Pêches et Océans Canada
Fisheries and Oceans Canada

Sciences des écosystèmes et des océans
Ecosystems and Oceans Science

Secrétariat canadien de consultation scientifique (SCCS)

Document de recherche 2020/074

Région du Centre et de l'Arctique

Tendances de la population, caractéristiques de l'habitat et abondance du corégone pygmée (*Prosopium coulterii*) du lac Supérieur

Adam S. van der Lee et Marten A. Koops

Pêches et Océans Canada
Laboratoire des Grands Lacs pour les pêches et les sciences aquatiques
867, chemin Lakeshore
Burlington (Ontario) L7R 4A6

Décembre 2020

Avant-propos

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

Publié par :

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

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

© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2020
ISSN 2292-4272

La présente publication doit être citée comme suit :

van der Lee, A.S. et Koops, M.A. 2020. Tendances de la population, caractéristiques de l'habitat et abondance du corégone pygmée (*Prosopium coulterii*) du lac Supérieur. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2020/074. iv + 20 p.

Also available in English :

van der Lee A.S., and Koops M.A. 2020. Lake Superior Pygmy Whitefish (Prosopium coulterii) population trends, habitat characteristics, and abundance. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2020/074. iv + 18 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ iv
INTRODUCTION 1
MÉTHODES 1
ESPÈCE ÉTUDIÉE 1
DONNÉES 1
ANALYSE STATISTIQUE 2
RÉSULTATS 4
MODÈLE À LONG TERME 4
MODÈLE À COVARIABLES 6
DISCUSSION 10
RÉFÉRENCES CITÉES 12
ANNEXE 14

RÉSUMÉ

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué le corégone pygmée (*Prosopium coulterii*) du lac Supérieur comme une espèce menacée. Les données à long terme des relevés au chalut de fond permettent d'évaluer les tendances de la densité, de définir les caractéristiques importantes de l'habitat et d'estimer la taille de la population à l'appui d'une évaluation du potentiel de rétablissement. Cette analyse fait appel à une approche statistique, R-INLA, capable de prendre en compte des structures de covariance complexes dans les données spatio-temporelles. Les tendances du modèle spatio-temporel indiquent que la biomasse du corégone pygmée à l'échelle du lac (kg/ha) est en déclin depuis 2013 (environ une génération) et pourrait être la plus faible biomasse moyenne depuis que le relevé au chalut de fond dans les zones littorales a été étendu aux sites canadiens. Avant 2013, la biomasse du corégone pygmée semblait suivre des fluctuations périodiques, ce qui laisse penser que la population pourrait rebondir après un recrutement réussi. La profondeur était la seule caractéristique importante de l'habitat, présentée sous forme de terme quadratique, pour prédire la présence ou la biomasse. Le corégone pygmée occupe plus probablement des profondeurs comprises entre environ 50 et 110 m, préférant la tranche d'eau entre 75 et 90 m, la biomasse maximale se situant entre 80 et 95 m. D'après les projections spatiales à l'échelle du lac, la biomasse est estimée en 2018 à 68 707 kg (IC : 2 465 – 1 357 612) avec 9 774 km^2 (IC : 712 – 26 014) d'habitat convenable.

INTRODUCTION

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué le corégone pygmée (*Prosopium coulterii*) du lac Supérieur comme une espèce menacée compte tenu de la baisse de 48 % dans l'abondance sur les trois générations précédentes (COSEPAC 2016). Pêches et Océans Canada a mis au point l'évaluation du potentiel de rétablissement (EPR) (MPO 2007a; 2007b) pour démontrer les informations et l'avis scientifique nécessaires pour satisfaire aux exigences de la *Loi sur les espèces en péril* (LEP). Une EPR comprend une évaluation de la trajectoire récente des populations, la définition des caractéristiques de l'habitat et la quantification de l'habitat disponible.

Le United States Geological Survey (USGS) a effectué des relevés annuels au chalut de fond dans le lac Supérieur pour évaluer l'état et les tendances de la communauté de poissons (USGS 2018). Ces données servent à développer des modèles statistiques afin de déterminer les tendances à long terme de la densité de la biomasse du corégone pygmée dans le lac Supérieur et de définir les caractéristiques importantes de l'habitat. Le modèle statistique permet également d'établir des projections sur l'ensemble du lac afin d'estimer la taille de la population et de quantifier l'habitat disponible.

MÉTHODES

ESPÈCE ÉTUDIÉE

Le corégone pygmée est un petit corégone (taille maximale ~ 150 mm) dont l'aire de répartition est peut-être la plus discontinue parmi tous les poissons d'eau douce d'Amérique du Nord (COSEPAC 2016). Il occupe le lac Supérieur et quatre autres lacs dans le nord-ouest de l'Ontario, ainsi que des sites isolés dans le nord-ouest des États-Unis et l'ouest du Canada.

Les populations de corégone pygmée dans le lac Supérieur ne sont pas bien étudiées. Eschmeyer et Bailey (1955) ont décrit de nombreuses caractéristiques du cycle biologique du corégone pygmée du lac Supérieur et ont déterminé la tranche d'eau de prédilection potentielle. La majorité des corégones pygmées ont été capturés entre 18 et 90 m de profondeur, avec des CPUE maximales entre 55 et 62 m de profondeur (Eschmeyer et Bailey 1955). Les autres études qui ont été consacrées au corégone pygmée sont peu nombreuses (Stewart *et al*. 2016); cependant, d'autres études multispécifiques ont fait état de préférences de profondeur similaires (Dryer 1966, Selegby et Hoff 1996).

DONNÉES

L'USGS effectue des relevés annuels au chalut de fond dans les zones littorales et hauturières du lac Supérieur pour évaluer l'état et les tendances de la communauté de poissons (USGS 2018; figure 1). L'échantillonnage des sites littoraux des côtés américain et canadien du lac a commencé en 1989. Les emplacements des chaluts côtiers s'étendent sur le périmètre du lac. Le chalutage a généralement lieu en mai et juin (environ 3 % des chalutages ont eu lieu en avril, juillet ou août) pendant la journée. Les chaluts sont effectués avec un chalut de fond Yankee de 12 m muni soit d'une chaîne, soit d'une ralingue inférieure à rouleaux en caoutchouc de 6 pouces. On utilise la ralingue inférieure à rouleaux sur les sites dont le fond est plus escarpé et plus rocheux afin de réduire les accrochages. En moyenne, 77 sites littoraux ont été échantillonnés chaque année (fourchette : 52 – 87).

L'échantillonnage des sites littoraux a commencé en 2011. Les chaluts sont également réalisés à l'aide d'un chalut de fond Yankee de 12 m avec une ralingue inférieure à rouleaux en

caoutchouc de 6 pouces. Le chalutage a généralement lieu en juillet, sauf en 2012, où il a été effectué en août. En moyenne, 38 sites hauturiers ont été échantillonnés chaque année (fourchette : 30 – 53). La variabilité du nombre d'échantillons d'une année à l'autre est due aux années 2011 et 2016, où des sites supplémentaires ont été échantillonnés à des profondeurs plus faibles (~ 85 m); le nombre de sites échantillonnés les autres années varie entre 30 et 36 sites.

Les prélèvements des chaluts sont dénombrés et pesés par espèce. On mesure la longueur totale d'un maximum de 50 individus de chaque espèce. On estime la densité précise (poissons/ha) et la biomasse (kg/ha) en divisant les dénombrements et les poids des échantillons par la superficie balayée pendant chaque chalut. On enregistre aussi la profondeur et la température au fond pour chaque chalut. Les chaluts des zones littorales ont été menés le long des courbes de niveau. L'augmentation médiane de la profondeur était de 36,5 m. La moyenne des profondeurs de début et de fin a été prise pour représenter la profondeur dans les modèles statistiques. Les chaluts des zones hauturières ont été effectués sur la courbe de niveau.

En outre, les données sur le profil des eaux sont recueillies depuis 2013 sur la température, la conductivité précise, le pH, l'oxygène dissous, la chlorophylle-a et le rayonnement photosynthétiquement actif (USGS 2018). Les données ont été représentées par la moyenne des valeurs à la profondeur maximale aux emplacements de début et de fin des chaluts. L'ensemble de données littorales à long terme (1989-2018) comprenait 2 314 chaluts, dont 949 prises positives. L'ensemble de données avec toutes les covariables (2013-2018) contenait les données de 653 chaluts et 209 captures positives.

