



**THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1**  
*sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne*

pour le grade de  
**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1**

*Mention : Biologie*

**Ecole doctorale Vie Agro Santé**

présentée par

**Guillaume BAL**

préparée à l'unité mixte de recherche INRA - Agrocampus Ouest 985 ESE  
(Ecologie et Santé des Ecosystèmes)

*EVOLUTION DES  
POPULATIONS  
FRANÇAISES DE  
SAUMON  
ATLANTIQUE  
(SALMO SALAR L.)  
ET CHANGEMENT  
CLIMATIQUE*

*Thèse soutenue à Rennes le 31/05/2011*

Devant le Jury composé de

**Jean-Sébastien PIERRE**

Professeur Université de Rennes 1 / président

**Didier PONT**

Directeur de recherche CEMAGREF / rapporteur

**Éric ROCHARD**

Directeur de recherche CEMAGREF / rapporteur

**Richard CUNJAK**

Professeur Université du New Brunswick / examinateur

**Jean-Luc BAGLINIÈRE**

Directeur de recherche INRA / directeur de thèse

**Étienne RIVOT**

IPEF Agrocampus Ouest / co-directeur de thèse

**Étienne PRÉVOST**

Chargé de recherche INRA / co-directeur de thèse







# PREAMBULE

Les recherches présentées dans cette thèse ont été réalisées au sein de l'équipe CREA (Conservation et Restauration des Ecosystèmes Aquatiques) de l'Unité Mixte de Recherche en Ecologie et Santé des Ecosystèmes (UMR INRA-Agrocampus Ouest ESE) et avec le concours de l'Unité Mixte de Recherche en Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons (UMR INRA-UPPA ECOBIOP), sous la responsabilité conjointe de Jean-Luc BAGLINIERE, d'Etienne RIVOT et d'Etienne PREVOST entre Mai 2008 et Mai 2011. Elles ont suivi mon travail de Master 2 effectué entre Février et Mai 2006 au sein de l'UMR ECOBIOP.

Ce travail valorise, dans un cadre de recherches portant sur l'impact des changements climatiques, un ensemble de données et de connaissances sur les populations naturelles françaises de saumon atlantique acquises depuis une trentaine d'années par les UMR ESE et ECOBIOP et l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA). Ces recherches n'auraient pas été possibles sans les compétences et l'investissement quotidien des acteurs précédemment cités ainsi que sans le concours de l'Unité Expérimentale d'Ecologie et d'Écotoxicologie dans la récolte des données. Les travaux entrepris ont également bénéficié du soutien financier du programme Gestion des Impacts du Changement Climatique 2 (GICC 2) du Ministère de l'Environnement et du Développement Durable.



# RESUME

Les poissons diadromes, en raison de leur capacité migratoire entre le milieu marin et le milieu d'eau douce continentale sont très sensibles aux perturbations de l'environnement et représentent des espèces sentinelles de l'état et l'évolution des milieux aquatiques notamment dans un contexte de changement climatique. Parmi eux, le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) est une espèce modèle particulièrement intéressante pour étudier le lien entre changement climatique et évolution des populations. Son cycle de vie est notamment caractérisé par une variabilité intra-populationnelle du temps de séjour passé en eau douce avant la migration vers la mer et du temps de séjour passé en mer avant la migration génésique des adultes. La croissance, liée aux conditions environnementales, est un trait de vie essentiel qui contrôle ses stratégies de vie et qui joue donc un rôle majeur dans l'évolution des populations (abondance, structure démographique et biométrique,...). Dans cette thèse, les effets du changement climatique sont abordés sous l'angle de leurs impacts sur la croissance du saumon pendant les phases dulçaquicoles et marines.

Les analyses ont porté sur les populations françaises de saumon atlantique situées en partie Sud de l'aire de répartition de l'espèce. Les recherches valorisent les données de suivi des populations (période 1985 à nos jours) de trois fleuves côtiers constituant l'Observatoire de Recherches en Environnement *Petits fleuves Côtiers* (l'Oir en Basse-Normandie, le Scorff en Bretagne et la Nivelle au Pays Basque) et celles de la base nationale des captures ligne. Trois points ont été abordés.

Dans un premier temps, un modèle statistique Bayésien de corrélation entre température de l'eau et deux prédicteurs que sont la température de l'air et le débit a été développé afin de reconstruire des séries chronologiques historiques mais également de pouvoir effectuer des projections en fonction des scénarii de changement climatique. Ce nouveau modèle permet notamment de quantifier la part de la corrélation due à la saisonnalité des signaux de celle due aux tendances de long terme. En plus de cette différence avec les modèles de corrélation simple couramment utilisés, il offre aussi de meilleures performances prédictives de la température de l'eau. Les prédictions de réchauffement des cours d'eau issues du modèle ont révélé un réchauffement plus faible que celui de l'atmosphère. Développé dans le cadre Bayésien, le modèle a également permis de quantifier l'incertitude dans les prédictions de réchauffement des cours d'eau.

Dans un second temps, un modèle de croissance de Von Bertalanffy a été développé dans un cadre Bayésien pour quantifier les effets relatifs de la variabilité de température et de la variabilité de la densité de compétiteurs (juvéniles de saumon et de truite *Salmo Trutta* L.) sur la taille atteinte par les jeunes saumons à la fin de la première saison de croissance. Cette croissance est apparue peu influencée par la variabilité de température du cours d'eau. A l'inverse, elle apparaît fortement dépendante des fluctuations de densité de compétiteurs. Ainsi, compte tenu des résultats précédents permettant d'anticiper un réchauffement plus faible dans les cours d'eau que dans l'air, la modification du régime thermique des rivières par le changement climatique n'apparaît pas comme le facteur de pression dominant capable d'affecter la croissance et les choix d'histoire de vie des juvéniles dans les années à venir. A l'inverse, la variabilité spatiotemporelle de la densité de compétiteurs présents sur le cours d'eau, en partie liée aux conditions de vie marines rencontrées par les géniteurs, s'est révélée extrêmement structurante dans les fluctuations de croissance.

Le troisième volet des recherches porte sur l'analyse de l'évolution des caractéristiques biométriques et de la date de retour des géniteurs depuis les zones d'engraissement marines. Les résultats mettent en évidence une baisse sensible de la taille mais surtout du poids des géniteurs lors de leur retour en rivière au cours des 25 dernières années. Celle-ci s'est accompagnée d'un retard dans les dates d'entrée en rivière. Cette évolution des caractéristiques migratoires est plus marquée pour les saumons de un hiver de mer que pour les saumons de deux hivers de mer. L'ensemble de ces résultats, additionnés à la disparition progressive des saumons de plusieurs hivers de mer, suggère une réponse adaptative des populations de saumon à une variation des conditions de croissance en mer, très probablement en lien avec le changement climatique. Ces résultats alimentent les interrogations quant à la capacité de renouvellement des populations.

Ces résultats sont discutés en termes de conséquences sur la démographie du saumon.

**Mots clefs** : changement climatique, saumon atlantique, cycle de vie, croissance dulçaquicole, croissance marine, température, densité, migration, phénologie, modélisation statistique, modélisation bayésienne.



# ABSTRACT

Diadromous fishes that make long term migration between freshwater and marine biomes are very sensible to environmental changes. As such they, are interesting models to track changes in the state of aquatic ecosystems in a climate change context. Among them, the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) is a particularly valuable species to study the link between climate change and the changes in populations. Indeed, its life cycle exhibits a strong variability in the duration of both the freshwater and marine phases and its growth variability, depending on environmental, has strong effects on life history strategies and demography (abundance, age structure, biometrical characteristics...). This thesis sought to estimate the impacts of climate change on salmon populations looking at changes in both freshwater and marine growth.

The analyses were focused on French Atlantic salmon populations which are situated in the southern part of the European species range. Data used in this study (period 1985-today) came from the Research Observatory Small coastal Stream (the Oir River in Normandy, the Scorff River in Brittany and the Nivelle River in the Basque country ) and from the national rod-and-line database. Using this data, three complementary research issues were addressed.

First, a new Bayesian model linking water the temperature to the air temperature and water discharge was calibrated on the three index rivers to reconstruct and/or to forecast stream water temperature using climatic scenarios. This new model allowed discriminating the influence of the seasonality and long term trends in the correlations between the different signals. It exhibited better forecasting performances than direct linear regression between air and water temperature often performed by biologists and allowed quantifying the uncertainties in stream warming. Used in forecasting, the model revealed that the future stream warming should be less than the atmospheric ones. Thanks to the Bayesian framework used, the uncertainties associated with this warming could be quantified.

Second, a Von Bertalanffy growth model with its growth rate modelled as a function of the temperature and young-of-the-year salmonids density was developed to estimate the relative impacts of the water temperature variability and that of competitor (juvenile of Atlantic salmon and brown trout *Salmo trutta* L.) density on the size reached by juvenile at the end of their first growth season. The effect of the water temperature variability on the observed growth appeared weak compared to that of the competitor density variability. Together with the previous results suggesting a weaker warming of water temperature than that of air temperature, the impact of climate change on stream temperatures should not be the most stringent factor for the growth and life history choices of juveniles. However, the spatiotemporal variability of the competitors' density, partly linked to marine conditions faced by adults, proved it could be really influent for future juvenile growth and life history choices.

Thirdly, the changes in the biometrical characteristics and migration phenology of French Atlantic salmon breeder migrating from the ocean were analyzed. Results showed a decreasing trend in length and weight of adults accompanied by a delayed return date during the past 25 years. The changes were more pronounced for the one sea winter salmon compared to that of two sea winters fish. Those results, considered together with the rise of the proportions of two sea winter salmons, suggested an adaptive response of French stocks to a modification of marine conditions, probably in relation with climate change.

The consequences of all those findings for the Atlantic salmon population dynamic and sustainability are discussed.

**Key word:** climate change, atlantic salmon, life cycle, freshwater growth marine growth, temperature, density, migration, phenology , statistical modeling, bayesian modeling.



# REMERCIEMENTS

Tout le travail présenté dans ce mémoire n'aurait pu aboutir sans le concours des nombreuses personnes qui suivent et à qui j'adresse un grand merci.

Je tiens tout d'abord à remercier Jean-Luc Baglinière, Etienne Rivot et Etienne Prévost de m'avoir proposé ce projet de thèse et encadré dans mes recherches au cours de ces trois années. Merci à Jean-Luc pour toutes nos discussions sur la biologie du saumon et son aide dans la remise en perspective de mon travail de modélisation. Merci à Etienne Prévost pour ses judicieux conseils en modélisation et sa prise de recul sur mon travail. Enfin un grand merci à Etienne Rivot pour tout ce qu'il m'a appris sur la statistique et la modélisation ainsi que pour sa forte implication dans les différentes phases de recherche menées et lors des phases de rédaction.

Je remercie les membres de mon Jury qui ont pris le temps d'évaluer mon travail de thèse et de se déplacer pour ma soutenance. Merci à Jean-Sébastien Pierre d'avoir accepté de présider mon Jury et à Didier Pont et Eric Rochard d'avoir accepté d'être rapporteurs. Merci également à Richard Cunjak pour avoir accepté d'être présent en tant qu'examineur et qui ainsi a donné une teinte internationale au jury.

Je souhaite remercier toutes les personnes avec qui j'ai eu d'enrichissantes discussions scientifiques qui m'ont permis d'avancer dans mon travail. En premier lieu, je remercie Jean-Marc Roussel qui m'a également accueilli au sein de l'ex équipe EPEHA maintenant appelée CREA (enfin un nom facile à retenir). Je remercie les membres de mes différents comités de thèse dont les avis extérieurs ont souvent été précieux : Manuel Plantegenest, Myriam Bormans, Guillaume Evanno et de nouveau Jean-Marc. Je tiens également à remercier Cyril Piou pour son implication active dans une partie de mes recherches. Pour finir, je remercie Frédérique Marchand pour la saisie et la gestion des bases de données de l'ORE PFC qui ont servi de support à mon travail ainsi que pour ses réponses à mes nombreuses interrogations les concernant.

Ce qui permet de bien travailler ce ne sont pas seulement des compétences, c'est aussi une ambiance générale. Pour cela, je remercie le personnel des équipes CREA, Halieutique, EQMA et de l'U3E pour tous les bons moments à table, aux pauses café, sur le terrain ou dans



d'autres contextes. Je pense aussi particulièrement aux autres thésards, Caroline, Arnaud, Jessica, Alexis, Anthony, Yannick, Anne, que je remercie pour nos discussions et les bons moments passés ensemble, au bureau ou ailleurs, et je leur souhaite beaucoup de courage et de réussite dans la suite de leurs recherches. J'ajouterai une petite mention spéciale pour mes trois compagnons de bureau successifs, Charles, Arnaud et Natacha, aux caractères bien différents mais avec qui j'ai à chaque fois passé beaucoup de bons moments et avec qui j'ai beaucoup partagé, scientifiquement comme d'un point de vue plus personnel.

Je remercie Arnaud, Erwan, Guillaume, Jessica, Sabrina et Yannick, Jérôme et Marc pour les parties de tennis et de jeux de rôle qui m'ont changé les idées cette fin de thèse stimulante mais aussi, il faut bien le reconnaître, éprouvante. Je n'oublie pas non plus les parties de pêche avec Charles, Etienne, Manu et Frédérique même si la Bretagne ne me réussit vraiment pas pour cette activité.

Je remercie maintenant toute ma famille pour son soutien inconditionnel, et plus particulièrement mes parents et ma sœur, Pierre, Annick et Julie, qui m'ont soutenu dans mes choix. Je les remercie également pour leur aide lors de la phase finale de rédaction et j'avoue également que les compétences informatiques de mon père m'ont été très profitables au cours de ces trois ans

Pour finir, je remercie Virginie pour son soutien et sa patience au cours de ces trois ans car ce n'est pas facile tous les jours de supporter un thésard et ça demande des sacrifices personnels. Maintenant on devrait avoir plus de temps pour nous.



# SOMMAIRE

<b>CHAPITRE I – INTRODUCTION GÉNÉRALE.....</b>	<b>1</b>
<b>1 CONTEXTE GÉNÉRAL.....</b>	<b>2</b>
<b>2 CHANGEMENT CLIMATIQUE ET IMPACT SUR LES BIOCENOSSES .....</b>	<b>6</b>
2.1 DEFINITION DU CHANGEMENT CLIMATIQUE .....	6
2.2 SITUATION ACTUELLE ET SCENARII D’EVOLUTION.....	6
2.2.1 Les manifestations du changement climatique .....	6
2.2.2 Scenarii d’évolution.....	7
2.3 IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES BIOCENOSSES .....	8
2.3.1 Modification de la phénologie .....	8
2.3.2 Modification de l’aire de distribution des espèces .....	9
2.3.3 Modification de la structure des communautés .....	9
2.3.4 Adaptation versus plasticité.....	10
2.4 LES MIGRATEURS ET LE CHANGEMENT CLIMATIQUE .....	11
2.4.1 Les organismes migrants.....	11
2.4.2 Migrants et changement climatique : des spécificités .....	11
2.4.3 Les poissons amphihalins/diadromes .....	12
<b>3 LE SAUMON ATLANTIQUE : UN POISSON MIGRATEUR SENSIBLE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE.....</b>	<b>14</b>
3.1 UN CYCLE BIOLOGIQUE ENTRE TERRE ET MER .....	14
3.2 ETAT ET EVOLUTION DES POPULATIONS DE SAUMON .....	15
3.2.1 Diminution d’abondance.....	15
3.2.2 Modification de la structure démographique des stocks .....	17
3.3 FACTEURS IMPLIQUES DANS CES EVOLUTIONS .....	18
3.3.1 Phase juvénile.....	19
3.3.2 Phase marine.....	22
3.3.3 migration de reproduction.....	24
3.4 BILAN : LA CROISSANCE, UN TRAIT CENTRAL.....	25
<b>4 OBJECTIFS &amp; STRUCTURE DU MANUSCRIT .....</b>	<b>26</b>
4.1 OBJECTIFS.....	26
4.2 STRUCTURE DU MANUSCRIT .....	28



## **CHAPITRE II – MATERIEL & MÉTHODE .....30**

<b>1</b>	<b>SITE D'ETUDE : L'ORE PFC .....</b>	<b>31</b>
1.1	DONNEES DISPONIBLES .....	31
1.1.1	L'Oir .....	31
1.1.2	Le Scorff.....	32
1.1.3	La Nivelle .....	32
1.2	DONNEES UTILISEES.....	32
1.2.1	Données utilisées pour la modélisation de la température de l'eau .....	32
1.2.2	Données utilisées pour modéliser la croissance des juvéniles.....	33
1.2.3	Données utilisées pour estimer les évolutions des caractéristiques migratoires des adultes .	33
<b>2</b>	<b>LA MODELISATION .....</b>	<b>34</b>
2.1	INTERET, PRINCIPES, DEMARCHE ET IMPORTANCE DE L'INCERTITUDE .....	34
2.2	L'INFERENCE BAYESIENNE : UN CADRE COHERENT POUR PRENDRE EN COMPTE L'INCERTITUDE. ....	34

## **CHAPITRE III - MODÉLISATION STATISTIQUE DES SÉRIES CHRONOLOGIQUES**

### **DE TEMPÉRATURE DE L'EAU : RECONSTRUCTION DES DONNÉES**

### **MANQUANTES ET SCENARII D'ÉVOLUTION.....36**

<b>1</b>	<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>37</b>
<b>2</b>	<b>ARTICLE I - BAYESIAN MODELING AND FORECASTING OF STREAM WATER TEMPERATURE .....</b>	<b>39</b>
<b>3</b>	<b>CONCLUSION .....</b>	<b>63</b>

## **CHAPITRE IV - INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE DE L'EAU SUR LA CROISSANCE**

### **DES JUVÉNILES DE SAUMONS.....66**

<b>1</b>	<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>67</b>
<b>2</b>	<b>ARTICLE II - EFFECT OF WATER TEMPERATURE AND DENSITY OF JUVENILE SALMONIDS ON GROWTH OF YOUNG-OF-THE-YEAR ATLANTIC SALMON SALMO SALAR .....</b>	<b>69</b>
<b>3</b>	<b>CONCLUSION .....</b>	<b>90</b>



**CHAPITRE V - EVOLUTION DES CARACTÉRISTIQUES BIOMÉTRIQUES ET PHÉNOLOGIQUES DES GÉNITEURS.....92**

**1 INTRODUCTION..... 93**  
**2 ARTICLE III - EVIDENCE OF CHANGES IN THE DATE OF RIVER ENTRY, LENGTH AND WEIGHT OF FRENCH ATLANTIC SALMON (SALMO SALAR L.) RETURNING TO SPAWN ..... 95**  
**3 CONCLUSION .....118**

**CHAPITRE VI – DISCUSSION & PERSPECTIVES..... 121**

**1 OBJECTIFS & PRINCIPAUX RESULTATS .....122**  
**2 DISCUSSION DES RESULTATS.....123**  
2.1 ÉVOLUTION DE LA TEMPERATURE DES COURS D’EAU..... 123  
2.2 INFLUENCE DE LA TEMPERATURE DE L’EAU ET DE LA DENSITE DE COMPETITEURS SUR LA CROISSANCE DES JUVENILES.....126  
2.3 MODIFICATION DES CARACTERISTIQUES MIGRATOIRES DES ADULTES ..... 129  
**3 CONSEQUENCES SUR LA DEMOGRAPHIE DE POPULATION .....131**  
**4 CONCLUSION & PERSPECTIVES.....134**  
4.1 CONCLUSION..... 134  
4.2 PERSPECTIVES..... 136  
4.2.1 Transposer les modèles..... 136  
4.2.2 Vers un modèle de cycle de vie et l’analyse décisionnelle ..... 137

**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... 139**

**ANNEXES.....160**

**1 DESCRIPTION DES SITES DE L’ORE PFC .....161**  
1.1 L’OIR ..... 161  
1.1.1 Cours principal..... 161  
1.1.2 Le ruisseau de la roche..... 161  
1.2 LE SCORFF ..... 162  
1.3 LA NIVELLE..... 164  
**2 REFERENCES ANNEXES .....165**



# CHAPITRE I

## *Introduction*

### Résumé

Ce premier chapitre vise à replacer clairement les questionnements abordés au cours de cette thèse dans un contexte écologique et scientifique. Un rapide tableau concernant la crise de la biodiversité actuelle et la place du changement climatique dans cette crise est brossé. Le deuxième volet abordera les conséquences des changements climatiques (scenarii d'évolution actuels et impacts biologiques). Un point spécifique sera alors fait sur l'impact du changement sur les organismes migrateurs et sur les populations de saumon atlantique. Ce dernier point est abordé en dégageant les spécificités des populations françaises et les éléments clés du cycle de vie de l'espèce sur lesquels les changements climatiques sont susceptibles d'agir. Pour finir, les objectifs de la thèse et les questions spécifiquement posées sont décrits. La structure du manuscrit est alors précisée.



## 1 CONTEXTE GÉNÉRAL

L'impact de l'Homme sur le milieu naturel a été tel au cours des derniers siècles qu'il est aujourd'hui clairement responsable, par ses actions directes ou indirectes et leurs synergies, de la 6<sup>ème</sup> et plus grave crise d'extinctions biologiques identifiée dans l'histoire de notre planète (Vitousek *et al.*, 1997; Balmford *et al.*, 2003). Parmi les causes les plus anciennes à l'origine de cette crise, on retrouve l'exploitation des ressources, l'aménagement des milieux ainsi que la transmission des maladies lors des flux migratoires humains. Des causes plus récentes telles que les invasions biologiques puis la pollution et le changement climatique avec l'avènement de l'aire industrielle se sont depuis surajoutées. Néanmoins, l'exploitation des ressources et des habitats demeure historiquement une des clefs du problème avec aujourd'hui près des 2/3 de la planète dévolus au support de la population humaine (MEA, 2005).

La prise de conscience de ces impacts au niveau mondial s'est concrétisée sous la forme de la Convention sur la diversité biologique (CDB, <http://www.cbd.int/>) adoptée lors du Sommet de la Terre à Rio de Janeiro en 1992. En dépit de cette forte volonté d'enrayer cette érosion de la biodiversité, l'état des ressources naturelles demeure alarmant. En cette année 2010, déclarée année mondiale de la biodiversité par les Nations Unies, le taux actuel de perte de populations animales et de leur habitat est estimé à environ 1% par an et va croissant (Balmford *et al.*, 2003). Selon l'IUCN (International Union for Conservation of Nature, <http://www.iucnredlist.org>) 17 291 espèces sur les 47 677 espèces répertoriées sont menacées d'extinction, 37% des poissons d'eau douce sont menacés et la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, <http://www.fao.org>) estime qu'environ 74% des espèces de poissons sont pleinement exploitées, surexploitées, ou éteintes.

Aujourd'hui, des efforts sont concédés par de nombreux pays pour intégrer les préoccupations environnementales au sein des actions de développement dans la mesure où il existe des liens forts entre la fonctionnalité pérenne des écosystèmes, la biodiversité et les services écosystémiques (Hooper *et al.*, 2005). De même, une forte demande sociétale existe pour la conservation et la protection des ressources naturelles. Au niveau européen, elle s'est traduite par la mise en place de la directive Habitat-Faune-Flores (1992) et de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, 2000), la création du réseau NATURA 2000 et à un niveau plus large par la convention CITES (Convention on International Trade in Endangered Species,



<http://www.cites.org/>) dont les objectifs sont de diminuer l'impact de la dégradation et de l'exploitation des milieux et ressources naturelles.

Malgré ces efforts, il est un phénomène dont les impacts commencent à se faire sentir et vont aller croissants dans l'avenir en l'absence d'une limitation des causes, à savoir le changement climatique. Les impacts de l'augmentation de la concentration des gaz à effets de serre d'origine anthropique sont aujourd'hui indéniables et très clairement documentés au sein du rapport de l'IPCC 2007 : augmentation de la température atmosphérique, modification de la pluviométrie régionale, fonte des glaciers et calottes glacières... Depuis les années 1980, la littérature scientifique traitant de l'impact du réchauffement sur les organismes vivants s'est accrue de manière exponentielle et couvre des échelles variées allant des processus physiologiques et phénologiques jusqu'à la dynamique des communautés et les services écosystémiques (Walther *et al.*, 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Malgré les craintes importantes que suscitent les évolutions climatiques à venir, aucun accord contraignant fortement les futures émissions de gaz à effets de serre n'a émergé des dernières conférences internationales (15<sup>ème</sup> et 16<sup>ème</sup> Conférences des Parties à la Convention-cadre des Nations unies sur le changement climatique de Copenhague et Cancun). De fait, un réchauffement supérieur à 3° C est aujourd'hui fort probable malgré une volonté initialement affichée de limiter celui-ci à moins de 2°C (Rogelj *et al.*, 2010) et les écosystèmes naturels ainsi que les services qu'ils rendent aux populations humaines risquent d'être fortement touchés (Balmford & Bond, 2005; Hooper *et al.*, 2005 ; MEA 2005 ; Campbell-Lendrum *et al.*, 2007 ; IPCC, 2007).

Le changement climatique apparaît donc comme une des menaces essentielles pesant sur la biodiversité et la gestion de ses impacts nécessite d'en prévoir les conséquences tout en y intégrant les incertitudes (Harwood and Stokes, 2003). Dans ce cadre, estimer ses répercussions sur les principaux paramètres démographiques des populations animales et végétales est un enjeu majeur de la biologie de la conservation pour des espèces.

Les poissons migrateurs amphihalins sont aujourd'hui, comme d'autres espèces migratrices, en grande régression sur l'ensemble de la planète (Wilcove & Wikelski, 2008) alors qu'ils occupent une place écologiquement structurante au sein des écosystèmes via les transferts de nutriments (Darimont *et al.*, 2010). Les populations de poissons diadromes jouent également un rôle important dans de nombreux services écosystémiques rendus par les cours d'eau (Holmlund & Hammer, 1999 ; Butler *et al.*, 2009), qu'il s'agisse de services d'auto-entretien (dynamique des réseaux trophiques, recyclage des éléments nutritifs), d'approvisionnement (pêche alimentaire) ou culturels (pêche récréative). Depuis un ou deux



siècles, une réduction drastique de l'aire de répartition ainsi que de l'abondance des populations de poissons migrateurs a été constatée (Baglinière *et al.* 1990, 2003 ; Limburg & Waldman, 2009). Cette forte diminution s'est accentuée pour les espèces les plus exigeantes vis-à-vis de la qualité du milieu et de l'intégrité de la connectivité des réseaux hydrographiques et la plupart d'entre-elles sont considérées, selon les critères de l'UICN, vulnérables, en dehors de leurs limites biologiques de sécurité ou en voie d'extinction.

Les changements climatiques sont susceptibles d'avoir de larges répercussions sur les deux milieux aquatiques, continentaux d'eau douce et marin, qui supportent le cycle de vie des poissons diadromes.

Dans le cas des écosystèmes d'eau douce, les aménagements humains au sein des réseaux hydrographiques (barrages, artificialisation des berges, prélèvements d'eau, pollution, eutrophisation, sédimentation, etc.) vont dans la plupart des cas conduire à une aggravation de certains des processus entraînés par le changement climatique, comme l'augmentation de la température de l'eau et la modification des débits, la dégradation des zones humides riveraines et littorales (McCormick *et al.*, 2009 ; Scheurer *et al.*, 2009). D'une manière générale, les modifications climatiques prévues dans le cadre des scénarii actuels (augmentation de la température de l'eau et amplification de la variabilité saisonnière des débits) devraient avoir de profondes conséquences sur la structure et le fonctionnement des hydrosystèmes, les conditions extrêmes jouant un rôle prépondérant (Schindler, 2001).

Les écosystèmes marins, déjà grandement fragilisés par la surpêche (FAO 2009), la réduction des surfaces estuariennes et leur dégradation ainsi que par la dégradation du milieu côtier (Coleman *et al.*, 2008; Halpern *et al.*, 2008) sont également atteints par le changement climatique qui entraîne un réchauffement ainsi qu'une acidification du milieu (Levitus *et al.*, 2000; IPCC, 2007). Des modifications de la chaîne trophique via un impact sur la production primaire risquent d'en résulter et pourraient avoir pour conséquence une modification de la localisation et de la qualité des zones d'engraissement des poissons diadromes (Beaugrand & Reid, 2003). Les conditions environnementales estuariennes, importantes pour la transition entre eau douce et océans (Graham & Harrod, 2009), pourraient également se voir dégradées (Coleman *et al.*, 2008).

Sous nos latitudes, les évolutions climatiques observées sont encore trop faibles (moins de 1°C sur les petits cours d'eau au cours des dernières décennies) pour conduire à des phénomènes biologiques extrêmes et/ou à des modifications profondes de la faune des cours d'eau (invasion ou extinction de populations). En revanche, des évolutions plus subtiles sont



déjà observées, pouvant mener à terme à l'adaptation de certaines populations ou à la disparition de certaines de leurs composantes (Baglinière *et al.*, 2004 ; Arahamian *et al.*, 2008). Les populations situées en limite d'aire de distribution seront vraisemblablement les plus concernées par l'ensemble de ces modifications (Lassalle & Rochard, 2009).

Au sein de cette communauté diadrome, le saumon atlantique (*Salmo salar* L.), poisson sténotherme d'eau froide anadrome à longue migration marine, est une espèce très emblématique et a fait l'objet d'une multitude de travaux sur son écologie (phases eau douce et marine), l'évolution de ses populations et ses stratégies d'histoire de vie (traits populationnels et d'histoire de vie). En raison de ses caractéristiques et des très nombreuses connaissances acquises, ce poisson constitue une espèce modèle pour analyser les réponses de ses populations aux modifications environnementales et notamment l'impact du réchauffement climatique. Du fait de la position géographique de la France au sud de l'aire de répartition de l'espèce au niveau européen, les populations françaises de saumon atlantique sont particulièrement intéressantes pour analyser et anticiper les effets des changements climatiques (Kellogg, 1999).

Cette thèse porte sur l'étude de l'impact du changement climatique sur le fonctionnement des populations françaises de saumons atlantiques via l'exploitation de longues séries chronologiques d'observations provenant du suivi de populations naturelles à plusieurs stades du cycle de vie : juvéniles lors de leur résidence sur les cours d'eau et adultes de retour de leur séjour marin pour la reproduction. L'analyse des effets du changement climatique nécessite en premier lieu de mettre en évidence des patterns d'évolution à moyen terme dans les abondances, les structures démographiques, les caractéristiques biométriques ou la phénologie des étapes clés du cycle de vie avant d'analyser leurs liens avec la variabilité des conditions environnementales pour in fine tenter d'anticiper les évolutions à venir. Dans un premier temps, ce travail s'attachera à estimer clairement l'impact du changement climatique sur la température des cours d'eau pour, par la suite, estimer son rôle dans l'évolution actuelle des caractéristiques biologiques des populations juvéniles de saumon en France. L'évolution des caractéristiques biométriques et de la date de retour des géniteurs depuis les zones d'engraissement seront ensuite analysées et discutées dans le contexte du changement climatique.

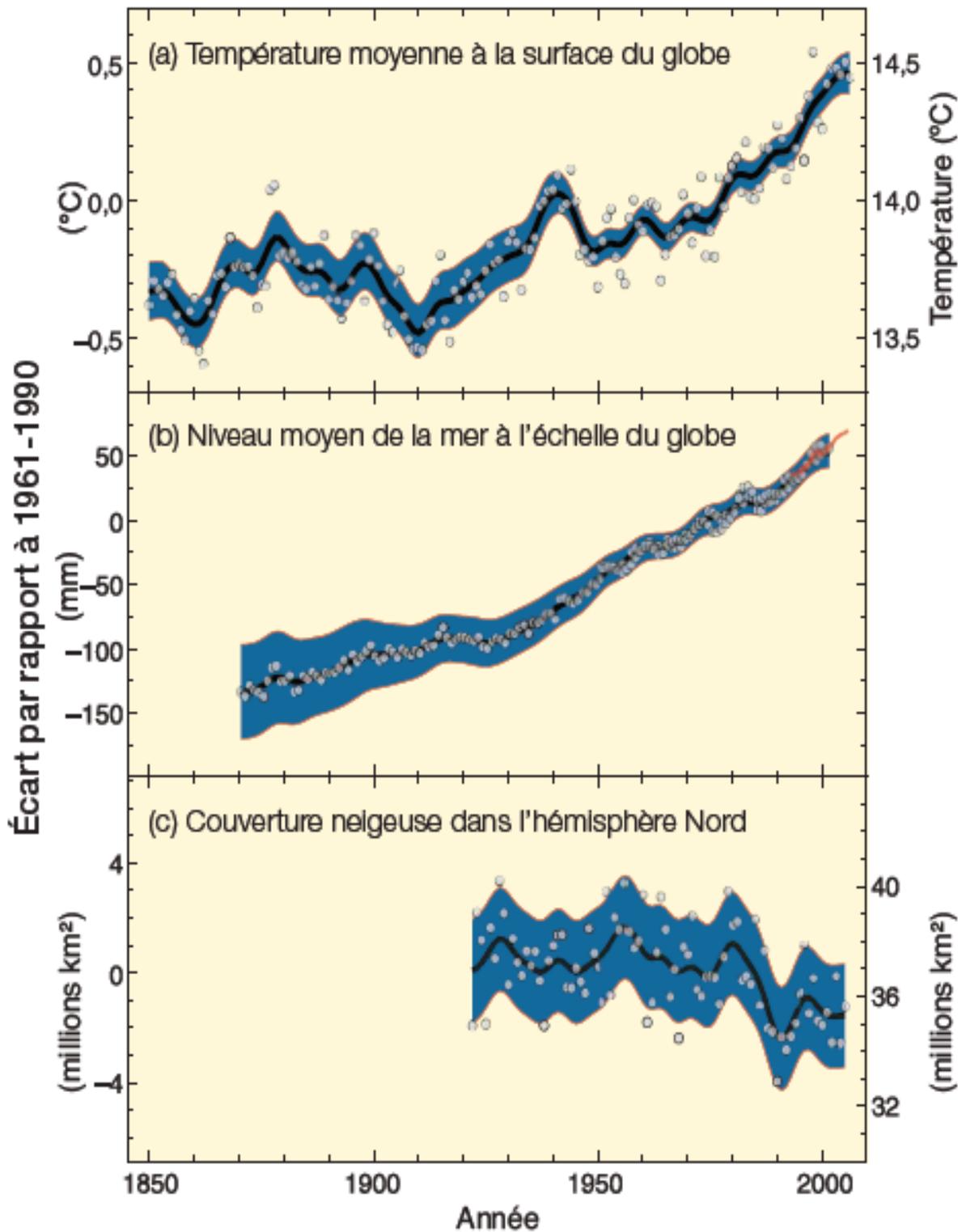


Figure 1. Variations observées a) de la température moyenne à la surface du globe, b) du niveau moyen de la mer à l'échelle du globe, selon les données recueillies par les marégraphes (en bleu) et les satellites (en rouge), et c) de la couverture neigeuse dans l'hémisphère Nord en mars-avril. Tous les écarts sont calculés par rapport aux moyennes pour la période 1961-1990. Les courbes lissées représentent les moyennes décennales, et les cercles correspondent aux valeurs annuelles. Les zones ombrées représentent les intervalles d'incertitude qui ont été estimés à partir d'une analyse poussée des incertitudes connues (a et b) et à partir des séries chronologiques (c). Issue de IPCC (2007).

## **2 CHANGEMENT CLIMATIQUE ET IMPACT SUR LES BIOCENOSES**

### **2.1 DEFINITION DU CHANGEMENT CLIMATIQUE**

---

La notion de changement climatique fait référence à tout changement de l'état du climat qui se manifeste au travers des modifications durables (décennies, siècles ...) des valeurs moyennes et/ou de la variabilité de ses propriétés (IPCC, 2007). Si ces modifications peuvent être, par définition, d'origine naturelle ou anthropique, la notion de changement climatique ne fera allusion, dans le cadre de ce mémoire, qu'aux évolutions climatiques actuelles considérées d'origine anthropique.

### **2.2 SITUATION ACTUELLE ET SCENARI D'EVOLUTION**

---

#### **2.2.1 LES MANIFESTATIONS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE**

Les manifestations les plus marquantes des changements climatiques lors des dernières décennies sont les hausses des températures moyennes atmosphériques et océaniques à l'échelle mondiale qui se sont accompagnées d'une réduction des manteaux neigeux et glaciaires ainsi que d'une élévation du niveau moyen de la mer (Figure 1). Ce phénomène s'est d'ailleurs accentué récemment puisque 11 des 12 années de la période 1995-2006 sont parmi les 12 années les plus chaudes depuis l'an 1850. Depuis cette date, l'augmentation de la température atmosphérique, attribuable à la hausse des concentrations de gaz à effet de serre anthropiques (CO<sub>2</sub>, méthane, oxyde nitreux, hydrocarbures halogénés ; IPCC 2007), est estimée à  $0.74 \pm 0.18^\circ\text{C}$ .

Le changement climatique n'est néanmoins pas uniforme puisque l'augmentation de la température est plus importante sur les continents que sur les océans et d'autant plus prononcée que l'on se dirige vers les pôles. Il existe par ailleurs de nombreuses spécificités locales des effets. Par exemple, le changement climatique se manifeste également par une évolution des régimes des précipitations différente suivant les régions. Depuis 1900, les précipitations ont significativement augmenté sur les côtes Est américaines, en Europe du Nord, dans le nord et le centre de l'Asie et diminué au Sahel, en Méditerranée, dans le sud de l'Afrique et dans une partie de sud de l'Asie (IPCC, 2007).

Les scénarii d'émission de gaz à effets de serre sont répartis en quatre grandes catégories basées sur deux ensembles de tendances divergentes: le premier jeu varie entre une prédominance de la valeur économique et de la valeur environnementale et le second varie entre un développement local et un développement global. Ces quatre grandes catégories de scénarii peuvent être résumées comme suit:

Famille A1: fait l'hypothèse que le monde connaîtra une croissance économique rapide et que la population mondiale atteindra son effectif maximal au milieu du siècle pour décliner par la suite, avec l'introduction rapide de nouvelles technologies plus efficaces. Cette famille se scinde en trois groupes qui décrivent des directions possibles de l'évolution technologique dans le système énergétique amenant soit à : une forte consommation de combustibles fossiles (A1F1), l'utilisation de sources d'énergie autres que fossiles (A1T) ou l'équilibre entre les sources (A1B).

Famille A2: fait l'hypothèse que les considérations économiques et environnementales seront très locales avec des solutions diversifiées, avec une population mondiale en augmentation continue et une croissance économique variable suivant les régions qui sera globalement plus lente que dans les autres familles de scénarii.

Famille B1: fait l'hypothèse comme dans le cas des scénarii de la famille A1 que la population mondiale connaîtra un pic au milieu du 21ème siècle pour décliner par la suite mais avec une orientation de l'économie vers les activités de service et d'information, une réduction de la production et le développement des technologies propres.

