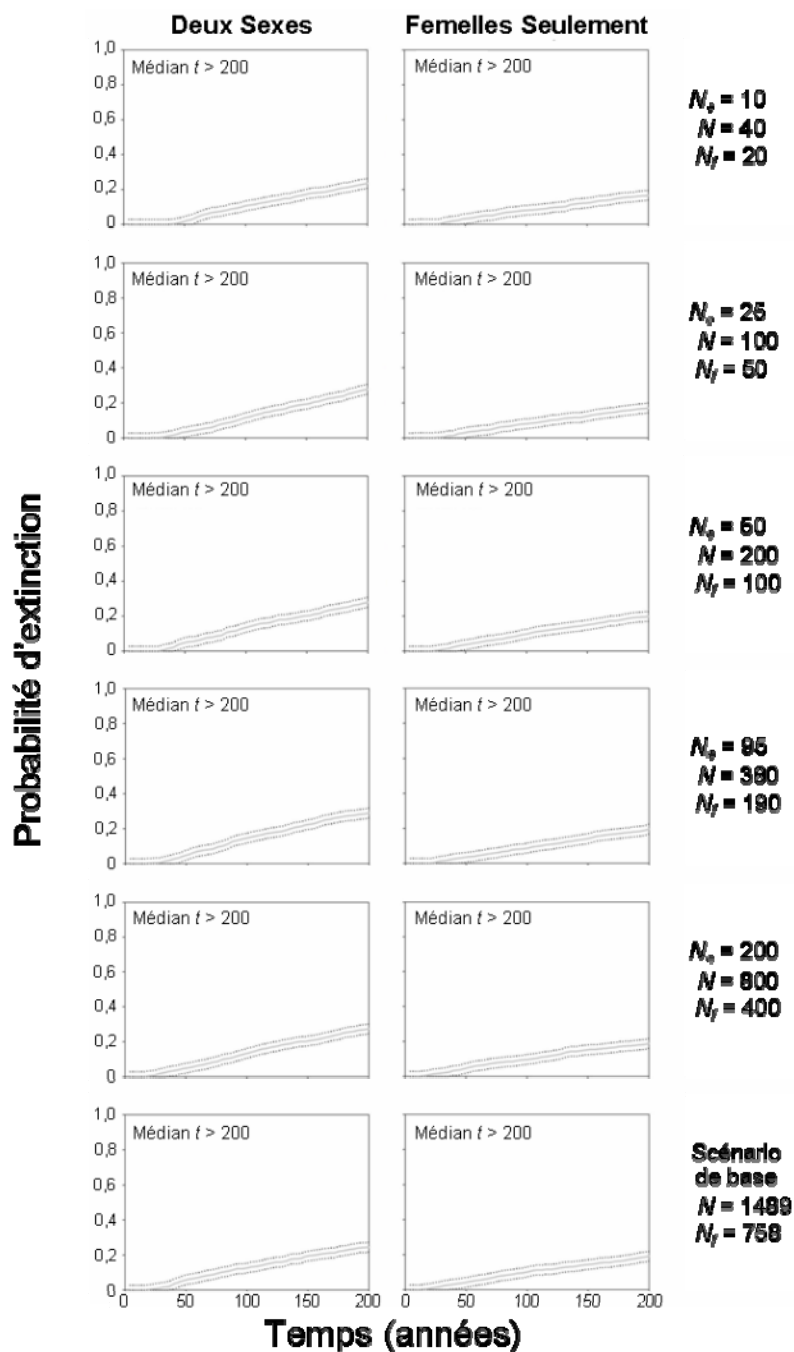


Figure 26. Comparaison des abondances de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour la rivière Saint-Jean. Les abondances moyennes ont été obtenues à l'aide du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b = N_e$ (réduction $a = 0.20$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).