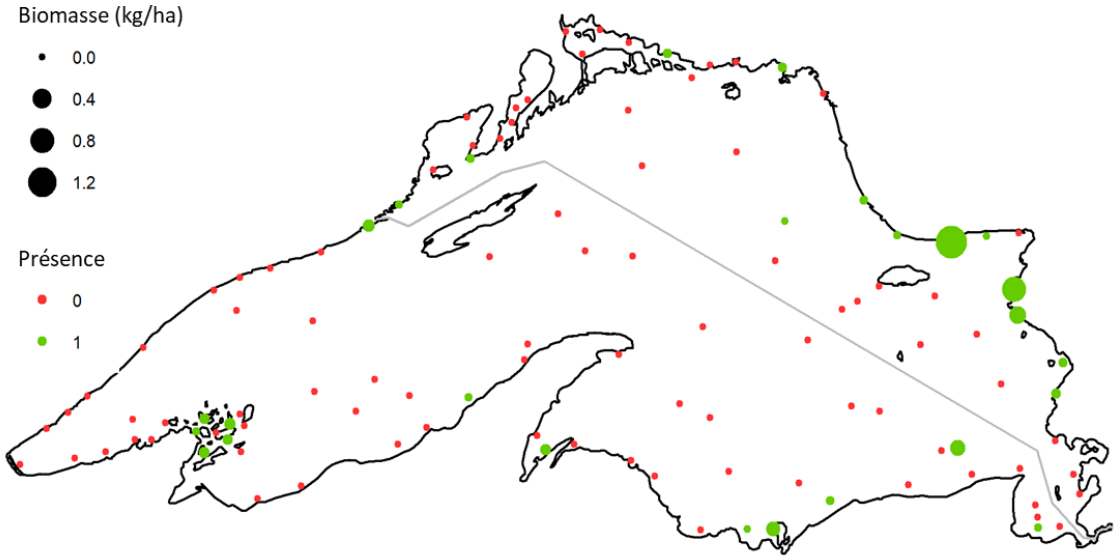

Figure 1. Emplacement des chaluts dans les relevés au chalut de fond dans les zones littorales et hauturières en 2018 (USGS 2018). Le rouge indique les chaluts qui n'ont pas capturé de corégone pygmée, le vert indique les chaluts qui en ont capturé; la taille des points correspond à la biomasse du corégone pygmée (kg/ha).

ANALYSE STATISTIQUE

On a utilisé des modèles à obstacle pour déterminer les tendances à long terme de la présence et de la biomasse à l'échelle du lac ainsi que les caractéristiques des habitats de prédilection.

Un modèle à obstacle est un modèle en deux parties : la première est un processus de Bernoulli utilisé pour analyser les données de type présence-absence, et la seconde un processus continu, ici la distribution gamma, utilisé pour analyser les valeurs positives.

Deux modèles à obstacle ont été ajustés aux données. Le premier modèle n'utilise que les données du chalut dans les zones littorales (depuis 1989) pour étudier les tendances à long terme de la biomasse du corégone pygmée. Le second utilise les données des chaluts des zones littorales et hauturières, ainsi que les données sur le profil des eaux pour déterminer l'habitat de prédilection en incluant toutes les covariables potentielles.

Pour estimer les modèles statistiques, on a recouru à une approche d'inférence bayésienne, l'approximation de Laplace imbriquée intégrée (Integrated Nested Laplace Approximation, INLA; Rue *et al*. 2009, Lindgren et Rue 2015), combinée au progiciel R-INLA dans le programme statistique R 3.5.0 (R Core Team 2018). L'INLA utilise des approximations déterministes plutôt que des simulations stochastiques pour établir des inférences bayésiennes et, par conséquent, est beaucoup plus rapide qu'une procédure de Monte-Carlo par chaîne de Markov (MCCM). De plus, lorsqu'elle est combinée à l'approche des équations différentielles partielles stochastiques (Lindgren *et al*. 2011), l'INLA peut estimer les champs aléatoires markoviens gaussiens pour tenir compte des structures de covariance complexes typiques des données spatio-temporelles. Par exemple, on pourrait s'attendre à ce que deux relevés au chalut réalisé à proximité donnent une biomasse du corégone pygmée plus proche que des relevés au chalut effectués sur des rives opposées du lac.

La présence-absence du corégone pygmée a été modélisée dans le modèle à obstacle avec une régression logistique et la biomasse (kg/ha) selon un modèle linéaire généralisé (MLG), la biomasse étant censée suivre une distribution gamma liée aux prédicteurs linéaires avec la fonction de lien logit. En plus des covariables linéaires, le modèle intégrait un effet aléatoire pour l'année afin de permettre des tendances non linéaires et de tenir compte de la dépendance entre les années successives et d'un effet aléatoire spatial selon le champ aléatoire markovien gaussien. La présence-absence a été modélisée comme suit :

$$y_{i,t}^{01} = Bernoulli(\pi_{i,t}),$$

$$E(y_{i,t}^{01}) = \pi_{i,t} \; et \; var(y_{i,t}^{01}) = \pi_{i,t} \times (1 - \pi_{i,t}),$$

$$logit(\pi_{i,t}) = Z_{i,t} + u_t + v_i,$$

et la biomasse positive comme suit :

$$y_{i,t}^{>0} = Gamma(\mu_{i,t}, r),$$

$$E(y_{i,t}^{0>01}) = \mu_{i,t} \; et \; var(y_{i,t}^{>0}) = {\mu_{i,t}}^2/r,$$

$$log(\mu_{i,t}) = Z_{i,t} + u_t + v_i,$$

avec les effets aléatoires

$$u_t = u_{t-1} + w_t, \text{où } w_t \sim N(0, \sigma_w^2),$$

$$v_{i,k} = \Phi v_{i,k-1} + s_{i,k}.$$

La présence-absence a été modélisée comme un processus de Bernoulli avec la moyenne π et la biomasse sous forme de distribution gamma avec la moyenne μ et le paramètre de forme r. $Z_{i,t}$ représente tous les effets fixes (p. ex. interception ou interception et covariables). La

tendance dans le temps, u_t, a été modélisée comme une fonction de marche aléatoire avec le terme de bruit w_t. L'effet spatial est représenté par v_i, c'est-à-dire un champ aléatoire markovien gaussien avec une moyenne de 0 et une matrice de covariance Σ. Le modèle à long terme représente 30 ans de données; pour tenir compte de la possibilité que la répartition spatiale du corégone pygmée ait changé durant cette période, on a estimé plusieurs champs spatiaux. Plutôt que d'estimer un champ spatial pour chaque année de données, ce qui exige beaucoup de calculs, on en a estimé quatre à des nœuds à distribution uniforme, k, dans les séries chronologiques (1992, 2000, 2008 et 2016). À chaque nœud, le champ spatial a été estimé comme la moyenne pondérée des données des années proches. On a présumé que la corrélation entre les champs spatiaux suivait un processus AR1 avec la corrélation Φ; le champ spatial était donc fonction du champ précédent et du nouvel effet spatial $s_{i,k}$. Le modèle à covariables ne représentant que six ans de données, un seul champ spatial a été estimé pour le modèle, ce qui signifie que la répartition du corégone pygmée n'a pas changé au cours de cette période.

La matrice de covariance, Σ, a été estimée selon la fonction de corrélation de Matérn à l'aide d'équations différentielles partielles stochastiques (Lindgren *et al*. 2011). Dans l'INLA, la fonction de corrélation de Matérn est définie par un paramètre de portée estimé, *R*, qui décrit la distance à laquelle la corrélation entre les observations tombe à 0,1. Le champ aléatoire markovien gaussien est estimé sur un maillage constitué de triangles non chevauchants construits à l'aide de fonctions INLA intégrées (figure A.1).

L'ajustement du modèle à covariables a suivi les procédures recommandées par Zuur *et al.* (2017). On a recherché les valeurs aberrantes (erreurs probables) et la colinéarité dans les covariables, ce qui a permis d'exclure la conductivité de l'analyse. Toutes les covariables ont été mises à l'échelle et normalisées. Une analyse préliminaire a révélé des tendances non linéaires probables à la fois dans la présence et la biomasse avec la profondeur. La profondeur a donc été modélisée jusqu'à un polynôme du troisième degré. On a utilisé des a priori diffus pour tous les paramètres fixes et aléatoires. Le modèle final a été choisi selon une sélection rétrospective progressive basée sur des changements < 3 de ΔLCIA (Watanabe 2010).

RÉSULTATS

MODÈLE À LONG TERME

Le modèle spatial (tableau 1) a produit un meilleur ajustement aux données à long terme du chalut de fond dans les zones littorales que le modèle MLG basé sur le LCIA pour les modèles de présence-absence et de biomasse (ΔLCIA = 1 463 et 1 437, respectivement).

Tableau 1. Résultats du modèle à obstacle spatial pour les données à long terme des relevés au chalut de fond dans les zones littorales. σ_e représente l'erreur associée aux observations gamma, σ_w l'erreur associée à l'effet de l'année, σ_s l'erreur associée au champ spatial, la portée indique la distance (km) entre les observations où la corrélation est ≥ 10 %, et Φ représente la corrélation entre les champs spatiaux.