Famille B2: décrit un monde où l'accent est placé sur des solutions locales et régionales dans le sens de la viabilité économique, sociale et environnementale. La population mondiale s'y accroît continuellement mais à un rythme moins soutenu que pour la famille de scénario A2. Les développements économique et technologique sont moins rapides et plus divers que dans les autres familles de scénarii.

Ces quatre grandes familles regroupent au total 40 scénarii différents développés par six équipes de modélisation.

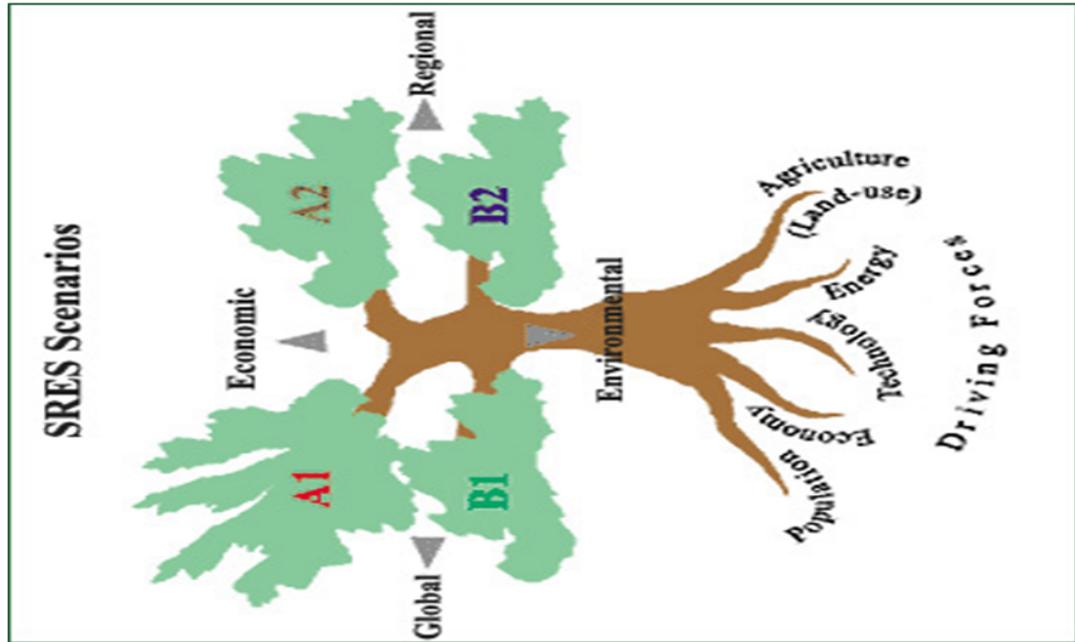


Figure 2. Scénarii d'émission de gaz à effet de serre. Issu de Nakicenovic & Swart (2000) et IPCC (2007).

Enfin, le changement climatique devrait également se caractériser par une augmentation de la fréquence des événements extrêmes de sécheresse, de chaleur, de précipitations, d'activité cyclonique et une diminution des événements extrêmes de froid et de gel.

### 2.2.2 SCENARIIS D'EVOLUTION

Différents scénarii d'émissions de gaz à effet de serre (Figure 2), basés sur des perspectives de développements sociaux-économiques contrastées ont été établis. Le réchauffement inhérent à cette gamme de scénarii se traduirait selon les climatologues par une augmentation de la température moyenne du globe comprise entre 1.1 à 6.4°C (IPCC, 2007 ; Figure 3).

Depuis plusieurs décennies, la communauté internationale tente de trouver des accords afin de limiter les émissions de gaz à effet de serre afin de limiter leurs conséquences en termes de réchauffement principalement. Le protocole à la convention-cadre des Nations-Unies sur les changements climatiques, adopté à Kyoto le 11 décembre 1997, qui prévoyait de réduire les émissions de gaz à effet de serre des pays industrialisés de 5% au cours de la période 2008 -2012 par rapport à leur niveau de 1990 pour limiter le réchauffement climatique, arrive à échéance fin 2012. Si ce premier objectif n'est pas totalement rempli, celui clairement affiché lors des dernières conférences internationales sous l'égide de l'ONU (Copenhague et Cancun) est de poursuivre les efforts déjà entrepris de manière à ce que le réchauffement climatique au cours du siècle ne dépasse pas la barre des 2°C. Néanmoins d'après certains experts, les engagements concrets pris en matière de réduction de gaz à effet de serre lors de ces mêmes sommets sont insuffisants pour atteindre l'objectif affiché et la probabilité d'observer un réchauffement supérieur à 3°C d'ici 2100 est supérieure à 0.5 (Rogelj *et al.*, 2010; Betts *et al.*, 2011 ; Figure 4). De forts impacts sont redoutés au niveau international (New *et al.*, 2011) et la France, dont les évolutions de la température atmosphérique devraient suivre de près celle du globe (ONERC, 2011), risque également d'être fortement touchée.

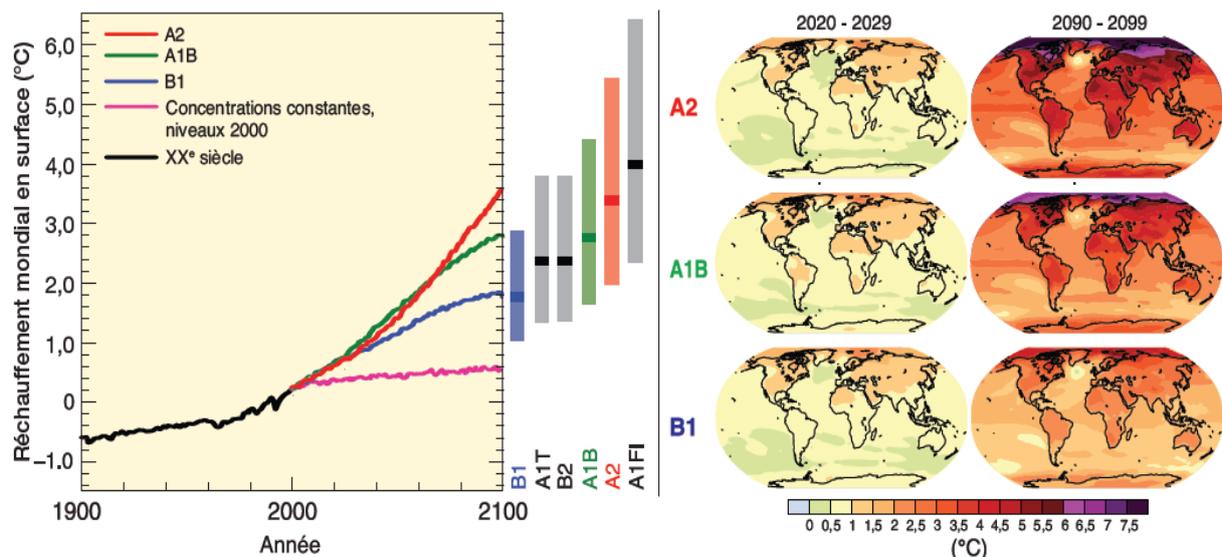
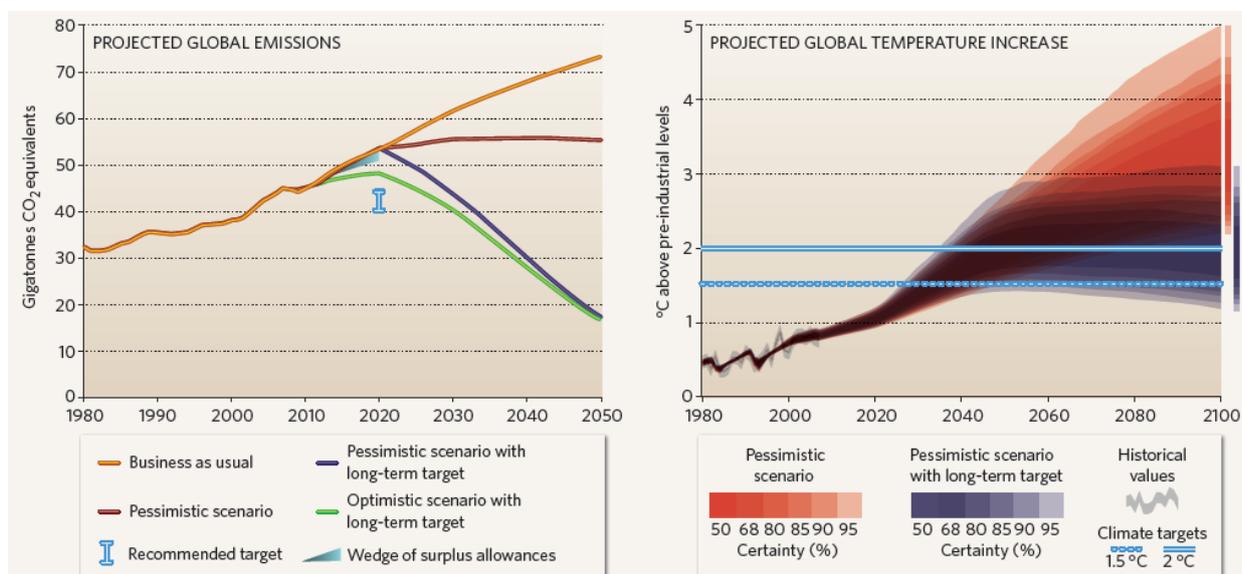


Figure 3. À gauche : Les courbes en trait plein correspondent aux moyennes mondiales multimodèles du réchauffement en surface (par rapport à la période 1980-1999) pour les scénarii A2, A1B et B1 du SRES, dans la continuité des simulations relatives au XX<sup>ème</sup> siècle. La courbe orange correspond au cas où les concentrations se maintiendraient aux niveaux de 2000. Les barres au milieu de la figure indiquent les valeurs les plus probables (zone foncée) et les fourchettes probables selon les six scénarii SRES de référence pour la période 2090-2099 par rapport à 1980-1999. Ces valeurs et ces fourchettes tiennent compte des projections établies à l'aide des modèles de la circulation générale couplés atmosphère-océan (MCGAO) (partie gauche de la figure) ainsi que des résultats d'une hiérarchie de modèles indépendants et des contraintes liées à l'observation. À droite : Évolution projetée de la température en surface pour le début et la fin du XXI<sup>ème</sup> siècle par rapport à la période 1980-1999, selon les projections moyennes obtenues à l'aide de plusieurs modèles MCGAO pour les scénarii A2 (en haut), A1B (au milieu) et B1 (en bas) du SRES, pour les décennies 2020-2029 (à gauche) et 2090-2099 (à droite). Issue de IPCC (2007).



The pessimistic scenario assumes that nations meet only their lowest stated ambitions, and use all surplus allowances and land-use credits. The optimistic scenario assumes that nations meet their highest stated ambitions, and do not use surplus allowances or land-use credits. The long-term target is to halve emissions from 1990 levels by 2050.

Figure 4. Effets des engagements nationaux sur l'émission de gaz à effet de serre lors du sommet de Copenhague. Issu de Rogelj *et al.* (2010)

## **2.3 IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES BIOCENOSES**

---

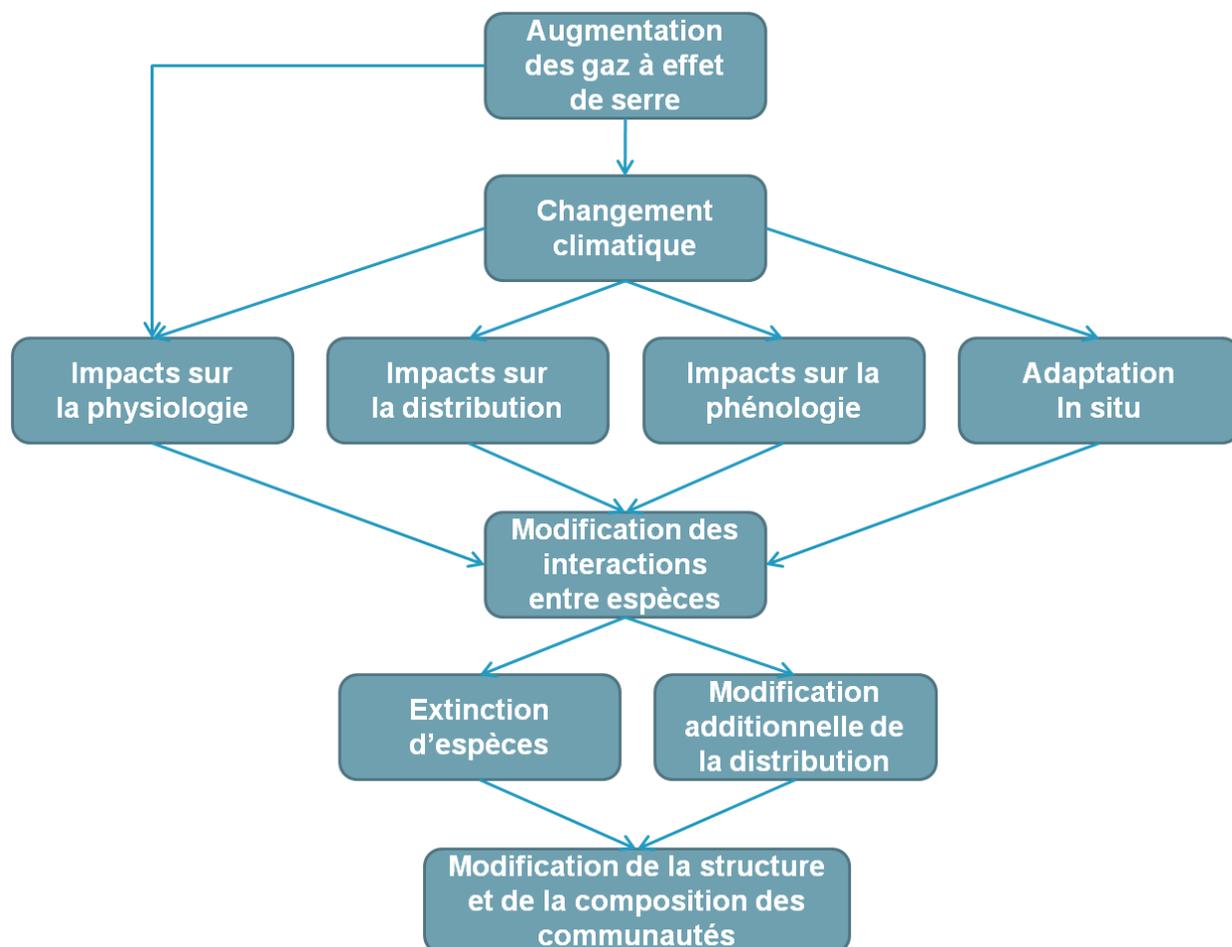
Les évolutions climatiques prévues devraient avoir de fortes conséquences sur les écosystèmes naturels et les services qu'ils rendent aux populations humaines seront certainement touchés (Balmford and Bond, 2005; Hooper *et al.*, 2005 ; MEA 2005 ; Campbell-Lendrum *et al.*, 2007 ; IPCC, 2007). Les impacts des changements climatiques sur les espèces animales et végétales, révélés au travers de l'étude de séries chronologiques d'observations à long terme, peuvent être schématiquement classés en trois grandes catégories de modifications concernant :

- i) la phénologie des organismes,
- ii) l'aire de répartition des espèces,
- iii) la composition et la structure des communautés.

L'appréciation globale de l'ampleur de ces phénomènes au cours des dernières décennies a fait l'objet de quelques revues de synthèse (McCarty, 2001; Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Parmesan, 2006) et celle de Hughes (2000) a proposé une vision intégrée de ces différents impacts (Figure 5).

### **2.3.1 MODIFICATION DE LA PHENOLOGIE**

La phénologie est la succession chronologique des phénomènes biologiques des espèces animales et végétales selon un rythme saisonnier : migration, reproduction, nidification, hibernation, germination, floraison, fructification... Au cours des dernières années, de nombreuses observations révèlent une modification significative de la phénologie de nombreuses espèces animales et végétales en liaison avec le changement climatique (Parmesan & Yohe, 2003) au sein de tous les groupes taxonomiques : les plantes (Menzel & Fabian, 1999), les insectes (Altermatt, 2010), les oiseaux (Crick *et al.*, 1997), les poissons (Graham & Harrod, 2009), le plancton (Winder & Schindler, 2004), les amphibiens (Beebee, 1995), les mammifères (Ozgul *et al.*, 2010)... Une étude récente tend également à prouver que les modifications de phénologie seraient plus fortes que celles initialement estimées dans la littérature, et ce plus particulièrement pour les événements printaniers et estivaux (Thackeray *et al.*, 2010). L'amplitude de réponse n'est toutefois pas la même suivant les groupes taxonomiques et même entre espèces proches. Par exemple, on a constaté pour l'écosystème méditerranéen espagnol, entre 1952-2000, un avancement de la date de



**Figure 5. Voies potentielles de modification des communautés sous l'effet des changements climatiques. L'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> va agir sur les espèces directement (via la physiologie) et indirectement (via les changements climatiques) (premier niveau). Chaque espèce pourrait éventuellement répondre de quatre façons (deuxième niveau), entraînant des changements dans les interactions entre espèces (troisième niveau). Ces changements pourraient alors conduire soit à l'extinction ou à d'autres déplacements dans les rangs (quatrième niveau), conduisant finalement à des changements dans la structure et la composition des communautés. Adaptée de Hughes (2000).**

débourrement des arbres de 16 jours accompagné d'un recul égal de la date de chute des feuilles tandis que les plantes et les fleurs apparaissent en moyenne 6 jours plus tôt, les papillons 11 jours et que les oiseaux migrent avec 15 jours de retard (Penuelas *et al.*, 2002).

### **2.3.2 MODIFICATION DE L'AIRE DE DISTRIBUTION DES ESPECES**

L'aire de distribution d'une espèce regroupe l'ensemble des zones du globe colonisées où les conditions environnementales sont favorables au développement et au maintien de ses populations. Dans un contexte de réchauffement, les enveloppes climatiques des espèces vont progressivement glisser vers les pôles et les zones d'altitudes supérieures qui sont actuellement trop froides pour être favorables, à condition que l'espèce puisse se déplacer et que les ressources trophiques nécessaires à ce déplacement soient disponibles (Walther *et al.*, 2002; Parmesan, 2006; Thomas, 2010). Aujourd'hui, ces glissements sont largement documentés pour de nombreux groupes taxonomiques (Parmesan *et al.*, 1999; Lassalle & Rochard, 2009; Thomas, 2010). Cependant, il reste souvent difficile de bien estimer l'ampleur réelle de ces modifications puisque leur analyse implique d'avoir des données historiques disponibles à une large échelle spatiale. De plus, l'ampleur de ces modifications d'aires n'est généralement pas identique en limite Sud et Nord de l'aire de répartition d'une même espèce ainsi qu'en limite altitudinale haute et basse (Hitch & Leberg, 2007; Chen *et al.*, 2011). Dans les cas les plus extrêmes, ces modifications des conditions environnementales peuvent se solder soit par des extinctions lorsque les zones deviennent trop petites ou trop fragmentées (fragmentation naturelle ou anthropique) soit par des phénomènes invasifs (Walther *et al.*, 2002).

### **2.3.3 MODIFICATION DE LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES**

Les communautés écologiques sont des ensembles d'organismes appartenant à des populations d'espèces différentes constituant un réseau de relations. De fait, ces espèces auront chacune une réponse physiologique propre aux bouleversements environnementaux générés par les changements climatiques (température, hygrométrie, concentration en CO<sub>2</sub>...). Outre une altération de leur phénologie et/ou une modification de leur aire de distribution, cette réponse pourra également se traduire par une modification de la performance des individus. Des effets en cascade pourront alors générer dans un premier temps des modifications de traits populationnels puis des modifications de l'intensité ou de la synchronie (*mismatch*) des interactions entre espèces d'une même communauté à tous les niveaux trophiques, avec pour conséquence une augmentation de la probabilité d'extinction



des espèces (Miller-Rushing *et al.*, 2010). On peut citer plusieurs exemples. Ainsi, des expérimentations entreprises en milieu prairial visant à simuler les effets du changement climatique ont montré que les relations de dominance entre plantes ainsi que la biodiversité ont été clairement altérées (Klanderud & Totland, 2005; Yang *et al.*, 2011). De même, le changement climatique semble être le facteur responsable du mismatch des interactions prédateur-proies au sein des assemblages pélagiques de plancton en Mer du Nord (Edwards & Richardson, 2004). Enfin, il interviendrait également dans la désynchronisation de la date d'éclosion des œufs de la mésange charbonnière en Angleterre, quasi inchangée au cours du temps, et du pic d'abondances de proies nécessaires à l'élevage des oisillons (Visser *et al.*, 1998).

Pour finir, les différences interspécifiques dans la vitesse des changements de distribution devraient amener certaines espèces à intégrer les communautés existantes plus vite que d'autres entraînant des modifications en continu de leur fonctionnement. Par ailleurs, la vitesse de déplacement des aires de répartition des espèces plus importante en limite Nord qu'en limite sud devrait dans un premier temps augmenter la diversité spécifique et même fonctionnelle des communautés nordiques. Néanmoins, il est extrêmement difficile de prévoir la composition et la structure finale que prendra la communauté du fait de la complexité des réseaux même si l'on peut s'attendre à des effets en cascade aboutissant à des extinctions d'espèces (Pounds *et al.*, 1999; Walther *et al.*, 2002; Wardle *et al.*, 2004; Brook *et al.*, 2008).

### **2.3.4 ADAPTATION VERSUS PLASTICITE**

L'impact de l'adaptation génétique dans la réponse des espèces aux changements climatiques, bien que possiblement important, demeure peu documenté. Ceci tient essentiellement à trois facteurs rendant l'analyse difficile : la variation à contre gradient, la covariance entre traits induite par l'environnement et les effets corrélatifs d'un environnement fluctuant (Pemberton, 2010). De fait, et même si des estimations de la capacité adaptative commencent à voir le jour pour des espèces à temps de génération court en milieu expérimental ou lors de manipulations sur le terrain (Harmon *et al.*, 2009; Van Doorslaer *et al.*, 2009), il est la plupart du temps impossible de déterminer si la source réelle de la résistance à un changement des conditions environnementales est d'origine génétique ou phénotypique. Les taux d'extinction locaux seront malgré tout fortement dépendants des capacités évolutives des espèces face aux pressions subies. Dans ce cadre, la variabilité



génétique de base au sein des populations et de l'espèce ainsi que l'héritabilité sont des facteurs de résilience déterminants (McCarty, 2001; Doi *et al.*, 2010).

## **2.4 LES MIGRATEURS ET LE CHANGEMENT CLIMATIQUE**

---

### **2.4.1 LES ORGANISMES MIGRATEURS**

Le terme de migration désigne tout mouvement effectué par les animaux pour se soustraire, souvent préventivement, aux fluctuations défavorables de l'environnement et ainsi connaître de meilleures conditions de croissance et de survie (Dingle & Drake, 2007). Ces migrations peuvent aller de quelques kilomètres à plusieurs milliers, et ce indépendamment de la taille des animaux. Parmi les plus spectaculaires, on pense à celles des baleines, des gnous en Afrique, des papillons monarques en Amérique, et bien sûr des saumons. D'un point de vue sociale et économique toutes ces espèces présentent de forts enjeux de conservation en raison de leur valeur patrimoniale mais également des importantes ressources financières liées au tourisme ou bien à l'exploitation commerciale de leurs stocks (voir site de la Convention de Bonn, <http://www.cms.int/>). Ces espèces jouent également un rôle primordial en tant que vecteurs de propagation de pathogènes (Schwenk *et al.*, 2009), comme régulateurs de peste mais aussi en redistribuant les nutriments entre les écosystèmes. Néanmoins, de nombreuses espèces migratrices sont aujourd'hui sur le déclin et la préservation de leurs flux migratoires constitue un enjeu social, économique, écologique et donc scientifique important (Wilcove & Wikelski, 2008).

### **2.4.2 MIGRATEURS ET CHANGEMENT CLIMATIQUE : DES SPECIFICITES**

En raison des migrations ontogéniques et trophiques qui les caractérisent, les espèces animales migratrices montrent des spécificités quant à la réponse de leurs populations au changement climatique. Elles nécessitent donc une attention particulière.

En effet, certaines espèces effectuent des migrations sur de longues distances (Alerstam *et al.*, 2003) parfois marquées par un changement de milieu (i.e poissons diadromes). Elles sont donc sensibles aux changements environnementaux sur de plus grandes échelles spatiales que les espèces sédentaires et les croisements spécifiques entre stades de développement et milieu font que les effets du changement climatique sont spécifiques à chaque stade de développement.



Du fait des hauts coûts énergétiques et de la mortalité associés à la migration, la sélection naturelle doit avoir favorisé un programme génétique approprié ainsi qu'un ensemble de traits de développement morphologiques, physiologiques, biomécaniques, comportementaux et d'histoire de vie adaptés permettant aux migrateurs d'atteindre avec succès leur destination et de maximiser leur fitness (Bernatchez & Dodson 1987, Berthold 2001, Dodson 1987). Aussi, la synchronie entre phénologie des migrations et conditions environnementales et trophiques optimales est, elle, essentielle (Both *et al.*, 2006). Le changement de la phénologie, de la distribution ou de l'abondance des proies en réponse au changement climatique peut donc avoir de fortes répercussions sur la fitness des migrateurs non seulement lors de la reproduction et l'élevage des jeunes mais également lors de la migration pour les espèces qui ont besoin de se nourrir au cours du trajet. Le déterminisme de la date de migration, qui repose également en partie sur des facteurs environnementaux (van Noordwijk *et al.*, 2006), peut être touché par le changement climatique et être ainsi à l'origine d'un mismatch problématique avec la disponibilité des ressources trophiques ou avec les conditions environnementales les plus favorables à la migration. Ces dernières pourraient également évoluer et modifier la durée du trajet migratoire et/ou les coûts énergétiques associés.

Pour finir, chez certaines espèces migratrices telles que les salmonidés (Hutchings, 2011; Paez *et al.*, 2011), le cycle de vie est marqué par des stratégies conditionnelles dépendantes de l'atteinte d'une condition physique critique que le changement climatique est susceptible d'influencer.

#### 2.4.3 LES POISSONS AMPHIHALINS/DIADROMES

Parmi les migrateurs, les poissons amphihalins ou diadromes regroupent un cortège d'espèces de poissons effectuant au cours de leur cycle de vie une migration entre l'eau douce et la mer (Myers 1949 ; McDowall, 1988 ; McDowall, 2009). Au sein de ces espèces, on distingue trois catégories :

- i) les poissons thalassotoques ou catadromes grossissant en rivière mais se reproduisant en mer (i.e l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.), le flet commun (*Platichthys flesus* L.),
- ii) les poissons amphidromes se déplaçant entre eau de mer et eau douce mais pas uniquement pour des raisons d'ordre strictement reproductif,

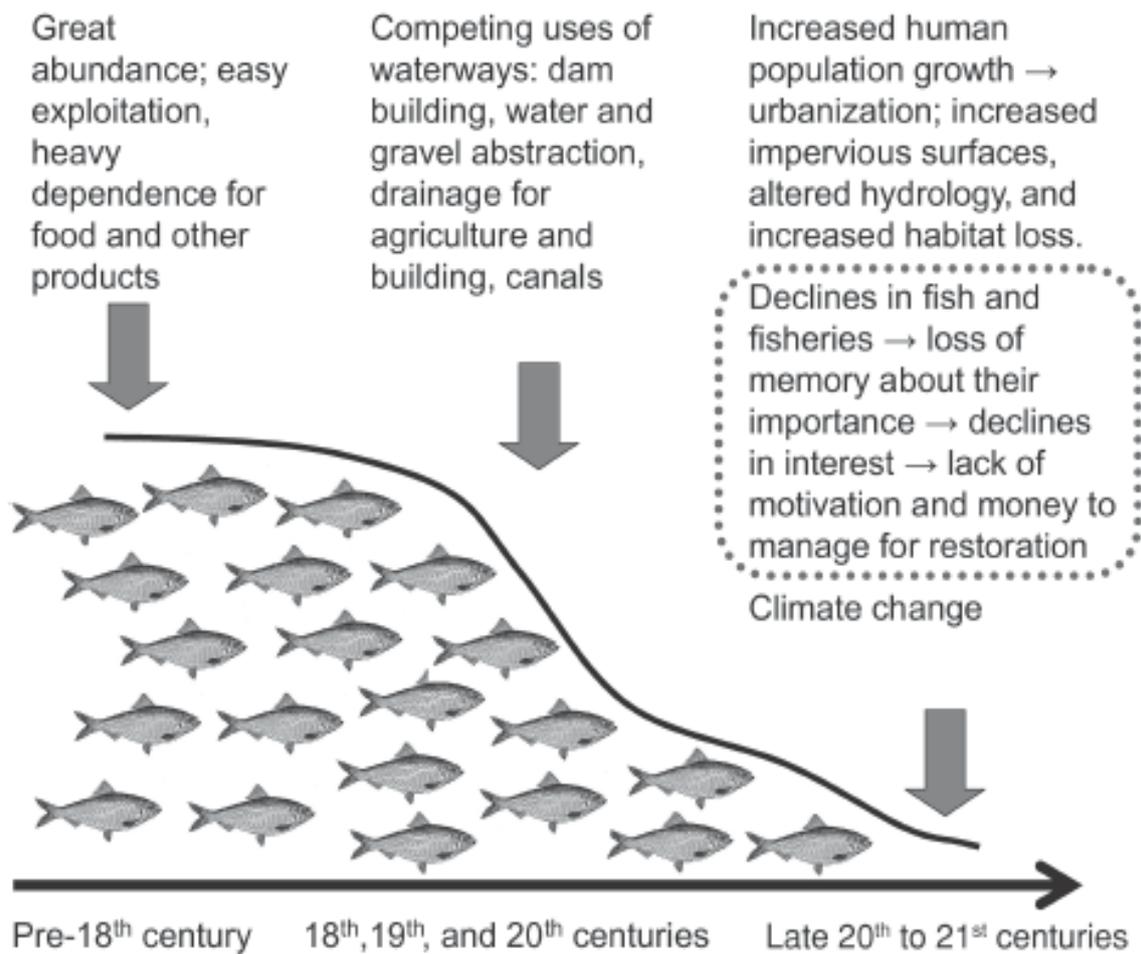


Figure 6. Schéma conceptuel de l'histoire générale et des facteurs conduisant à la baisse des populations de poissons diadromes en Atlantique Nord. Issue de Limburg & Waldman (2009).

- iii) les poissons potamotoques ou anadromes grossissant en milieu marin et se reproduisant en eau douce. Le saumon atlantique (*Salmo salar*), au même titre que les lamproies marines (*Petromyzon marinus*) et fluviatiles (*Lampetra fluviatilis*) et les deux espèces d'aloses (grande alose (*Alosa alosa*) et alose feinte (*Alosa fallax*)) appartiennent à cette catégorie.

On constate que les espèces anadromes sont plus nombreuses dans l'hémisphère nord alors qu'il existe une prépondérance des espèces thalassotoques au sud. Cette répartition semble s'expliquer par une évolution différentielle de la productivité des écosystèmes marins et dulçaquicoles le long du gradient latitudinal (Gross *et al.*, 1988). Ainsi, à des latitudes élevées (cas de la France), où la productivité océanique est supérieure à la productivité continentale, les espèces anadromes dominent numériquement les espèces catadromes et inversement aux basses latitudes. L'origine marine ou continentale de ces différentes espèces est encore discutée aujourd'hui (Dodson *et al.*, 2009; McDowall, 2009).

Ces espèces diadromes jouent souvent un rôle clef dans les écosystèmes côtiers via le transfert de matière et d'énergie entre les milieux marins et eaux douces (Willson & Halupka, 1995; Jonsson & Jonsson, 2003; Quinn *et al.*, 2009). Cet élément reste essentiel à prendre en compte dans le cadre du développement de stratégies de conservation (Darimont *et al.*, 2010). Par ailleurs, ces espèces présentent un intérêt socio-économique car elles ont fait ou font encore l'objet d'une exploitation importante par pêche. Cependant, depuis au moins le milieu du XX<sup>ème</sup> siècle, les stocks de poissons diadromes sont en net déclin en Atlantique Nord (Limburg & Waldman, 2009 ; Figure 6). Ce déclin est dû à la fois à des facteurs anciens tels que le développement des barrages ou la modification physique des bassins versants conduisant à des pertes d'habitat, la surexploitation par pêche et la pollution, et à des facteurs plus récents comme les espèces invasives, l'aquaculture ou le changement climatique.

Aujourd'hui, le changement climatique apparaît comme une menace additionnelle importante pour la conservation de ces espèces à forte valeur patrimoniale, écologique et économique. Il en est pour preuve les récentes études macroécologiques réalisées sur les populations européennes d'espèces diadromes (Lassale *et al.*, 2008 ; Lassale & Rochard, 2009) montrant de futures modifications de leur aire de distribution. Par ailleurs, ces espèces diadromes sont intégratrices de l'impact des bouleversements climatiques sur deux milieux bien distincts à la fois : les hydrosystèmes continentaux et océaniques. Elles sont donc des modèles pertinents pour l'étude de l'impact global des changements climatiques sur les organismes vivants et les migrants.

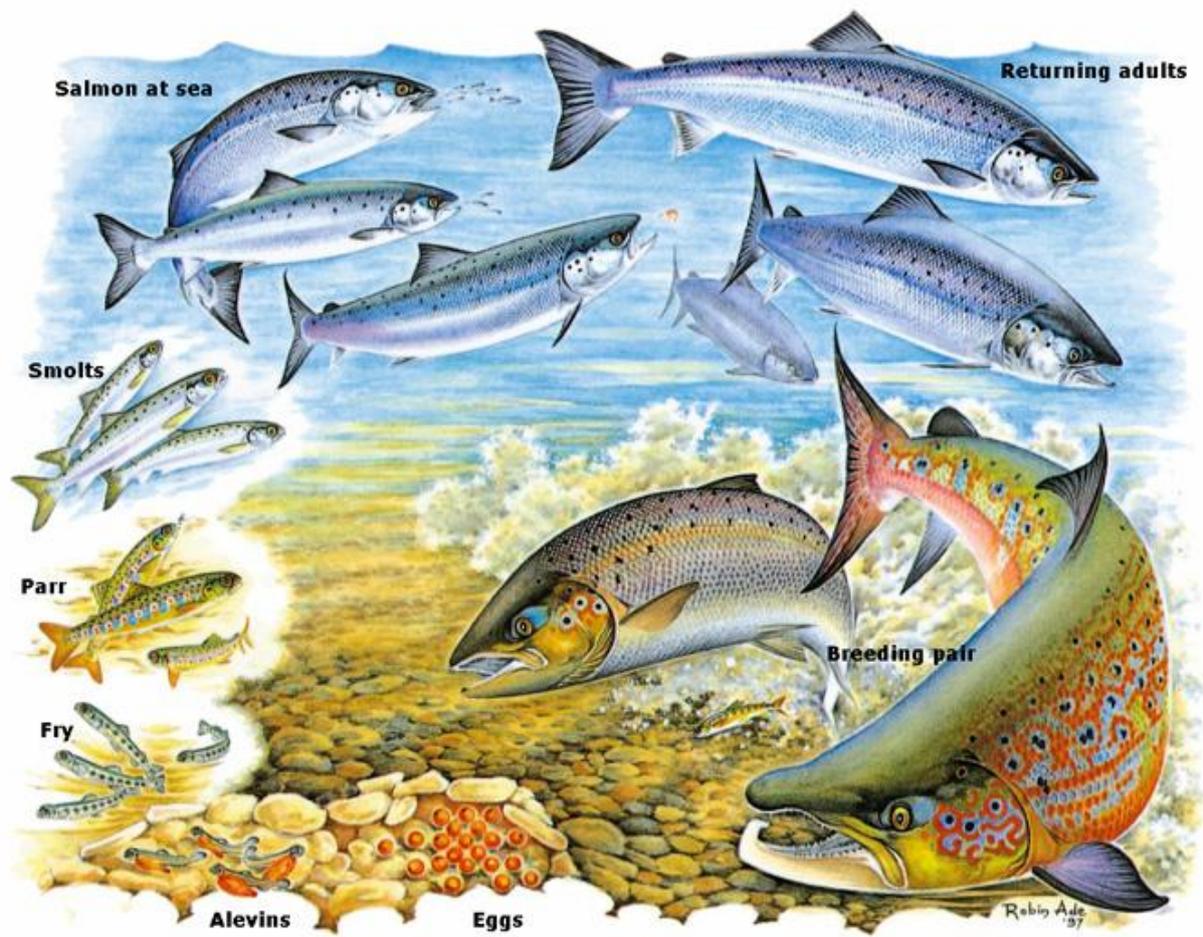


Figure 7. Cycle de vie du saumon atlantique. Issue de *Ade and Atlantic Salmon Trust*.

### 3 LE SAUMON ATLANTIQUE : UN POISSON MIGRATEUR SENSIBLE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

#### 3.1 UN CYCLE BIOLOGIQUE ENTRE TERRE ET MER

---

Le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) est un poisson Actinoptérygien, sténotherme d'eau froide, appartenant à la famille des Salmonidés et la sous-famille des Salmoninés. Bien que de rares populations soient qualifiées de 'landlocked' et ne migrent plus en mer au cours de leur cycle de vie, le saumon atlantique demeure un poisson grand migrateur anadrome phylopatrique (Klemetsen *et al.*, 2003). A l'origine, cette espèce aurait un ancêtre entièrement inféodé au milieu d'eau douce continentale (Dodson *et al.*, 2009) à qui l'anadromie aurait permis de profiter de conditions de croissance marines plus avantageuses.