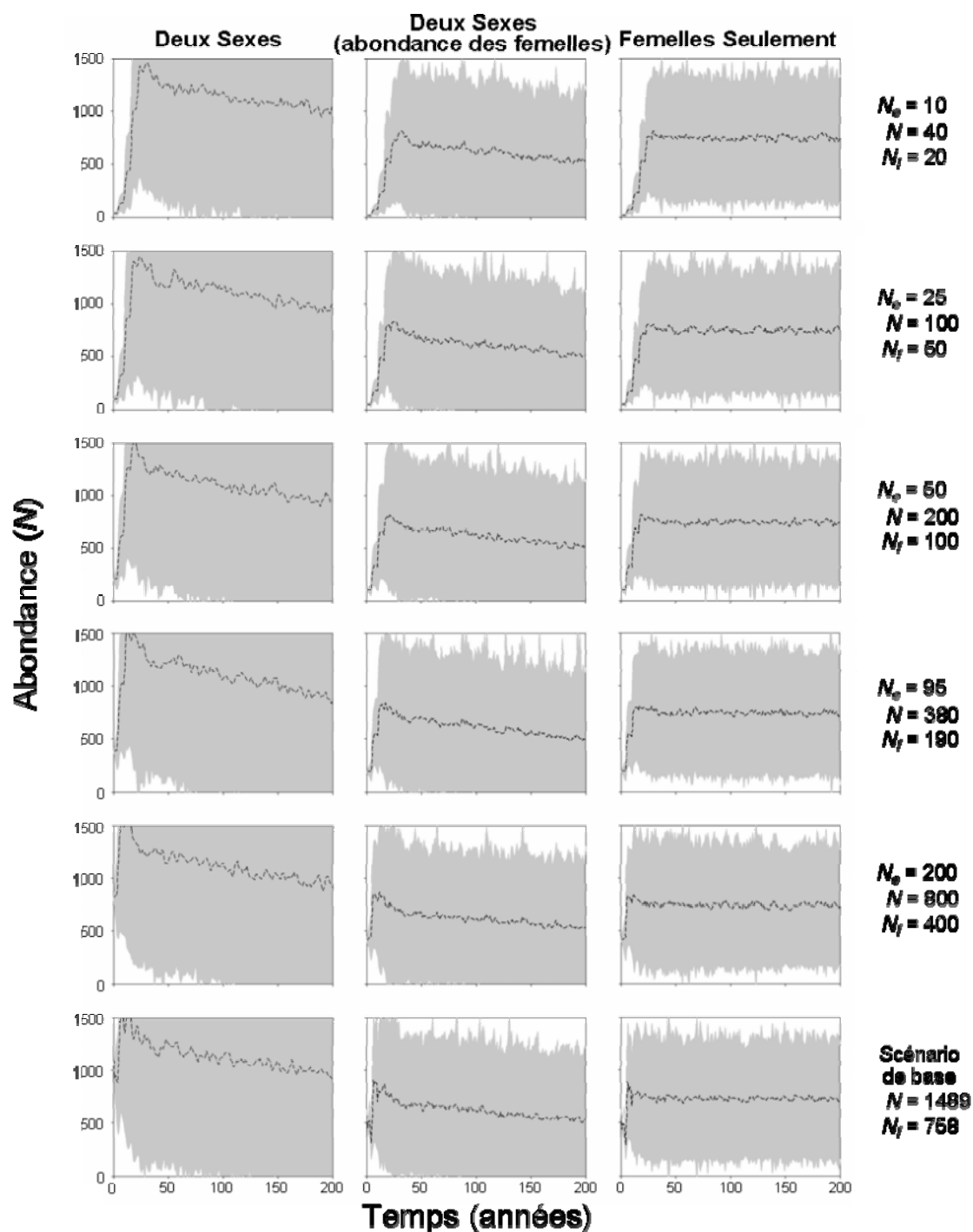


Figure 27. Comparaison des probabilités d'extinction (avec intervalles de confiance 95%) pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour la rivière Saint-Jean. Les probabilités cumulatives ont été obtenues à partir du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3N_e$ (réduction $a = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f). Le temps médian d'extinction t basé sur 1000 simulations est aussi donné.