Modèle de présence-absence				**Modèle de biomasse**			
Effets fixes	médiane	ICI	ICS	**Effets fixes**	médiane	ICI	ICS
Interception	-0,94	-4,93	2,86	Interception	-3,62	-5,62	-1,68
Hyper-paramètres	médiane	ICI	ICS	**Hyper-paramètres**	médiane	ICI	ICS
σ_e	S.O.	S.O.	S.O.	σ_e	0,98	0,94	1,02

Modèle de présence-absence				Modèle de biomasse			
σ_w	0,007	0,002	0,019	σ_w	0,21	0,13	0,35
σ_s	3,36	2,52	4,56	σ_s	1,67	1,39	2,01
Portée	103,9	69,4	161,5	Portée	53,5	37,8	75,4
Φ	0,97	0,92	0,99	Φ	0,86	0,77	0,92
LCIA	1 671	-	-	LCIA	-3 483	-	-

Aucune tendance générale ne s'est dégagée dans la probabilité de capture (figure 2) et il n'y avait pas de signe de fluctuations interannuelles importantes (σ_w était très faible avec de larges intervalles de crédibilité; tableau 1). En général, l'estimation de la présence sans dépendance spatiale était d'environ 30 %, soit à peu près 10 % de moins que le modèle MLG qui n'intégrait pas la dépendance spatiale. La valeur de la portée indique la distance qui sépare les échantillons présentant une corrélation d'au moins 10 %. Il s'agit d'une représentation de la distance à laquelle la présence à un emplacement peut influencer la présence dans un autre. Le modèle spatial a estimé que la présence du corégone pygmée influence la présence jusqu'à 104 km dans toutes les directions (tableau 1, figure A.2). La distance linéaire médiane entre les points de chalutage les plus proches était d'environ 14,5 km sur l'ensemble des années. Les champs spatiaux (figure A.2) étaient fortement corrélés (Φ = 0,97), ce qui indique que la répartition de la présence du corégone pygmée n'a pas beaucoup changé pendant la série chronologique.

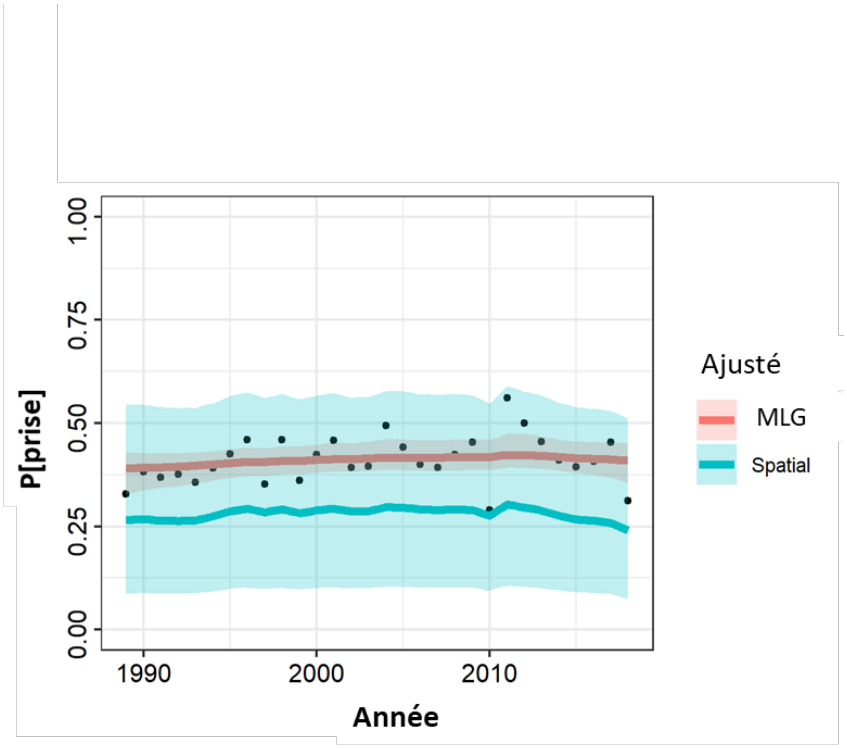

Figure 2. Prévision de la présence dans l'ensemble du lac (P[prise], probabilité de capture dans un chalut) dans le temps. Les relations ont été ajustées aux données à long terme des relevés au chalut de fond dans les zones littorales à l'aide d'un modèle spatial et d'un MLG non spatial.]

Le profil ajusté de la biomasse moyenne affichait une différence marquée entre le MLG et le modèle spatial (figure 3). L'estimation de la biomasse moyenne par le MLG était d'un ordre de grandeur supérieure à celle du modèle spatial et selon le MLG, cette biomasse connaît un déclin presque continu depuis les années 1990. Inversement, le modèle spatial indique que la biomasse moyenne a fluctué de manière périodique, avec des valeurs maximales d'environ

0,035 kg/ha à la fin de 1997, en 2006 et en 2013. La biomasse a diminué depuis 2013 et en 2018, elle était à son plus bas niveau dans la série chronologique de 30 ans.

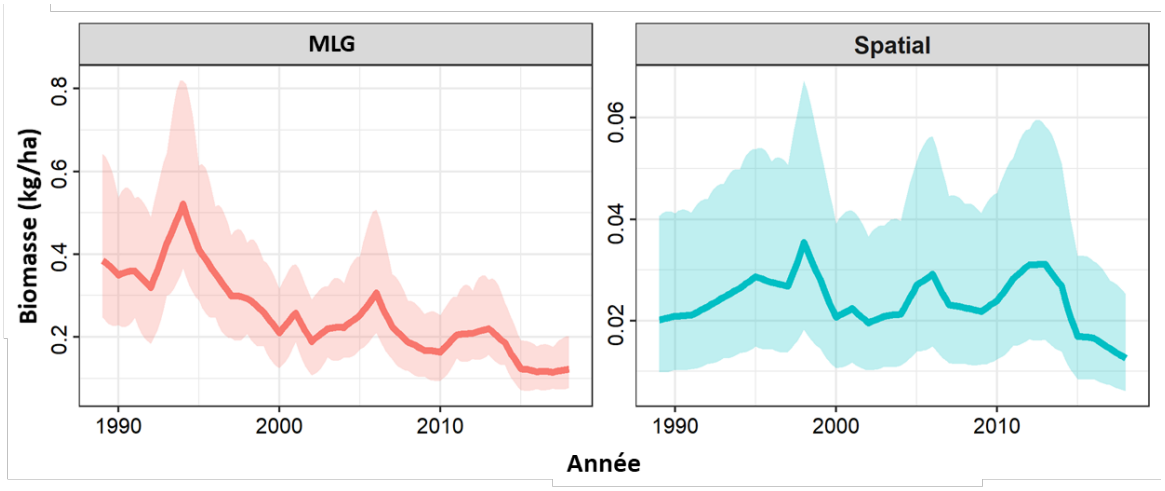

Figure 3. Prévision de la biomasse dans l'ensemble du lac (kg/ha) dans le temps. Les relations ont été ajustées aux données à long terme des relevés au chalut de fond dans les zones littorales à l'aide d'un modèle spatial et d'un MLG non spatial. REMARQUE : Les échelles de l'axe des ordonnées diffèrent d'un ordre de grandeur entre les graphiques.

Cette différence entre les prédictions des modèles est due à l'incidence de la dépendance spatiale entre les lieux d'échantillonnage. Le modèle spatial peut en tenir compte grâce à des effets aléatoires spatialement corrélés (figure A.3), tandis que le MLG traite toutes les observations comme indépendantes. Le modèle spatial donne ainsi une meilleure représentation de la biomasse à l'échelle du lac, tandis que le MLG est biaisé en faveur des zones où les prises sont les plus élevées. Les résultats du MLG pourraient alors être interprétés comme montrant une diminution des valeurs des prises élevées au fil du temps.

Au cours des 30 années de la série chronologique, 17 chaluts ont permis de capturer plus de 3 kg/ha en six endroits (figure A.4). La prise la plus importante dans un seul chalut était de 13,5 kg/ha en 1994, au site 450. En 2018, la plus grande prise était de 1,6 kg/ha. La dernière prise de plus de 3 kg/ha a eu lieu en 2014. L'examen des tendances des prises à ces six sites (figure A.5) montre que deux sites (450 et 466) ne sont plus échantillonnés, ce qui peut expliquer en partie la diminution de la fréquence des prises importantes. Les autres sites semblent suivre des fluctuations semblables à celles illustrées sur la figure 3, pour la plupart avec une biomasse faible ces dernières années.