Les grandes étapes du cycle de vie de l'espèce sont représentées Figure 7. Après une à plusieurs années passées en mer, le saumon atlantique effectue une migration génésique pour se reproduire en fin d'automne dans le cours d'eau qui l'a vu naître (*homing*). Ce phénomène entraîne ainsi l'isolement des populations et leur adaptation à l'environnement fluvial de leur phase de croissance juvénile (Klemetsen *et al.*, 2003). Toutefois, le *homing* n'est pas totalement strict. En effet, un faible pourcentage des individus se disperse et peut se reproduire sur des rivières dont l'embouchure est située à quelques dizaines de kilomètres de leur rivière d'origine (Jonsson *et al.*, 2003). Ce phénomène de divagation (*straying*) permet la colonisation de nouvelles zones (Makhrov *et al.*, 2005; Perrier *et al.*, 2010) et tend à augmenter la diversité génétique des populations qui se structurent alors en métapopulations (Hindar *et al.*, 2004; Fraser *et al.*, 2007; Shtickzelle & Quinn, 2007; Kuparinen *et al.*, 2010). Bien que le retour des individus adultes puisse s'étaler sur plusieurs mois, la reproduction de l'ensemble des individus se déroule en automne et en début d'hiver dans la partie amont des rivières. Une fois la phase de reproduction achevée, l'incubation des œufs se déroule sous le gravier de la frayère jusqu'à éclosion quelques mois plus tard. Les alevins, alors appelés tacons, se développeront en rivière pour une durée d'une à plusieurs années avant de partir en mer. Cette dévalaison nécessitera un ensemble de transformations physiologiques, morphologiques et comportementales pour s'adapter au milieu marin : la smoltification (McCormick *et al.*, 1998). Le smolt gagnera alors les zones de grossissement marines (Ouest

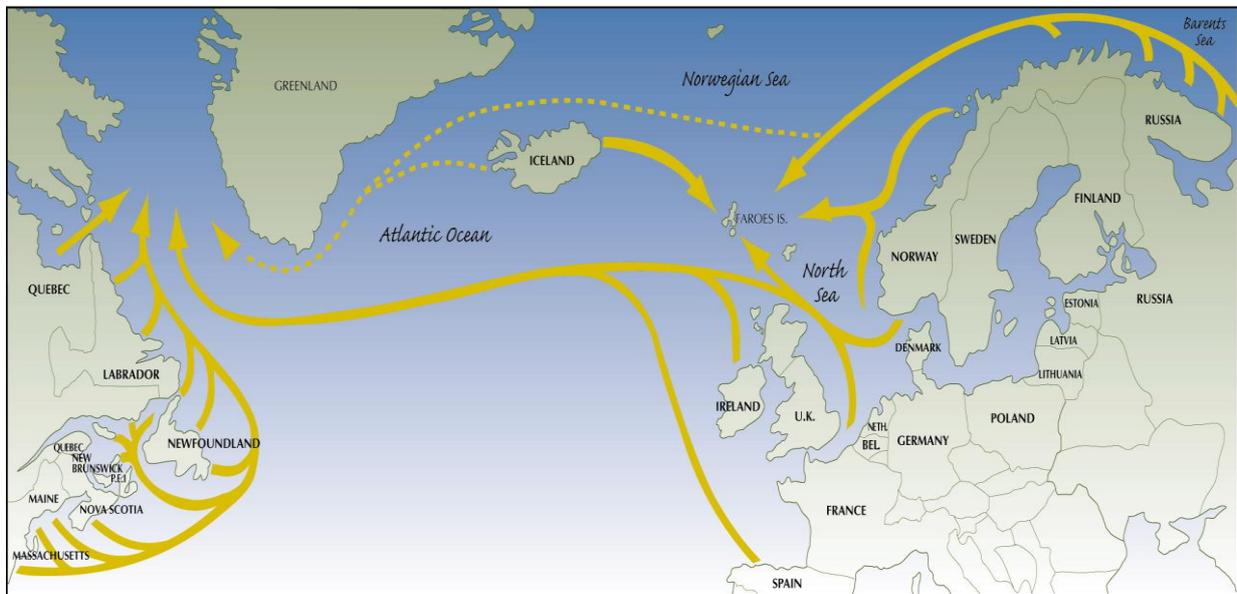


Figure 8. Routes de migration et zones d'engraisement des populations mondiales de saumon atlantique. Issue de Atlantic Salmon Federation (<http://www.asf.ca/>).

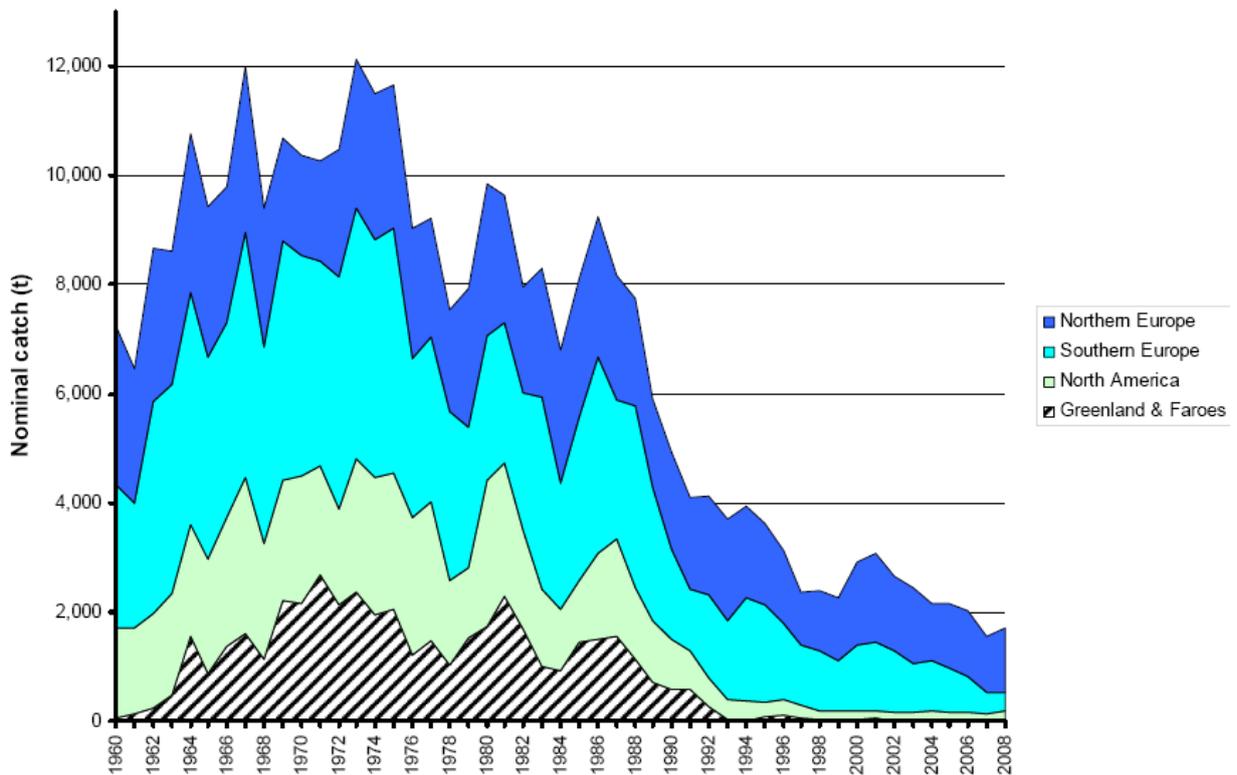


Figure 9. Evolution des pêcheries de saumon atlantique exprimées en tonne de poisson frais (ICES, 2009a)

Groenland et Iles Féroé pour les stocks français) où il se développera avant de revenir à sa rivière natale (Figure 8).

Du fait de son importance halieutique, de sa valeur patrimoniale et de sa grande sensibilité aux perturbations du milieu qui en font une espèce sentinelle, la biologie et l'écologie du saumon ont été très largement étudiées (Gueguen & Prouzet, 1994 ; Crisp 2000 ; Klemetsen *et al.*, 2003) et les analyses visant à évaluer le statut des stocks ont mené à de nombreux développements méthodologiques (Prévost et Chaput, 2001).

Le saumon atlantique est également un des rares poissons diadromes présents sur les continents nord américain et européen. Sur la côte américaine, les bassins versants fréquentés par le saumon se situent entre la rivière HMiño, au Portugal et la péninsule de Kola en Russie. La France couvre donc une très grande partie de l'extrême sud de l'aire de répartition européenne de l'espèce. Compte tenu de leur situation géographique, les populations françaises sont des modèles pertinents pour étudier les impacts des changements climatiques sur le fonctionnement des stocks de saumon puisque les modifications de répartition risquent d'être parmi les plus importantes (Walther *et al.*, 2002 ; Jonsson & Jonsson, 2009a ; Baglinière *et al.*, 2010). De plus, les informations fournies pourront aider à la préservation des populations plus septentrionales (Kellogg, 1999; Walther *et al.*, 2002; Jonsson & Jonsson, 2009a).

## 3.2 ETAT ET EVOLUTION DES POPULATIONS DE SAUMON

---

Une évolution nette des stocks de saumons est observable depuis les années 1950. Elle se caractérise par trois aspects : une diminution d'abondance, une modification de composition, une modification des caractéristiques biométriques et phénologiques.

### 3.2.1 DIMINUTION D'ABONDANCE

Bien que la population mondiale de saumon atlantique n'ait qu'un statut de conservation dit de « préoccupation mineure » sur la liste rouge de l'UICN, les stocks diminuent fortement depuis plusieurs décennies et plus particulièrement ceux en limite sud de l'aire de répartition de l'espèce<sup>1</sup> (dont la France) (Parrish *et al.*, 1998; Scott, 2001; Klemetsen *et al.*, 2003; ICES, 2006). Ce déclin est bien illustré par l'évolution de captures marines (côtières

---

<sup>1</sup>Les stocks de saumons de l'Atlantique Nord sont rassemblés en trois grands groupes : Nord américain (NAC) comprenant le Canada et les Etats-Unis, Nord européen (Northern NEAC) incluant la Russie, la Norvège, la Finlande et l'Islande Nord et Est et le groupe européen Sud (Southern NEAC) comprenant l'Islande Sud et Ouest, les Iles britanniques, la France et l'Espagne.

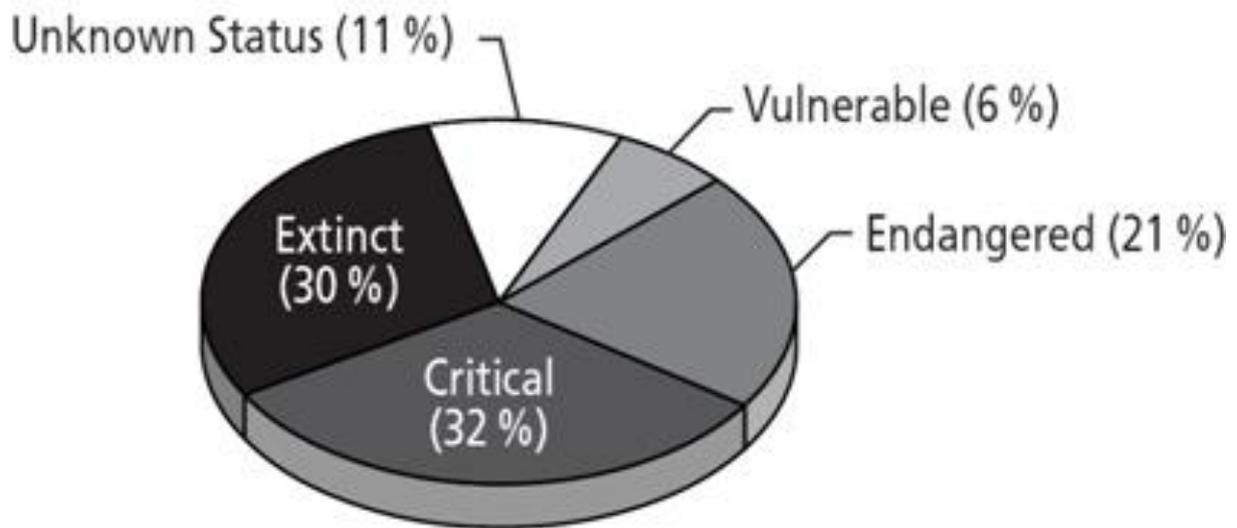


Figure 10. Catégorisation UICN des rivières à saumon françaises. Issue de WWF (<http://www.wwf.fr/>)

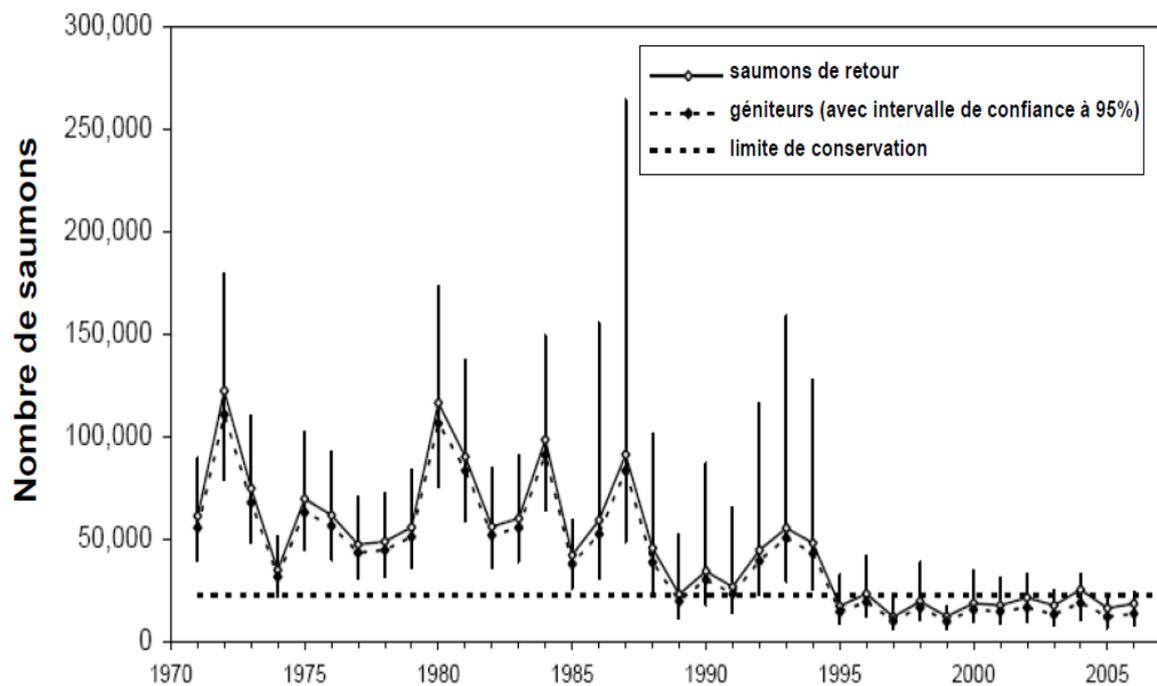
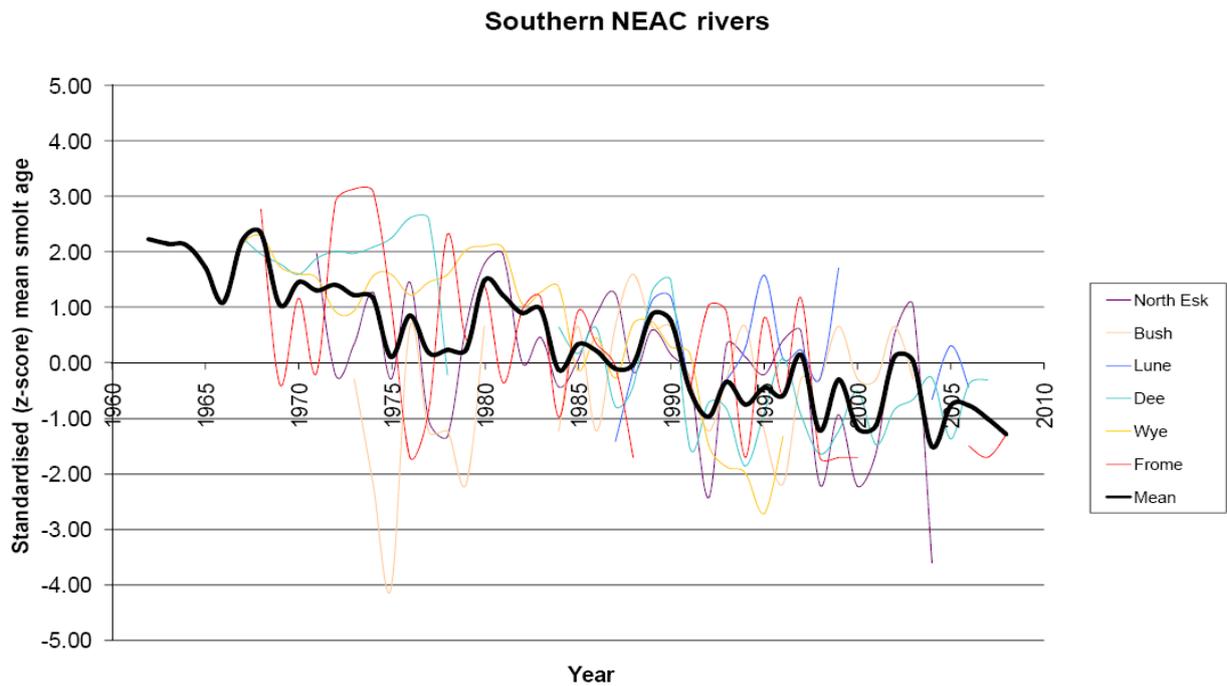


Figure 11. Evolution du stock français de saumon revenant de mer avant pêcheries et du nombre de géniteurs potentiels correspondant pour la période 1971-2006. Issue de ICES (2007).

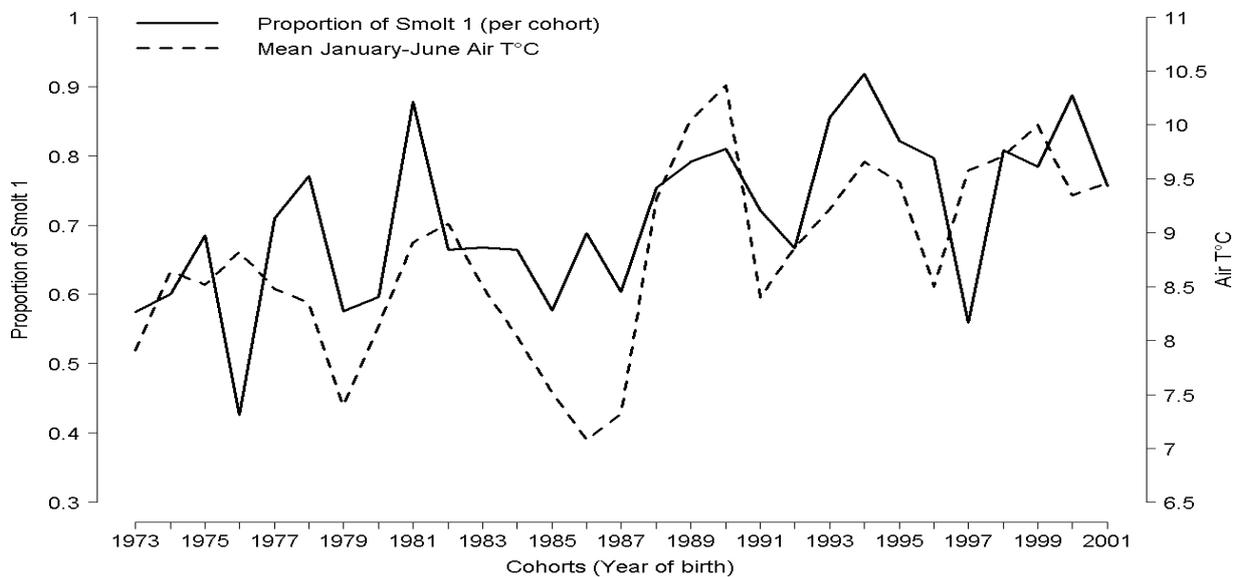
et sur les zones d'engraissement) depuis les années 1960 (Figure 9). Aujourd'hui moins de 43 % des populations originelles de saumon atlantique sont considérées comme étant en bonne santé, 15% sont complètement éteintes, 20% sont considérées comme en danger, 12% sont en état critique et 10% sont vulnérables (source WWF, <http://www.wwf.fr/>).

Les plus grosses pêcheries commerciales de saumon atlantique sur les zones d'engraissement marines aussi bien que dans les estuaires sont aujourd'hui fermées (p. ex. pêcherie des Féroés en 1991, 1998 ; du Groenland ouest en 1993, 1994). La dernière mesure en date est le rachat des quotas de pêche au filet dérivant au large de l'Irlande fin 2006. De fait, actuellement, l'abondance des stocks (Pre-Fisheries Abundance, PFA) est au-dessus de la cible d'échappement (limite de conservation) pour les stocks de saumon d'Europe du Nord qui peuvent être en partie exploités à la différence de ceux d'Amérique du Nord et d'Europe du Sud (ICES, 2009a). Il est toutefois recommandé de n'autoriser l'exploitation que sur les bassins versants abritant des stocks pour lesquels l'atteinte des pleines capacités de reproduction est démontrée. En Europe, le saumon, cité au titre des annexes II et V de la directive européenne habitat (NATURA 2000), est considéré comme une espèce d'intérêt communautaire dont le prélèvement et l'exploitation sont susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion.

En France, l'aire de répartition du saumon s'est fortement réduite avec sa disparition des plus grands hydrosystèmes tels le Rhin, la Seine, la Garonne (Thibault, 1994). Actuellement, il ne demeure qu'un peu plus d'une trentaine de populations viables dont la plupart sont localisées en Bretagne, en Basse Normandie et au Pays basque (Thibault, 1994), trois régions aux stocks génétiquement distincts (Perrier, 2010). Aujourd'hui, 96% des captures par pêche récréative en rivière proviennent de ces trois stocks (Vauclin & Beaulaton, 2009). La Haute-Normandie et le bassin Loire-Allier abritent également deux stocks de saumons uniques en Europe du fait de leurs caractéristiques biologiques (Prévoist, 1987) et génétiques (Perrier, 2010) mais dont les effectifs sont faibles. Compte tenu de l'état extrêmement préoccupant de la population du bassin Loire-Allier, la pêche sportive et commerciale ont été totalement interdites sur ce réseau depuis 1994. La pêche professionnelle est aujourd'hui uniquement pratiquée dans l'estuaire et la partie basse de l'Adour. Le tonnage débarqué est passé de 81 tonnes en moyenne sur la période 1919-1944 à moins de 10 tonnes entre 1945-1990 (Thibault, 1994) et à moins de 5 tonnes entre 1995 et aujourd'hui (Vauclin & Beaulaton, 2009). Actuellement, plus de 50% des populations sont considérées comme en danger (Figure 10) ou en état critique et le nombre de géniteurs de saumons estimé avant pêcheries est, depuis 1995, systématiquement en dessous de la limite de conservation (Figure 11).



**Figure 12.** Age moyen standardisé (z-score) des smolts pour les données disponibles sur les Southern NEAC rivers. Ces données sont retrocalculées sur les adultes de retour en rivières et standardisées par rapport à l'âge moyen des smolts sur la période 1984-1993. Issue de ICES (2009b).



**Figure 13.** Corrélation entre la proportion de smolts de 1 an dans les populations de saumon atlantique en Bretagne et Basse Normandie et la température de l'air durant le printemps de la saison de croissance de 1973 à 2001. Issue de Rivot *et al.* (2009).

### 3.2.2 MODIFICATION DE LA STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE DES STOCKS

Le cycle de vie du saumon atlantique est caractérisé par une grande variabilité inter et intra-populationnelle du temps de séjour en eau douce avant la migration vers la mer au stade smolts et également par une grande variabilité du temps passé en mer avant la migration génésique (Klemetsen *et al.*, 2003). Néanmoins, on assiste aujourd'hui à de profonds changements dans l'équilibre des stratégies anadromes qui vont dans le sens d'une contraction globale du cycle de vie de l'espèce. Cette réduction de la variabilité des tactiques d'histoire de vie est inquiétante puisque la multiplicité de ces tactiques assure à l'espèce un pouvoir tampon vis-à-vis des fluctuations de l'environnement (Greene *et al.*, 2010).

#### 3.2.2.1 TEMPS DE SEJOUR EN EAU DOUCE

Le temps moyen passé en eau douce avant la migration vers la mer est marqué par une nette réduction sur les dernières décennies. En effet, de récentes études ont montré que le flux de juvéniles migrant des populations de saumon des îles Britanniques (zone sud Européenne) semble composé d'individus de plus en plus jeunes (Arahamian *et al.*, 2008 ; ICES, 2009b, Figure 12) avec un âge moyen à la smoltification en recul d'environ deux ans sur la période 1970-2010. De la même façon, un rajeunissement de la population de juvéniles migrants a également été observé pour l'ensemble des populations de saumon de Bretagne et de Basse-Normandie entre 1971 et 2003 (Rivot *et al.*, 2009 ; Figure 13) avec une proportion de smolts 1+(demeurant seulement un an en rivière) qui est passée d'un peu moins de 60% à près de 80% sur la période.

#### 3.2.2.2 TEMPS DE SEJOUR EN MER

Le déclin des effectifs s'est également accompagné d'une baisse spectaculaire de la proportion d'individus de plusieurs hivers de mer et ce plus particulièrement au cours des trois dernières décennies (Friedland *et al.*, 1998; Friedland *et al.*, 2000; Beaugrand & Reid, 2003; Jonsson & Jonsson, 2004b). En France, les saumons ayant séjourné trois ans en mer ont quasiment disparu des stocks et la proportion d'individus de deux ans de mer s'est fortement réduite. Sur la période 1972-2002, leurs proportions au sein des stocks bretons et normands sont respectivement passées d'environ 15% à 1 % et d'environ 70% à 30% (Baglinière *et al.*, 2004). La composante des individus ayant séjourné un an en mer (castillons) est aujourd'hui prédominante au sein des stocks français, exception faite de la population de la Loire.



### 3.2.2.3 MODIFICATIONS DES CARACTERISTIQUES PHENOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES DES MIGRATIONS

En Europe, on constate sur les dernières décennies une amélioration de la croissance des juvéniles (Jutila *et al.*, 2006; Aprahamian *et al.*, 2008; Rivot *et al.*, 2009) qui, relativement à leur âge, conduit à une augmentation de la taille des smolts (Aprahamian *et al.*, 2008). En effet, Aprahamian *et al.* (2008) ont constaté que sur la rivière Dee (Pays de Galle), la taille des tacons 1+ est passée de 50 mm entre les années 1930 et 1960, à 55-70 mm dans les années 1980 pour ensuite atteindre 80-90 mm dans les années 1990 et au début des années 2000. La taille des smolts 2+ sur cette même rivière est passée de 132 mm avant les années 80 à 156 mm au début des années 2000. En France, la taille des tacons 0+ du Scorff à la fin de leur première année de croissance est passée de 100 mm au début des années 70 à 125 mm au début des années 2000. Cette amélioration de la croissance des juvéniles s'est accompagnée d'un avancement de la date de migration en mer d'un peu plus d'un jour par an sur la période 1972-2009 (Ottero *et al.*, 2010).

Depuis plus de 20 ans, on observe également une baisse de la taille et du poids des géniteurs de un ou plusieurs hivers de mer sur la majorité des populations de la façade européenne (Quinn *et al.*, 2006; McCarthy *et al.*, 2008; Bacon *et al.*, 2009; Saura *et al.*, 2010). Cette diminution de taille, de l'ordre de quelques centimètres pour 200 ou 300 g s'accompagne, pour certains stocks dont ceux des Iles britanniques, d'une date d'entrée en rivière de plus en plus tardive (Youngson *et al.*, 2002; Quinn *et al.*, 2006; Aprahamian *et al.*, 2008). A l'inverse, les géniteurs des populations d'Amérique du Nord semblent avoir avancé leur date de retour après le séjour marin (Juanes *et al.*, 2004). Ces observations contraires pourraient être dues à des mécanismes différents reliant survie et croissance chez le postsmolt entre les stocks nord-américains et européens (Friedland *et al.*, 2005; Hogan & Friedland, 2010).

## 3.3 FACTEURS IMPLIQUES DANS CES EVOLUTIONS

---

Les causes du déclin des populations de saumon sont sensiblement les mêmes sur l'ensemble de son aire de répartition. Historiquement, le facteur prépondérant fut l'aménagement des cours d'eau avec l'édification de nombreux obstacles : barrages, ouvrages hydroélectriques, écluses, captages pour l'eau potable, ouvrages de prévention des inondations (Parrish *et al.*, 1998). Ces aménagements ont entraîné une fragmentation importante de l'habitat qui a non seulement réduit l'accès des adultes aux sites de



reproduction mais a également perturbé les conditions de dévalaison des juvéniles vers la mer (Stefansson *et al.*, 2003; Thorstad *et al.*, 2008; McCormick *et al.*, 2009).

Ce déclin s'est dans un second temps renforcé suite à la surexploitation par pêche et la dégradation de la qualité de l'eau des cours d'eau et plus récemment suite au changement climatique (Limburg & Waldman, 2009). Aujourd'hui, l'évolution de l'abondance, de la démographie et des caractéristiques phénotypiques des stocks reste très liée à un ensemble de facteurs concernant les conditions de vie marine, les conditions de migration en eau douce des géniteurs et les conditions de croissance des juvéniles qui sont déterminants dans le choix des tactiques d'histoire de vie.

### **3.3.1 PHASE JUVENILE**

La phase juvénile en eau douce est une phase clef du cycle de vie du saumon qui concentre l'essentiel de la mortalité et pendant laquelle des choix fondamentaux de tactiques d'histoire de vie sont réalisés par les individus.

#### **3.3.1.1 PHASE SOUS GRAVIER ET CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES**

La reproduction achevée, l'incubation des œufs jusqu'à l'éclosion puis le développement des alevins jusqu'à résorption de la vésicule vitelline se déroulera sous le gravier de la frayère. La durée de cette période sous-graviers dépend notamment de la température du cours d'eau car une somme de degrés jours cumulés est nécessaire au développement (Crisp, 2000; Jonsson & Jonsson, 2009a; Elliott & Elliott, 2010). La température de l'eau et la date de ponte sont donc susceptibles de modifier la date d'émergence des individus et la durée de la première saison de croissance avant le début de l'hiver. Si la température de l'eau durant l'incubation a peu de chance d'être létale sous nos latitudes (Jonsson and Jonsson, 2009a; Elliott & Elliott, 2010), la survie embryolarvaire peut être fortement impactée par le colmatage des frayères par des particules fines amenant des conditions d'hypoxie ( Baglinière & Marchand 2002 ;Lapointe *et al.*, 2004; Levasseur *et al.*, 2006; Dumas *et al.*, 2007) et également par des mécanismes densité dépendants (Gibson, 1993; Elliott, 2001; Milner *et al.*, 2003; Jonsson & Jonsson, 2009b).



### 3.3.1.2 CROISSANCE DES JUVENILES

La croissance des juvéniles a une grande influence dans le cycle de vie du saumon atlantique et les conditions environnementales biotiques et abiotiques pendant cette phase du cycle jouent un rôle essentiel dans le contrôle de cette croissance.

Au sein d'une même rivière, des variations de l'âge à la smoltification de une à trois années sont observées, les individus plus vieux étant généralement plus grands que leurs congénères (Klemetsen *et al.*, 2003). Cette variabilité de l'âge à la smoltification est attribuée à une stratégie de migration dépendante de l'atteinte d'un seuil de taille ou d'une condition énergétique déterminant l'histoire de vie (Metcalf, 1998; Thorpe *et al.*, 1998; Jonsson & Jonsson, 2005). Schématiquement, si la vitesse et la qualité de développement corporel de l'individu ont été suffisantes pour dépasser ce seuil, il choisira, au cours de l'automne, de se diriger vers une stratégie de migration précoce au printemps de l'année suivante. Dans le cas contraire, il résidera au moins une année supplémentaire en rivière. Au sud de l'Europe, où la croissance est très rapide, ce choix de stratégie d'histoire de vie est effectué dès le début de l'automne lors de la première saison de croissance des juvéniles de l'année. Il est reflété par une bimodalité de croissance, les individus se préparant à la migration ayant une meilleure croissance que leurs congénères (Bagliniere & Maisse, 1985; Nicieza *et al.*, 1991; Utrilla & Lobon-Cervia, 1999).

Lorsque la croissance des juvéniles est exceptionnellement bonne, une fraction importante des mâles peut connaître une maturation sexuelle précoce (Myers *et al.*, 1986; Rowe and Thorpe, 1990; Klemetsen *et al.*, 2003). Dans ce cas, on assiste à une redirection préférentielle de l'énergie accumulée vers les gonades plutôt que vers la croissance somatique en vue de participer à une première reproduction avant même de passer par une phase de croissance marine. Chez les femelles, ce phénomène de maturation sexuelle est extrêmement rare même si deux cas ont été recensés en France (Prouzet, 1981 ; Bagliniere & Maisse, 1985). Cette différence de taux de maturation précoce entre les sexes tient au fait que les femelles précoces ne peuvent produire que quelques œufs dont la fertilité n'est pas certaine alors que les tacons spermiantes peuvent fertiliser une grande quantité d'ovocytes (Garcia-Vazquez *et al.*, 2001; Saura *et al.*, 2008). Bien que le choix de maturation des mâles soit antérieur au choix de smoltification et également basé sur le principe de l'atteinte d'un seuil déterminant l'histoire de vie (Thorpe *et al.*, 1998), il n'existe pas de consensus clair sur un possible antagonisme entre maturation et smoltification.



Le saumon étant poïkilotherme, sa physiologie et donc sa croissance sont fortement contraintes par la température du milieu. Ainsi, la variation latitudinale de l'âge des smolts est, elle, clairement en relation avec un gradient de potentialités de croissance liées à la température de l'eau (Baglinière, 1976; Metcalfe & Thorpe, 1990 ; Conover *et al.*, 2009). L'impact de la variabilité interannuelle de la température de l'eau sur la croissance des juvéniles de saumon a également été mis en exergue par de nombreux auteurs (Jensen, 2003; Bacon *et al.*, 2005; Baum *et al.*, 2005; Jonsson *et al.*, 2005 ; Jonsson & Jonsson, 2009a ; Davidson *et al.*, 2010; Elliott & Elliott, 2010). Des effets létaux de la température sur les juvéniles de saumon sont également documentés (Jonsson & Jonsson, 2009a) mais peu probables en France où les températures extrêmes sont relativement rares.

Les mécanismes densité-dépendants peuvent également réguler la mortalité et la croissance des juvéniles (Gibson, 1993; Elliott, 2001; Milner *et al.*, 2003; Jonsson & Jonsson, 2009b). En effet, peu de temps après l'émergence, les jeunes saumons vont adopter un comportement territorial qui aboutit à la fixation des individus les plus forts sur les territoires de meilleure qualité (Heland & Dumas, 1994). Cet habitat privilégié par les juvéniles de l'année, alors appelés tacons 0+, est caractérisé par une granulométrie forte (gros gravier, cailloux), une faible lame d'eau et une vitesse de courant relativement importante (Heggenes *et al.*, 1991; Heggenes *et al.*, 1999; Bardonnnet & Bagliniere, 2000; Armstrong *et al.*, 2003; Heggenes & Saltveit, 2007). La densité locale des tacons, qui dépend en partie de la densité de ponte dans le secteur (Foldvik *et al.*, 2010), est un facteur clef qui exercera un rôle prépondérant sur leur survie (Dumas & Prouzet, 2003; Einum & Nislow, 2005; Einum *et al.*, 2006; Einum *et al.*, 2008) et sur leur croissance (Grant & Imre, 2005; Ward *et al.*, 2009; Imre *et al.*, 2010) en modulant la quantité de ressources disponibles pour l'individu. La compétition inter-spécifique avec la truite par exemple (Bal *et al.*, 2011) peut également être structurante pour la croissance des individus.

Enfin, la variabilité interannuelle des débits peut également avoir des conséquences sur la croissance. En effet, le débit joue sur la vitesse du courant dont dépendent les coûts de nage et de maintien dans la colonne d'eau, la dérive des proies et leur capturabilité et donc in fine sur les apports énergétiques nets (Hill & Grossman, 1993; Hughes, 1998; Nislow *et al.*, 2004; Kemp *et al.*, 2006; Jonsson & Jonsson, 2009a; Teichert *et al.*, 2010). Ces mêmes variations de débit jouent également sur la température de l'eau (Caissie, 2006) et pourraient également moduler la surface d'habitat favorable disponible pour les juvéniles et ainsi influencer sur l'intensité de la compétition.



Ainsi, la température de l'eau, la compétition intra et interspécifique et le débit peuvent être très structurants pour la croissance des individus. L'importance relative de ces différents facteurs sur la croissance donc sur les choix d'histoire de vie des juvéniles et, par conséquent, sur les caractéristiques des flux migratoires de smolts est cependant variable suivant les cours d'eau (Nislow *et al.*, 2004; Davidson *et al.*, 2010 ; Bal *et al.*, 2011).

### 3.3.2 PHASE MARINE

L'évolution des conditions de vie marine est reconnue comme principal facteur limitant pour les populations de saumons au cours des quatre dernières décennies (Parrish *et al.*, 1998; Beaugrand & Reid, 2003; Klemetsen *et al.*, 2003; Jonsson & Jonsson, 2004a; ICES, 2006). A ce titre, deux stades paraissent des éléments clés dans le développement de trajectoires individuelles de survie, de maturation et de migration : le stade smolt lors de la dévalaison et l'entrée en mer et le stade postsmolt correspondant aux périodes des premiers étés et hivers en mer.

La phénologie de la migration des smolts est une caractéristique centrale du cycle de vie. Cadrée par la photopériode, la dévalaison des smolts vers la mer a lieu au printemps en Europe du Sud et se décale progressivement vers l'automne avec l'augmentation de la latitude du cours d'eau (Ottero *et al.*, 2010). Sa durée, son intensité ainsi que la date de pic de migration varient toutefois d'une année à l'autre en fonction des conditions environnementales en rivière (McCormick *et al.*, 1998; Whalen & Parrish, 1999; Byrne *et al.*, 2003) et les individus les plus grands et/ou plus âgés ont tendance à dévaler plus précocement que les autres (Baglinière, 1976). La phase d'entrée en mer semble particulièrement critique pour la survie des smolts (Friedland *et al.*, 1993; Jonsson & Jonsson, 2004b; Thorstad *et al.*, 2007; McCarthy *et al.*, 2008; Kocik *et al.*, 2009). La dévalaison des smolts (période et rythme) constitue donc un événement critique de l'histoire de vie (Ottero *et al.*, 2010). D'une manière globale, la date d'entrée en mer peut fortement influencer la survie du poisson si elle ne coïncide pas avec des circonstances favorables liées à de bonnes conditions trophiques et une pression de prédation limitée. Une mer « chaude » est souvent associée à une meilleure survie car liée à de meilleures conditions trophiques (Friedland *et al.*, 2000; Irigoien *et al.*, 2000; Jonsson & Jonsson, 2004a; Jonsson & Jonsson, 2004b; Chittenden *et al.*, 2010). La dévalaison est d'autant plus favorable qu'elle est en alignement avec le bloom zooplanctonique marin lui-même dépendant de la température des eaux de surface marines.