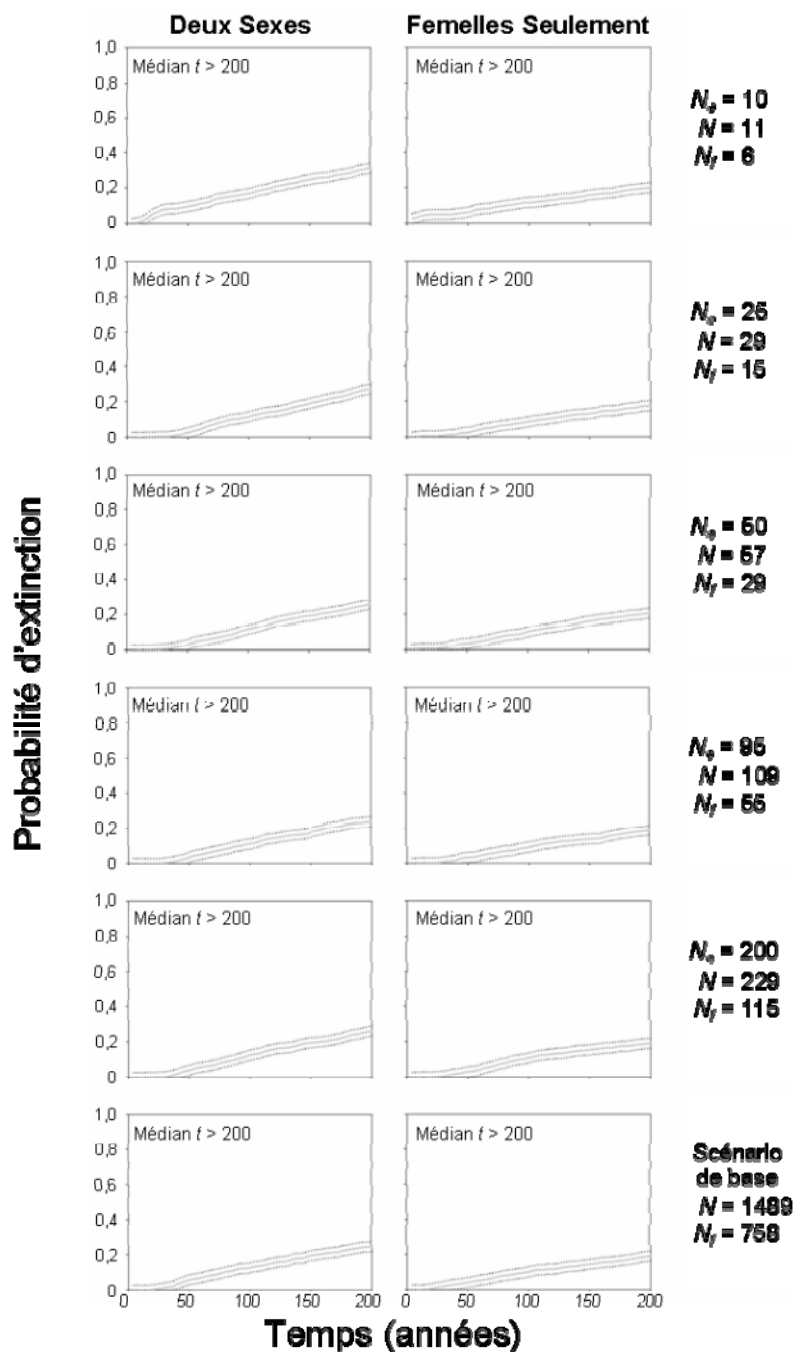
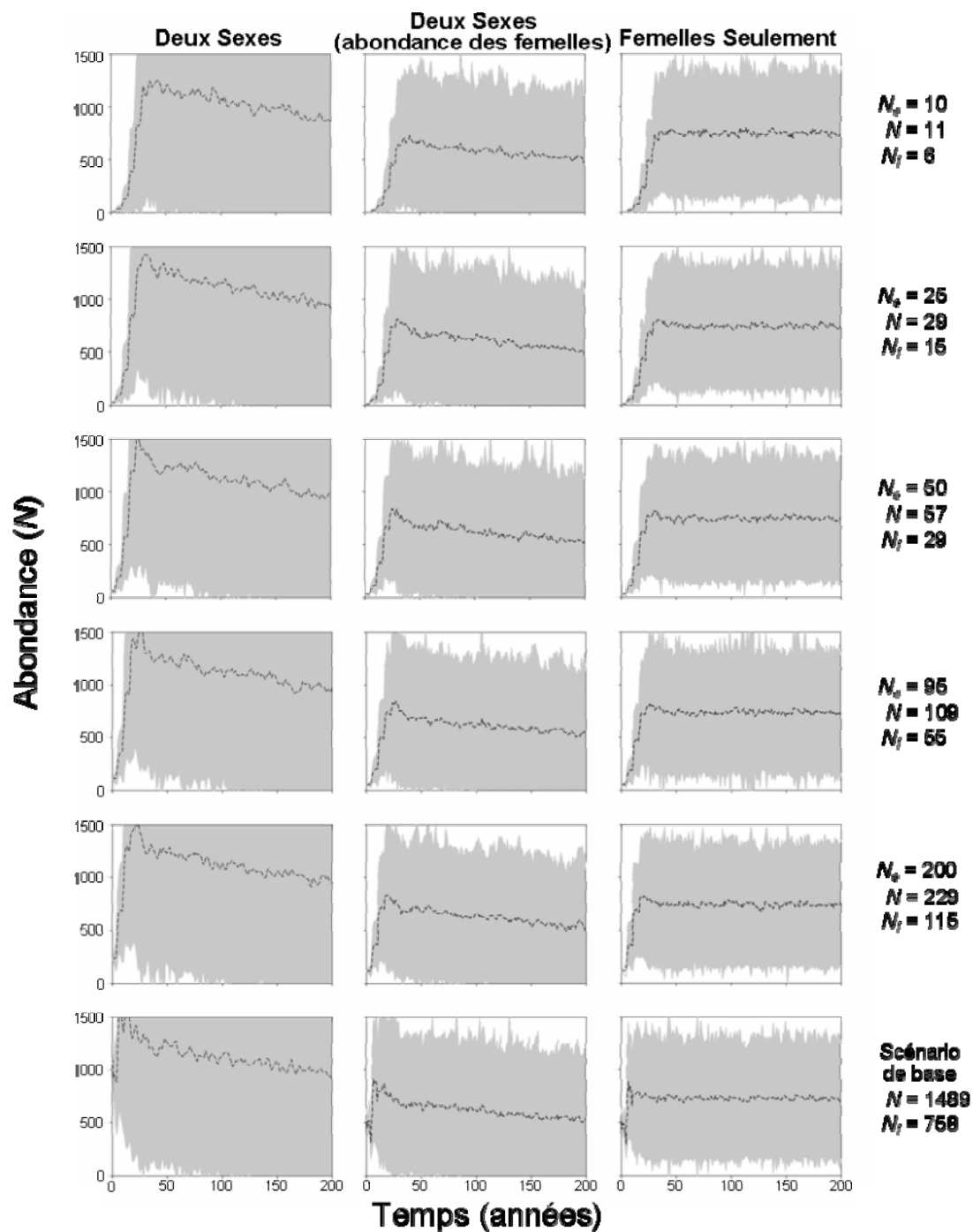