MODÈLE À COVARIABLES

La profondeur, sous forme de polynôme du second degré, était le seul prédicteur important de la présence ou de la biomasse du corégone pygmée avec le modèle spatial (tableau 2). Les intervalles de crédibilité de tous les autres prédicteurs chevauchaient 0 et n'amélioraient pas l'ajustement du modèle (fondé sur LCIA). Les modèles spatiaux étaient nettement mieux adaptés aux données que les MLG (ΔLCIA = 105 et 191). Avec l'inclusion des chaluts hauturiers, l'estimation médiane de la portée a diminué dans les modèles de présence-absence et de biomasse par rapport aux modèles à long terme, à 67 et 30 km respectivement (tableau 2, annexes A.6 et A.7).

Tableau 2. Modèle final à obstacle pour la présence-absence et la biomasse du corégone pygmée avec covariables. σ_e représente l'erreur associée aux observations gamma, σ_w l'erreur associée à l'effet de l'année, σ_s l'erreur associée au champ spatial, la portée indique la distance (km) entre les observations où la corrélation est ≥ 10 %.

Modèle de présence-absence				**Modèle de biomasse**			
Effets fixes	médiane	ICI	ICS	**Effets fixes**	médiane	ICI	ICS
Interception	1,02	-0,01	1,98	Interception	-2,30	-2,99	-1,64
Profondeur	-0,52	-1,45	0,29	Profondeur	0,44	-0,41	1,33
Profondeur^2	-5,09	-6,80	-3,60	Profondeur^2	-3,90	-5,26	-2,46
Hyper-paramètres	médiane	ICI	ICS	**Hyper-paramètres**	médiane	ICI	ICS
σ_e	S.O.	S.O.	S.O.	σ_e	1,02	0,93	1,13
σ_w	0,06	0,02	0,17	σ_w	0,33	0,17	0,63
σ_s	1,72	1,19	2,43	σ_s	1,37	1,09	1,72
Portée	66,8	37,1	124,1	Portée	29,5	16,4	52,2
LCIA	495	-	-	LCIA	-866	-	-

La profondeur avait un effet non linéaire significatif sur la probabilité de capturer des corégones pygmées (figure 4). La profondeur de prédilection, avec une probabilité de présence ≥ 0,5, était prévue entre ~ 50 et 110 m. La probabilité médiane maximale de prise (~ 73 %) se situait entre 75 et 85 m. Au-delà de 160 m de profondeur, le modèle prévoit une probabilité de prise de 0 %. La profondeur avait également un effet non linéaire important sur la biomasse du corégone pygmée (figure 5). La biomasse maximale a été estimée entre ~ 80 et 95 m. La biomasse a été estimée à ~ 0 kg à moins de 20 m ou à plus de 150 m.

On a mis à l'essai l'efficacité du modèle de la présence en examinant l'exactitude de la prédiction dans l'échantillon en comparant les valeurs observées aux valeurs ajustées, avec une prédiction de la présence positive lorsque la probabilité de prise prévue était supérieure à 0,5. Globalement, le modèle a correctement prédit la présence-absence pour 86 % des chaluts, avec 405/444 absences et 158/209 présences. Le MLG était précis à 77 %, ce qui démontre que la profondeur seule est un assez bon prédicteur de la présence pour le corégone pygmée. On a examiné l'efficacité du modèle de biomasse en calculant la corrélation entre les valeurs ajustées et observées. Les valeurs ajustées du modèle spatial affichaient une valeur de corrélation de 0,75 avec les prises observées. En revanche, la valeur de corrélation pour le modèle de biomasse du MLG n'était que de 0,25.

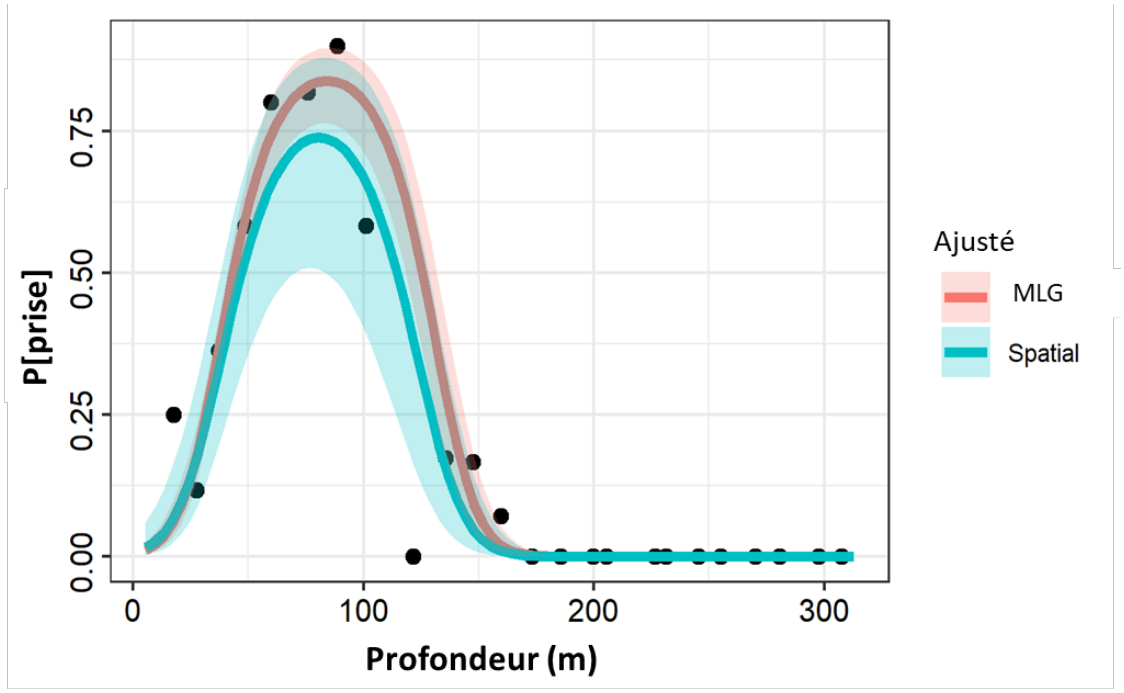

Figure 4. Relation prédite entre la profondeur et la probabilité de la présence du corégone pygmée (P[prise]) selon le MLG et les modèles spatiaux INLA. La profondeur a été ajustée sous forme de polynôme du second degré.

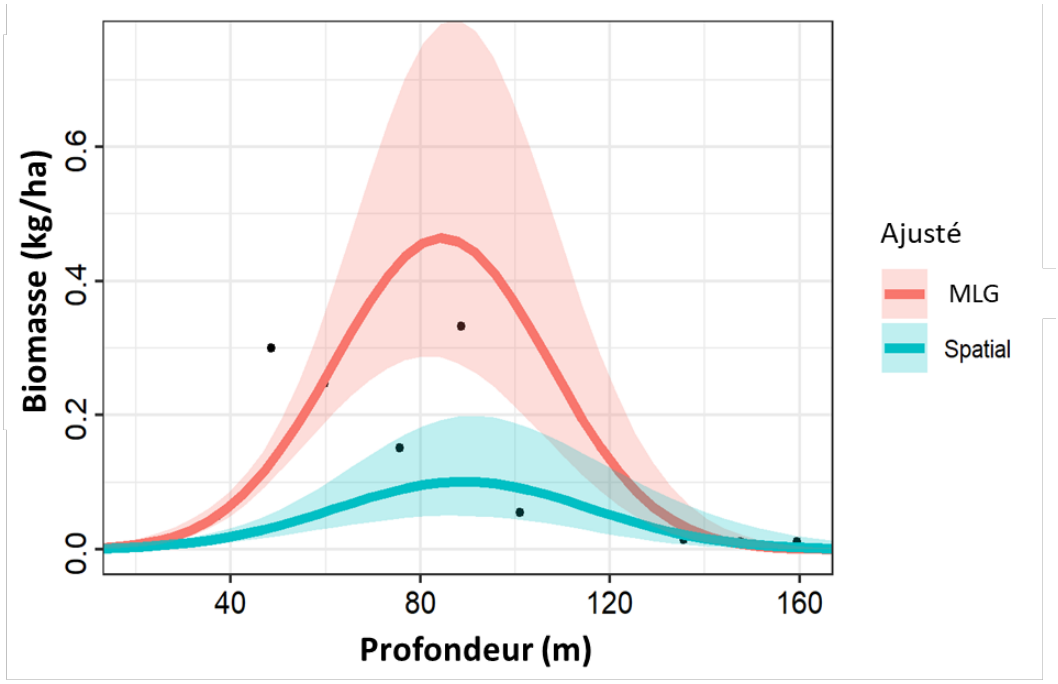

Figure 5. Relation prédite entre la profondeur et la biomasse du corégone pygmée (kg/ha) selon le MLG et les modèles spatiaux INLA. La profondeur a été ajustée sous forme de polynôme du second degré.