Bien que cette variabilité environnementale joue un rôle prépondérant dans la survie des smolts, leur survie individuelle est également fortement et positivement reliée à leur taille (Jonsson & Jonsson, 2004a; Jutila *et al.*, 2006; Kallio-Nyberg *et al.*, 2009). Le temps de séjour des smolts en zone côtière est, en lui-même, court (Kocik *et al.*, 2009). Ils entament prestement leur migration en direction de l'une des zones principales d'engraissement, les îles Féroé pour la majorité des populations européennes et le Groenland pour les populations américaines (Hansen & Jacobsen 1999 ; Reddin & Friedland, 1999; Jacobsen *et al.*, 2001).

La phase de vie marine du saumon (i.e. en dehors des zones estuariennes) qui s'amorce avec le début de cette migration reste aujourd'hui relativement méconnue du fait d'une observation des individus en mer extrêmement ardue et coûteuse. Des éléments importants émergent toutefois de la littérature. Contrairement à ce qui est observé lors de la phase dulçaquicole de leur cycle de vie, les saumons ne semblent pas contraints par des phénomènes de densité dépendance en mer (Jonsson & Jonsson, 2004a). La survie des saumons européens semble intimement liée à leur croissance lors des tous premiers mois passés sur les zones de nurserie (McCarthy *et al.*, 2008; Peyronnet *et al.*, 2008; Friedland *et al.*, 2009a; Hogan & Friedland, 2010). D'après ces mêmes auteurs, une croissance rapide réduirait la mortalité par prédation qui varie probablement en fonction de la taille (Jonsson & Jonsson, 2004a). Bien que ce lien entre croissance et survie ne soit pas retrouvé au sein des populations américaines de saumons pour des raisons encore inexplicées (Friedland *et al.*, 2009b; Hogan & Friedland, 2010), les conditions climatiques impactant la qualité trophique du milieu sont donc particulièrement importantes pour la survie des post-smolts (Dickson & Turrell, 2000 ;Beaugrand & Reid, 2003; Peyronnet *et al.*, 2008; Todd *et al.*, 2008).

Le déterminisme de l'âge et de la date de retour ainsi que le calendrier de maturation des post-smolts demeurent très mal connus. L'hypothèse privilégiée est que l'âge de maturation pourrait suivre une norme de réaction taille dépendante (Jonsson & Jonsson, 2004a) et que le franchissement d'un seuil à une date donnée déclencherait le choix de retour ou non. Ces mêmes auteurs, notamment d'après les résultats de Jonsson *et al.* (2003) émettent l'hypothèse que le dépassement de seuil, synonyme de bonnes conditions de croissance et d'une bonne survie, amènerait le poisson à résider une année de plus en mer. Les résultats de Jonsson & Jonsson (2007) corroborent cette idée et la taille initiale du smolt semble également positivement liée au temps de séjour en mer, aidant probablement à l'atteinte du seuil critique de taille amenant l'individu à choisir de passer une année supplémentaire en mer. Nicieza & Brana (1993) avancent, quant à eux, un résultat inverse en cas de



franchissement dudit seuil. Même si les auteurs soulignent que des études complémentaires sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse, et en considérant que l'âge marin à la maturité serait en partie héritable (Garcia de Leaniz *et al.*, 2007), la taille initiale des smolts ainsi que les conditions environnementales de croissance pourraient être de nouveau un pivot important contrôlant la démographie des stocks et donc le recrutement.

Ainsi, le changement climatique, responsable d'un réchauffement des masses d'eau océaniques (Levitus *et al.*, 2000), et les modifications de la qualité trophique du milieu qui en résultent (Beaugrand *et al.*, 2002; Beaugrand & Reid, 2003) sont susceptibles d'avoir une influence majeure sur la dynamique des stocks de saumon via la croissance marine. Il apparaît également que les caractéristiques biométriques des flux de smolts jouent également un rôle important dans la survie comme sur les choix de tactiques d'histoire de vie des post-smolts.

### **3.3.3 MIGRATION DE REPRODUCTION**

Les caractéristiques démographiques (âge, poids, taille) ainsi que la date de retour des adultes en rivière montre une variabilité très importante en fonction de leur population d'origine mais aussi de leur âge et même de leur sexe (Jonsson *et al.*, 1991; Fleming, 1996; Klemetsen *et al.*, 2003; Dahl *et al.*, 2004). A cela se surajoute un impact des conditions hydrologiques et thermiques de la rivière au moment du retour qui peuvent moduler de quelques décades la date d'entrée des individus (Baglinière and Porcher, 1994 ; Juanes *et al.*, 2004; Jonsson *et al.*, 2007) qui passeront ensuite parfois par une longue période de stabulation en rivière avant la migration finale d'accession aux sites de fraie. Les géniteurs profitent alors en général des crues hivernales pour progresser vers les zones amont des cours d'eau (Bagliniere *et al.*, 1990; Thorstad *et al.*, 1998; Thorstad *et al.*, 2008) plus favorables au développement des œufs et où se déroulera la reproduction (Gibson, 1993; Crisp, 2000; Louhi *et al.*, 2008). Une température inférieure à 4 ou 7°C ou supérieure à 20°C peut toutefois inhiber leur comportement migratoire (Baglinière & Porcher, 1994). La reproduction des femelles est également susceptible d'être interrompue au delà d'un seuil critique de température de l'eau situé aux alentours de 11.5-12°C (De Gaudemar & Beall, 2003). Ajoutée à ces éléments, la température des cours d'eau contraint également le métabolisme des géniteurs et donc la consommation de leurs réserves énergétiques et les coûts énergétiques d'accession aux frayères avec de potentielles répercussions sur leur survie. Une fois les zones de fraie atteintes, la dépose d'œufs dépendra du nombre et de la taille des géniteurs (Fleming, 1996).

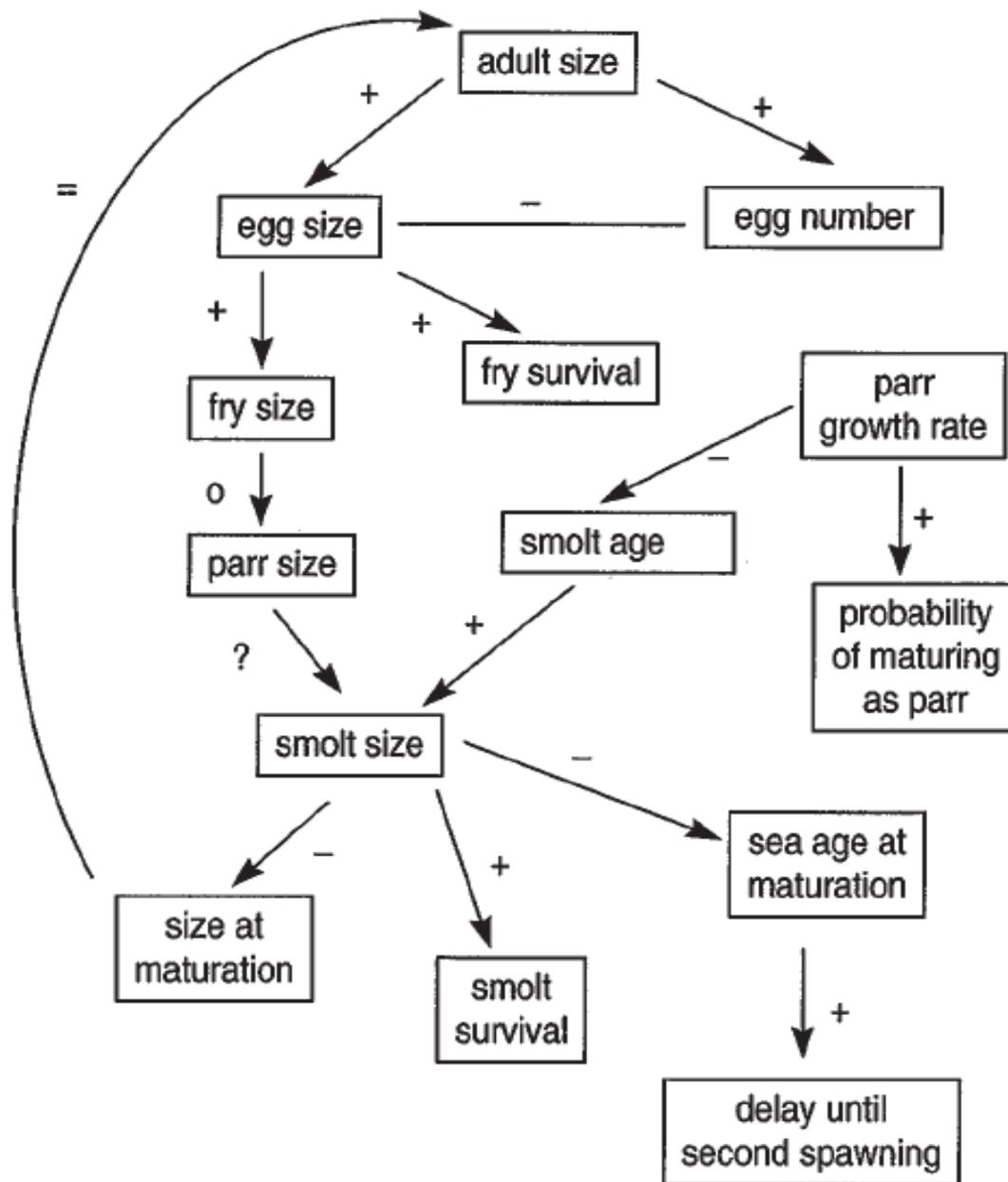


Figure 14. Rôle de la croissance chez le saumon et intrication des choix d'histoire de vie. La direction des corrélations entre les traits d'histoire de vie est représentée. Issu de Marschall *et al.* (1998)

### 3.4 BILAN : LA CROISSANCE, UN TRAIT CENTRAL

---

La croissance des individus est un trait de vie central présent tout au long du cycle de vie du saumon atlantique, aussi bien lors de la phase dulçaquicole que marine. En effet, elle est une pierre angulaire qui régit les tactiques d’histoire de vie, la fitness des individus et donc la dynamique des populations (Marschall *et al.*, 1998; Jonsson *et al.*, 2005; Jutila *et al.*, 2006 ; Figure 14).

Durant la phase dulçaquicole, toute variable de l’environnement biotique et abiotique agissant sur la croissance est par conséquent susceptible d’exercer une action importante sur les stratégies et tactiques d’histoire de vie des juvéniles. Parmi les variables biotiques et abiotiques ayant une action prépondérante, on retrouve :

- i) la température du cours d’eau, sensible au réchauffement atmosphérique (Caissie, 2006; Ormerod, 2009),
- ii) la densité de compétiteurs qui dépend des caractéristiques démographiques et biométriques des adultes mais aussi de la phénologie de la migration de retour et du frai qui joueront à la fois sur la densité de compétiteurs et sur la durée de la phase de croissance initiale.

Pendant la phase marine, les modifications des conditions environnementales et/ou trophiques susceptibles d’influer sur la croissance pendant la phase clef après smoltification ont également une influence majeure sur la survie et les choix d’histoire de vie pendant la phase marine.

Par ailleurs, les facteurs influants pendant les phases marine et dulçaquicole peuvent interagir. En effet, les facteurs environnementaux agissant lors de la phase dulçaquicole peuvent avoir des effets indirects liés aux processus de la phase marine. Par exemple, les conditions environnementales rencontrées par les post-smolts lors de l’entrée en estuaire dépendent de la phénologie de la migration des smolts. La taille des smolts conditionne également leur survie. Inversement les facteurs environnementaux lors de la phase marine peuvent impacter l’intensité et la structure démographique des flux de géniteurs et ainsi fortement influencer sur la densité de juvéniles et donc sur les conditions de croissance en eau douce.

Le changement climatique, en modifiant les conditions de croissance rencontrées par le saumon au cours de sa vie, via une action sur la température du milieu, sur la disponibilité des



ressources trophiques et sur la densité d'individus peut donc grandement modifier les choix individuels des saumons ainsi que la dynamique des populations de l'espèce. C'est donc sous l'angle de leur impact sur les conditions de croissance que les effets du changement climatique sur le fonctionnement des populations de saumon seront abordés dans cette thèse.

## 4 OBJECTIFS & STRUCTURE DU MANUSCRIT

### 4.1 OBJECTIFS

---

La situation de la France en limite sud de l'aire de répartition de l'espèce est particulièrement intéressante pour observer les impacts des changements climatiques sur les caractéristiques biologiques des populations de saumons, leur capacité adaptative et leur viabilité sur le long terme (Kellogg, 1999). Cet intérêt est conforté par les résultats de deux études. La première, basée sur une approche macroécologique et sur l'observation de la distribution originelle du saumon en Europe, suggère que les populations de saumons ont disparu de nombreux bassins versants en partie sud de l'Europe suite au réchauffement (Lassalle and Rochard, 2009). La seconde, basée sur une approche régionale, montre un changement progressif de la stratégie juvénile depuis les années 70 avec un raccourcissement du temps moyen de séjour en eau douce certainement dû à une amélioration des conditions de croissance (Rivot *et al.*, 2009) liée au réchauffement des cours d'eau mais aussi à l'augmentation de leur productivité. Cette étude pose la question de l'importance relative de l'impact du changement climatique sur les tactiques d'histoire de vie du saumon.

Cette thèse vise à une estimation des conséquences de l'impact du changement climatique sur les caractéristiques biologiques des populations françaises de saumon atlantique en s'intéressant à la croissance lors des deux écophases du cycle biologique de l'espèce : le stade juvénile, inféodé aux fleuves continentaux, et le stade adulte lors de son séjour de mer.

Le premier objectif de cette thèse est de proposer une analyse à une échelle spatiale plus fine, celle du bassin versant afin de mieux appréhender les effets du réchauffement climatique sur la phase juvénile de l'espèce en se focalisant sur la croissance des tacons 0+ pendant leur première année et sur les variations de cette croissance en fonction de la température de l'eau et de la densité de compétiteurs présents dans les cours d'eau.



Le deuxième objectif de cette thèse est de caractériser les patterns d'évolution des caractéristiques biométriques et phénologiques de la migration de reproduction des adultes des populations françaises en lien avec une évolution des conditions de croissance pendant la phase marine.

Pour répondre à ces objectifs, une approche d'analyse de données visant à valoriser des séries chronologiques d'observations a été mise en œuvre. Les objectifs généraux ci-dessus ont été déclinés en trois questions :

- i) la première, d'ordre méthodologique, a consisté à développer une approche de modélisation statistique visant à reconstituer les séries chronologiques de températures de l'eau sur les sites d'observation et à estimer quel pourrait être l'impact du changement climatique sur les régimes thermiques de nos rivières. En effet, relier la croissance des juvéniles à la température de l'eau nécessite de disposer de longues chroniques de température de l'eau alors que les séries historiques sont très souvent courtes et incomplètes. En effet, la mesure de la température de l'eau sur les rivières n'a fait l'objet que d'une instrumentation assez récente. De plus, les scénarii d'évolution de la température de l'eau ne sont pas disponibles en routine. Il est donc nécessaire de mettre au point un modèle performant reliant la température de l'eau à d'autres covariables faisant l'objet d'un suivi plus large et de projections climatiques.
- ii) la deuxième a consisté à quantifier l'impact de la variabilité de la température de l'eau sur la croissance des juvéniles de saumon en milieu naturel et son impact relatif par rapport à d'autres variables environnementales telles que la densité de compétiteurs. Pour répondre à cette question, un modèle de croissance permettant de prédire la taille atteinte par les juvéniles aux périodes critiques des choix d'histoire de vie taille dépendants a été développé.
- iii) la troisième et dernière question a consisté à explorer et à quantifier les patterns d'évolution des caractéristiques biométriques et phénologiques des migrations des saumons adultes en France qui pourraient trahir une modification des conditions environnementales marines éventuellement imputables au changement climatique.



## 4.2 STRUCTURE DU MANUSCRIT

---

Le manuscrit s'articule autour de cinq chapitres :

- i) Le chapitre II décrit l'ensemble des jeux de données utilisés pour répondre aux questions posées et fait un rappel de l'intérêt de la modélisation en écologie, de ses principes et de l'intérêt de prendre en compte l'incertitude dans les modèles destinés à la gestion.
- ii) Le chapitre III propose une modélisation statistique originale de la température de l'eau des petits fleuves en fonction de la température de l'air et du débit. Ce modèle permet à la fois i) de reconstituer des séries historiques de la température de l'eau souvent courtes et incomplètes ; ii) de prédire l'évolution des températures de l'eau en fonction des différents scénarii du réchauffement de l'air et de quantifier l'incertitude dans ces projections. Ce travail, appliqué aux trois cours d'eau de l'Observatoire de Recherches en Environnement INRA Petits Fleuves Côtiers (ORE INRA PFC) fait l'objet d'un article en fin de rédaction qui sera soumis à la revue *Ecological modelling*.
- iii) Le chapitre IV est centré sur la modélisation de la croissance des juvéniles de saumon et sur l'importance relative de la température et de la densité des compétiteurs. Un modèle de Von Bertalanffy incluant ces deux variables est développé à partir de séries de données biologiques et de températures de l'eau recueillies sur une vingtaine d'années sur un petit fleuve côtier bas-normand. Ce modèle valorise les acquis du chapitre III étant donné que la série chronologique complète de la température de l'eau utilisée est reconstruite à partir du modèle développé chapitre III. Ce modèle permet d'estimer les effets du réchauffement climatique sur la croissance du juvénile et de les relativiser par rapport à une autre variable structurante : la variabilité des densités. Les résultats issus de cette recherche ont été valorisés par un article publié dans le *Journal of fish Biology*.
- iv) Le chapitre V concerne l'analyse des patterns d'évolution des caractéristiques migratoires (biométriques et phénologiques) des populations françaises de saumons adultes lors de leur retour en rivière. Les recherches entreprises s'appuient à la fois sur les données de captures des stations de piégeage installées sur les parties basses du Scorff et de la Nivelles ainsi que sur la base nationale de déclaration des captures par



pêche à la ligne. Il est présenté sous la forme d'un article manuscrit en préparation qui sera soumis à la revue ICES *Journal of Marine Science*.

- v) Le chapitre VI correspond à une discussion générale qui synthétise les résultats obtenus et les traduit en termes de conséquences sur la dynamique de population de l'espèce. Les limites de ce travail sont également discutées et ce chapitre est clos par un ensemble de propositions de perspectives de recherches et d'applications des résultats dans une optique de gestion.



# CHAPITRE II

## *Matériel & méthode*

### *Résumé*

Ce chapitre retrace l'historique des données utilisées au cours de la thèse et présente brièvement les approches d'analyse statistique et de modélisation utilisées pour les valoriser. Dans un premier temps, une brève présentation des sites d'études accompagnée de la description de l'ensemble des jeux de données attachés est réalisée. Dans un second temps, l'utilité de la modélisation en écologie est rappelée. L'intérêt de la prise en compte de l'incertitude dans les analyses et du cadre de modélisation bayésien sont soulignés.

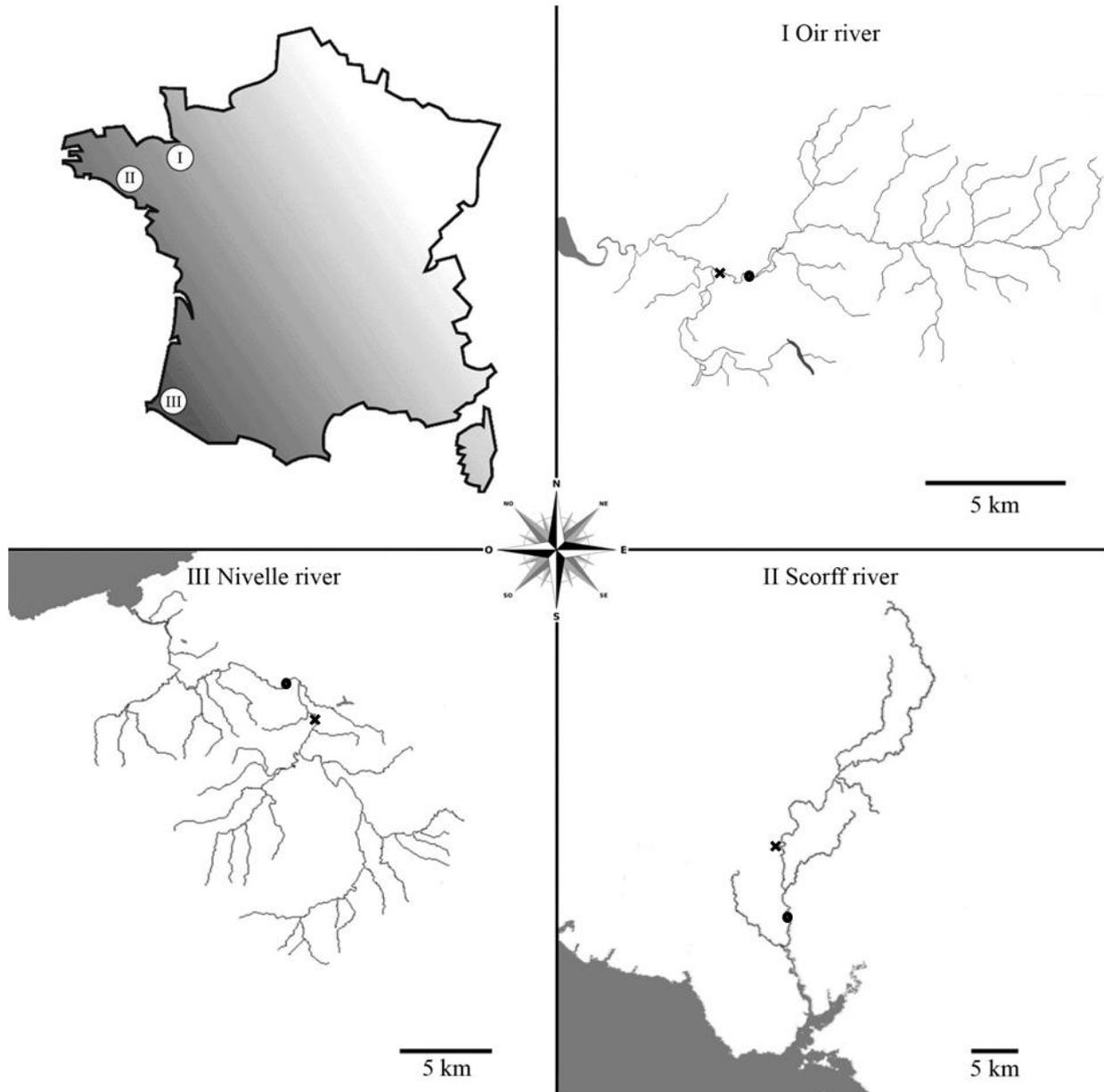


Figure 15. Carte des cours d'eau de l'ORE PFC. ● Station de relevé de la température de l'eau. x station de relevé des débits.

## 1 SITE D'ETUDE : L'ORE PFC

Les données utilisées au cours de cette thèse proviennent des cours d'eau de l'Observatoire de Recherche en Environnement Petits Fleuves Côtiers (ORE PFC). Dans le cas de l'étude de l'évolution des caractéristiques migratoires de populations adultes, elles ont été complétées par des données issues de la base nationale de déclaration de capture à la ligne.

L'ORE INRA PFC est géré scientifiquement par l'*UMR Ecologie et Santé des Ecosystèmes* et techniquement par l'Unité expérimentale d'Ecologie et d'Ecotoxicologie Aquatique. Son objectif est d'étudier le fonctionnement écologique de petits fleuves côtiers au travers de la réponse des populations de poissons amphihalins (fonctionnement et capacité adaptative) à un ensemble de facteurs de forçage environnementaux, naturels ou anthropiques, locaux ou globaux. Pour cela, l'observatoire s'appuie sur trois petits cours d'eau, l'Oir, le Scorff et la Nivelle, répartis selon un gradient nord-sud le long de la façade Manche-Atlantique (Figure 15 et Annexes).

### 1.1 DONNEES DISPONIBLES

---

#### 1.1.1 L'OIR

##### 1.1.1.1 COURS PRINCIPAL

La population de saumon de l'Oir est suivie par l'INRA de Rennes depuis 1983. La station de contrôle des migrations (Figure 16), située au Moulin de Cerisel à 2.3 km de la confluence de l'Oir avec la Sélune, permet le suivi des flux de géniteurs et de smolts. Des échantillonnages de juvéniles sont également réalisés par pêche électrique (Figure 16) depuis 1983. Ces travaux ont notamment démontré l'importance du ruisseau de la Roche comme zone de production en juvéniles de salmonidés (truite et saumon).

##### 1.1.1.2 RUISSEAU DE LA ROCHE

Ce ruisseau a un double intérêt :

- i) les populations de salmonidés y sont suivies deux fois par an, en mai et en octobre, ce qui n'est pas le cas sur l'Oir ni aucun des autres cours d'eau de l'ORE PFC. Ces observations permettent donc de s'intéresser à la croissance des juvéniles de l'année



**Figure 16. Suivi des populations de saumon. A: pêche électrique des juvéniles. B: Station de piégeage des migrateurs (smolts & géniteurs)**

sans avoir à faire d'hypothèses fortes telles que fixer les dates d'émergence ce qui pourrait fortement biaiser les résultats.

- ii) les juvéniles de salmonidés y sont également marqués par pit-tag en octobre ce qui permet d'avoir un suivi de l'histoire de vie des individus et de la mettre en relation avec leurs caractéristiques biométriques propres et l'environnement dans lequel ils ont évolué.

### **1.1.2 LE SCORFF**

Les populations de poissons migrateurs du Scorff et en particulier celles du saumon sont suivies grâce à des opérations de piégeage lors des migrations (smolts et adultes) à la station de contrôle du Moulin des Princes située en limite de zone intertidale et opérationnelle depuis 1996. Ce contrôle des migrations est complété par des opérations de pêche électrique.

### **1.1.3 LA NIVELLE**

La Nivelle est le fleuve le plus méridional d'Europe abritant une population de saumon atlantique suivie sur le long terme. Sa population est suivie annuellement depuis 1985 (Dumas & Prouzet, 2003) par piégeage des individus reproducteurs lors de la remontée et par un échantillonnage des juvéniles lors d'opérations de pêche électrique.

## **1.2 DONNEES UTILISEES**

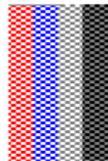
.....

Les données utilisées au sein de chaque chapitre sont décrites dans les sous-parties suivantes et récapitulées Tableau 1.

### **1.2.1 DONNEES UTILISEES POUR LA MODELISATION DE LA TEMPERATURE DE L'EAU**

Le travail de modélisation de la température de l'eau réalisé au cœur du chapitre III porte sur les trois cours d'eau de l'ORE PFC, l'Oir, le Scorff et la Nivelle. Les données utilisées sont :

- i) la température journalière de l'eau relevée au moyen d'enregistreurs Tidbit (<http://www.microdaq.com/>).
- ii) la température atmosphérique journalière relevée par la station Météo France la plus proche du cours d'eau, respectivement celle de Saint Hilaire du Harcouët pour l'Oir, celle de Lorient Lann Bihoué pour le Scorff et celle de Biarritz pour la Nivelle,

**Nivelle****Oir****Scorff****France**

Données fragmentées ou moins précises

+ : Source externe

Variables	Données	Site	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008		
<i>Mésologiques</i>	<i>Température air</i>	Nivelle	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
		Oir	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Scorff	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Débit</i>	Nivelle	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Oir	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Scorff	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ecologiques</i>	<i>Température eau</i>	Nivelle	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
		Oir	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Scorff	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Piégeage de montée</i>	Nivelle	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Scorff	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Pêche fluviale</i>	France	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pêche électrique 0+ (Mai &amp; Octobre)</i>	Oir (Roche)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Tableau 1. Synthèse des données utilisées au cours de la thèse.

- iii) les débits journaliers moyens fournis par la banque Hydro France (<http://www.hydro.france.fr>).

Les stations de relevé de la température de l'eau et du débit sont indiquées Figure 15.

### **1.2.2 DONNEES UTILISEES POUR MODELISER LA CROISSANCE DES JUVENILES**

La croissance des juvéniles des saumons a été étudiée uniquement pour la population présente sur le ruisseau de la Roche. En effet, il s'agit du seul site de l'ORE PFC à être échantillonné par pêche électrique deux fois par an, en mai et en octobre. Ce jeu de données est donc le seul qui permet de connaître la taille moyenne des cohortes de juvéniles à deux dates précises. Il permet ainsi de s'intéresser plus finement aux taux de croissance pendant cette période clef entre mai (post émergence) et octobre (fin de la première année de croissance) et aux impacts de la température. L'emploi de méthodes de pêches successives permet également d'estimer la densité de compétiteurs présents sur les secteurs échantillonnés et donc d'en évaluer l'impact sur la croissance. Les températures de l'eau utilisées correspondent à celles relevées sur le ruisseau de la Roche complétées à partir de la température de l'eau de l'Oir.

### **1.2.3 DONNEES UTILISEES POUR ESTIMER LES EVOLUTIONS DES CARACTERISTIQUES MIGRATOIRES DES ADULTES**

La quantification de la modification des caractéristiques migratoires des populations françaises de saumon atlantique a été effectuée en utilisant deux bases de données complémentaires :

- i) les données de piégeage des adultes remontant sur le Scorff et la Nivelle,
- ii) la base de données de déclarations de captures par pêche à la ligne sur l'ensemble des cours d'eau français. Cette dernière source de données n'est plus alimentée par l'INRA depuis 1987 mais par l'ONEMA. Depuis cette date, la déclaration des captures effectuées par les pêcheurs amateurs est obligatoire. Cette base de données présente l'avantage de couvrir l'ensemble du territoire français ce qui permet de compléter les observations réalisées aux stations de contrôle des migrations (observations plus complètes mais locales) pour élargir l'étude à l'ensemble des populations du pays et de dégager des grandes tendances à l'échelle nationale.

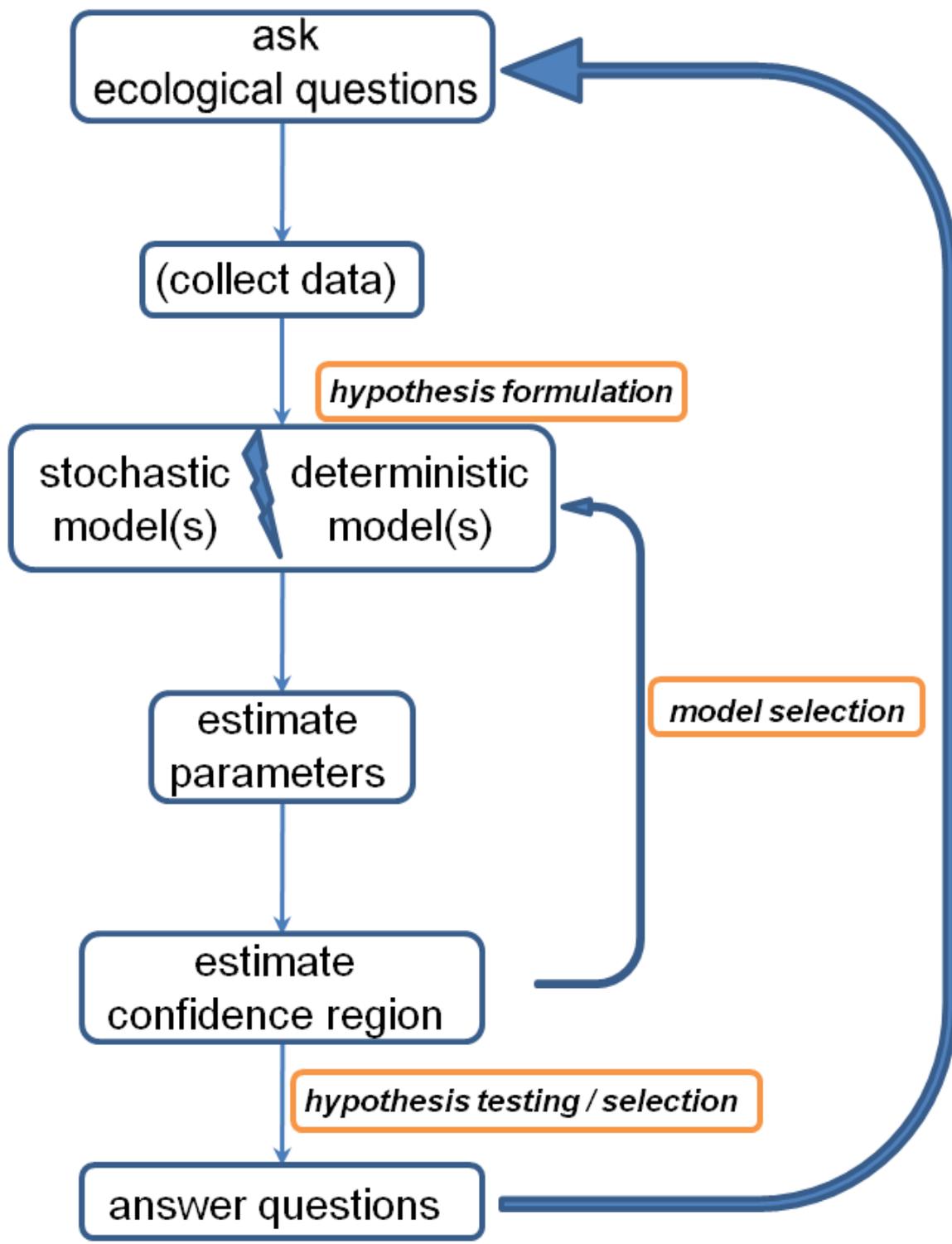


Figure 17. Cycle du processus de modélisation. Issue de Bolker (2008).

## 2 LA MODELISATION

### 2.1 INTERET, PRINCIPES, DEMARCHE ET IMPORTANCE DE L'INCERTITUDE

---

La modélisation est un outil majeur en écologie. Elle permet notamment de relier et de quantifier l'intensité des effets de différents facteurs de stress sur les populations et offre ainsi des outils pour prédire l'évolution des populations en réponse à différents scénarii d'évolution de ces mêmes facteurs.

Les approches de modélisation mécaniste sont souvent opposées aux approches plus statistiques. Dans cette thèse, la démarche employée a consisté pour l'essentiel en de la modélisation statistique visant principalement à synthétiser l'information contenue dans des jeux de données et à l'assimiler dans les modèles pour mettre en évidence des patterns et/ou tester des hypothèses sur les processus (Figure 17). Si les modèles mécanistes sont souvent préférés aux modèles statistiques car ils permettent de décrire les processus sous-jacents ayant généré les patterns observés, l'approche essentiellement statistique menée dans cette thèse se justifie pour plusieurs raisons:

- i) elle part des données pour mettre en évidence des patterns ce qui constitue la première étape pour mettre en évidence une évolution du fonctionnement des populations de saumon,
- ii) elle est à même de pouvoir quantifier les incertitudes, notamment dans la prédiction des réponses des populations de saumons au changement climatique. Les systèmes biologiques étant complexes et soumis à une forte stochasticité, les modèles déterministes sont peu adaptés pour servir de base à l'aide à la décision. L'approche statistique, qui offre une méthodologie permettant de quantifier l'incertitude à partir de la confrontation des modèles aux données est ainsi une des pierres angulaires de l'écologie appliquée (Harwood & Stokes, 2003; Ascough *et al.*, 2008).

### 2.2 L'INFERENCE BAYESIENNE : UN CADRE COHERENT POUR PRENDRE EN COMPTE L'INCERTITUDE.

---

Dans cette thèse, l'essentiel de la démarche d'analyse statistique a été réalisée dans le cadre Bayésien (Box & Tio 1992, Gelman *et al.*, 2004). L'analyse statique Bayésienne apparaît aujourd'hui comme un cadre méthodologique de référence pour les démarches



quantitatives en écologie (Ellison, 2004; Clark, 2005). Elle est aujourd'hui utilisée dans des domaines aussi variés que la génétique des populations (Beaumont & Rannala, 2004), la dynamique des populations (Dorazio & Johnson, 2003; Harwood & Stokes, 2003), l'étude des métapopulations (O'Hara *et al.*, 2002; ter Braak & Etienne, 2003), l'écologie des communautés (Fleishman *et al.*, 2003; Shen *et al.*, 2003) ou encore l'estimation et la gestion de stocks (Punt & Hilborn, 1997; McAllister & Kirkwood, 1998; Schnute & Richards, 2001; Harwood & Stokes, 2003; Rivot, 2003).

L'intérêt relativement récent mais aussi croissant pour ce cadre de modélisation tient essentiellement à trois éléments :

- i) Tout d'abord, l'analyse bayésienne permet de valoriser à la fois l'information contenue dans les données mais également d'intégrer celle provenant de connaissances expertes, intégrées sous la forme de distributions a priori informatives (Hilborn & Liermann, 1998; McCarthy & Masters, 2005; Clark & Gelfand, 2006; Choy *et al.*, 2009). Cet intérêt particulier de la modélisation Bayésienne est valorisé chapitre IV.
- ii) L'émergence des méthodes numériques de simulation de Monte Carlo (Brooks, 2003) combinée à la progression fulgurante des capacités de calcul des ordinateurs permettent aujourd'hui d'appliquer l'inférence Bayésienne sur des modèles non linéaires et de grandes dimensions (Rivot *et al.*, 2004). Cet avantage de la modélisation est valorisé chapitre III.
- iii) Enfin, l'analyse bayésienne fournit des inférences sous la forme de distributions de probabilités a posteriori pour les variables estimées dans le modèle ce qui offre une cohérence méthodologique pour propager les incertitudes d'estimations dans les diagnostics et les prévisions (Chatfield, 1995; McAllister & Kirkwood, 1998; Harwood & Stokes, 2003). Ce dernier intérêt particulier de la modélisation Bayésienne est valorisé aux chapitre III et IV.

De plus amples informations sur la modélisation bayésienne sont disponibles dans la thèse d'Etienne Rivot (Rivot 2003).



# CHAPITRE III

## *Modélisation statistique des séries chronologiques de température de l'eau : reconstruction des données manquantes et scenarii d'évolution*

### *Résumé*

Ce chapitre présente le développement d'une nouvelle méthode de modélisation statistique des séries chronologiques de température de l'eau appliqué aux cours d'eau de l'ORE PFC. Cette méthode permet de répondre à deux objectifs qui sont autant de pré-requis pour évaluer l'impact des changements climatiques sur le fonctionnement des populations aquatiques : *i*) reconstruire des séries chronologiques historiques locales de température de l'eau continues en comblant les périodes de données manquantes ; *ii*) fournir des projections locales de températures de l'eau en fonction de scenarii d'évolution climatique tout en quantifiant l'incertitude associée à ces projections. La méthode est développée dans un cadre de modélisation statistique Bayésienne. Ses avantages conceptuels et pratiques par rapport aux approches plus classiques de corrélation linéaire entre température de l'eau et température de l'air sont mis en exergue.