Figure 28. Comparaison des abondances de poissons anadromes ($\pm$ un écart-type) pour différents scénarios de tailles effectives de population (N_e) pour la rivière Saint-Jean. Les abondances moyennes ont été obtenues à l'aide du modèle de Ricker, en modélisant les Femelles Seulement ou les Deux Sexes. Les résultats sont montrés pour le scénario où $N_b \sim 0.3N_e$ (réduction $a = 0.70$). Les abondances annuelles simulées sont données pour tous les poissons (N) et pour les femelles (N_f).



9 Annexe : Fonction de densité dépendance spécifique

```
library RickerL1fp10;
// This is a simple program to demonstrate how to write a user-defined
// density dependence function for use in RAMAS Metapop version 4.0

// This DLL implements a density dependence function similar to the "Scramble"
// function in RAMAS Metapop. This DLL should perform as Scramble IF:
// 1. lambda (the eigenvalue of the matrix) is equal to 1.0, and
// 2. density dependence affects all vital rates.
// In addition,

{$R+,I+,Q+}

uses
  Dll_Intf;

const
  UserParameterCount = 0;

//-----
procedure ComputeDensityDependence(
//This DLL should NOT change the values of the following parameters:
  ThisReplication  : Cardinal; //current replication of the simulation
  Replications    : Cardinal; //number of replications in this simulation
  Timestep       : Cardinal; //current time step of the simulation
  Duration       : Cardinal; //duration (number of time steps) in this simulation
  PopIndex       : Cardinal; //index for this population
  Stages         : Cardinal; //number of stages in the model
  SexStructure    : SexStructureType; //which sex(es) modeled; see manual

  // The following 3 parameters should be used ONLY if SexStructure=TwoSexes
  FemaleStages   : Cardinal; //number of female stages
  MatingSystem   : MatingSystemType; //see manual
  AverageMates   : Double; //females per male (if polygynous) or
                        //males per female (if polyandrous)
                        //1 (if monogamous)

  // stage arrays (vectors of stage-specific parameters)
  AvgWeight      : TSingleArrayPtr; //average weight of individuals in stage
  Exclude        : TBooleanArrayPtr; //whether stage is excluded from total N
  BasisForDD      : TBooleanArrayPtr; //whether stage is used as a basis for
                        //dens dep (used only if DDbasis=selectedstages)
  Reproductive   : TDoubleArrayPtr; //proportion of reproductive individuals

  //DD parameters
  DDaffects      : DDActionType; //which vital rates affected by DD
  DDbasis        : DDBasisType; //which abundance is DD based on
  Rmax           : Double; //maximum growth rate for this population
  CarryingCapacity : Double; //K for this population
```

```
//Abundance parameters
N      : Integer;      //total abundance of this population
Nstage : TLongIntArrayPtr; //abundance in each stage
//Note: N = sum of Nstage (even if exclude=True for some stages)

ConstraintsMatrix : TDoubleMatrixPtr; //see manual

UserParams      : TDoubleArrayPtr; //user-defined parameters

//This DLL can change the following parameters
TMatrix      : TDoubleMatrixPtr; //Transition matrix for this population
//Incorporates "Relative survival" and "Relative fecundity" parameters

//Error handling:
var userDDErrorCode : Integer; //code for error in this function (see below)
var userDDErrorMsg  : TCharArray; // message string about the error (see below)
//code=0 : no error
//code=1 : display the message at the end of simulation
//code>1 : terminate simulation immediately and display the message
//code<0 : display the message immediately, continue simulation, set code=0,
//         and delete the message (thus, 1 message displayed per function call)

stdcall; // THIS LINE MUST REMAIN

const
  exp_biggest = 60.0;
  pow_biggest = 2.6e30;
var
  i,j : Integer;