On a utilisé les modèles spatiaux et les données bathymétriques du lac Supérieur pour établir des prévisions spatiales de la biomasse à l'échelle du lac pour 2018 (figure 6). Cette projection

intègre les champs spatiaux de la présence et de la biomasse (figures A.6 et A.7) et les informations sur la profondeur pour prévoir la biomasse médiane du corégone pygmée (kg/ha) dans toutes les zones du lac Supérieur. Les plus grandes concentrations de corégone pygmée prévues se trouvent autour de l'île Michipicoten et sur la rive nord-est du lac Supérieur. La biomasse maximale prévue dans cette zone était de 0,66 kg/ha, soit environ 110 corégones pygmées/ha (d'après la masse moyenne/poisson des prises au chalut de 6 g dans les zones littorales). La deuxième plus grande concentration prévue était à l'est de la péninsule Keweenaw, avec des densités allant jusqu'à 0,28 kg/ha. Des densités supérieures à 0,1 kg/ha ont été prévues dans d'autres zones, à l'est des îles Slate et autour de l'île Grand.

On a utilisé la projection de la biomasse spatiale pour estimer la biomasse du corégone pygmée à l'échelle du lac. Les estimations de la biomasse ont été converties en unités de kg/km^2 et les carrés quadrillés de 1 km^2 ont été additionnés. On a ainsi obtenu une estimation de la biomasse médiane pour l'ensemble du lac de 68 707 kg pour 2018, bien qu'avec de très grands intervalles de crédibilité (IC : 2 465 – 1 357 612) fondés sur les estimations de l'IC tirées des modèles de présence-absence et de biomasse. Un peu plus de la moitié de la biomasse de la population, 35 944 kg, était représentée par les concentrations du nord-est du lac (abscisses : 565-660, ordonnées : 5 255-5 330). La densité de la biomasse médiane à l'échelle du lac où l'on prévoyait la présence du corégone pygmée (biomasse non nulle) était de 0,036 kg/ha (IC : 0,017 – 0,313). On a également utilisé la projection spatiale pour quantifier l'habitat disponible, selon deux méthodes : 1) l'addition de tous les carrés quadrillés de 1 km^2 dont on prévoit qu'ils contiennent une biomasse positive, et 2) l'addition de tous les carrés quadrillés de 1 km^2 dont on prévoit qu'ils ont plus de 50 % de chances de contenir des corégones pygmées. La première méthode a donné une médiane de 18 850 km^2 (IC : 1 468 – 43 319) de l'habitat du corégone pygmée et la seconde, une médiane de 9 774 km^2 (IC : 712 – 26 014).

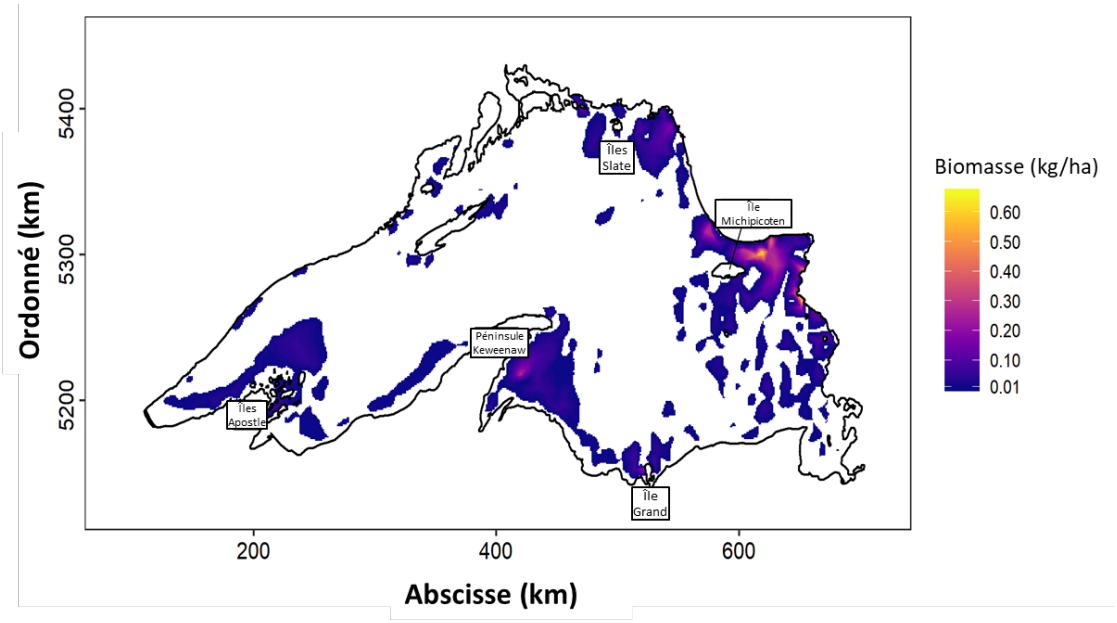

Figure 6. Prévision spatiale de la biomasse du corégone pygmée (kg/ha) d'après les modèles spatiaux combinés de présence et de biomasse INLA basés sur la bathymétrie du lac Supérieur. Les axes X et Y sont respectivement l'abscisse et l'ordonné (km) et l'axe vertical est la biomasse moyenne (kg/ha) sur des carrés quadrillés d'environ 1 km^2.

DISCUSSION

On a analysé les données à long terme des relevés au chalut de fond pour déterminer les tendances de la biomasse du corégone pygmée dans l'ensemble du lac, définir les caractéristiques importantes de l'habitat et quantifier la taille de la population de corégone pygmée. On a utilisé l'approche statistique INLA, une méthode d'inférence bayésienne utilisant des approximations déterministes, plutôt que la méthode de Monte-Carlo par chaîne de Markov permettant d'estimer plus rapidement les paramètres du modèle. L'approche INLA permet .d'inclure des structures complexes de covariance spatiale souvent présentes dans les données spatio-temporelles.

Aucune tendance notable ne s'est dégagée dans la présence du corégone pygmée du lac Supérieur dans le temps (figure 2) et les tendances à long terme de la biomasse semblent fluctuer de manière périodique (figure 3). La taille de la population de corégone pygmée décline depuis quelques années (5 ans; environ une génération) et la biomasse pourrait être la plus faible des 30 dernières années. Les tendances passées de la trajectoire de la population permettent de penser que la population devrait rebondir au cours des prochaines années après un fort recrutement (la biomasse du lac atteignait son maximum selon des cycles de 7-8 ans); cependant, si cela ne se produit pas, il pourrait y avoir des raisons de s'inquiéter. Le succès du recrutement décline chez d'autres corégones du lac Supérieur, tels que le cisco de lac (*Coregonus artedi*) et le cisco de fumage (*Coregonus hoyi*) depuis les années 1990 (USGS 2018). Le recrutement du corégone pygmée n'a pas été surveillé et l'écologie de la reproduction du corégone pygmée du lac Supérieur n'est pas bien étudiée; cependant, si les conditions de succès du recrutement sont similaires à celles d'autres corégonidés, il est possible que le succès du recrutement soit également en déclin et que la trajectoire de la population ne suive pas le profil passé.

Les résultats du modèle spatial contredisent ceux du MLG et les conclusions de l'évaluation du COSEPAC (COSEPAC 2016). Le MLG et l'évaluation du COSEPAC ont montré un déclin de l'abondance et de la biomasse au fil du temps. La raison probable de la différence entre le MLG et le modèle spatial est que l'analyse du MLG est biaisée vers les plus grandes valeurs de prises, alors que le modèle spatial donne une meilleure indication des tendances à l'échelle du lac. Bien que le résultat du MLG ne soit pas représentatif de la tendance à l'échelle du lac, le profil estimé représente un phénomène réel, à savoir le déclin de la présence de prises importantes (> 3 kg) de corégone pygmée dans le relevé annuel au chalut de fond depuis les années 1990. Ce résultat est potentiellement faussé par les changements de l'effort d'échantillonnage, puisque deux des six endroits où de grosses prises ont eu lieu ne sont plus échantillonnés; cependant, il est aussi possible que les sous-populations les plus nombreuses de corégone pygmée aient nettement diminué.

La profondeur était la seule covariable examinée ayant une incidence importante sur la présence (tableau 2; figure 4) ou sur la biomasse (figure 5) du corégone pygmée. Les relations de la présence et de la biomasse avec la profondeur suivaient toutes deux une relation parabolique non linéaire. La présence du corégone pygmée était probable (> 50 %) à des profondeurs comprises entre ~ 50 et 110 m et était la plus courante entre ~ 75 et 85 m. L'impact de la profondeur sur la biomasse était moins prononcé; toutefois, la plus grande biomasse se trouvait entre ~ 80 et 95 m. Des analyses précédentes ont donné des résultats semblables à divers endroits du lac Supérieur. La profondeur des prises varie généralement de ~ 15 à 95 m (Eschmeyer et Bailey 1955, Dryer 1966, Selegby et Hoff 1996) et était le plus souvent comprise entre 55 et 75 m (Dryer 1966). L'abondance maximale a été signalée à des profondeurs légèrement inférieures aux résultats du modèle, de 55 à 62 m (Eschmeyer et Bailey 1955), de 55 à 72 m (Dryer 1966) et à 60 m (Yule *et al*. 2008). Cependant, ces résultats étaient généralement fondés sur l'abondance plutôt que sur la biomasse.