## 1 INTRODUCTION

La température des cours d'eau influe sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. En effet, elle agit non seulement sur la chimie de l'eau mais également sur la physiologie des organismes, les peuplements aquatiques étant composés très majoritairement d'organismes poïkilothermes. Le saumon est lui-même particulièrement sensible au régime thermique des cours d'eau qui l'abritent et le réchauffement climatique en cours pourrait, comme pour de nombreuses espèces d'eau froide, avoir de fortes répercussions sur sa physiologie et la dynamique de ses populations.

Quantifier les impacts des changements climatiques, nécessite de disposer conjointement sur un même site de longues séries historiques d'observations de la population de saumon et de la température de l'eau. Disposer de modèles permettant de prédire l'évolution de la température des cours d'eau en fonction des scénarii de changement climatique ainsi que l'incertitude associée à ces projections est essentiel pour prédire les impacts futurs du changement climatique sur les populations de saumons.

Cet impératif de posséder des séries historiques et prédictives de température de l'eau se trouve confronté à trois difficultés : *i*) les séries chronologiques historiques de température de l'eau sont généralement plus courtes que les séries d'observation biologiques ; *ii*) ces séries sont souvent marquées par des périodes de données manquantes ; *iii*) si les modèles climatiques actuels proposent des projections de l'évolution des températures de l'air et des précipitations en routine, ils ne proposent pas de projections de température des cours d'eau. Pour pallier ces problèmes, le recours à la modélisation est nécessaire. Dans la littérature des approches aussi bien déterministes que stochastiques ou statiques ont été développées pour modéliser la température des cours d'eau en fonction de covariables externes. Parmi ces approches, la modélisation statistique apparaît comme la plus adaptée. La corrélation directe entre les mesures de température de l'eau et de température de l'air réalisée sur des pas de temps courts est souvent considérée (et utilisée) comme un outil simple et performant pour prédire la température de l'eau à partir de la température atmosphérique. Néanmoins, cette méthode présente des inconvénients majeurs pour effectuer des projections à moyen et/ou long terme (i.e. sur plusieurs années). En effet, la corrélation statistique positive très forte qui apparaît entre les deux mesures de température (air et eau) est essentiellement due aux variations saisonnières de forte amplitude communes et synchrones entre ces deux séries. Elle



peut masquer un lien beaucoup plus lâche, voire même inverse entre les tendances d'évolution à long terme des deux séries. Par conséquent, utiliser cette approche de corrélation simple pour réaliser des projections de température des cours d'eau risque de conduire à des biais importants ainsi qu'à sous-estimer l'incertitude des prédictions. De plus, cette approche ne considère pas l'influence du débit sur la température des cours d'eau. Pourtant elle est avérée dans la littérature, alors que le changement climatique va avoir un impact sur les précipitations et que le partage de l'eau entre les divers usagers va donc devenir un enjeu local important.

L'objectif de ce chapitre est de développer une nouvelle approche générique, performante et prédictive de modélisation statistique de la température de l'eau à partir de deux variables explicatives, la température de l'air et le débit, qui soit une alternative à la simple corrélation linéaire sur des pas de temps courts. Le modèle développé considère explicitement la structure saisonnière et des fluctuations sur le plus long terme dans les séries de toutes les variables utilisées. Ainsi, la part de la corrélation entre les séries chronologiques due à la saisonnalité est séparée de celle due aux fluctuations à plus long terme. Il offre une solution flexible pour non seulement reconstruire des séries incomplètes mais il permet en outre d'effectuer des projections accompagnées d'une quantification plus juste de l'incertitude. L'approche est ici appliquée aux données (température de l'eau, de l'air, débit) disponibles pour les trois cours d'eau de l'ORE PFC. Les intérêts de cette nouvelle approche sont mis en exergue via une comparaison avec le modèle de corrélation linéaire simple.



## 2 ARTICLE I

### **Bayesian modeling and forecasting of stream water temperature**

**Guillaume Bal<sup>1,2</sup>, Etienne Rivot<sup>2,1</sup>, Jean-Luc Baglinière<sup>1,2</sup> and Etienne Prévost<sup>3,4</sup>**

<sup>1</sup>INRA, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France.

<sup>2</sup>Agrocampus Ouest, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France.

<sup>3</sup>INRA, UMR Ecobiop, BP 3, Quartier Ibarron, 64310 Saint Pée sur Nivelle, France.

<sup>4</sup>Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR Ecobiop, Campus de Montaury, 64600 Anglet, France.

Corresponding author: G. Bal, INRA, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest, Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France. (E-mail: guillaume.bal@rennes.inra.fr, Phone: + 33 223 485 725, Fax: + 33 223 485 440)



## **ABSTRACT**

Historical series and predictions are available from different scenarios of climate change. Providing generic and cost effective modeling approach to reconstruct and forecast freshwater temperature time series (WT), based on predictors such as air temperature (AT) or water flow (WF), is a prerequisite to understand how WT drives the functioning of continental aquatic ecosystems and to evaluate the effect of global warming. Simple linear regression (LR) between daily WT and AT could seem a valuable approach but can lead to significant bias. Indeed, it does not separate out the correlation between WT and its predictors at different periodicity, in particular the one due to seasonality from the one due to long term fluctuations or trends. This does not allow LR to accurately identify the relationship between AT and WT trends and its uncertainty. The sign of this link could even be mistaken. To remedy to this shortcomings, we developed an approach based on Bayesian statistical time series modeling (TSM in the following) of WT, AT and water flow (WF) through seasonal sine periodic signals and time varying means and amplitudes. Our TSM approach was compared with simple linear regression (LR) between WT and AT. Both methods were applied to a simulated example built for illustration purpose, and to long term series of AT, WF and WT on three French coastal streams characterized by contrasted size and bio-geographical conditions. TSM allowed for more accurate predictions of WT than LR and provided a fairer assessment of the uncertainty around forecasting in a form that is readily usable in further ecological analyzes of scenarios of temperature evolution. TSM provided more realistic appraisal of uncertainty in WT warming, compared to the LR approach which produced unduly precise forecasts.

## **KEY WORDS**

Stream water temperature, Time series, Forecasting, Bayesian modeling, Uncertainties, Climate change



## INTRODUCTION

Climate warming (IPPC 2007; Betts *et al.*, 2011) is impacting the physiology, phenology and distributions of wild organisms as well as the structure of communities (Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003). Stream ecosystems are no exception and could be greatly impacted by climate change (Heino *et al.*, 2009) that directly affects water temperature (WT) or water flow (WF), two key factors for the overall functioning of stream ecosystems (Schindler, 2001; Caissie, 2006; Ormerod, 2009).

The direct impact of modifications in WT could be particularly important for ectothermic organisms (Portner & Farrell, 2008) with only limited possibility to adapt their spatial distribution due to the structure of the river network or to habitat fragmentation. For instance, cold water fishes such as salmonids could be directly impacted as WT influences their growth performances (Bagliniere & Maisse, 1990; Forseth *et al.*, 2001; Jonsson & Jonsson, 2009). This can in turn lead to profound modifications of life history choices and affect population dynamics (Marschall *et al.*, 1998; Thorpe *et al.*, 1998; Jutila *et al.*, 2006; Buoro *et al.*, 2010, Bal *et al.*, 2011). Global warming might also affect the distribution of species within a stream (Daufresne *et al.*, 2007; Daufresne & Boet, 2007; Buisson *et al.*, 2008). At a biogeographical scale, modifications of the distribution range of several species are expected (Mohseni *et al.*, 2003; Pont *et al.*, 2005; Lassalle *et al.*, 2008; Tixier *et al.*, 2009; Lyons *et al.*, 2010). Key functions of ecosystems such as the architecture and dynamics of food webs could be altered too (Perkins *et al.*, 2010; Woodward *et al.*, 2010). Invasive species (Rahel & Olden, 2008; Litchman, 2010; Perkins *et al.*, 2010) could also be favored by warming and have great impacts on aquatic ecosystems.

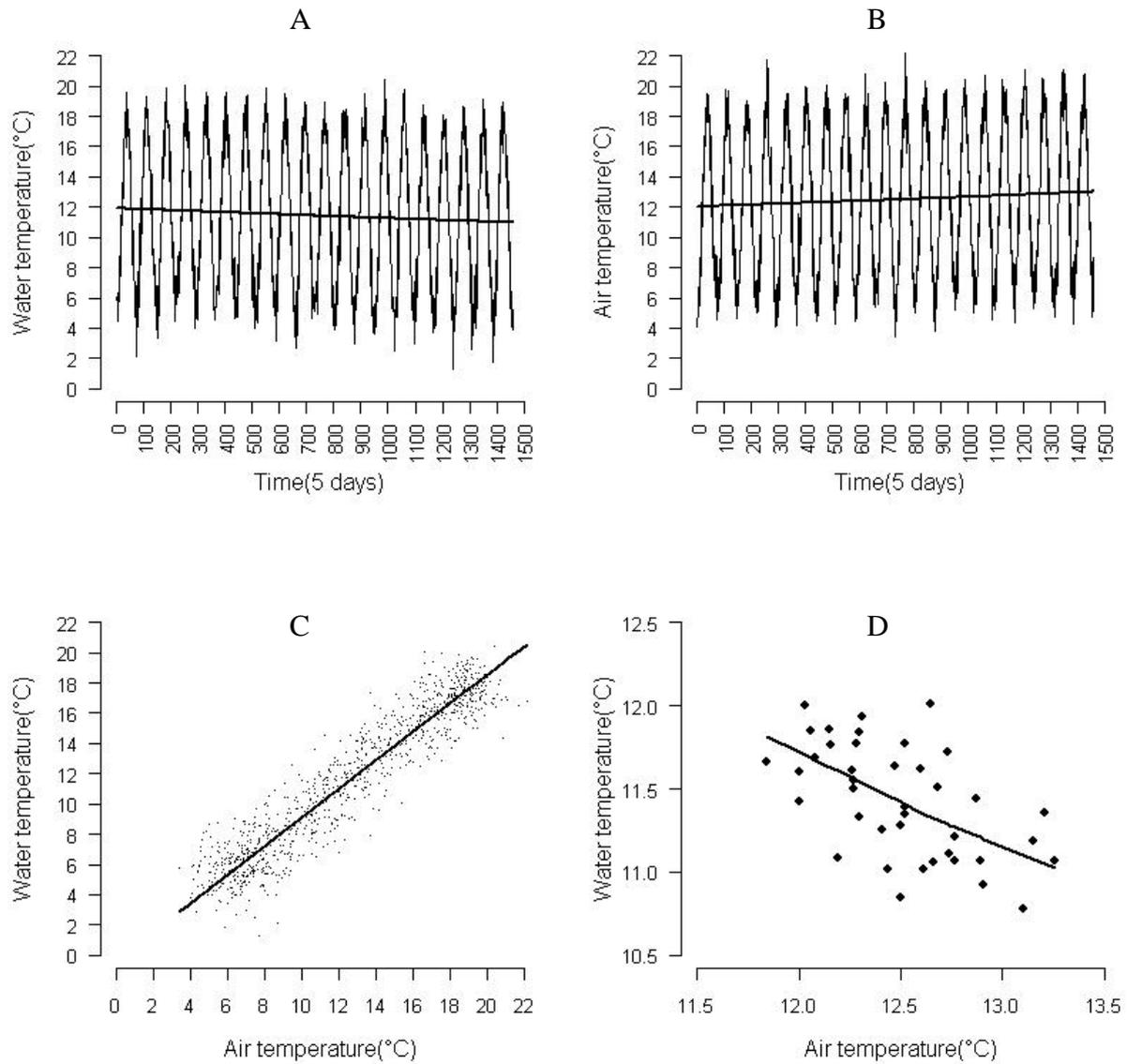
Long and continuous time series of water temperature are required to assess how the fluctuations of WT affect the functioning of aquatic ecosystems. However, WT are much more rarely monitored than AT and historical series of WT are often shorter than those of AT and more prone to missing data. Models to forecast the WT based on scenarios of climate change are a prerequisite to evaluate the impact of future global warming. However, models for climate change do not provide WT as classical outputs. Providing tools to reconstruct and forecast series of water temperature based on predictors, such as AT or WF, for which historical series and predictions are available, (Morin *et al.*, 1994; Webb *et al.*, 2003; Cragg-Hine *et al.*, 2006) is a key methodological issue.



Both mechanistic and statistical modeling approaches have been developed to predict WT (Caissie, 2006). Mechanistic models are based on energy budgets. They require different site-specific data that are costly to gather, such as meteorological factors, topography and streambed information (Sinokrot & Stefan, 1993; Webb & Zhang, 2004; Caissie *et al.*, 2007; Marce & Armengol, 2008). They are data-demanding approaches, relevant to provide fine scale estimates of the WT but are hardly used to predict future temperature on wider geographical and temporal scales.

Statistical models appear as more robust approaches as they essentially require AT and sometimes WF data to predict stream WT. They have become more and more popular in the field of water resources and aquatic habitat management (Caissie, 2006; Benyahya *et al.* 2007a) and times series models have been proposed. These methods rely on statistical modeling of WT random variations as a function of AT random variations after having filtered the long term trends in both series of AT and WT (Kothandaraman, 1971; Caissie *et al.*, 1998; Caissie, 2006; Webb *et al.*, 2008). These methods perform well to fill gaps in past series of WT when a continuous series of AT is available, but are inadequate to forecast WT over a longer period of time. Periodic autoregressive models have been proposed (Benyahya *et al.*, 2007b) but they suffer from a lack of parsimony. Non parametric models based on k-nearest neighbors methods and artificial neural networks (Chenard & Caissie, 2008) have also been developed but are not appropriate for deriving predictions outside the range of temperature represented in the historical series used for model fitting (Benyahya *et al.*, 2007a).

Within this range of methods, simple linear regression models between AT and WT have been one of the most used approach to infer series of WT from data series of AT (Stefan & Preudhomme, 1993; Pilgrim *et al.*, 1998; Ahmadi-Nedushan *et al.*, 2007; Pedersen & Sand-Jensen, 2007; Monk & Curry, 2009). Surprisingly, the main caveats of such methods have received little attention in the literature. Both AT and WT signals show seasonal fluctuations. The amplitude of seasonal variations could be high, about 15 degrees or more in temperate climates. The synchrony between the two signals during seasonal fluctuations will thus result in strong positive correlations between pairwise records of WT and AT when these measures are considered over short time steps (e.g. one day) relative to the duration of the seasonal signals (e.g. one year). Such a positive correlation induced by seasonality could however hide joint patterns of evolution of AT and WT over longer time scales, such as trends or fluctuations with periodicity larger than seasonality (Kothandaraman, 1971 ; Caissie *et al.*,



**Fig. 1. Linear regressions between pairwise records of air temperatures and water temperatures at small time scale (average over 5 days ; panel C) and long time scale (average over 6 months; panel D).**

1998; Pilgrim *et al.*, 1998; Erickson & Stefan, 2000). Relying on this positive correlation without any deeper examination of the signals could then lead to biased predictions of WT from AT or to the underestimation of the uncertainty when forecasting WT from AT.

To avoid these pitfalls, predictive models for WT based on predictors should first seek to capture the signals in the WT time series and in the time series of predictors such as AT or WF at different periodicity, from seasonality to longer periods. This would allow to separate out the correlation due to signals at different periodicity and to provide more accurate predictions of the WT.

The aim of this paper is to develop a statistical approach to forecast WT from AT and WF time series, that allows to separate out the correlations due to seasonality to the one due to longer term fluctuations or trends. The model is developed in the Bayesian framework and provides a fair appraisal of the uncertainty around forecasting (Gelman *et al.*, 2004). The approach was first applied to a simulated example built for illustration purpose, and to series of AT, WF and WT from three French coastal streams of contrasting size and biogeographical conditions. A comparison with the simple LR approach at a small time scale was also carried out.

## **MATERIAL & METHODS**

### **Modeling and forecasting WT**

#### Limits of simple regression models: a motivating example

To illustrate the potential caveats of simple regression models between WT and AT, we simulated symptomatic time series of WT and AT exhibiting characteristic seasonal fluctuations and weak but opposite time trends (Fig. 1). The time series of WT was simulated using a sine signal with an annual periodicity and an amplitude of 13°C plus a negative trend in the annual mean of -0.5°C in 20 years starting from an original mean of 12°C. The time series of AT was simulated with the same periodicity and the same amplitude but with an increasing trend of +0.5°C in 20 years. Both AT and WT time series were simulated with noise about both global trends and sine signal (Fig. 1). Because the seasonal fluctuations are synchronous and with a much higher amplitude (13°C) than the change in annual means, the pairwise correlation between AT and WT considered at a short time step (5 days in this example) is positive ( $r=0.89$ ,  $p\text{-value}<0.001$ ) due to the domination of the seasonal signals

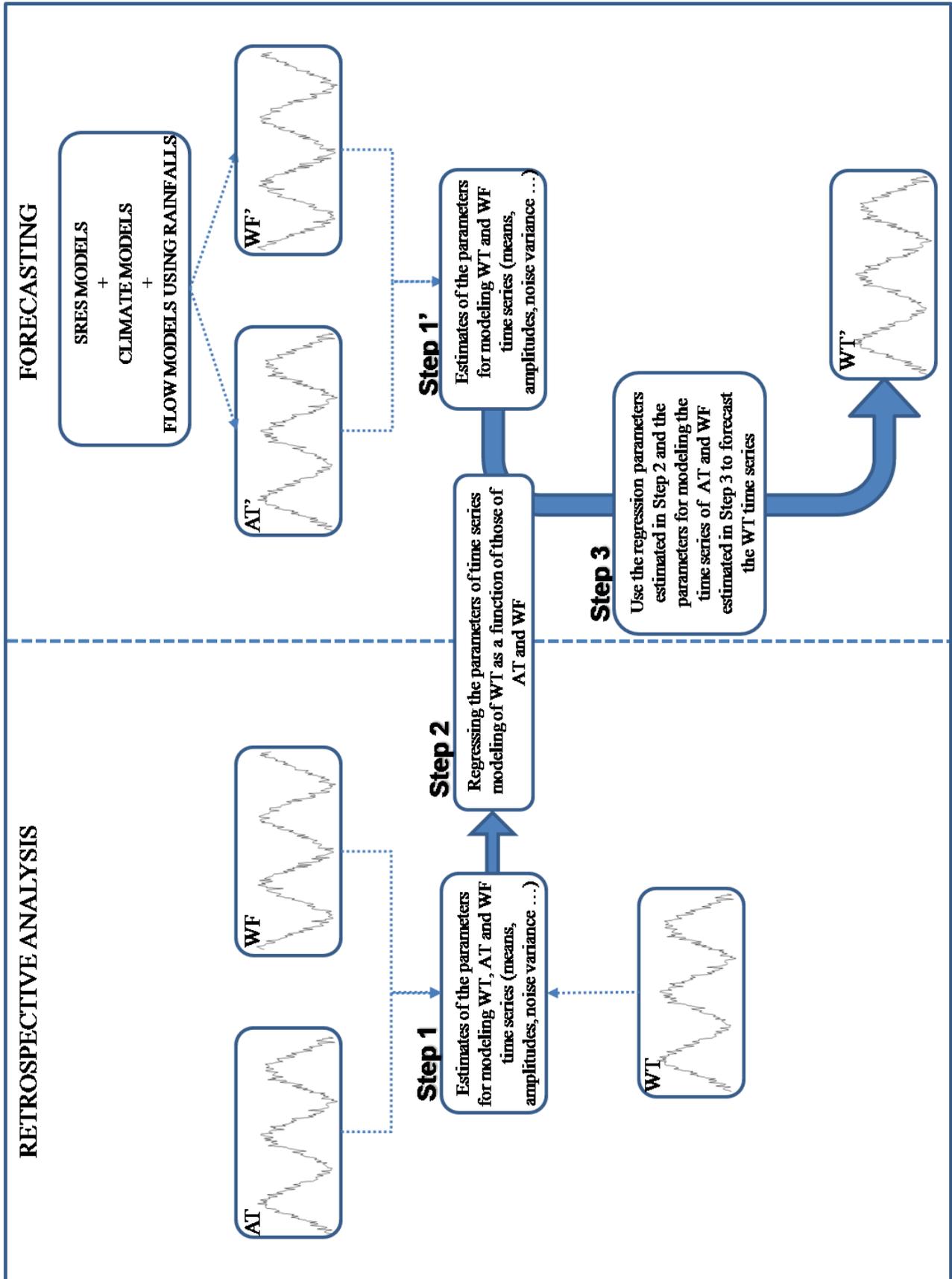


Fig. 2. Flow chart of the modelling approach  $M_1$ .

that masks the negative correlation (weaker but still significant;  $r=-0.57$ ,  $p\text{-value}<0.001$ ) between the mean temperatures calculated over 6 months periods. Forecasting the WT based only on the simple LR between AT and WT will hence result in ignoring the long term decreasing trend in AT and even worse would predict an increasing trend.

This simulated example illustrates that relying only on the strength of the short term correlation to forecast WT is a simple and appealing approach because of the strong positive statistical correlation due to the synchrony in seasonal fluctuations. But it could be inappropriate as it may lead to erroneous conclusions regarding the long term evolution of WT. By contrast, correlations calculated at a larger time scale will only point out the relations between signals with longer periodicity. But none of the approach allows to simultaneously capturing both seasonality and longer time trends. Moreover, simple regressions between AT and WT do not account for the influences of other covariates such as the WF. A more consistent statistical approach would consist in accounting for both seasonality and long term trends in climatic time series, and for the potential effect of WF as a covariate.

#### A model to separate out seasonality from longer time trends

The approach (referred to as Model  $M_I$  in the following) has three steps (Fig. 2) : i) decomposition of climatic time series (AT, WT and WF) into a long term signal and seasonal fluctuations; ii) characterization of the relationships between the parameters controlling the shape of the WT time series and those controlling the shape of the AT and stream WF series; iii) use of these relationships to forecast time series of WT given time series of AT and WF.

##### *Step 1: Time series model for climatic data*

Let us denote  $X_{y,t}$  the time series for a variable that could indifferently represent AT, WT and (log-transformed) WF, with index  $t$  standing for a short time step (say the day or the week for instance) within a longer period  $y$  (year for instance). The following generic model based on a sine function (Kothandaraman, 1971) was used to model and decompose time series  $X_{y,t}$ :

$$(1) \quad X_{y,t} = \alpha_y + \beta_y \times \sin\left(\frac{2\pi}{N}(t + t_0)\right) + \varepsilon_{y,t} \quad \text{with} \quad \varepsilon_{y,t} \stackrel{iid}{\sim} N(0, \sigma_y^2)$$

where  $\alpha_y$  and  $\beta_y$  are the mean and the amplitude on the time window  $y$  respectively,  $N$  is the number of time steps  $t$  in the period  $y$  and  $t_0$  sets the position of the sine signal on the time line.

Model	Parameter	Prior
$M_0$	$\delta$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\rho$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\tau_{WT}^2$	$\sim Gamma(E = 1, C.V. = 10)$
$M_1$	$\alpha_1$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\beta_1$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\sigma_\beta^2$	$\sim Gamma(E = 1, C.V. = 10)$
	$\Omega_1$	$\sim Gamma(E = 1, C.V. = 10)$
	$\Omega_2$	$\sim Gamma(E = 1, C.V. = 10)$
	$t_0$	$\sim Uniform([-36, 0])$
	$\theta_0$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\theta_1$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\theta_2$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\theta_{0'}$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\theta_{1'}$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$
	$\theta_{2'}$	$\sim Normal(E = 0, S.D. = 10)$

**Table I. Prior distributions assigned on parameters in modelling approaches  $M_0$  and  $M_1$ . E, S.D. and CV. mean respectively Esperance, Standard Deviation and Coefficient of Variations**

Equation 1 was parameterized using a 6 months long-term window (indices  $y$  in eq. 1). As the WT and WT times series used as case studies (see after) did not exhibited any hysteresis phenomenon, half a year was the shortest homogeneous time period that could be used to perform such a decomposition.

To simplify the approach, the random variation  $\varepsilon_{y,t}$  was modeled as independent from the random variations in the AT and WF. However, our approach could be made more complex in order to account for their correlations. To improve computational performance and to reduce the autocorrelation in the times series of random noise, a five-day interval was used as the short time step (index  $t$  in eq. 1).

Hierarchical prior structures (Gelman *et al.*, 2004) were set to specify the structure of dependencies of the parameters  $\alpha_y$ ,  $\beta_y$  and the variances  $\sigma_y$  in eq. 1. The hierarchical structures set for AT and WF were different than the one set for WT. Indeed, both series of AT and WF were first analyzed independently from the WT. By contrast, the parameters of the WT time series were modeled as a priori dependent upon the parameters of the AT and WT time series (see in the step 2 thereafter). For AT and WF, autoregressive models were set on the means  $\alpha_y$  and amplitude  $\beta_y$  to capture their rather smooth evolution:

$$(2) \quad \alpha_y \sim N(\alpha_{y-1}, \sigma_\alpha^2) \text{ except } \alpha_1 \text{ with a specific prior}$$

$$(3) \quad \beta_y \sim N(\beta_{y-1}, \sigma_\beta^2) \text{ except } \beta_1 \text{ with a specific prior}$$

An exchangeable hierarchical structure was set on the variance ( $\sigma_y^2$ ) for both AT and WF:

$$(4) \quad 1/\sigma_y^2 \sim d\text{gamma}(\Omega_1, \Omega_2)$$

The hierarchical structures allow for a transfer of information from data rich sequences of six months (i.e. periods with no missing data) to data poor periods (i.e. periods with many missing data) but without imposing a priori any oriented patterns of evolution. This allows for the reconstruction of missing data in WT, AT and WF time series without using any external covariates.

The priors specified for the unknown parameters are all minimally informative and are summarized in Table I.



*Step 2: modeling the signal of WT as a function of AT and WF*

In the second step, the parameters  $(\alpha_y, \beta_y)$  describing the shape of the sine function for the WT (denoting the mean and the amplitude respectively) were modeled as linear functions of those describing the shape of the sine function for the predictors AT and WF. The minimum  $\kappa_y = \alpha_y - 0.5 \times \beta_y$  and the maximum  $\lambda_y = \alpha_y + 0.5 \times \beta_y$  are easily defined from  $(\alpha_y, \beta_y)$ . The sine signal can be parameterized by any combination of 2 parameters chosen in  $(\alpha_y, \beta_y, \kappa_y, \lambda_y)$ . In this study the sine signal of the WT was parameterized in terms of the amplitude  $\beta_y^{WT}$  and the minimum  $\kappa_y^{WT}$ . The amplitude  $\beta_y^{WT}$  was defined as a linear function of the amplitude in AT and the mean in WF. The minimum  $\kappa_y^{WT}$  was defined as a linear function of the minimum in AT and maximum in WF:

$$(5a) \quad \beta_y^{WT} \sim N(\mu_{\beta_y^{WT}}, \sigma_{\beta_y^{WT}}^2) \quad \text{with} \quad \mu_{\beta_y^{WT}} = \theta_0 + \theta_1 \cdot \beta_y^{AT} + \theta_2 \cdot \alpha_y^{WF}$$

$$(5b) \quad \kappa_y^{WT} \sim N(\mu_{\kappa_y^{WT}}, \sigma_{\kappa_y^{WT}}^2) \quad \text{with} \quad \mu_{\kappa_y^{WT}} = \theta_0' + \theta_1' \cdot \kappa_y^{AT} + \theta_2' \cdot \lambda_y^{WF}$$

None informative prior distributions were set for the parameters in eq. 5a,b (Table I).

Whilst the principles of the methodology underlying relationships 5a,b is general, their parametric form is specific to our case study. It was tailored to the analysis of the time series of WT for the three French coastal streams. Indeed, preliminary analyses (not presented) have shown that the best compromise between the complexity of the relationships and the quantity of deviance explained was obtained through this set of simple linear regressions. In addition, the relationships 5a,b are a priori interpretable in terms of environmental process. Parameters  $(\theta_1, \theta_2)$  should be positive. The amplitudes of WT and AT fluctuations are negative.  $\beta_y^{WT}$  is expected to be positively correlated with the amplitude of AT ( $\beta_y^{AT}$ ). A high average water flow is also expected to decrease the seasonal variations of WT. Indeed, higher average WF generally corresponds to rather warm water temperatures in winter and cool temperature in summer.  $(\theta_1', \theta_2')$  are expected to be positive too. The warmer the AT the warmer the WT. Minimum WT ( $\kappa_y^{WT}$ ) occurs in winter and higher maximum WF in winter are generally correlated with high WT, as high flows in winter are correlated with rather wet and mild winter conditions.



The analysis of historical series of WT, AT and WF hence provide posterior distributions of the parameters  $\theta = (\theta_0, \theta_1, \theta_2, \theta'_0, \theta'_1, \theta'_2, \sigma_{\lambda^{WT}}^2, \sigma_{\kappa^{WT}}^2)$  and of the variance of random variations around the sine signal of WT in eq. 1. The joint posterior distribution of these parameters was used to forecast WT in the third step.

*Step 3: Forecasting WT from time series of AT and WF*

Let us denote  $AT'$  and  $WF'$  some series of AT or WF from which we want to forecast the water temperature  $WT'$  (such series can be either historical observed series, or scenarios issued from climatic models).  $AT'$  and  $WF'$  are first decomposed following the model described at eq. 1 to get estimates of parameters  $(\kappa_y^{AT}, \beta_y^{AT}, \alpha_y^{WF}, \lambda_y^{WF})$  characterizing the series  $AT'$  and  $WF'$ . The relationships 5a,b combined with the regression parameters  $\theta = (\theta_0, \theta_1, \theta_2, \theta'_0, \theta'_1, \theta'_2, \sigma_{\lambda^{WT}}^2, \sigma_{\kappa^{WT}}^2)$  are then used to forecast the series of the two parameters  $(\beta_y^{WT}, \kappa_y^{WT})$  that characterize the forecasted sine signal of  $WT'$ . Combined with an estimate of the variance of the noise around the sine signal of  $WT'$ , the whole  $WT'$  series can be forecasted from eq. 1 conditionally upon all the information conveyed by the historical series of WT, AT and WF and upon  $AT'$  and  $WF'$  series. In a Bayesian framework, this is done through the posterior predictive distribution (Gelman *et al.*, 2004) of the forecasted time series  $WT'$  that integrates the uncertainty around all model parameters (from their posterior distribution) and the uncertainty due to random residual variations.

A simple linear regression model

For comparison, the simple linear regression model between WT and AT (referred to as  $M_\theta$ ) was also implemented and fitted in a Bayesian framework. In this simpler approach, a linear regression between pairwise historical records (averaged over 5 days) of WT and AT was built:

$$(6) \quad WT_{y,t} = \delta + \rho \times AT_{y,t} + \omega_{y,t} \quad \text{with} \quad \omega_{y,t} \stackrel{iid}{\sim} N(0, \tau_{WT}^2)$$

The posterior distributions of the parameters  $(\delta, \rho, \tau_{WT})$  and the air temperature series  $AT'$  were then used to provide posterior predictive distribution of the forecasted time series of WT. Non informative prior distributions were set on the parameters in eq. 6 (Table I).



### **Posterior checking, model comparison and cross validation**

#### Posterior checking

The omnibus  $\chi^2$  discrepancy was used as a summary measure to assess a posteriori the consistency between models and the data (Gelman *et al.* 2004). For each model, the  $\chi^2$  statistic was calculated as:

$$(7) \quad \chi^2(WT, \theta) = \sum_y \sum_t \frac{(WT_{y,t} - E(WT_{y,t} | \theta))^2}{Var(WT_{y,t} | \theta)}$$

where  $E(WT_{y,t} | \theta)$  and  $Var(WT_{y,t} | \theta)$  are respectively the expected mean and variance of the WT conditionally upon the parameters  $\theta$ . For each set of parameters  $\psi$  drawn in their joint posterior distribution, the realized discrepancies  $\chi^2(WT^{obs} | \theta)$  computed with the observed values of WT was compared with the predicted discrepancies  $\chi^2(WT^{rep} | \theta)$  computed with posterior predictive replicates of WT. Replicated data should look similar to observed ones and  $\chi^2(WT^{rep} | \theta)$  should not be too different from  $\chi^2(WT^{obs} | \theta)$ . The Bayesian p-value was calculated as the probability that  $\chi^2(WT^{rep} | \theta) > \chi^2(WT^{obs} | \theta)$  estimated over the posterior sample of  $\theta$ . A p-value reasonably near 0.5 indicates consistency between the model and the data, whereas very high (near 0.95) or very low (near 0.05) p-value provide serious warning. The p-values associated with models  $M_0$  and  $M_1$  were compared.

#### Quality of fit

The Deviance Information Criterion (DIC; Spiegelhalter *et al.*, 2002) was used to compare models  $M_0$  and  $M_1$ . DIC is a measure of complexity and fit designed to compare hierarchical models of arbitrary structure. Its rationale and interpretation are analogous to the frequentist Akaike Information Criterion. It combines a measure of the goodness of fit penalized by a measure of the model complexity. The smaller the DIC the more favored is a model.

#### Cross validation analysis

The predictive performances of models  $M_0$  and  $M_1$  were compared through cross-validation analyses. For each time series, the cross-validation consisted in using the first two thirds of the available time series to fit the model, and then to compare the last third of the time series

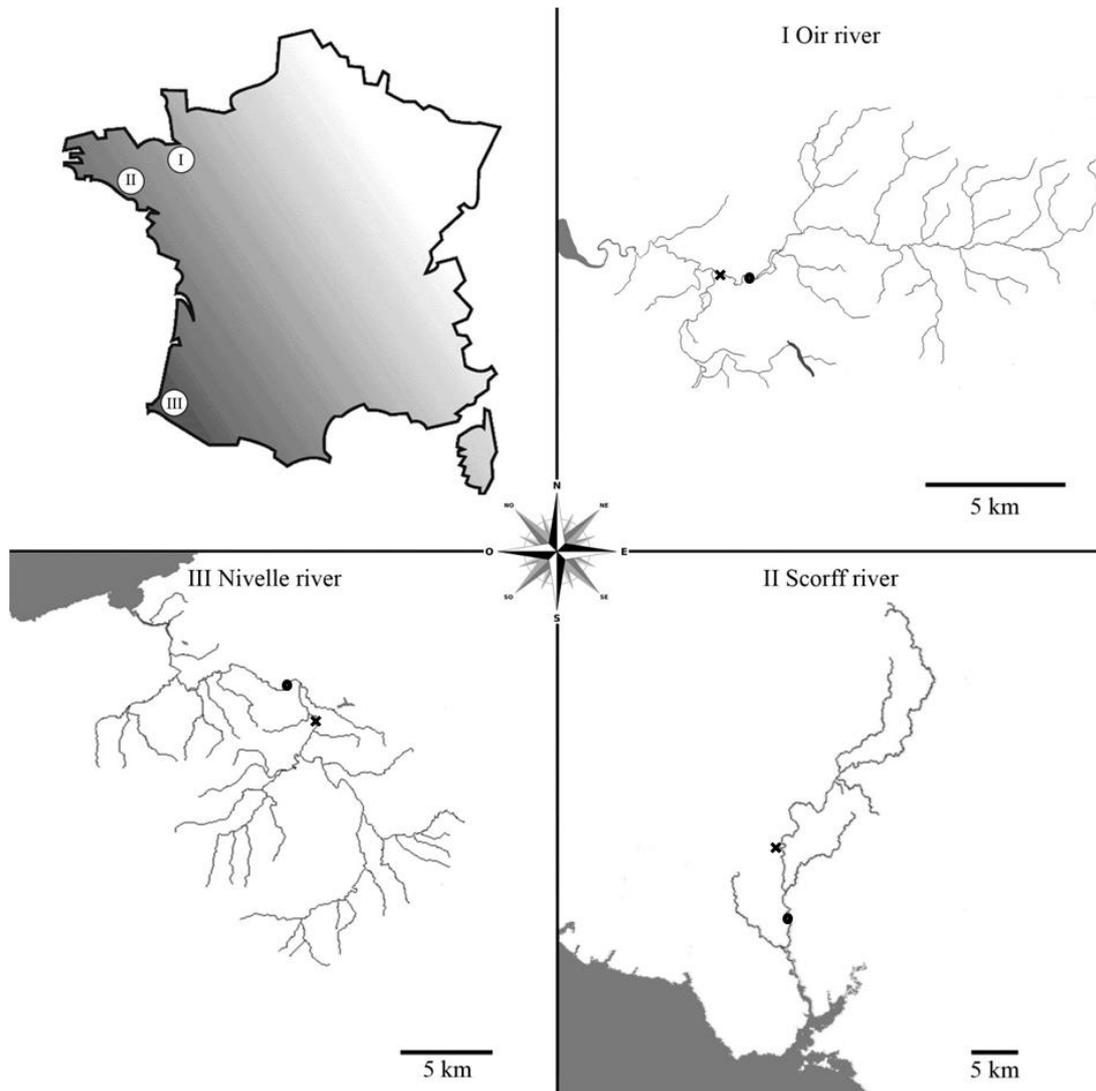


Fig. 3. Watersheds of the three rivers used as case study. x: flow station; • : water temperature measurement stations.

River	Climatic parameter	Period	Mean	Missing data
<b>Nivelle</b>	Water temperature	1984-2007	13.88°C	2.00%
	Air temperature	1984-2007	14.14°C	0.34%
	Flow	1984-2007	4.39 m <sup>3</sup> .s <sup>-1</sup>	0.68%
<b>Oir</b>	Water temperature	1986-2007	11.88°C	9.53%
	Air temperature	1986-2007	11.24°C	8.03%
	Flow	1986-2007	0.99 m <sup>3</sup> .s <sup>-1</sup>	17.75%
<b>Scorff</b>	Water temperature	1995-2007	12.88°C	26.98%
	Air temperature	1995-2007	12.39°C	0.63%
	Flow	1995-2007	4.95 m <sup>3</sup> .s <sup>-1</sup>	1.05%

Table II. Summary of available data set on ERO SMC.

of WT to the prediction based on what was learned from the first two third of data. The root mean square error (RMSE ; combines measures of bias and variance) was used to quantify the differences between observed and predicted WT (Janssen & Heuberger, 1993; Caissie *et al.*, 2001; Ahmadi-Nedushan *et al.*, 2007; Benyahya *et al.*, 2007b).

### **Application**

The approach was applied to the simulated time series of AT and WT of the motivating example and to the time series of WT, At and WF in three coastal streams (Fig. 3) of the French Environmental Research Observatory for Small Coastal Streams (ERO SCT); the Oir River (Rivot *et al.*, 2004; Bagliniere *et al.*, 2005), the Scorff River (Bagliniere & Maise, 2002; Buoro *et al.*, 2010) and the Nivelles River (Dumas *et al.*, 2007). These streams benefit of long term monitoring of environmental parameters and fish populations. These data are summarized in Tab. II and Fig. 4.