  PopSize, lMult, TotalFec, TotalSurv: double;

begin

//NOTE: This function assumes that the eigenvalue of the stage matrix is 1.0
// FRISO: ours is close to 1, so this should not be a big problem

  for j := 1 to Stages do {columns}
    begin
      TotalSurv := 0.0; // sum of all survivals from j when N~0 (when R=Rmax)
      // Friso: this is when the population growth rate is set to Rmax: but it should only apply to
      // the DDstage? Because there is no reason for the transition matrix for marine survival is
      // to be modified when the freshwater density is low
      for i := 1 to Stages do {rows}
        TotalSurv := TotalSurv + TMatrix^[i]^j * ConstraintsMatrix^[i]^j * Rmax;
      if TotalSurv>1.0 then
        // FRISO: this part of the code checks if the sum of total survival of all stages at a given age is
        // compatible with the stage matrix. If Rmax is too high, the program forces the survival to such a // size
        // that it will become larger than 1, and the program will terminate.
        begin
          userDDErrorCode := 3;
```

```
    userDDErrorMsg := 'Rmax is too high for this function.';
    exit
  end;
end; //for j (columns)

if DDaffects<>Both then
  begin
    userDDErrorCode := 4;
    userDDErrorMsg := 'This function does not work when DD affects only survivals or fecundities';
    exit
  end;

  PopSize:=0;
  case DDBasis of
    AllStages : PopSize := N;
    SelectedStages: for j:=1 to Stages do if BasisForDD^[j] then
      PopSize := PopSize + Nstage^[j];
  // FRISO: This line just states that PopSize refers to Nstage, which should be the 0+ fish
    FecWeighted : for j:=1 to stages do
      begin
        TotalFec:=0; // fecundity of stage j
        for i:=1 to stages do TotalFec := TotalFec +
          TMatrix^[i]^j*(1-ConstraintsMatrix[i,j]);
        PopSize := PopSize + TotalFec * Nstage^[j]
      end;
    end; // case DDBasis

  if carryingCapacity <= 0 then
    IMult := 0
  else {see equation for "Scramble" in section 8.4 of the User Manual}
    IMult := (-ln(Rmax) / CarryingCapacity) * PopSize;
  // FRISO: Popsizes is the fluctuating value, depending on the stage of simulation, and is used to
  // calculate the value of IMult, which is used to modify the transition matrix to comply with the
  // the density dependence. IMult corresponds to  $m$  (see manual page 50) and is calculated before
  // the simulation starts.
  //
  // NOTE (Manual pages 50-51): because I have modified the equation to only affect the survival
  // rate  $s_1$ , this equation will only approximate the real density dependence function.

  if Abs(IMult)<exp_biggest
  // This is checking for values of IMult, it cannot be bigger than 60
  then IMult := exp(IMult)
    else
  if IMult>0 then IMult := pow_biggest
    else IMult := 1/pow_biggest;
  IMult := Rmax * IMult;

  // for i := 1 to Stages do // rows
  // for j := 1 to Stages do // columns
    TMatrix^[2]^j[1] := IMult * TMatrix^[2]^j[1];
```

TMatrix^[9]^[8] := lMult * TMatrix^[9]^[8];

// FRISO: the RickerL1fp8.dll code only modified this last part, but I think this modification of i,j
// might also apply to the previous section where population density is zero. I simply programmed
// this section for density dependence to only modify the survival s_1 (TMatrix²¹) rather than all
// the vital rates. Place the “//” in front means that everything after it is ignored by the program.

// This is the modified function for Both Sexes

end; //ComputeDensityDependence

exports

 ComputeDensityDependence;

// the following code lets the compiler verify that the function definitions

// match the type definitions

var

 ComputeDensityDependenceFunctionCheck : ComputeDensityDependenceFunctionType;

begin

 ComputeDensityDependenceFunctionCheck := ComputeDensityDependence;

 if Assigned(ComputeDensityDependenceFunctionCheck) then

 ;

end.