Les estimations de la biomasse et de l'abondance peuvent différer en raison de possibles différences dans la profondeur de prédilection en fonction de la taille ou de l'âge. Les corégones pygmées plus jeunes occupent potentiellement des profondeurs moins grandes (Eschmeyer et Bailey 1955, Gorman *et al.* 2012). Eschmeyer et Bailey (1955) et Yule *et al.* (2008) ont noté une augmentation de la longueur moyenne du corégone pygmée avec l'augmentation de la profondeur. De même, tous les corégones pygmées pêchés entre ~ 18 et 26 m étaient des jeunes de l'année (Eschmeyer et Bailey 1955). La proportion de jeunes de l'année diminuait à 7 % au-delà de 73 m et tombait à 0 % en dessous de 80 m de profondeur (Eschmeyer et Bailey 1955). Cette analyse ne différenciait pas les corégones pygmées selon la taille ou l'âge, mais l'utilisation de la biomasse comme variable réponse permettrait de réduire l'incidence des jeunes juvéniles dans les prévisions de la biomasse. Cela peut expliquer pourquoi la profondeur prévue pour la biomasse maximale (80 – 95 m) se situait à l'extrémité la plus profonde de l'estimation de l'habitat de prédilection (50 – 110 m) et était plus grande que les profondeurs de l'abondance maximale signalées auparavant (Eschmeyer et Bailey 1955, Dryer 1966).

Les valeurs de la profondeur incorporées dans les ajustements du modèle reposaient sur les profondeurs médianes des points de début et de fin des relevés au chalut. Cependant, dans les zones littorales, la plupart des relevés au chalut ont été effectués en suivant les courbes de niveau. La différence médiane entre la profondeur de début et de fin était de 36,5 m (portée : 0 – 129 m). On ne connaît pas la profondeur exacte à laquelle les corégones pygmées ont été capturés lors de chaque relevé au chalut. Cela ajoute une erreur à l'estimation de la profondeur de prédilection, qui élargit probablement la plage de ces profondeurs et pourrait donner une surestimation de l'habitat disponible et de la biomasse de la population. Toutefois, l'utilisation de la profondeur médiane plutôt que de la position de début ou de fin permet à l'erreur de se produire aux deux extrémités de la distribution de la profondeur, ce qui prévient un biais constant.

Avec la profondeur comme seule covariable importante et les données bathymétriques détaillées disponibles pour l'ensemble du lac Supérieur, il a été possible de formuler des projections de la biomasse du corégone pygmée et d'estimer la biomasse totale et l'habitat disponible. Même si les intervalles de crédibilité étaient larges, le modèle estime que la biomasse du corégone pygmée du lac Supérieur en 2018 était de 68 707 kg occupant 18 850 km^2 d'habitat, dont 9 774 km^2 d'habitat de prédilection. Il s'agit de la première quantification de la taille de la population de corégone pygmée dans le lac Supérieur.

Un autre avantage des projections de la biomasse à l'échelle du lac est qu'elles permettent de déterminer des zones du lac qui ne sont pas échantillonnées régulièrement (figure 1), mais qui peuvent contenir des populations de corégone pygmée, par exemple à l'est de la péninsule de Keweenaw, à l'ouest des îles Slate ou au nord des îles Apostle (figure 6). La zone située à l'est de la péninsule de Keweenaw a été échantillonnée deux fois dans le cadre du relevé des zones hauturières, en 2011 et 2016, produisant des prises supérieures à la moyenne, de 0,65 et 1,42 kg/ha respectivement. Le modèle prévoit une biomasse maximale de 0,28 kg/ha à proximité de ces chaluts en 2018. La zone située à l'ouest des îles Slate a été chalutée en 2004, à une profondeur moyenne de 131 m (en dehors de la profondeur de prédilection), produisant des prises de 0,053 kg/ha. Notre projection estime un maximum de 0,05 kg/ha dans ce domaine. Enfin, en 2011, un chalut (ne faisant pas partie des relevés des zones littorales ou hauturières) a échantillonné à proximité de la zone située au nord des îles Apostle où une biomasse supérieure à la moyenne est prévue. La profondeur moyenne du chalut était de 61,8 m, mais un seul corégone pygmée a été capturé, soit une biomasse de 0,006 kg/ha. Le modèle prévoit une biomasse maximale de 0,06 kg/ha dans ce domaine. Il faudrait réaliser d'autres échantillonnages pour déterminer si une population existe à cet endroit.

En conclusion, un modèle spatial bayésien a été utilisé pour déterminer les tendances à long terme de la biomasse du corégone pygmée, déterminer et quantifier l'habitat de prédilection et estimer la taille de la population. Ces méthodes tiennent compte de la structure d'erreur complexe des données spatio-temporelles et permettent de mieux comprendre l'état de la population de corégone pygmée dans le lac Supérieur.

RÉFÉRENCES CITÉES

COSEWIC (Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada). 2016. COSEWIC assessment and status report on the Pygmy Whitefish *Prosopium coulterii,* Southwestern Yukon Beringian populations, Yukon River populations, Pacific populations, Western Arctic populations, Great Lakes – Upper St. Lawrence populations, Waterton Lake populations and Saskatchewan - Nelson Rivers populations in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. iv + 69 p.

Dryer, W.R. 1966. Bathymetric distribution of fish in the Apostle Island region, Lake Superior. Trans. Am. Fish. Soc. 95(3): 248–259.

Eschmeyer, P.H., and Bailey, R.M. 1955. The Pygmy Whitefish, *Coregonus coulteri*, in Lake Superior. Trans. Am. Fish. Soc. 84(1): 161–199.

Gorman, O.T., Yule, D.L., Stockwell, J.D. 2012. Habitat use by fishes of Lake Superior. I. Diel patterns of habitat use in nearshore and offshore waters of the Apostle Islands region. Aquat. Ecosyt. Health Manag. 15(3): 332–353.

Lindgren, F., and Rue, H. 2015. Bayesian Spatial Modelling with R-INLA. J. Stat. Softw. 63(19): 1–25.

Lindgren, F., Rue, H., and Lindström, J. 2011. An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields: The stochastic partial differential equation approach. J. Royal Stat. Soc. B 73(4): 423–498.

R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rue, H., Martino, S., and Chopin, N. 2009. Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. J. Royal Stat. Soc. B 71(2): 319–392.

Selegby, J.H., and Hoff, M.H. 1996. Seasonal bathymetric distributions of 16 fishes in Lake Superior, 1958-75. National Biological Service Biological Science Report 7. 14 p.

Stewart, T.R., Ogle, D.H., Gorman, O.T., and Vinson, M.R. 2016. Age, growth, and size of Lake Superior pygmy whitefish (*Prosopium coulterii*). Am. Midl. Nat. 175(1): 24–36.

USGS (U.S. Geological Survey). 2018. Compiled reports to the Great Lakes Fishery Commission of the annual bottom trawl and acoustics surveys for 2017 [online]. 80 p. (accessed 03-10-2019).

Watanabe, S. 2010. Asymptotic equivalence of Bayes cross validation and widely applicable information criterion in singular learning theory. J. Mach. Learn. Res. 11: 3571–3594.

Yule, D.L., Adams, J.V., Stockwell, J.D., and Gorman, O.T. 2008. Factors affecting bottom trawl catches: implication for monitoring of fish of Lake Superior. N. Am. J. Fish. Manag. 28(1): 109–122.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., and Saveliev, A.A. 2017. Beginner's guide to spatial, temporal, and spatial-temporal ecological data analysis with R-INLA. Highland Statistics Ltd, Newburgh, UK. 362 p.