#### **Oir River**

The Oir River system is located in Normandy (48°38'N, 3°37'W). It is 19.5 km long and flows into the estuarine part of the Sélune River, i.e. 8 km from the Bay du Mont Saint Michel. Its source is located 225m above sea level, and it drains an area of 87 km<sup>2</sup> with geological substrate predominantly composed of schist and granite. Land use is made up of farming, woods, urban area and wetlands that represent 82%, 10%, 6% and 2% of the river catchment respectively. The climate is oceanic with relatively high precipitations (1000 mm annually). WT were measured (Tidbit temperature data loggers,  $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$ ) daily at Cerisel station (Fig. 3) by the National Institute of the Agronomic Research (INRA). Daily AT were obtained from the meteorological station of Saint-Hilaire-du-Harcouët, located 14 km Est of the water temperature station. The WF of the Oir River was measured just upstream the confluence with the Sélune River. The data were available for 22 years from 1986 to 2007 with 11.8% missing data over this period on average over the three series.

#### **Scorff River**

The Scorff River is located in Brittany (47°50'N, 3°24' W). It is 75 km long including 15 km of estuary with a catchment area of 480 km<sup>2</sup>. It flows into the Atlantic Ocean (Fig. 3). The geological substratum is made of granite (80%) and schist (20%). The maximum altitude above sea level is 270 m. The region has a mild oceanic climate, with a mean annual rainfall

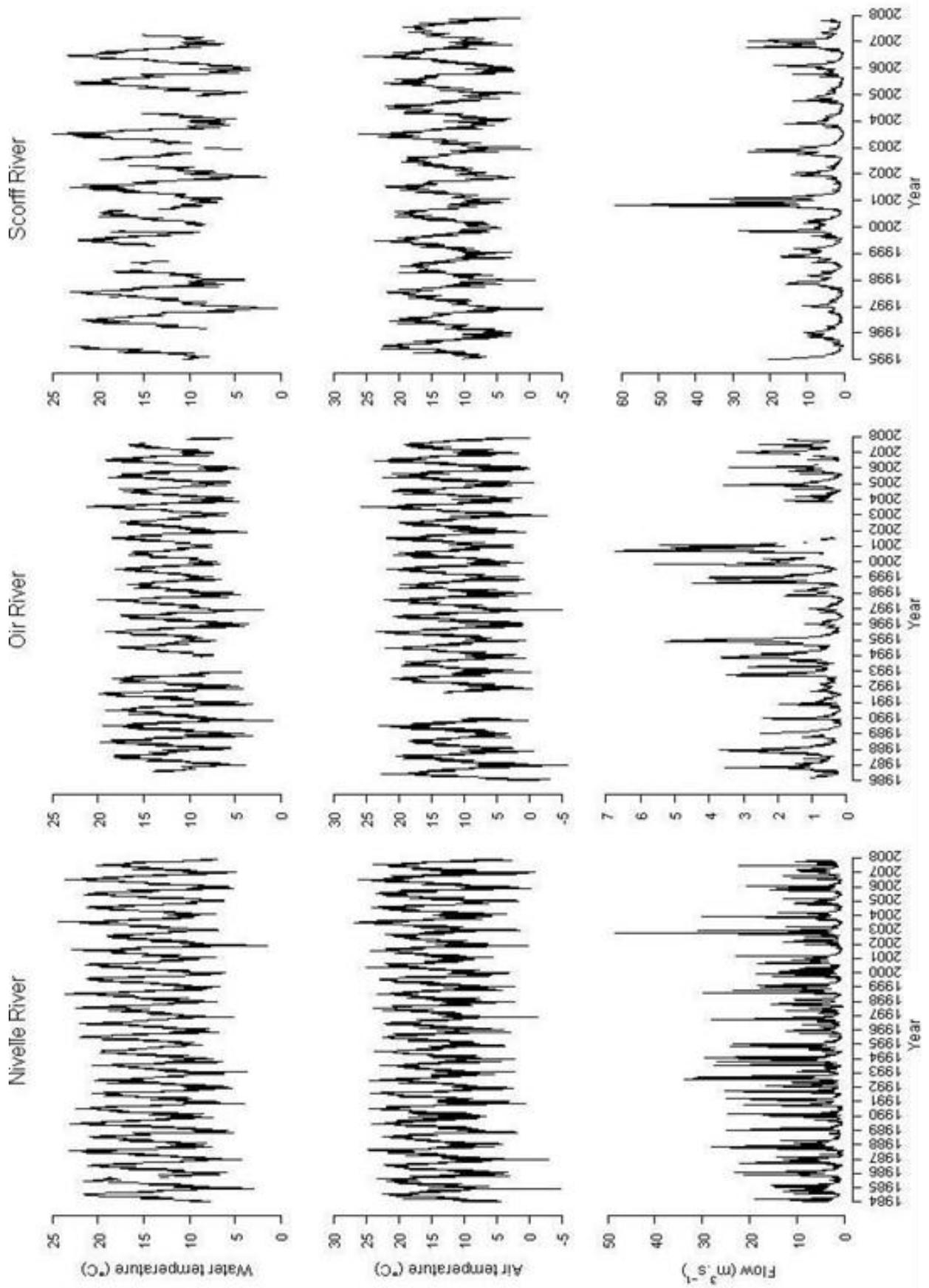


Fig. 4. Time series of the available data on the three rivers used as case studies.

of about 1000 mm. Agriculture covers 60% of the basin, and most of the remaining area is forested (30%) (Montreuil & Merot, 2006). WT was measured (Tidbit temperature data loggers,  $\pm 0.2^\circ\text{C}$ ) daily at the Moulin des Princes station (Fig. 3) by INRA. Daily AT and rain falls were obtained from the Lorient (Lan Bihoué) airport meteorological station located 9 km south of the WT station. The data were available for 13 years from 1995 to 2007 with 9.6% missing data over this period on average over the three series.

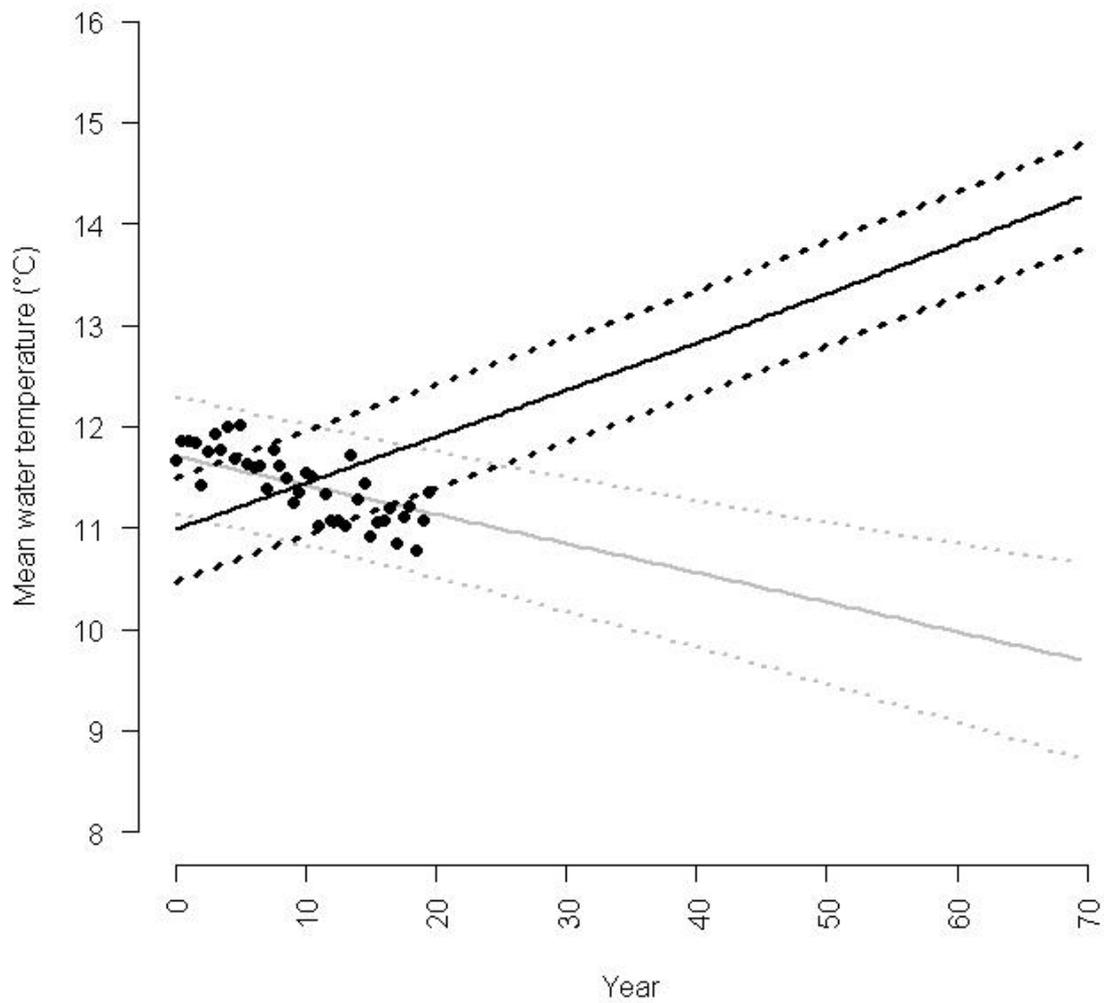
### Nivelle River

The Nivelle River is located in the south west of France ( $48^\circ 51'$  N,  $2^\circ 19'$  W). Its drainage area is 238 km<sup>2</sup> and its length is 38 km. Its source is located in Spain at an altitude of 600m and it flows into the Bay of Biscay at Saint Jean de Luz. The geological substratum is mainly made of schist and sandstone and land use is predominantly extensive agriculture. The region has a mild but wet oceanic climate with a mean annual precipitation of about 1700 mm at Saint Pée sur Nivelle (Dumas and Haury, 1995). WT was measured daily at Ibarron (Fig. 3) by INRA using successively Jules Richard ( $\pm 0.4^\circ\text{C}$ ), Minilog Vemco ( $\pm 0.3^\circ\text{C}$ ) and Tidbit ( $\pm 0.2^\circ\text{C}$ ) temperature data loggers. Daily AT were obtained from the Biarritz airport meteorological station located 13 km north of the WT station. WF was measured at the confluence with its main tributary, the Lurgorrieta. The data were available for 24 years from 1984 to 2007 with 1% missing data over this period on average over the three series.

### Forecasting scenarios

For the motivating example, the time series of AT used to forecast the WT was simply the prolongation of the simulated time series of AT with the increasing linear trend during 50 additional years. The model presented in eqs. 1-5 for the modeling approach  $M_1$  was used but with AT as a single predictor.

Scenarios considered for the application to three French coastal streams consisted in simulated series of AT and WF over 50 years. The series of AT was simulated with a linear increment in the annual mean resulting in a warming of  $+3.2^\circ\text{C}$  at the end of the 50 years (corresponding to the maximum air temperature increments supported by IPCC 2007). To allow for comparisons between the outputs of both modeling approaches  $M_0$  and  $M_1$ , the time series of WF used for forecasting were simulated with constant mean and amplitude set at the average of the last 10 years.



**Fig. 5.** Evolution of temperatures predicted by the modeling approaches  $M_0$  (black) and  $M_1$  (grey) in case of the motivating example. Posterior means (full line) and 95% Bayesian credibility intervals (dotted lines).

### **Bayesian computation**

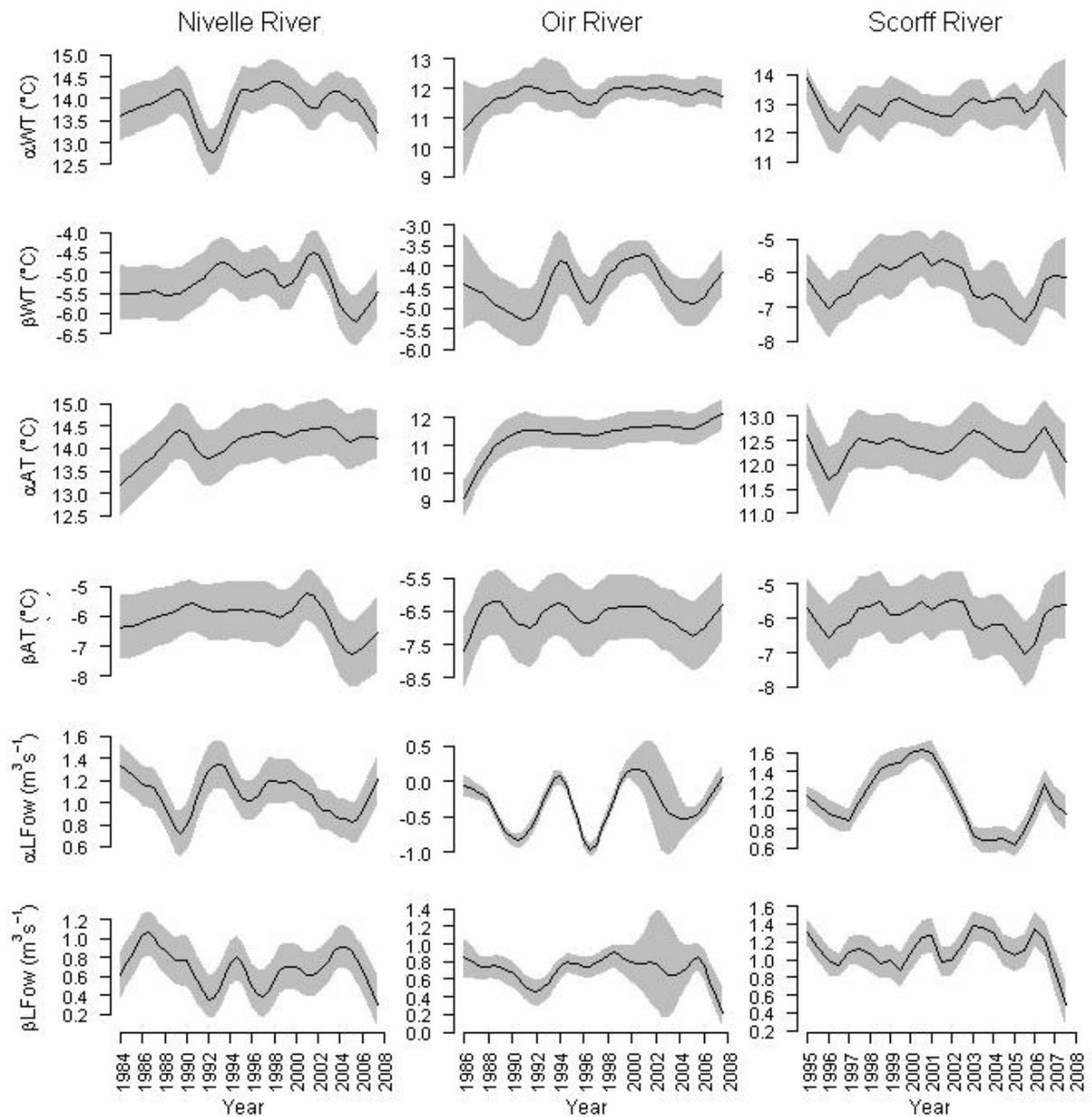
Bayesian fitting and forecasting were realized using Markov Chain Monte Carlo algorithms. The joint posterior distribution of all unknowns was derived by means of MCMC sampling through the OpenBUGS software (Lunn *et al.*, 2009). Three parallel MCMC chains were run, and 50 000 iterations for each chain were retained after an initial burn-in of 10 000 iterations. Convergence of MCMC sampling was assessed by means of the Brooks-Gelman-Rubin diagnostic (Brooks & Gelman, 1998).

## **RESULTS**

Results are organized as follows. First, the Bayesian forecasting of the water temperature based on the simulated motivating example are presented. Then, results derived from the Bayesian analysis of the time series of our three French coastal streams are presented. Some key features of the modeling approach based on time series modeling  $M_I$  are presented, but results of the simple linear modeling approach  $M_0$  are not detailed. Rather, we point out the comparison between the two approaches through model comparison criteria, internal consistency and predictive performance and forecasting.

### **Simulated motivating example: forecasting WT from time series of AT**

Figure 5 highlighted that whilst the scenarios of AT used for forecasting are the same in both cases, the two modeling approaches  $M_0$  and  $M_I$  led to radically different forecasts of WT. Forecasting from  $M_0$  is based on the positive correlation between AT and WT due to synchronous seasonal fluctuations, and logically led to forecast increasing WT from a scenario of increasing AT. By contrast,  $M_I$  allowed for capturing the opposite linear trends in AT and WT and hence produced totally different forecasts with decreasing trend in WT more consistent with the observed patterns in the historical time series. Moreover, the 95% credibility envelope around the forecasts produced by  $M_I$  is wider than the one produced by  $M_0$ .



**Fig. 6. Posterior distributions of the means ( $\alpha$ ) and amplitudes ( $\beta$ ) characterizing the times series of water temperature, air temperature and water flow on the three rivers. Solid line: posterior medians; shaded area: 95% posterior interval.**

### **Application to the three French coastal streams**

#### Estimates of the means and amplitudes of the AT, WF and WT time series

Posterior distributions of the means ( $\alpha$ 's) and amplitudes ( $\beta$ 's) (both calculated over periods of 6 months) are presented at Fig. 6. Uncertainty around estimates was rather low and increased for periods with high proportion of missing data (see for instance the period 2001-2004 for WF on the Oir River). Overall, the means and amplitudes fluctuated, but no clear trend emerged. A slight increasing trend of the means for AT was observed on the Oir and Nivelle rivers.

Overall mean WT increased from North (Oir R.) to South (Nivelle R.). Amplitudes of AT were closed to 6.5 °C for all regions while the amplitude of WT seemed to vary with length and catchment area of rivers (Scorff River > Nivelle River > Oir River).

High and constant WF seemed to lead to cold stream WT. For instance, for the Nivelle River, years 1992, 1993, 1994, 2006 and 2007 presented particularly low WT that did not match with periods with particularly low AT, but were rather associated with periods with high mean and small amplitudes in WF levels.

#### Regression parameters between WT and AT and WF

Figure 7 showed the posterior distributions of the regression parameters linking the characteristics of the WT sine signal to those of the AT and WF signals. For each river, a considerable updating of prior distributions was obtained. Apart from the intercept parameter  $\theta'_0$ , all the parameters were significantly positive, as expected. Uncertainty around parameters estimates was greater for the Scorff River for which the data set is shorter (13 years) than for the Nivelle and the Oir River (24 and 22 years respectively).

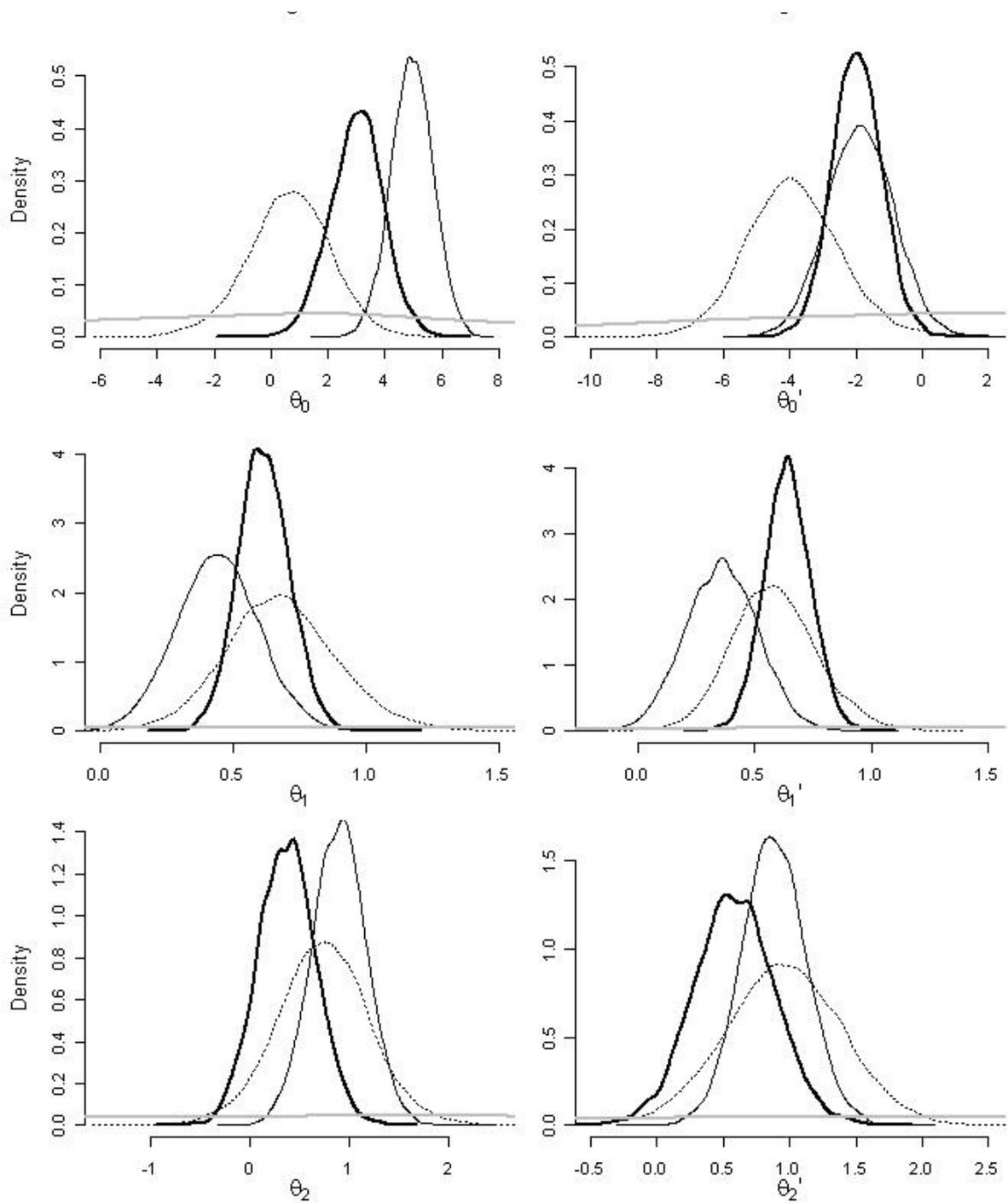
#### Posterior checking, model comparison and cross validation

The  $\chi^2$ -discrepancies and the associated p-values for both models  $M_0$  and  $M_1$  did not reveal inconsistency between the two models and the data from the three rivers. Indeed, the p-values were close to 0.5, except for model  $M_0$  on the Scorff River (p-value = 0.73).

Differences between the empirical means calculated over 6 months periods and the estimated means (parameters  $\alpha$ ) are shown in Figure 8 for the two models. A difference near 0 indicated a good fit to the data. For the three rivers, discrepancies between observed and fitted means were always smaller for model  $M_1$  than for model  $M_0$ , thus evidencing a better fit of  $M_1$ . It is worth noting that the simple regression approach  $M_0$  was not able to well capture the variability in the data for years 1991, 1992 and 1993 on the Nivelle River.

Regression for the minimum water temperature ( $\kappa_{WT}$ )

Regression for the amplitude of water temperature ( $\beta_{WT}$ )



**Fig. 7.** Posterior distributions of the parameters involved in the linear regression used to infer the time series of stream water temperatures based on times series of air temperature and water flow used as predictors. Solid black line: Oir river; Thick lines Nivelle River; Dotted lines: Scorff river. Grey line: priors.

The Deviance Information Criterion in Tab.III also clearly indicated a better fit of model  $M_1$  for the three rivers. The posterior mean deviance was much greater for model  $M_0$ , and this difference was never counterbalanced by the higher model complexity of model  $M_1$ . The high number of parameters estimated on the Oir River for model  $M_0$  (PD=39, Tab. III) compared to Scorff and Nivelle River (PD=3, Tab. III) was probably due to the higher frequency of missing data in both WT and AT (in the Bayesian framework, missing data are considered as unknown values to be estimated).

The RMSE (Tab. III) was used as a summary measure to quantify the predictive performances of both models  $M_0$  and  $M_1$ . It indicated better predictive performance for model  $M_1$  on the Nivelle and the Scorff rivers. For the Oir River, model  $M_0$  seemed to perform slightly better than model  $M_1$ . This is to be related to the high proportion of missing WF data on the validation set used for the Oir River, particularly for years 2001-2004 which represents near half of the forecasting period, together with missing data in AT and WT for fitting years 1990-1992 and 1994 respectively.

#### Forecasting WT from climatic scenarios

Both modeling approaches  $M_0$  and  $M_1$  were used to forecast the WT based on simulated scenarios of AT (sine signal with constant amplitude and increasing linear trend of +3.2°C in 50 years) and WF (sine signal with constant mean and amplitude; not used in  $M_0$ ).

By contrast with the motivating example for which models  $M_0$  and  $M_1$  led to opposite trends in forecasted WT (because inverse linear trends in historical series were simulated on purpose), both models  $M_0$  and  $M_1$  produced forecasted series of WT with increasing trends for the three coastal streams. The posterior predictive means of the forecasted WT were very similar for the Nivelle River, but at the end of the forecasting period, the mean WT forecasted by the model  $M_1$  was 0.5°C greater than the one produced by the model  $M_0$  for both the Scorff and the Oir River. The warming of stream WT at the end of the 50 years of forecasting was buffered by comparison to the warming of the AT as it was a least 1°C inferior to that of AT.

Figure 9 also pointed out that models  $M_0$  and  $M_1$  exhibited strong differences in the uncertainty of the forecasted WT. The greater performance in terms of quality of fit and predictive performance of model  $M_1$  were accompanied by a greater uncertainty in forecasted warming trends, at least two times greater than from model  $M_0$ . As a consequence, the probabilities that the forecasted WT overpass the average temperature observed in the last ten years of data was greater than 95 % after less than 20 years on the three rivers according to model  $M_0$  and after 45 years for the Nivelle River and more than 50 years for the Oir and the Scorff rivers with model  $M_1$ .

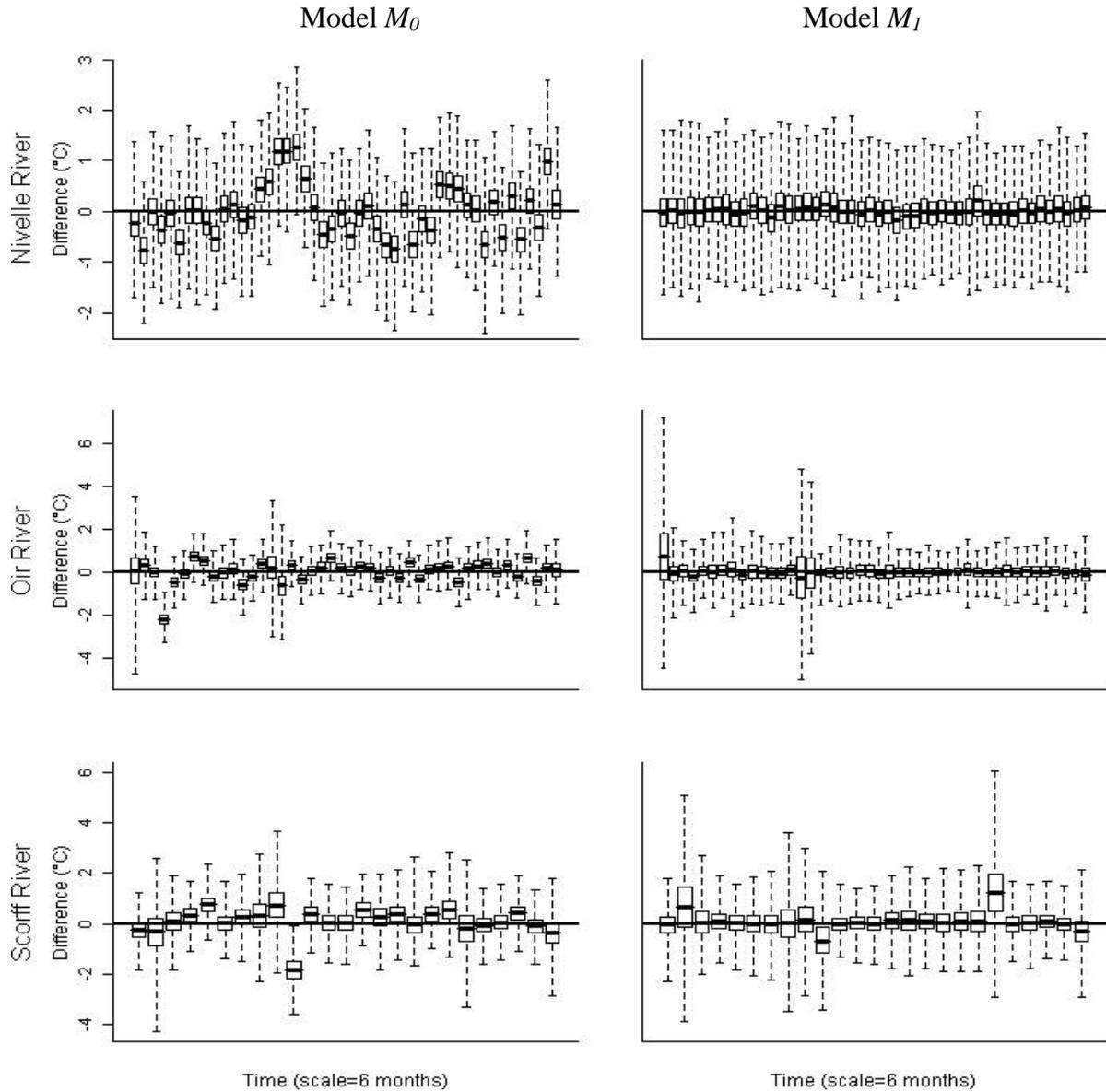
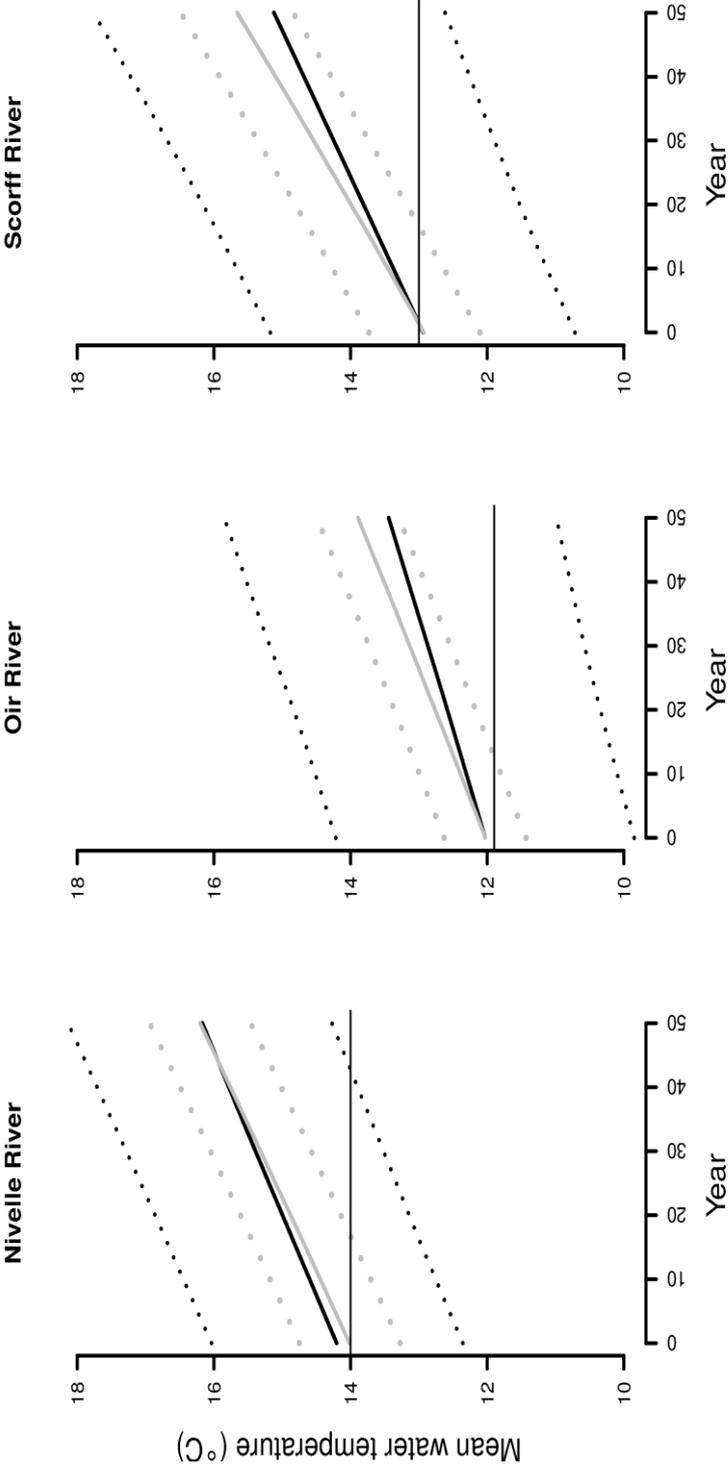


Fig. 8. Boxplots of the differences between observed and fitted means of water temperatures on the three Rivers with the modeling approaches  $M_0$  and  $M_1$ .

River	Model	$Dev(\theta)$	pd	DIC	P-value	RMSE
Nivelle	$M_0$	7636	3	7639	0.57	3.35
	$M_1$	6382	102	6484	0.45	2.9
Oir	$M_0$	5785	39	5824	0.55	2.99
	$M_1$	5050	102	5152	0.46	3.13
Scorff	$M_0$	3200	3	3203	0.73	8.47
	$M_1$	2753	51	2804	0.52	7.46

Table III. Model selection, posterior checking and predictive performance for the two modeling approaches applied to the 3 rivers.  $Dev(\theta)$ : posterior mean of the deviance; pd: measure of the model complexity (estimated number of free parameters); DIC: Deviance Information Criterion. P-value: p-value for the posterior checking test; RMSE: root mean square errors to quantify the predictive performance.



**Fig. 9.** Temperatures predicted by the modeling approaches  $M_1$  (black) and  $M_0$  (grey) on each of the three rivers over 50 years under a scenario of air temperature warming of 3.2°C. Posterior means (full line) and 95% Bayesian credibility intervals (dotted lines). Horizontal Black line: average water temperature observed on the last ten years.



## DISCUSSION

As recently reviewed by Caissie *et al.* (2006), Webb *et al.* (2008) and Ormerod (2009), the effect of climate warming on rivers temperature is no longer just speculations with observed warming up to 1°C per decade. Providing models to reconstruct and forecast series of WT based on several predictors such as AT or WF for which historical series and predictions are available from different scenarios of climate change is a prerequisite for better understanding how WT drives the functioning of ecosystems and to evaluate the effects of global warming.

In this paper, we developed a methodology based on Bayesian statistical time series modeling (TSM in the following) of WT, AT and WF through seasonal sine periodic signals and time varying means and amplitudes. The modeling approach was challenged with simple linear regression between WT and AT. Both methods were applied to a simulated example built for illustration purposes, and to long term series of AT, WF and WT for three coastal streams characterized by contrasting size and bio-geographical conditions.

The TSM approach (model  $M_1$ ) we propose has several advantages in comparison with the LR model (model  $M_0$ ). First, it can be used to reconstruct continuous times series of AT, WT and WF in the presence of missing data without requiring any additional predictor. The sine signal offers a structure to reconstruct short sequences of missing data within a year. The hierarchical model with auto-regressive structure on the means and amplitude of the sine signal helps to transfer information from data rich periods (with little missing data) to data poor periods (with more frequent missing data). The method proved particularly useful for reconstructing the continuous time series of WT in the three French coastal streams even when an important proportion of records was missing.

Second, our TSM approach decomposes the signals by distinguishing seasonal periodicity from longer time trends. Based on our simulated example, it was shown that using a simple regression model between AT and WT that ignore this temporal scale distinction may lead to drastically different conclusions. By contrast, thanks to its ability to separate out the correlation between AT and WT due to seasonality to the one due to long term trends, the methodology based on TSM allows for much more accurate predictions of the WT. When applied to the time series in the three coastal streams, the advantages of the TSM approach was not as marked as with the simulated example. The main reason is that no clear long time signals appeared in the series of AT, WT and WF once seasonal fluctuations are removed, what limits the opportunity to illustrate the caveats of simple linear regression. However, the



TSM approach outperforms the simple linear regression model in terms of quality of fit and predictive performances. The DIC was clearly in favor of the TSM approach despite a higher number of parameters. For two of the three rivers, the Scorff and the Nivelle, the cross validation analysis gave better results with the TSM approach than with LR. For the Oir River, the cross-validation tended to slightly favour the simple linear regression approach, but this result might be due to the large proportion of missing data on this river. The two modelling approaches had equivalent a posteriori consistency with data except for the Scorff River for which the TSM revealed superior. For the Nivelle River, the difference in forecasted WT obtained by the two different models was tenuous. On the other two rivers, the TSM approach led to lower WT forecasts (the difference is approximately  $0.5^{\circ}\text{C}$ ) than the simple linear model. The warming of stream WT forecasted by the TSM approach was also at least  $1^{\circ}\text{C}$  lower than the warming of AT.

Third, the TSM approach led to greater uncertainty in the forecasts than the simpler linear regression approach. The 95% credibility intervals calculated for the TSM model were at least two times wider than with the LR model. But the lower quality of fit and predictive performances of the LR approach also indicated that this model produced unrealistic precise forecasts.

Even though, the main source of uncertainty in forecasted temperature resides in the uncertainty about scenarios themselves (Mearns, 2010), this last point has important practical implications. The forecasts obtained from the TSM approach show that the uncertainty in future WT is large. Even under a very strong increase of AT ( $3.2^{\circ}\text{C}$  over 50 years), it could not be ascertained (with 95% probability) that for instance the temperature of the Oir River and the Scorff River would be in 50 years above its current mean. Instead of considering only point estimates of forecasted WT to evaluate the effect of climate change on freshwater ecosystems (see for instance Pont *et al.*, 2005; Lassale *et al.*, 2008), we advocate that our TSM approach should be used to better account for uncertainties in forecasted temperatures.

Our approach used only two predictors (AT and WF) for the WT. This offers the advantage of a robust approach working from predictors which are generally available from scenarios of climate change. Time series of AT and rainfall could be available from downscaling of climatic models (Gibelin & Deque, 2003), and rainfall-runoff models for estimating WF from rainfall are widely available (Moradkhani & Sorooshian, 2008).



As pointed out by (Koch & Grunewald, 2010), rainfall predictions delivered by global and regional climate models are less reliable than AT predictions. Rainfall–runoff models are less reliable too compared to stream temperature models. Consequently, the relevance of including WF in our TSM approach could be questioned. Nevertheless, in a warming context, the management of water resource shall be a key issue, e.g. in case of highly irrigated watersheds. The inclusion of WF in a TSM is needed to assess the consequences of alternative water resource management choices on WT. Sensitivity analyses could be performed using simple scenarios of WF evolution and could provide valuable information to managers.