ANNEXE

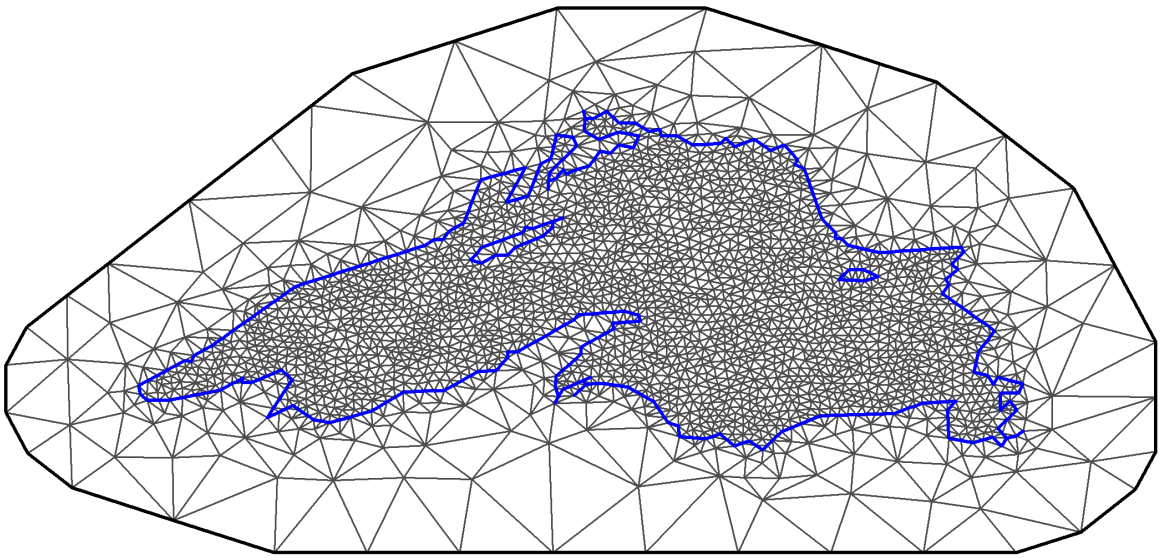

Figure A.1. Maillage utilisé pour projeter le champ spatial dans le modèle INLA.

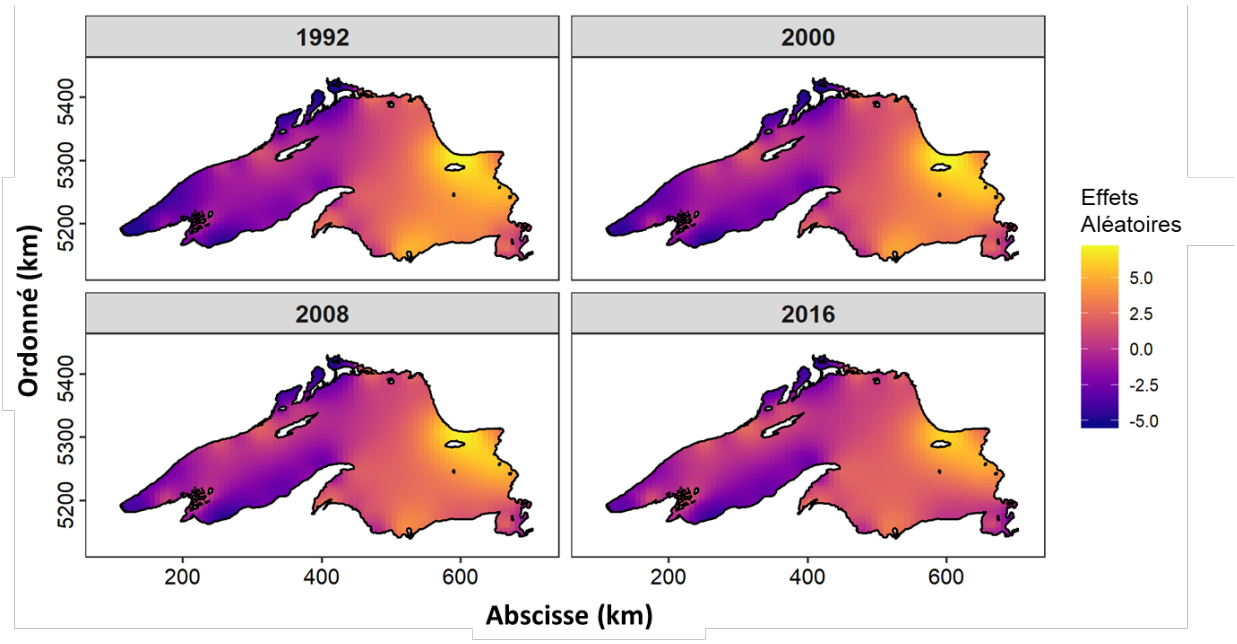

Figure A.2. Champ spatial de la présence du modèle à long terme. Les axes des X et des Y représentent les projections de Mercator en km. L'axe des z représente les effets aléatoires de la présence dans l'espace sur l'échelle logit. Par conséquent, les couleurs claires indiquent les zones où la présence est supérieure à la moyenne et les couleurs foncées, les zones où la présence est inférieure à la moyenne.

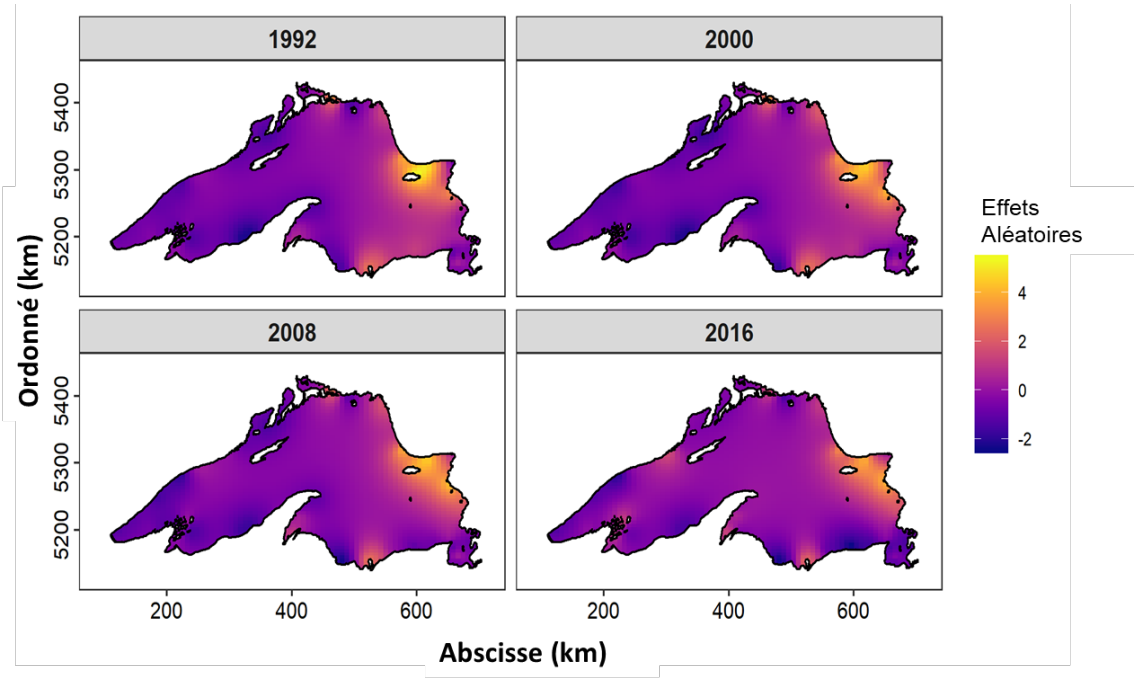

Figure A.3. Champ spatial de la biomasse du modèle à long terme. Les axes des X et des Y représentent les projections de Mercator en km. L'axe des z représente les effets aléatoires de la biomasse dans l'espace sur l'échelle logit. Par conséquent, les couleurs claires indiquent les zones où la biomasse est supérieure à la moyenne et les couleurs foncées, les zones où la biomasse est inférieure à la moyenne.

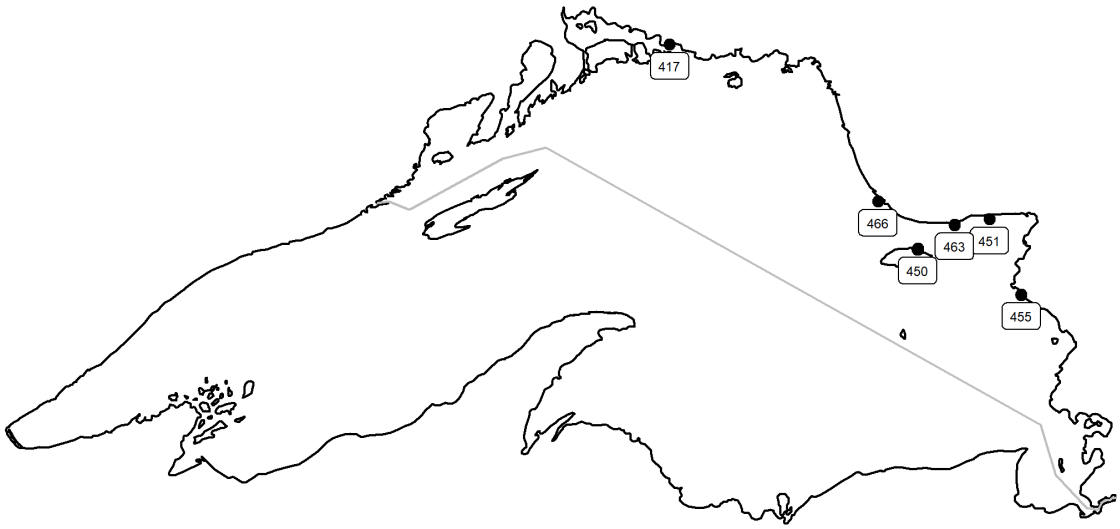

Figure A.4. Emplacements des chaluts où les prises ont dépassé 3 kg/ha, 1989-2018.