Our TSM approach could be expanded using more elaborate and realistic modelling of random variations around the mean signal. Autocorrelation or covariance between WT residuals and the residuals of the predictors could be explicitly incorporated (Caissie *et al.* 2006; Benyahaya *et al.*, 2007a). Additional predictors could be included as well. Our TSM approach ignores many other factors that could also play an important role in controlling WT. For example, the predictable changes in the riparian vegetation were not considered in the present study although it greatly influences water temperature (Beschta *et al.*, 1987; Wehrly *et al.*, 2004; Malcolm *et al.*, 2008). The management of woodland might be a way to mitigate the effect of warming (Naiman *et al.*, 2005). The relative importance of groundwater discharge on stream WT could also be altered by climate change. Groundwater discharge and spatial heterogeneity of WT are of primary importance for the survival of many cold water fishes under high temperature stress (Cunjak *et al.*, 2005; Sutton *et al.*, 2007). Other climate variables such as evapo-transpiration or solar radiation could also be used to forecast WT. However, if global and regional climate models can deliver reliable AT and precipitation data, other climatic features are generally less reliable, and their inclusion in forecasting methods might even decrease the reliability of stream temperature forecasting (Koch & Grunewald, 2010).

Finally, the outputs of our model could be used to assess the effect of WT on very specific ecological mechanisms, such as the early growth of salmonids (Buoro *et al.*, 2010; Bal *et al.* 2011). More generally, WT forecasts and their uncertainty are essential inputs for evaluating the effect of climate change on various broader ecological processes such as the dynamics of fish population dynamics (Jutila *et al.*, 2006; Graham & Harrod, 2009; Piffady *et al.*, 2010) or food webs (Perkins *et al.*, 2010; Woodward *et al.*, 2010).



## ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank people of the staffs of the “Unité Expérimentale d’Ecologie et d’Ecotoxicologie Aquatique” (INRA Rennes), of the “Unité Mixte de recherche INRA/UPPA Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons” (INRA Saint-Pée-sur-Nivelle) and of the “Unité Agroclim” (INRA PACA) for providing the time series of data used in this study.

## REFERENCES

- Ahmadi-Nedushan, B., St-Hilaire, A., Ouarda, T., Bilodeau, L., Robichaud, E., Thiemonge, N. & Bobee, B. (2007). Predicting river water temperatures using stochastic models: case study of the Moisie River (Quebec, Canada). *Hydrological Processes* **21**, 21-34.
- Bagliniere, J. L. & Maisse, G. (1990). The growth of the brown trout (*Salmo-trutta* L) in the basin of Scorff River. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture*, 89-101.
- Bagliniere, J. L. & Maisse, G. (2002). The biology of brown trout, *Salmo trutta* L., in the Scorff River, Brittany: a synthesis of studies from 1972 to 1997. *Productions Animales* **15**, 319-331.
- Bagliniere, J. L., Marchand, F. & Vauclin, V. (2005). Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and in-stream habitat. *Ices Journal of Marine Science* **62**, 695-707.
- Bal, G., Rivot E., Prevost E., Piou C. & Bagliniere J.-L. (2011). Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* **78**, 1002-1022
- Benyahya L, Caissie D, St-Hilaire A, Ouarda TBMJ, Bobee B. (2007a). A review of statistical water temperature models. *Canadian Water Resources Journal* **31**, 179-192.
- Benyahya, L., St-Hilaire, A., Ouarda, T., Bobee, B. & Ahmadi-Nedushan, B. (2007b). Modeling of water temperatures based on stochastic approaches: case study of the Deschutes River. *Journal of Environmental Engineering and Science* **6**, 437-448.
- Beschta, R. L., Bilby, R. E., Brown, G. W., Holtby, L. B. & Hofstra, T. D. (1987). Stream temperature and aquatic habitat: fisheries and forestry interactions. University of Washington Institute of Forest Resources Contribution, 191-232.
- Betts, R. A., Collins, M., Hemming, D. L., Jones, C. D., Lowe, J. A. & Sanderson, M. G. (2011). When could global warming reach 4 degrees C? *Philosophical Transactions of the Royal Society a-Mathematical Physical and Engineering Sciences* **369**, 67-84.
- Brooks, S. P. & Gelman, A. (1998). General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **7**, 434-455.
- Buisson, L., Blanc, L. & Grenouillet, G. (2008). Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 244-257.
- Buoro, M., Prévost, E. & Gimenez, O. (2010). Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of atlantic salmon (*Salmo salar*): incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution* **64**, 2629-2642.
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology* **51**, 1389-1406.
- Caissie, D., El-Jabi, N. & Satish, M. G. (2001). Modelling of maximum daily water temperatures in a small stream using air temperatures. *Journal of Hydrology* **251**, 14-28.



- Caissie, D., El-Jabi, N. & St-Hilaire, A. (1998). Stochastic modelling of water temperatures in a small stream using air to water relations. *Canadian Journal of Civil Engineering* **25**, 250-260.
- Caissie, D., Satish, M. G. & El-Jabi, N. (2007). Predicting water temperatures using a deterministic model: Application on Miramichi River catchments (New Brunswick, Canada). *Journal of Hydrology* **336**, 303-315.
- Chenard, J. F. & Caissie, D. (2008). Stream temperature modelling using artificial neural networks: application on Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Hydrological Processes* **22**, 3361-3372.
- Cragg-Hine, D., Bradley, D. C. & Hendry, K. (2006). Changes in salmon smolt ages in the Welsh River Dee over a 66 year period. *Journal of Fish Biology* **68**, 1891-1895.
- Cunjak, R. A., Roussel, J. M., Gray, M. A., Dietrich, J. P., Cartwright, D. F., Munkittrick, K. R. & Jardine, T. D. (2005). Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia* **144**, 636-646.
- Daufresne, M., Bady, P. & Fruget, J. F. (2007). Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhone River. *Oecologia* **151**, 544-559.
- Daufresne, M. & Boet, P. (2007). Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology* **13**, 2467-2478.
- Dumas, J., and Haury, J. (1995). Une rivière du piémont pyrénéen : La Nivelle (Pays Basque). *Acta Biologica Montana*, **11**, 13-146.
- Dumas, J., Olaizola, M. & Barriere, L. (2007). Egg-to-fry survival of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a river of the southern edge of its distribution area, the Nivelle. Bfpp-Connaissance Et Gestion Du Patrimoine Aquatique, 39-59.
- Erickson, T. R. & Stefan, H. G. (2000). Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods. *Journal of Hydrologic Engineering* **5**, 317-321.
- Forseth, T., Hurley, M. A., Jensen, A. J. & Elliott, J. M. (2001). Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* **46**, 173-186.
- Gelman, A., Carlin J.B., Stern H. & Rubin D.B. 2004. Bayesian data analysis, 2nd edn. London: Chapman & Hall/CRC Texts in Statistical Science.
- Gibelin, A. L. & Deque, M. (2003). Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Climate Dynamics* **20**, 327-339.
- Graham, C. T. & Harrod, C. (2009). Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology* **74**, 1143-1205.
- Heino, J., Virkkala, R. & Toivonen, H. (2009). Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* **84**, 39-54.
- Hilborn, R., & Mangel, M. (1997). The ecological detective. Confronting models with data. Monographs in population biology, 28. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 315 pp.
- Janssen, P. H. M. & Heuberger, P. S. C. (1993). CALIBRATION OF PROCESS-ORIENTED MODELS. In Workshop on Modelling Water, Carbon and Nutrient Cycles in Forests - Application of 16 Simulation Models to a Spruce Stand at Solling, pp. 55-66. Leusden, Netherlands: Elsevier Science Bv.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* **75**, 2381-2447.
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. (2006). Long-term changes in the smolt size and age of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a northern Baltic river related to parr density, growth opportunity and postsmolt survival. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 321-330.
- Koch, H. & Grunewald, U. (2010). Regression models for daily stream temperature simulation: case studies for the river Elbe, Germany. *Hydrological Processes* **24**, 3826-3836.



- Kothandaraman V. (1971). Analysis of water temperature variations in large rivers. *ASCE, Journal of the Sanitary Engineering Division* **97**, 19-31.
- Lassalle, G., Beguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E. (2008). Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **141**, 1105-1118.
- Litchman, E. (2010). Invisible invaders: non-pathogenic invasive microbes in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **13**, 1560-1572.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A. & Best, N. (2009). The BUGS project: Evolution, critique and future directions. *Statistics in Medicine* **28**, 3049-3067.
- Lyons, J., Stewart, J. S. & Mitro, M. (2010). Predicted effects of climate warming on the distribution of 50 stream fishes in Wisconsin, U.S.A. *Journal of Fish Biology* **77**, 1867-1898.
- Malcolm, I. A., Soulsby, C., Hannah, D. M., Bacon, P. J., Youngson, A. F. & Tetzlaff, D. (2008). The influence of riparian woodland on stream temperatures: implications for the performance of juvenile salmonids. *Hydrological Processes* **22**, 968-979.
- Marce, R. & Armengol, J. (2008). Modelling river water temperature using deterministic, empirical, and hybrid formulations in a Mediterranean stream. *Hydrological Processes* **22**, 3418-3430.
- Marschall, E. A., Quinn, T. P., Roff, D. A., Hutchings, J. A., Metcalfe, N. B., Bakke, T. A., Saunders, R. L. & Poff, N. L. (1998). A framework for understanding Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 48-58.
- Mearns, L. O. (2010). The drama of uncertainty. *Climatic Change* **100**, 77-85.
- Mohseni, O., Stefan, H. G. & Eaton, J. G. (2003). Global warming and potential changes in fish habitat in US streams. *Climatic Change* **59**, 389-409.
- Monk, W. A. & Curry, R. A. (2009). Models of Past, Present, and Future Stream Temperatures for Selected Atlantic Salmon Rivers in Northeastern North America. In *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* (Haro, A., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S., eds.), pp. 215-230.
- Montreuil, O. & Merot, P. (2006). Nitrogen removal in valley bottom wetlands: Assessment in headwater catchments distributed throughout a large basin. *Journal of Environmental Quality* **35**, 2113-2122.
- Moradkhani, H. & Sorooshian, S. (2008). General Review of Rainfall-Runoff Modeling: Model Calibration, Data Assimilation, and Uncertainty Analysis. In *Hydrological Modelling and the Water Cycle: Coupling the Atmospheric and Hydrological Models* (Sorooshian, S., Hsu, K. L., Coppola, E., Tomassetti, B., Verdecchia, M. & Visconti, G., eds.), pp. 1-24. Berlin: Springer-Verlag Berlin.
- Morin, G., Nzakimuena, T. J. & Sochanski, W. (1994). Prediction of river water temperature using a conceptual-model - Case of the Moisie River. *Canadian Journal of Civil Engineering* **21**, 63-75.
- Naiman, R.J., H. Décamps, & M.E. McClain. (2005). *Riparia: Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities*. Elsevier/Academic Press, San Diego.
- Ormerod, S. J. (2009). Climate change, river conservation and the adaptation challenge. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **19**, 609-613.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.
- Pedersen, N. L. & S & , K. (2007). Temperature in lowland Danish streams: contemporary patterns, empirical models and future scenarios. *Hydrological Processes* **21**, 348-358.
- Perkins, D. M., Reiss, J., Yvon-Durocher, G. & Woodward, G. (2010). Global change and food webs in running waters. *Hydrobiologia* **657**, 181-198.



- Piffady, J., Souchon, Y., Capra, H. & Parent, E. (2010). Quantifying the effects of temperature and flow regime on the abundance of 0+cyprinids in the upper River Rhone using Bayesian hierarchical modelling. *Freshwater Biology* **55**, 2359-2374.
- Pilgrim, J. M., Fang, X. & Stefan, H. G. (1998). Stream temperature correlations with air temperatures in Minnesota: Implications for climate warming. *Journal of the American Water Resources Association* **34**, 1109-1121.
- Pont, D., Hugueny, B. & Oberdorff, T. (2005). Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 163-173.
- Portner, H. O. & Farrell, A. P. (2008). Physiology and climate change. *Science (Washington)* **322**, 690-692.
- Rahel, F. J. & Olden, J. D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* **22**, 521-533.
- Rivot, E. & Prevost, E. (2002). Hierarchical Bayesian analysis of capture-mark-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1768-1784.
- Rivot, E., Prevost, E., Parent, E. & Bagliniere, J. L. (2004). A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling* **179**, 463-485.
- Schindler, D. W. (2001). The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 18-29.
- Sinokrot, B. A. & Stefan, H. G. (1993). Stream temperature dynamics - Measurements and modeling. *Water Resources Research* **29**, 2299-2312.
- Spiegelhalter, D., A. Thomas, & N. G. Best. 2003. Bayesian inference using Gibbs sampling.
- Stefan, H. G. & Preudhomme, E. B. (1993). Stream temperature estimation from air-temperature. *Water Resources Bulletin* **29**, 27-45.
- Sutton, R. J., Deas, M. L., Tanaka, S. K., Soto, T. & Corum, R. A. (2007). Salmonid observations at a Klamath River thermal refuge under various hydrological and meteorological conditions. *River Research and Applications* **23**, 775-785.
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, N. B. & Huntingford, F. A. (1998). Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology* **12**, 581-599.
- Tixier, G., Wilson, K. P. & Williams, D. D. (2009). Exploration of the influence of global warming on the chironomid community in a manipulated shallow groundwater system. *Hydrobiologia* **624**, 13-27.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395.
- Webb, B. W., Clack, P. D. & Walling, D. E. (2003). Water-air temperature relationships in a Devon river system and the role of flow. *Hydrological Processes* **17**, 3069-3084.
- Webb, B. W., Hannah, D. M., Moore, R. D., Brown, L. E. & Nobilis, F. (2008). Recent advances in stream and river temperature research. *Hydrological Processes* **22**, 902-918.
- Webb, B. W. & Zhang, Y. (2004). Intra-annual variability in the non-advective heat energy budget of Devon streams and rivers. *Hydrological Processes* **18**, 2117-2146.
- Wehrly, K. E., Wiley, M. J. & Seelbach, P. W. (2004). Influence of landscape features on summer water temperatures in lower Michigan streams. In Symposium on Influences of Landscape on Stream Habitat and Biological Communities (Hughes, R. M. W. L. S. P. W., ed.), pp. 113-127. Madison, WI: Amer Fisheries Soc.



Woodward, G., Perkins, D. M. & Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**, 2093-2106.

**Electronic references**

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). Climate Change 2007: The Physical. Science Basis: Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report. Available at <http://www.ipcc.ch/>.

R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0; Available at <http://www.R-project.org>

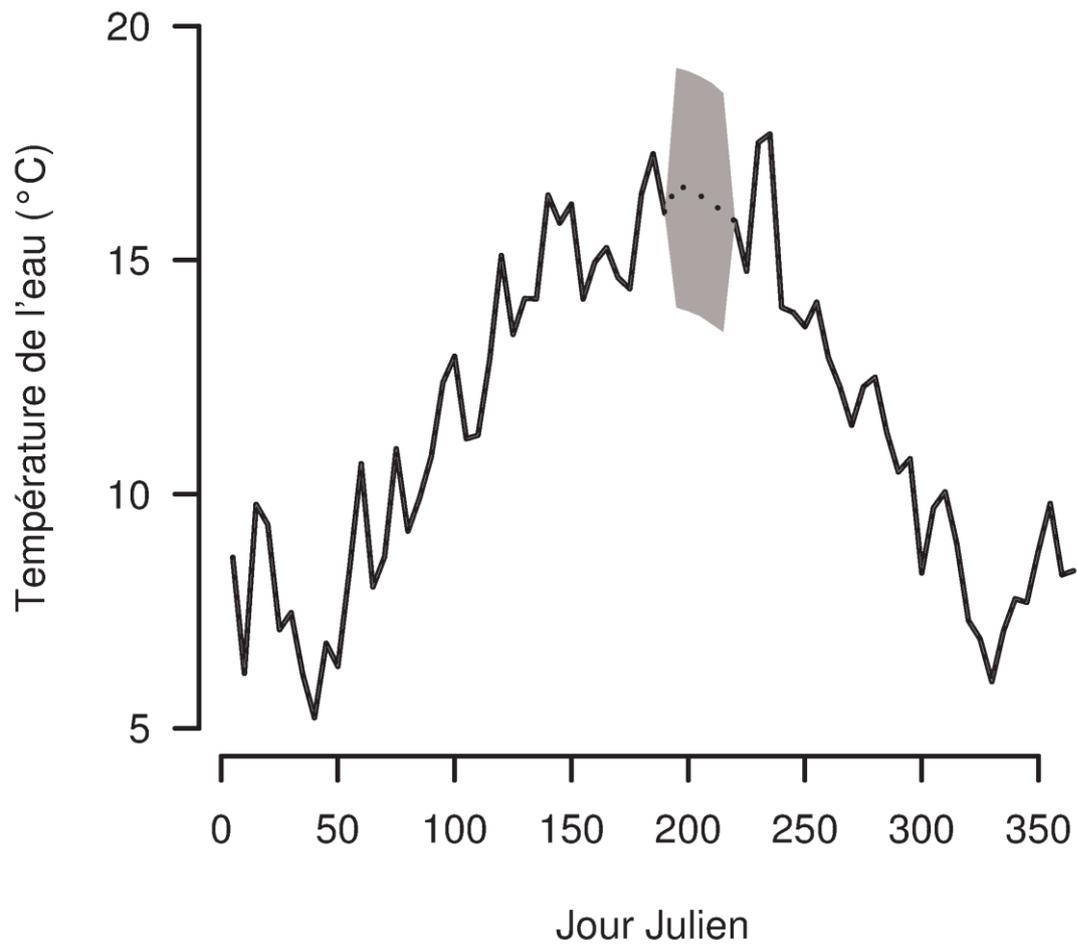


Figure 18. Température de l'eau sur l'air en 2006. Trait pointillé : températures inconnues réestimées grâce au modèle  $M_I$ . Zone grise : intervalle de crédibilité à 95% autour de la reconstitution.

### 3 CONCLUSION

L'approche de modélisation statistique prédictive de la température des systèmes lotiques développée et mise en œuvre dans ce chapitre se pose comme une alternative performante à la régression linéaire directe entre les températures de l'eau et de l'air pour à la fois combler des données manquantes dans les séries chronologiques de température d'eau l'eau mais également pour réaliser des projections à long terme.

En étant basée sur le principe d'une décomposition des séries chronologiques en tendances annuelles, fluctuations saisonnières et aléas, cette méthode offre de nombreux avantages. Elle permet de séparer la part due aux tendances à long terme de celle due aux fluctuations saisonnières dans les corrélations entre la température de l'eau et les covariables température de l'air et débit. On évite ainsi le piège caractéristique de la simple régression linéaire entre température de l'eau et température de l'air qui s'appuie uniquement sur la corrélation positive très forte due à la saisonnalité des deux séries et pouvant masquer des tendances à long terme peu corrélées voire même inverses. Cette nouvelle méthode permet également de reconstruire des séries chronologiques continues de température de l'eau par estimation Bayésienne de données manquantes, même sur de longues périodes (i.e plusieurs mois ou années), en utilisant la périodicité du signal de température de l'eau ainsi que l'information apportée par la température de l'air et le débit. Cette reconstruction intègre les incertitudes (voir un exemple de reconstruction Figure 18). Enfin, il est possible de réaliser des projections de séries continues de température de l'eau en fonction de séries de températures de l'air fournies directement par les scénarii de changement climatique tout en quantifiant l'incertitude associée à ces projections.

L'application de cette nouvelle méthodologie aux trois cours d'eau de l'ORE PFC a permis de mettre en exergue sa supériorité par rapport à l'approche classique de régression linéaire simple entre température de l'eau et température de l'air, tant en terme de qualité d'ajustement statistique que de performances prédictives.

Cette approche peut être recommandée dans la pratique pour l'analyse et la prédiction de séries chronologiques de température de l'eau dans les petits systèmes lotiques. Elle est a priori extensible à un grand nombre de petits cours d'eau côtiers ainsi qu'aux affluents d'hydrosystèmes plus grands. Cependant, ce transfert nécessite que les cours d'eau concernés ne présentent pas de régimes thermiques marqués par des phénomènes d'hystérésis ou de

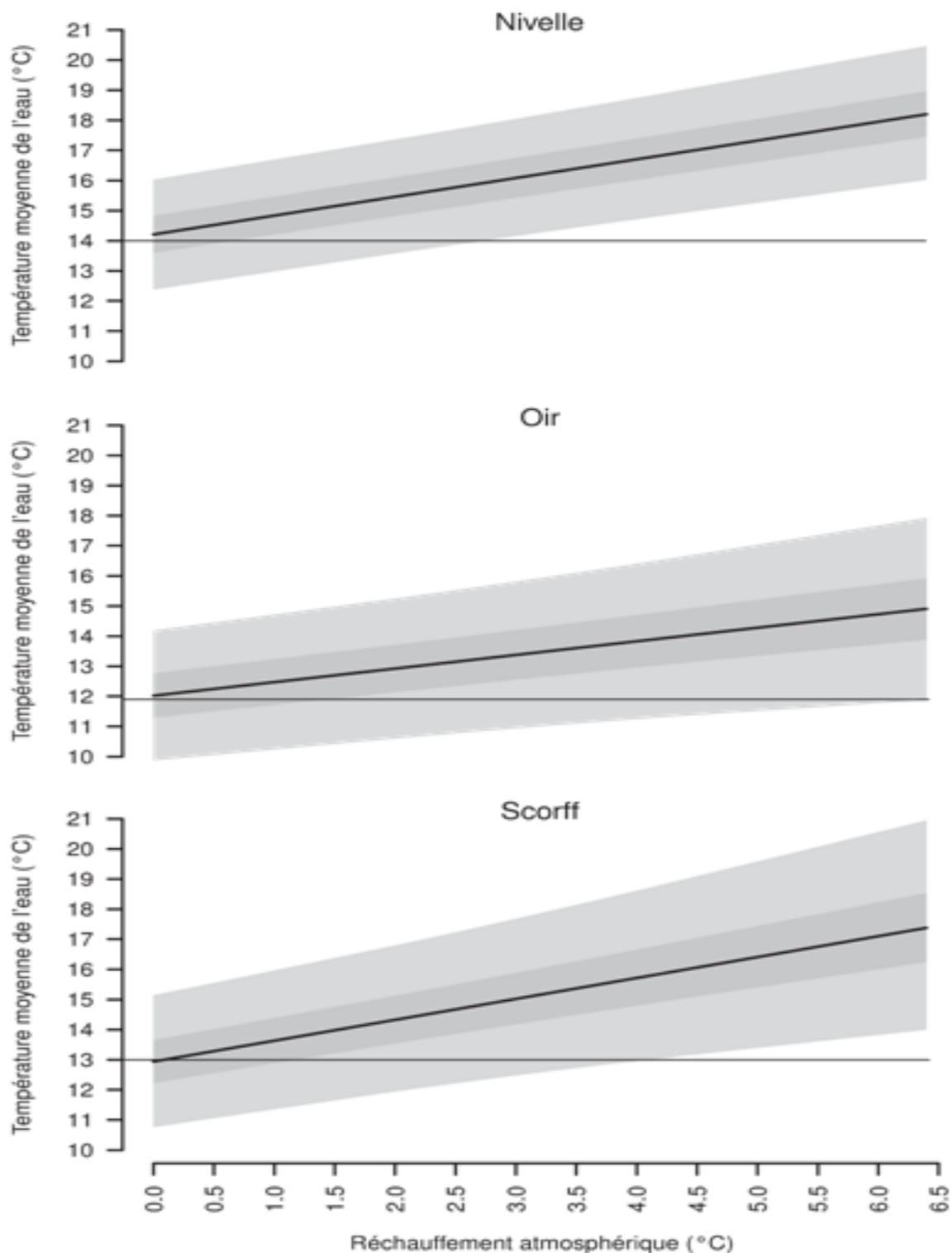


Figure 19. Température moyenne atteinte par les cours d'eau de l'ORE PFC pour un réchauffement compris entre 0 et 6.4°C. Ligne noire : réchauffement médian. Zone grise : intervalle de probabilité à 50%, Zone gris clair intervalle de probabilité à 90%.

décrochement entre température de l'eau et température atmosphérique en été ou en hiver (du fait de températures extrêmes). Par ailleurs, la méthode demande encore à être validée pour des systèmes plus importants pour lesquels les relations entre température de l'air et de l'eau peuvent être différentes de celles observées pour les petits cours d'eau côtiers. Notamment, les échanges thermiques entre eau et air sont plus importants pour les grands systèmes.

L'approche développée montre néanmoins des limites. Elle ne prend en compte que deux covariables explicatives de la température de l'eau, la température de l'air et le débit, alors que d'autres variables telles que l'ensoleillement ou la couverture végétale sont bien sûr susceptibles de forcer le régime thermique des cours d'eau. Cependant, si ces variables peuvent être utilisées dans l'analyse des séries historiques de température de l'eau, elles ne peuvent que très difficilement intervenir dans les aspects prédictifs car elles ne font pas l'objet de projections à partir des modèles climatiques. La méthode nécessite aussi de disposer de séries prédictives de débit à une échelle locale. L'utilisation et la calibration de modèles de bassins versants permettant de faire le lien entre précipitation et débit des cours d'eau permettrait de lever cette limitation. Il serait également envisageable d'utiliser des scénarii de gestion des débits fournis par les gestionnaires de bassins versants.

Le modèle permet de proposer des scénarii d'évolution de la température moyenne de l'eau des trois cours d'eau de l'ORE PFC en fonction de différents scénarii de changements climatiques. Dans le corps du Chapitre III, des projections ont été réalisées sur la base d'un scénario prévoyant un réchauffement de la température de l'air de 3.2°C à un horizon temporel de 50 ans. Ce scénario est compatible avec les prévisions de l'IPCC à l'horizon 2100 qui font état d'un réchauffement atmosphérique pouvant atteindre les 6.4°C, avec une forte probabilité ( $p > 0.5$ ) de dépasser les 3°C au vu des politiques des derniers engagements de réduction de gaz à effet de serre (Rogelj *et al.*, 2010).

La Figure 19 vient compléter ce premier scénario proposé et illustre, pour les 3 cours d'eau de l'ORE PFC, les conséquences d'un réchauffement en représentant la température moyenne annuelle des trois cours d'eau projetée pour des scénarii de réchauffement de la température atmosphérique allant de 0°C à 6.4°C (à débit annuel constant). Cette figure montre que pour les trois cours d'eau, le réchauffement de l'eau a de très fortes probabilités d'être inférieur au réchauffement atmosphérique. En effet, pour un réchauffement atmosphérique de 6.4°C, le réchauffement médian est estimé à 3°C, 4.2°C et 4.4°C pour l'Oir, la Nivelle et le Scorff respectivement. Les incertitudes autour des projections de température sont également importantes et pour l'Oir la probabilité que la température de l'eau soit inférieure à la



moyenne observée pendant la période historique (environ 12°C) n'est pas nulle. Sur ce point, il faut noter que l'incertitude la plus importante dans les projections reste l'incertitude inhérente au scénario de développement économique qui conditionne les émissions de gaz à effet de serre donc l'évolution climatique. Ces incertitudes ne sont ici pas prises en compte.

Les acquis de ce chapitre III sont valorisés dans le chapitre suivant. Les séries chronologiques historiques de température reconstruites à partir de la méthodologie développée dans le présent chapitre seront reprises dans une démarche visant à mettre en évidence les relations entre croissance des juvéniles de saumon et température sur le bassin de l'Oir (Figure 18).



# CHAPITRE IV

## *Influence de la température de l'eau sur la croissance des juvéniles de saumons*

### *Résumé*

Ce chapitre porte sur l'analyse de l'influence de la variabilité de la température de l'eau sur la croissance des juvéniles de saumon (0+) pendant les premiers mois suivant l'émergence des frayères. L'impact de la température est relativisé par rapport à celui de la variabilité spatiotemporelle de la densité de compétiteurs dans le cours d'eau. Dans cet objectif, un modèle de croissance de Von Bertalanffy dans lequel le taux de croissance instantané est exprimé comme une fonction de la température du cours d'eau et de la densité de juvéniles 0+ de salmonidés (saumons 0+ et truites 0+) est développé et calibré sur des observations provenant du Ruisseau de la Roche (un affluent de l'Oir) dans un cadre statistique Bayésien. Les résultats montrent que les variations de croissance observées dans le Ruisseau de la Roche sont essentiellement induites par les variations de densité de compétiteurs, la température n'ayant qu'un effet marginal. Le modèle permet aussi de réaliser des projections de la taille atteinte par les juvéniles de saumons sous plusieurs scénarii d'évolution de la température de l'eau et de densité. Les conséquences sur les choix d'histoire de vie et la dynamique de population sont discutées.



## 1 INTRODUCTION

La croissance des juvéniles de saumon atlantique pendant les premiers mois après l'émergence des frayères est un élément clef qui régit les premiers choix d'histoire de vie individuels et donc par extension la dynamique des populations (Figure 14). En France, où les conditions de croissances sont particulièrement favorables, notamment du fait de températures de l'eau élevées dès le printemps, le temps de séjour en rivière avant la migration vers la mer au stade smolt dépend fortement de la croissance dès les premiers mois du printemps suivant l'émergence des frayères et jusqu'au début de l'automne : plus la croissance aura été importante et plus la probabilité de l'individu de migrer en mer au printemps de l'année suivante sera forte (Buoro *et al.*, 2010). Les juvéniles ayant connu une faible croissance auront quant à eux une probabilité plus importante de demeurer une année de plus dans le cours d'eau. Chez les mâles, les juvéniles ayant connu une forte croissance pourront aussi entrer en maturation dès la fin de leur première saison de croissance et participer à la reproduction. On parle alors de maturation précoce. Néanmoins, ces mâles voient leur probabilité de smoltifier au printemps suivant largement diminuée du fait d'une mortalité accrue. Les juvéniles résidant deux ans en rivière pourront également devenir matures à la fin de l'automne de leur deuxième année en rivière.

La température de l'eau est susceptible d'influer sur les conditions de croissance des juvéniles, et par conséquent sur leurs premiers choix d'histoire de vie. Le saumon est un animal poïkilotherme, et sa physiologie peut être fortement contrainte par la température du milieu. Néanmoins, d'autres facteurs tels que les conditions de compétition intra et interspécifique sont aussi susceptibles d'influer fortement sur la croissance. Il est donc important de quantifier l'impact des évolutions attendues de la température des cours d'eau sur la croissance et également de le relativiser par rapport à l'impact d'autres variables comme la densité de compétiteurs.

L'objectif de ce chapitre est de développer un modèle de croissance permettant de prédire la taille atteinte par les juvéniles à la fin de la première période de croissance, c'est-à-dire au moment correspondant à la fenêtre temporelle de décision de smoltification, en fonction des conditions environnementales rencontrées.



Les modèles de croissance développés classiquement dans la littérature ne sont pas adaptés à notre objectif. En effet, ils sont généralement basés sur *i*) la modélisation de la masse au cours du temps (Elliott & Hurley, 1997; Elliott & Hurley, 2001; Forseth *et al.*, 2001; Crowder *et al.*, 2008; Elliott, 2009) ; *ii*) ou sur l'analyse de l'influence respective de différents facteurs environnementaux sur le taux de croissance des individus au travers de modèles linéaires (Nislow *et al.*, 2004; Bacon *et al.*, 2005; Arnekleiv *et al.*, 2006; Davidson *et al.*, 2010). Ces modèles se révèlent inadaptés pour prédire la taille des juvéniles à des dates particulières en fonction d'une gamme de scénarii possibles faisant varier les variables de contrôle (température par exemple) en dehors de la gamme observée lors de l'étape de calibration. Par ailleurs, les modèles existants concernent des populations de pays nordiques, et aucun modèle n'est disponible dans la littérature pour des populations de saumons situées dans la zone sud de l'aire de répartition dont les performances de croissance sont a priori génétiquement différentes de celles des populations nordiques (Conover *et al.*, 2009).

Dans ce Chapitre, un modèle de croissance de Von Bertalanffy dans lequel le taux de croissance journalier est exprimé comme une fonction de la température du cours d'eau et de la densité de juvéniles 0+ de salmonidés (saumons 0+ et truites 0+) est développé. L'influence de la température sur le taux de croissance est modélisée par l'intermédiaire d'une fonction paramétrique développée par Mallet *et al.* (1999) pour l'omble commun (*Thymallus thymallus* L.) et repris pour l'omble arctique (*Thymallus arcticus* Pallas) par Dion & Hughes (2004), dont les paramètres ont été adaptés au cas du saumon atlantique à partir de la littérature. Ce modèle est calibré dans un cadre statistique Bayésien sur des observations provenant du Ruisseau de la Roche (affluent de l'Oir), seul site de l'ORE PFC pour lequel deux observations de la taille des 0+, en mai et en octobre, sont disponibles chaque année grâce à des échantillonnages par pêche électrique. Le modèle permet d'estimer l'effet des variabilités de la température de l'eau et de la densité de juvéniles de salmonidés sur la croissance des 0+ de saumons entre mai et mi-octobre mais également de réaliser des projections de la taille atteinte par les juvéniles de saumons à la fin de cette première période de croissance sous plusieurs scénarii d'évolution de la température de l'eau et de densité. Les conséquences des résultats obtenus sur les choix d'histoire de vie et la dynamique de population seront discutées dans la perspective des changements climatiques à venir.



## 2 ARTICLE II

*Journal of Fish Biology* (2011)

doi:10.1111/j.1095-8649.2011.02902.x, available online at [wileyonlinelibrary.com](http://wileyonlinelibrary.com)

### Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*

G. BAL\*†, E. RIVOT\*‡, E. PRÉVOST§||, C. PIOUS|| AND J. L. BAGLINIÈRE\*‡

\*INRA, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Briec, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France, ‡Agrocampus Ouest, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Briec, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France, §INRA, UMR Ecobiop, BP 3, Quartier Ibaron, 64310 Saint Pée sur Nivelle, France and ||Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR Ecobiop, Campus de Montaury, 64600 Anglet, France

(Received 25 June 2010, Accepted 22 December 2010)

A von Bertalanffy growth model for young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in a small French coastal stream was fitted using water temperatures and densities of juvenile salmonids (*S. salar* and brown trout *Salmo trutta*) as covariates influencing daily growth rate. The Bayesian framework was used as a template to integrate prior information from external data sets. The relative influence of the covariates on parr growth was quantified and results showed that growth of *S. salar* juveniles depended on both water temperatures and densities, but that most of the spatiotemporal variability of growth resulted from local spatiotemporal variations of 0+ age salmonid (*S. salar* and *S. trutta*) densities. Further analysis revealed that the fluctuations in young-of-the-year salmonid densities are likely to dominate the effects of potential future warming of water temperature due to climate change. It is concluded that factors that could affect salmonid densities might well have a greater effect on *S. salar* population dynamics than factors influencing water temperatures.

© 2011 INRA

Journal of Fish Biology © 2011 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: climate change; salmonid densities; temperature warming; von Bertalanffy.

### INTRODUCTION

In the context of global changes, the quantitative assessment and forecasting of how changes in biotic and abiotic factors affect vital rates and key life-history traits of wild populations are essential challenge for population ecology. The present study sought to investigate the relative effects of biotic and abiotic factors on growth of Atlantic salmon *Salmo salar* L. 1758 juveniles. Growth of *S. salar* juveniles is known to have strong repercussions on the whole life history and on individual fitness (Thorpe, 1977; Metcalfe & Thorpe, 1990; Rowe & Thorpe, 1990; Thorpe *et al.*, 1998; Letcher & Horton, 2008). Hence, at the population scale, factors affecting juvenile

†Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 223 485 725; email: [guillaume.bal@rennes.inra.fr](mailto:guillaume.bal@rennes.inra.fr)



growth can disturb demographic traits and therefore population dynamics (Marschall *et al.*, 1998; Klemetsen *et al.*, 2003; Jutila *et al.*, 2006). In particular, in the southern part of the species' distributional range, local environmental conditions offer high growth opportunities (a combination of temperature and daylight hours). The length reached by young-of-the-year (YOY) at the end of the first growing season in the autumn strongly influences first life-history events such as age at seaward migration (smoltification) or precocious maturation of male parr (Baglinière & Maisse, 1985; Baglinière & Champigneulle, 1986; Nicieza *et al.*, 1994; Utrilla & Lobon-Cervia, 1999; Buoro *et al.*, 2010).

Water temperature and juvenile density are two major factors influencing growth of *S. salar* YOY (Gibson, 1993; Armstrong *et al.*, 1998). Latitudinal variations in smolt age are clearly related to variations in growth opportunity induced by a climatic gradient (Baglinière, 1976; Metcalfe & Thorpe, 1990) and local effects of temperature on YOY growth rate in the wild have been emphasized by several authors (Jensen, 2003; Baum *et al.*, 2005; Jonsson *et al.*, 2005). Intraspecific competition between *S. salar* YOY (Grant & Imre, 2005; Imre *et al.*, 2005; Ward *et al.*, 2009) and also interspecific competition with sympatric competitors such as brown trout *Salmo trutta* L. 1758 have been shown to affect growth (Kennedy & Strange, 1986).

Thus, in a context where both rapid climatic changes (IPCC, 2007) and decline in worldwide *S. salar* abundance (ICES, 2006) are anticipated in the near future, the quantitative assessment of the effects of temperature and density on the growth of *S. salar* YOY in the wild is a key issue to better understand factors constraining *S. salar* dynamics. The analysis of joint effects of both factors on the growth of wild *S. salar* YOY has received little attention. Arnekleiv *et al.* (2006) used linear models to analyse the effect of these factors on YOY growth rate. Their study, however, was not based on a growth model giving length as a function of age, which precludes the use of its results for forecasting growth trajectories. Moreover, the analysis concerned *S. salar* populations of northern Europe and conclusions are not easily transferable to *S. salar* populations in southern Europe, which face warmer temperatures and different trophic conditions.

This paper proposes a modelling approach based on a classical growth model to (1) quantitatively assess the relative effects of water temperature and density on the growth of *S. salar* juveniles and (2) help forecast the relative influence of changes that are likely to occur in the near future. Instead of a simple analysis of growth rate variability through statistical linear modelling such as in Arnekleiv *et al.* (2006), the widely used von Bertalanffy growth model (VB) (von Bertalanffy, 1960) is proposed as a general framework to analyse juvenile growth variability. Several formulations have been proposed to model the effect of covariates on the coefficients of the VB growth equation (Fontoura & Agostinho, 1996). Mallet *et al.* (1999) derived a meaningful formulation, which captures the influence of temperature on daily growth by a dome-shaped function with growth rate decreasing when the temperature is below or above an optimal value. The approach of Mallet *et al.* (1999) was extended to incorporate the effects of both water temperature and density on the growth rate. Densities of YOY of both *S. salar* and *S. trutta* were considered, so as to account for both intra- and interspecific competition. The model was developed in a Bayesian framework, which offers the possibility of integrating prior information through informative prior distributions of some parameters (Hilborn & Liermann, 1998; McCarthy & Masters, 2005) and to readily quantify uncertainties (Harwood & Stokes, 2003).