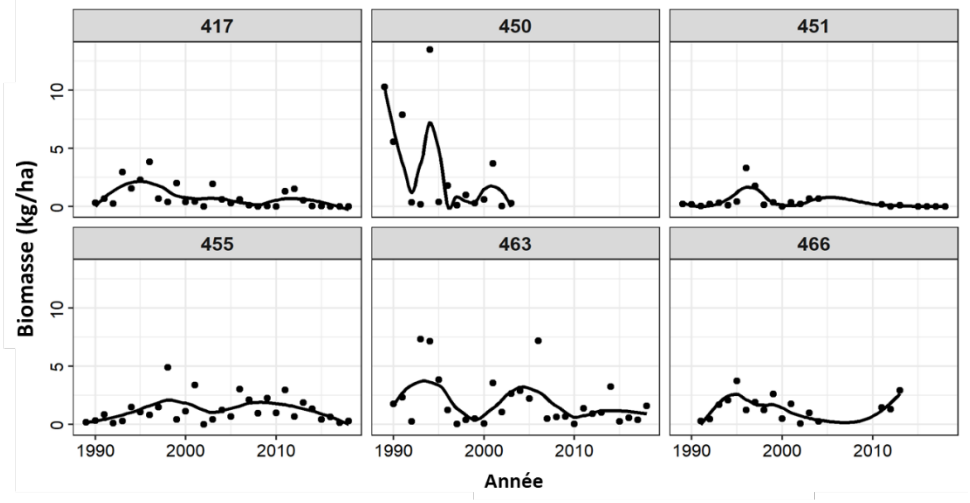

Figure A.5. Série chronologique des prises au chalut aux endroits où elles ont dépassé 3 kg/ha. Les lignes sont des courbes de Loess ajustées aux données.

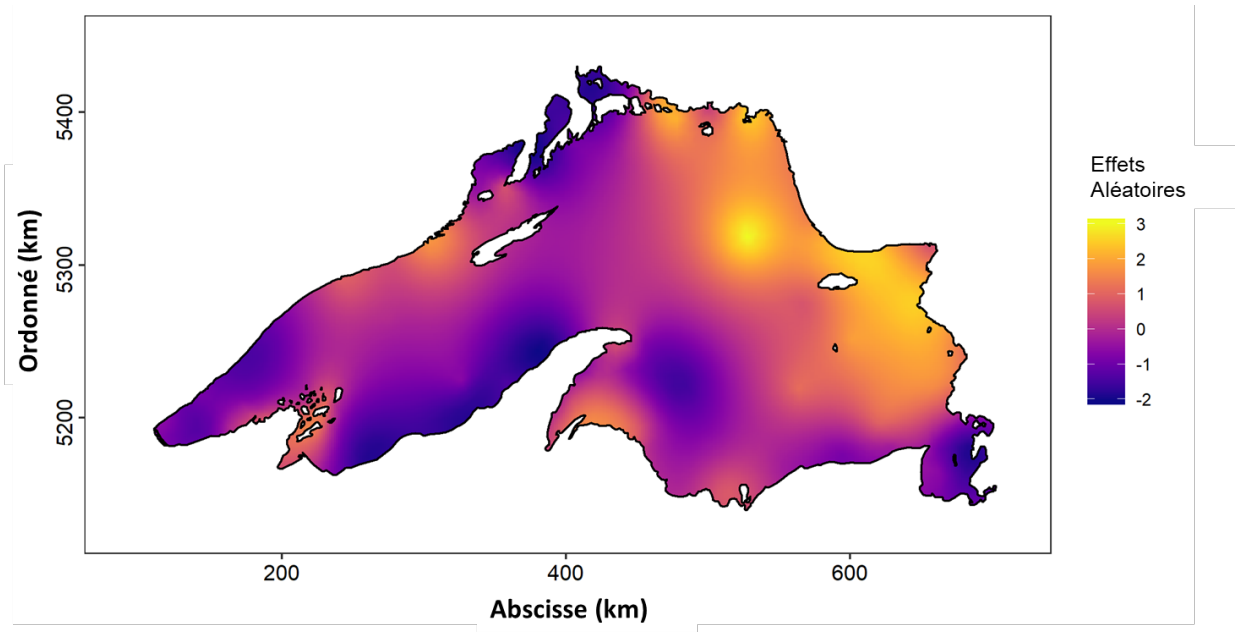

Figure A.6. Champ spatial de la présence du modèle à covariables. L'axe X et Y représentent les projections de Mercator en km. L'axe des z représente les effets aléatoires de la présence dans l'espace sur l'échelle $\log_e$. Par conséquent, les couleurs claires indiquent les zones où la présence est supérieure à la moyenne et les couleurs foncées, les zones où la présence est inférieure à la moyenne.

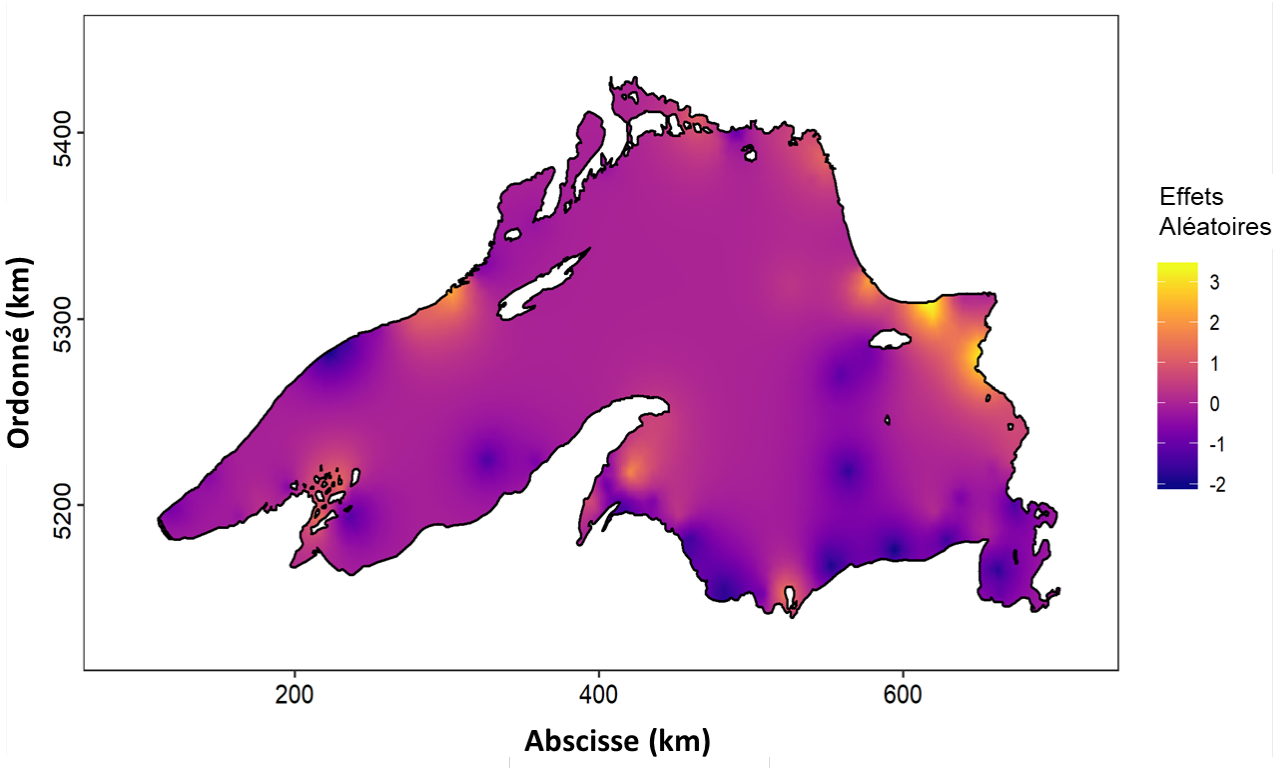

Figure A.7. Champ spatial de la biomasse du modèle à covariables. Les axes des X et des Y représentent les projections de Mercator en km. L'axe des z représente les effets aléatoires de la biomasse dans l'espace sur l'échelle $\log_e$. Par conséquent, les couleurs claires indiquent les zones où la biomasse est supérieure à la moyenne et les couleurs foncées, les zones où la biomasse est inférieure à la moyenne.