The approach was applied to a data set collected on La Roche Brook, a secondary tributary of the Sélune River (Lower Normandy, north-western France). The Sélune River is a coastal stream located near the European southern limit of the *S. salar* distribution area (Prévost *et al.*, 2003; Baglinière *et al.*, 2005) that can be considered as representative of the mosaic of small coastal streams sheltering *S. salar* in France.

## MATERIALS AND METHODS

### STUDY SITE AND DATA COLLECTION

The study was carried out in la Roche Brook, a second-order spawning tributary of the Sélune River, a coastal stream that flows into the Mont Saint Michel Bay (Normandy, France, 48° 38' N; 3° 37' W; Fig. 1). This Brook is 2 km long, with a width of 1 m and a slope of 36‰. It drains a catchment of 8.7 km<sup>2</sup> dominated by meadows and arable lands where land-use and agricultural practices changed little over the study period. Spawners are mainly one sea-winter fish (average 85% from 1984 to 2003) and most of the juveniles migrate towards the sea after 1 year spent in fresh water (average 88.5%) (Baglinière *et al.*, 2005). Each year, between 3 and 41% of YOY males become sexually mature.

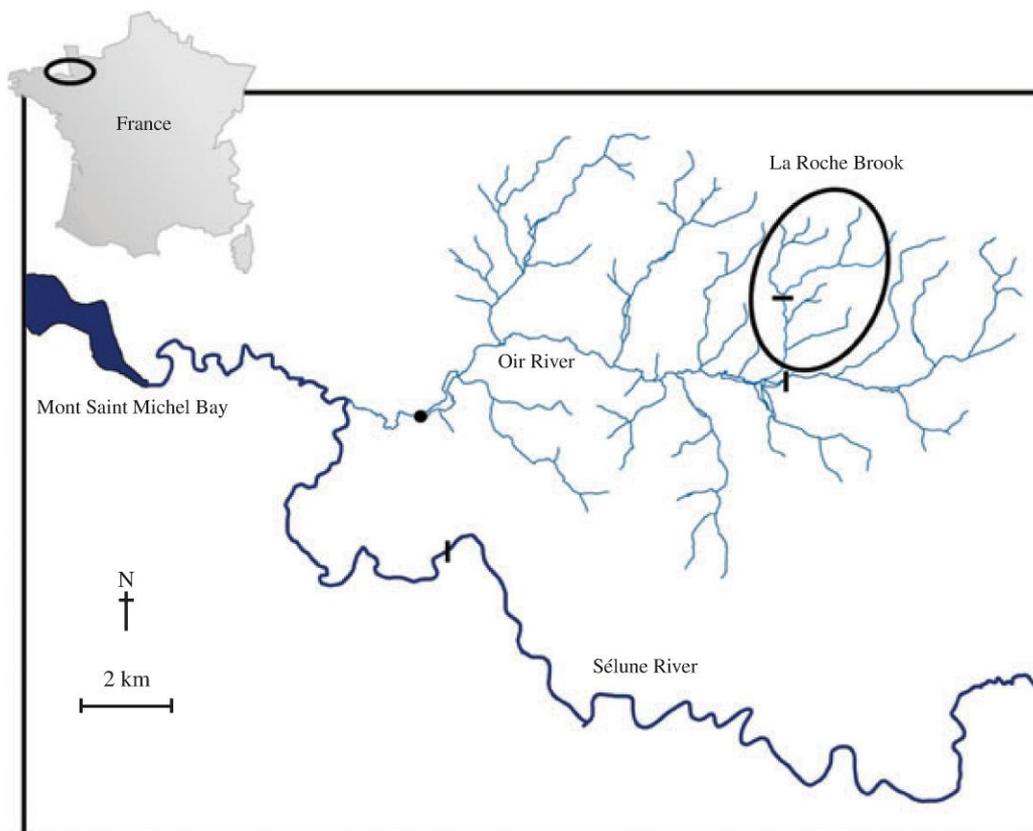


FIG. 1. The Oir River catchment (France) and the La Roche Brook. —, impassable dam; ●, partial fish trap (Cerisel Mill).



From 1989 to 2008, YOY salmonids (*S. salar* and *S. trutta*) were sampled by electrofishing twice a year (in May and October) at several sites in La Roche Brook. Further details about the sampling method are given in Baglinière *et al.* (2005) and Rivot *et al.* (2008). The number of sites for which reliable data were available varies between years (between zero and three), thus leading to a total of 22 sampling units (location  $\times$  year) with data available for the two sampling occasions within a year (Table I). Fork length ( $L_F$ ) of all YOY *S. salar* caught was recorded to the nearest mm on each sampling occasion.

Densities of YOY salmonids (both *S. salar* and *S. trutta*) in October were used as a covariate to explain growth variations between May and October. Local densities at each sampling unit in October were estimated according to the classical assumptions of successive removal methods (Carle & Strub, 1978). Water temperature was recorded daily using Tidbit temperature data loggers (accuracy  $0.2^\circ$  C) (<http://www.microdaq.com/>) placed near the confluence of La Roche Brook (Fig. 1).

## GROWTH MODEL

The Fabens version of VB growth model (Fabens, 1965) was used as a template to analyse the growth rate of YOY *S. salar* between the two sampling occasions, *i.e.* May and October ( $\Delta L$ ):

$$\Delta L_i = L_{2,i} - L_{1,i} = (L_\infty - L_{1,i}) (1 - e^{-K_i(t_{2,i} - t_{1,i})}) + \varepsilon_i \quad (1)$$

where  $L_{1,i}$  and  $L_{2,i}$  denote the mean  $L_F$  of YOY at sampling unit  $i$  in May and October, respectively;  $t_{2,i}$  and  $t_{1,i}$  the dates (in Julian days) of the two sampling occasions;  $K_i$  the growth rate,  $L_\infty$  the asymptotic  $L_F$  and  $\varepsilon_i$  independent and identically distributed normal random term with mean 0 and variance  $\sigma^2$ .

The growth rate was modelled as a function of the temperature ( $T$ ) and the YOY salmonid densities ( $D$ ):

$$K_i = K_{\text{opt}} f(T_i) g(D_i) \quad (2)$$

The effects of the covariates  $T$  and  $D$  were considered as multiplicative and independent (the independent assumption is supported by the absence of correlations between mean water temperature and densities for the 22 sampling units; Pearson correlation tests,  $P > 0.5$ ).  $f(\cdot)$  and  $g(\cdot)$  are parametric functions of the covariates  $T$  and  $D$ , respectively, that take values in  $[0,1]$  (detailed below).  $K_{\text{opt}}$  is interpreted as an optimal growth rate achieved when both  $f(T_i)$  and  $g(D_i)$  are equal to 1.

### Effect of water temperature

For each sampling unit  $i$ ,  $f(T_i)$  is an average growth potential that integrates the effect of the  $T$  time series over the period  $[t_{1,i}, t_{2,i}]$  as follows:

$$f(T_i) = (t_{2,i} - t_{1,i})^{-1} \times \sum_{d=t_{1,i}}^{t_{2,i}} \Psi(T_{i,d}) \quad (3a)$$

$T_{i,d}$  denotes the average temperature in the sampling unit  $i$  at day  $d$ . The daily effect of water temperature on the growth rate, denoted  $\Psi(T_{i,d})$  in equation (3a), was modelled according to the parametric form proposed by Mallet *et al.* (1999) to express seasonal growth variability of European grayling *Thymallus thymallus* (L. 1758) and by Dion & Hughes (2004) to describe the growth of Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas 1776). The model allows



TABLE I. Salmonid growth, density and water temperature data from the La Roche Brook (France)

Year	0+ age <i>Salmo salar</i>		0+ age <i>Salmo trutta</i>		$\Delta t$ (day)	$T$ (° C)	$f(T)$
	$L_1$ (mm)	$L_2$ (mm)	Density (number 100 m <sup>-2</sup> )	Density (number 100 m <sup>-2</sup> )			
1989	39	71	32.3	37.2	139	15 (9.6–19.8)	0.88
1992	29	85.8	7	20.7	141	15.6 (11.6–19.6)	0.92
1993	39.1	97.4	15.1	9.1	140	14.8 (12.6–15.9)	0.89
1993	36	87.3	27.3	25.6	140	14.8 (12.6–15.9)	0.89
1994	32.2	89.5	21.5	5.7	141	14.4 (9–17.9)	0.85
1994	34.7	78.2	35.1	41.5	141	14.4 (9–17.9)	0.85
1995	32.3	85.7	21.7	22	139	15 (9.5–19.2)	0.86
1999	37.5	78.7	63.5	12.3	149	15 (9.8–18.3)	0.89
1999	40.2	72.6	107	34.2	149	15 (9.8–18.3)	0.89
1999	38.8	85.1	50.4	32.5	149	15 (9.8–18.3)	0.89
2000	39.2	76.7	40.1	21	137	14.4 (11.1–17.3)	0.86
2000	40.3	90.1	25.5	20.3	137	14.4 (11.1–17.3)	0.86
2001	43.4	80	46.1	11.5	142	14.9 (12.1–19.1)	0.88
2001	51	86.6	42.9	58.6	142	14.9 (12.1–19.1)	0.88
2003	44.6	83	32.5	31.9	149	16.3 (7.9–22)	0.88
2005	40.7	73.1	59.2	8.2	142	15.2 (10.6–20.4)	0.89
2005	38.5	71.4	104.5	27.3	142	15.2 (10.6–20.4)	0.89
2006	33.2	72.5	21	25.1	140	15.5 (10.8–19.8)	0.91
2007	49.2	82.9	56.3	16.4	140	13.8 (10.4–16.7)	0.82
2007	50.2	87	75.5	31.9	140	13.8 (10.4–16.7)	0.82
2008	41.3	75.1	41.6	17.8	140	13.6 (8.9–16.6)	0.79
2008	38.8	77	54.2	24	140	13.6 (8.9–16.6)	0.79

$L_1$ , mean fork length ( $L_F$ ) of juvenile *Salmo salar* in May;  $L_2$ , mean  $L_F$  of juvenile *S. salar* in October;  $\Delta t$ , delay between May ( $t_1$ ) and October ( $t_2$ ) electrofishing event;  $T$ , mean water temperature during the growth period between  $t_1$  and  $t_2$  with associated range in parentheses;  $f(T)$ , effect of water temperature time series on growth rate calculated with  $T_{opt}$ ,  $T_{min}$  and  $T_{max}$  defined for the baseline scenario (Table II).



accounting for the influence of the daily variations in  $T$  through a dome-shaped curve varying between 0 (no growth) and 1.  $\Psi(T_{i,d})$  takes the maximum value of 1 if  $T_{i,d} = T_{opt}$ .  $T_{min}$  and  $T_{max}$  correspond respectively to the minimum and the maximum  $T$  at which growth occurs (Fig. 2):

$$\begin{cases} \Psi(T_{i,d}) = (T_{i,d} - T_{min})(T_{i,d} - T_{max})[(T_{i,d} - T_{min})(T_{i,d} - T_{max}) - (T_{i,d} - T_{opt})^2]^{-1} \\ \text{if } T_{min} \leq T_{i,d} \leq T_{max} \\ \Psi(T_{i,d}) = 0 \text{ if } T_{i,d} < T_{min} \text{ or } T_{i,d} > T_{max} \end{cases} \quad (3b)$$

#### Effect of densities

As YOYs of *S. salar* and *S. trutta* are present in the same habitats, densities of both *S. salar* and *S. trutta* YOY were considered to account for both intra and interspecific competition (Kennedy & Strange, 1986). The effect of older salmonids (1+ years and older) was not considered *a priori* because of the clear niche differentiation between different age classes (Hearn, 1987; Baglinière *et al.*, 1994; Heggenes *et al.*, 1999; Heggenes & Saltveit, 2007).

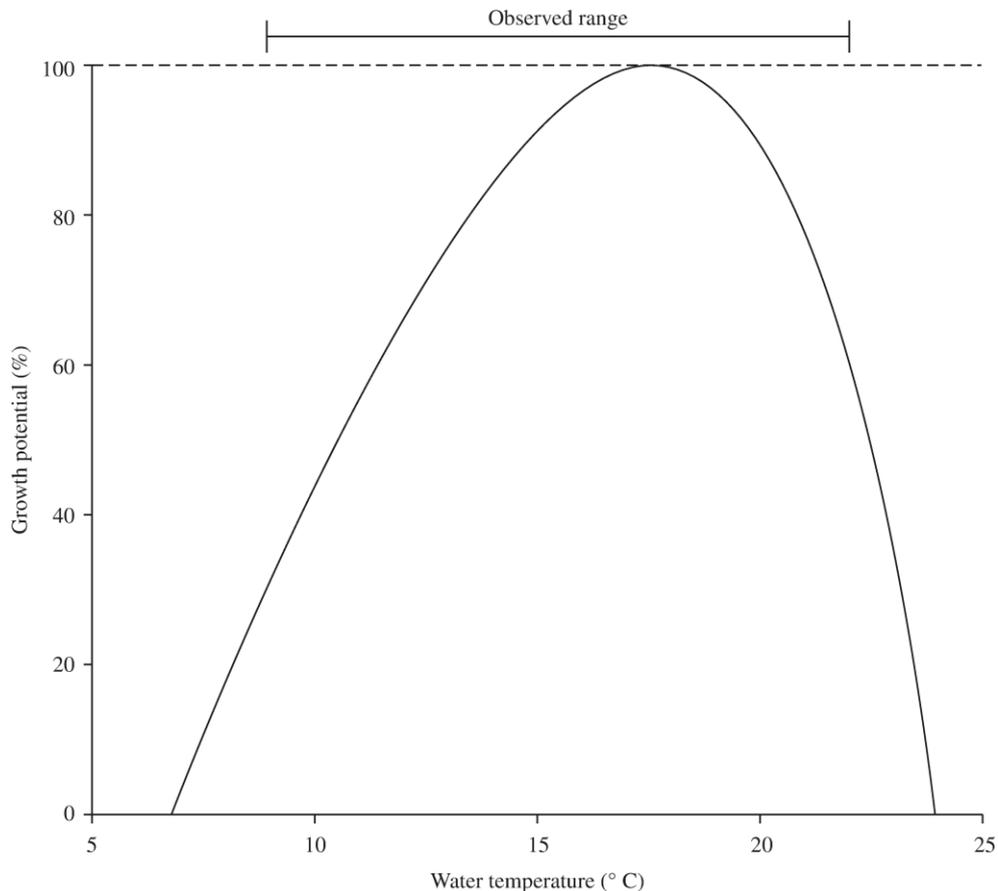


FIG. 2. Dome-shaped curve illustrating the effect of water temperature on daily growth rate of juvenile *Salmo salar* (Mallet *et al.*, 1999). The growth potential is drawn for the baseline configuration of fixed parameters  $T_{opt}$ ,  $T_{min}$  and  $T_{max}$ :  $T_{opt} = 17.6$ ,  $T_{min} = 6.8$  and  $T_{max} = 23.9^{\circ}$  C. The range of observed temperature between April and October is also indicated.



The effects of YOY salmonid densities on the growth rate were modelled through negative exponential forms ensuring that optimal conditions for growth occur when density tends towards 0. Two alternative modelling structures were tested:

$$f(D_{S,i}, D_{T,i}) = e^{-\beta_S D_{S,i}} \times e^{-\beta_T D_{T,i}} \quad (4a)$$

$$f(D_{S,i}, D_{T,i}) = e^{-\beta(D_{S,i} + D_{T,i})} \quad (4b)$$

with  $D_{S,i}$  and  $D_{T,i}$  denoting the densities of *S. salar* and *S. trutta*, respectively (in sampling unit  $i$ ), and the  $\beta$  parameters regulating their effects on the growth rate. Equation (4a) *a priori* assumes a different effect of *S. salar* and *S. trutta* densities with two distinct associated parameters  $\beta_S$  and  $\beta_T$ , whereas equation (4b) assumes a symmetric effect with a single parameter  $\beta$ .

### BAYESIAN ANALYSIS, PRIORS AND FIXED PARAMETERS

The model was developed in a Bayesian framework. An informative prior was set on  $L_\infty$  using ancillary data (Appendix I). Few informative priors were set on the other parameters  $K_{opt}$ ,  $\beta_S$ ,  $\beta_T$ ,  $\beta$  and  $\sigma^2$  (Table II).  $T_{min}$ ,  $T_{opt}$  and  $T_{max}$  were fixed to the average values provided by Elliott & Hurley (1997) for two English rivers and by Jonsson *et al.* (2001) for five Norwegian rivers for the moderate fast growth group of YOY *S. salar* (Table II). A sensitivity analysis was performed to assess the sensitivity of results to the values of parameters  $T_{min}$ ,  $T_{opt}$  and  $T_{max}$  (see details in Appendix II).

The joint posterior distribution of all the model unknowns was derived by means of Monte-Carlo Markov chain (MCMC) sampling. The OpenBUGS (Lunn *et al.*, 2009) and the BRugs package (Thomas *et al.*, 2006) of R (R Development Core Team; www.r-project.org) were used. Three parallel MCMCs were run. For each chain, the first 10 000 iterations were discarded. After this burn-in period, only one in 20 iterations was kept so as to reduce the MCMC sampling autocorrelation. Inferences were then derived from a sample of 60 000 iterations from three chains of 20 000 iterations. Convergence of MCMC sampling was assessed by means of the Brooks–Gelman–Rubin diagnostic (Brooks & Gelman, 1998).

TABLE II. Fixed parameters and prior distributions used in the most complex model M2 accounting for both effects of water temperature and densities on growth of young-of-the-year *Salmo salar*

Parameters	Prior
Fixed values	
$T_{min}$	6.8
$T_{opt}$	17.6
$T_{max}$	23.9
Priors	
$L_\infty$	Gamma ( $E = 202$ , c.v. = 0.04)
$K_{opt}$	Gamma ( $E = 0.0027$ , c.v. = 2.5)
$\beta$	Normal ( $E = 0$ , s.d. = 1)
$\sigma^2$	Gamma ( $E = 1$ , c.v. = 10)

$\beta$ , effect of juvenile salmonids density on growth (the same prior distributions are defined for  $\beta_S$ ,  $\beta_T$  and  $\beta$ );  $K_{opt}$ , optimum growth rate;  $L_\infty$ , asymptotic fork length of juvenile *S. salar* (mm) (see Appendix I);  $\sigma^2$ , variance of the normal random noise;  $T_{min}$ ,  $T_{opt}$ ,  $T_{max}$ , minimum, optimum and maximum temperature ( $^\circ$  C) for growth respectively.



### POSTERIOR MODEL CHECKING

Posterior model checking was used to check the consistency between the fitted model (*a posteriori*) and the data (Gelman *et al.*, 2004). For each model with parameters  $\theta$ , the omnibus  $\chi^2$  discrepancy was computed as a summary measure to assess the consistency between the model and the data:  $\chi^2(\Delta L, \theta) = \sum_{i=1}^n [\Delta L_i - E(\Delta L_i | \theta, t_{1,i}, t_{2,i})]^2 V(\Delta L_i | \theta, t_{1,i}, t_{2,i})^{-1}$ , where  $n$  is the number of observations and  $E(\Delta L_i | \theta, t_{1,i}, t_{2,i})$  and  $V(\Delta L_i | \theta, t_{1,i}, t_{2,i}) = \sigma^2$  are respectively the expected mean and variance of growth increments during the growth period between  $t_1$  and  $t_2$  deduced from equation (1). For each set of parameters  $\theta$  drawn in their joint posterior distribution, the realized discrepancies  $\chi^2(\Delta L^{\text{obs}}, \theta)$  computed with the observed values of  $\Delta L_i$  was compared to the predicted discrepancies  $\chi^2(\Delta L^{\text{rep}}, \theta)$  computed with the posterior predictive replicates of growth increments. If the model fits the data well, then replicated data should look similar to observed data and  $\chi^2(\Delta L^{\text{rep}}, \theta)$  should not be different from  $\chi^2(\Delta L^{\text{obs}}, \theta)$ . The Bayesian  $P$ -value is the probability that  $\chi^2(\Delta L^{\text{rep}}, \theta) > \chi^2(\Delta L^{\text{obs}}, \theta)$  estimated over the posterior sample of  $\theta$ . A  $P$ -value reasonably near 0.5 indicates consistency between the model and the data, whereas a very high (*c.* 0.95) or very low (*c.* 0.05)  $P$ -value provides a serious warning (Gelman *et al.*, 2004).

### RELATIVE INFLUENCES OF $D$ AND $T$ ON GROWTH

To assess the relative influence of the covariates  $D$  and  $T$ , the complete model defined by equations 1 and 2 (denoted M2) was compared to a model including the effect of  $T$  only (M1) and to the null model without covariates (M0). Models were compared using the mean deviance and the deviance information criterion (DIC; Spiegelhalter *et al.*, 2002). The deviance measures the amount of variability explained by the model and the DIC is a deviance-based criterion penalizing model complexity.

Leave-one-out-cross-validation (LOOCV) was also used to compare the predictive performance of the models. For each sampling unit  $i$ , the model was first fitted to the original data set except data from unit  $i$ . The fitted model was then used to predict the mean  $L_F$  in October for this unit  $i$  (denoted  $L_{2,i}^{\text{pred}}$ ), given the  $L_F$  in May ( $L_{1,i}$ ), the duration ( $t_{2,i} - t_{1,i}$ ) and the covariates  $D$  and  $T$ . The predictive performance of each model was summarized through the mean absolute relative error:  $\text{MAR} = n^{-1} \times \sum_{i=1}^n |(L_{2,i} - L_{2,i}^{\text{pred}}) L_{2,i}^{-1}|$ .

To track systematic bias of underestimation or overestimation in forecasting, the mean proportion of over-prediction (p-ov), corresponding to the probability that  $L_{2,i}^{\text{pred}} > L_{2,i}$  (averaged over the 22 sites) was also calculated. A value close to 0.5 indicates unbiased forecasting capacities.

### EFFECT OF COVARIATES ON SIZE REACHED IN AUTUMN

To quantify the relative effect of the covariates on the mean size reached in autumn, the growth model was used to generate hypothetical growth trajectories of YOY between 1 April and 15 October (whole critical growth period before smoltification choice). Posterior medians of parameters  $\beta$ ,  $\beta_S$ ,  $\beta_T$ ,  $T_{\text{opt}}$ ,  $K_{\text{opt}}$  and  $L_{\infty}$  and an emergence date (starting date for growth) fixed to 1 April were used. The  $L_F$  at emergence was considered known and equal to 27.7 mm according to observations obtained in hatchery from eggs originating from La Roche Brook (G. Evanno, pers. comm.). Growth trajectories corresponding to the following contrasted scenarios were generated: (1) densities (*S. salar* and *S. trutta*) set successively to their minimum and maximum observed values and  $T$  set to  $T_{\text{opt}}$  [leading to  $g(D)$  minimum or maximum and  $f(T) = 1$ ] and (2)  $f(T)$  set successively to its maximum and minimum observed value (Table I) and  $D$  artificially set to 0 [leading to  $g(D) = 1$ ]. As a reference upper bound, the optimal growth trajectory corresponding to  $K = K_{\text{opt}}$  [*i.e.*  $f(T) = g(D) = 1$ ] was also computed.



Finally, the model was used to assess the influence of increasing  $T$  on the mean  $L_F$  reached in autumn. The methodology described above was used to compute the mean  $L_F$  reached by YOY on 15 October with  $D$  and  $T$  series respectively set to their average over the 22 sampling units. The procedure was repeated by adding increments of  $0.1^\circ\text{C}$  on  $T$  from  $0.0$  to  $+6.4^\circ\text{C}$  (the maximum air temperature increments in 100 years supported by IPCC, 2007) to assess the response of the mean  $L_F$  on 15 October as a function of  $T$  increments. The same curve was also calculated with  $D$  set to its maximum and minimum observed values.

## RESULTS

### PRELIMINARY DATA ANALYSIS

Mean  $L_F$  in May and October ranged between 29 and 51 mm, and 71 and 97 mm, respectively. The between-site contrast in temperatures was low by comparison with the contrast in densities of competitors (Table I). The thermal effect  $f(T)$  ranged between 0.79 and 0.92. By contrast, the densities (*S. salar* + *S. trutta*) exhibited a much larger contrast as they ranged between 24.2 and 141.2 fish  $100\text{ m}^{-2}$ . Neither series of  $f(T)$  and YOY salmonid densities showed any temporal trend. *Salmo salar* and *S. trutta* densities were independent (Pearson correlation test,  $P > 0.05$ ), with higher (Student test,  $P < 0.01$ ) and more variable (Bartlett test,  $P < 0.01$ ) densities of *S. salar*.

### EFFECT OF *S. TRUTTA* AND *S. SALAR* DENSITIES

The comparison between the alternative models 4a and 4b emphasized that the effects of *S. salar* and *S. trutta* YOY densities were symmetric. When fitting the model M2 under hypothesis 4a, both the posterior distributions of  $\beta_S$  and  $\beta_T$  had  $>90\%$  of their posterior credibility in values  $>0$ , but presented an important overlap (not shown). The model including a symmetric effect of both densities (equation 4b with a single parameter  $\beta$ ) outperformed the model with separate effects (equation 4a) with DIC values of 143.4 and 145.3, respectively. The model with symmetric effects was used in the following.

### PARAMETER ESTIMATION (MODEL M2)

Posterior distributions of  $K_{\text{opt}}$ ,  $\beta$  and  $\sigma^2$  showed considerable updating by comparison with the priors (Fig. 3). By contrast, the informative prior distribution of  $L_\infty$  was not updated, which is consistent with the modelling strategy. Pairs of parameters ( $K_{\text{opt}}$ ,  $\beta$ ) and ( $K_{\text{opt}}$ ,  $L_\infty$ ) were respectively positively and negatively correlated (Fig. 3). Posterior estimates of parameters  $K_{\text{opt}}$  and  $\beta$  were not sensitive to values of  $T_{\text{min}}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\text{max}}$  (Appendix II Table).

Figure 4 illustrates how well the model described the data. Residuals between observed and predicted  $L_F$  in October could be large (with a 95% Bayesian credibility interval ranging from 24.6 to 26.2 mm) but the model captured a substantial part of the variability of growth of YOY, reproducing the pattern observed in Fig. 4, and did not present any systematic forecasting bias (p-ov value close to 0.5; see Table III). Posterior checking indicated a good consistency between the model and data with a  $P$ -value close to 0.5 (Table III).



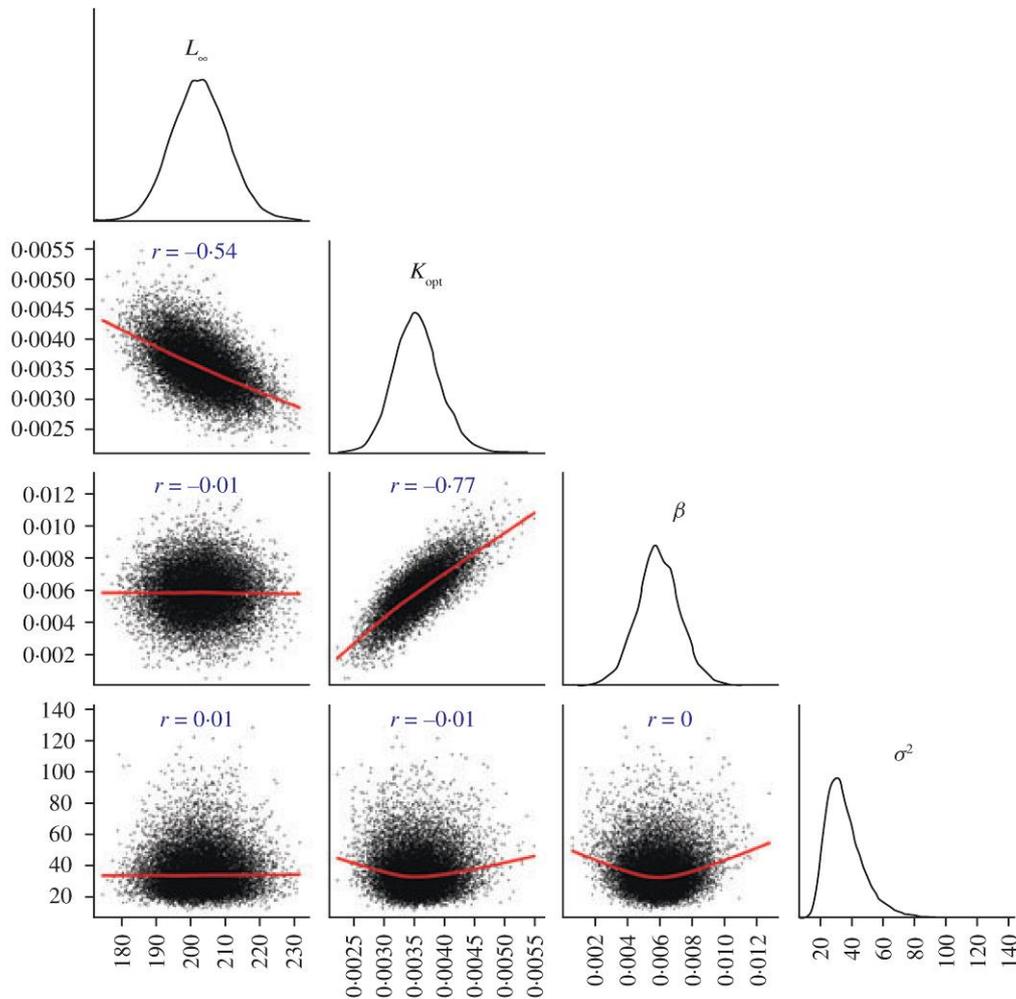


FIG. 3. Posterior distributions of parameters in the von Bertalanffy growth model M2.  $L_{\infty}$ , asymptotic length (mm);  $K_{\text{opt}}$ , optimum daily growth rate reached for water temperature equal to  $T_{\text{opt}}$  and null density;  $\beta$ , intensity of the effect of juvenile salmonids (*Salmo salar* and *Salmo trutta*) density;  $\sigma^2$ , variance of random noise in the growth model. Diagonal panels: marginal posterior distributions of parameters. Lower panels: pair-wise Monte-Carlo Markov chain (MCMC) samples of parameters. Red curves: non parametric smoothing of the pairwise MCMC sample.

## RELATIVE EFFECT OF THE COVARIATES $T$ AND $D$ ON YOY GROWTH

Model comparisons (Table III) showed that both  $D$  and  $T$  are useful for explaining the variability in YOY growth but that  $T$  was much less influential than  $D$ . The reduction in mean deviance, which was obtained by adding  $T$  to M0, is much lower than the one obtained by adding  $D$  to M1. DIC values summarized in Table III showed that penalizing the deviance by model complexity did not change previous conclusions. Rank of models according to the predictive performance measured by the MAR was consistent with the DIC (Table III). Models M1 and M2 have better predictive performances than the baseline model M0, but the greatest predictive performance was obtained when  $D$  was included. The three competing models do



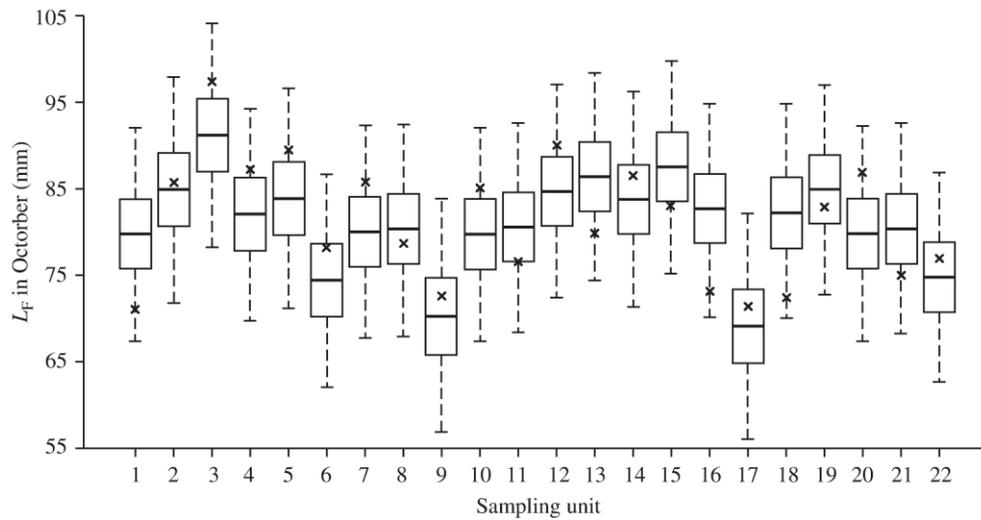


FIG. 4. Box and whisker plots of posterior predictive distribution of the fork length ( $L_F$ ) of young-of-the-year (YOY) *Salmo salar* at the second sampling occasion (October) in the 22 sampling units derived from model M2. Boxes: 50% Bayesian credibility interval. Whiskers: 95% Bayesian credibility interval. X, observed mean  $L_F$  of YOY on the second sampling occasion.

not present systematic bias in forecasting (Table III). To sum up, results supported the modelling assumptions and suggested that YOY growth in La Roche Brook was controlled by both  $D$  and the  $T$ , but the density of competitors was the most influential covariate. These conclusions were robust to the values of the fixed parameters  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$  (Appendix II Table). No matter the combination of values for  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$ , the model accounting for both effects of densities and water temperature on the growth rate always outperformed the other models (in terms of DIC criteria; see Appendix II Table).

Figure 5 illustrates the higher influence of variations in  $D$  than in  $T$  on the growth trajectories simulated between 1 April and 15 October. The multiplicative effect of

TABLE III. Competing von Bertalanffy model options for growth of juvenile *Salmo salar* and corresponding criteria for model selection. Model M0: simple von Bertalanffy growth model with no effect of water temperature and densities; model M1: effect of water temperature only; model M2: effect of both water temperature and densities. Model M2 was fitted using symmetric effects of YOY *S. salar* and *Salmo trutta* densities (equation 4b)

Model	$\overline{\text{Dev}}$	pD	DIC	P-value	MAR	p-ov
M0	161.6	2.1	163.7	0.50	0.101	0.49
M1	156.2	2.1	158.3	0.50	0.085	0.48
M2	140.3	3.1	143.4	0.51	0.066	0.53

$\overline{\text{Dev}}$ , posterior mean of the deviance; pD, measure of the model complexity; DIC, deviance information criterion ( $\text{DIC} = \overline{\text{Dev}} + \text{pD}$ ); P-value, Bayesian P-value assessing the consistency between model and data; MAR, mean absolute relative error obtained by LOOCV; p-ov: average percentage of over-prediction.



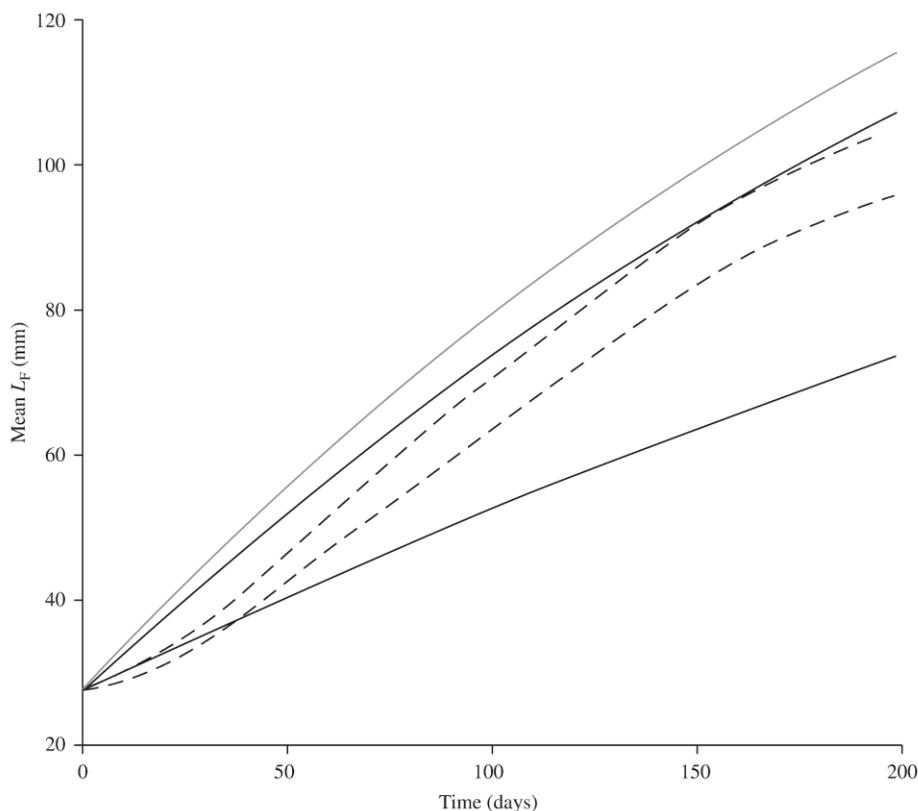


FIG. 5. Effect of juvenile salmonids (*Salmo salar* and *Salmo trutta*) density ( $D$ ) and water temperature ( $T$ ) on the growth trajectories of young-of-the-year *S. salar* between 1 April and 15 October. All growth trajectories were drawn using point estimates (posterior medians) of parameters  $K_{\text{opt}}$  and  $L_{\infty}$ . The size at  $t = 0$  of the von Bertalanffy growth curve corresponds to the fork length ( $L_F$ ) at emergence considered known and equal to 27.7 mm. —, maximum and minimum bound for  $g(D)$  (respectively 0.87 and 0.44); - - -, maximum and minimum bound for  $f(T)$  (respectively 0.83 and 0.72); —, optimal growth conditions [ $f(T) = g(D) = 1$ ].

$T$  [ $f(T)$ ] computed from the Mallet *et al.* (1999) model (equations 3a and 3b) only varied between 0.72 and 0.83 (*i.e.* by a factor 1.2; Table I). By contrast, the densities varied between 24.2 and 141.2 fish  $100 \text{ m}^{-2}$ , and the influence of  $D$  on the growth rate [ $g(D)$ ] varied between 0.44 and 0.87 (*i.e.* by a factor of two). The variation in size on 15 October resulting from variations in  $D$  [ $g(D)$ ] ranging from 0.44 to 0.87 [ $f(T) = 1$ ] was equal to 33 mm, and three times higher than the variation in size resulting from the variations in  $T$ .

#### EFFECT OF GLOBAL WARMING

Figure 6 shows the response of the  $L_F$  reached by YOY in October to the predicted increase of  $T$  due to global warming. The response was drawn for three sets of parameters  $T_{\text{min}}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\text{max}}$  leading to three contrasted configurations of the Mallet type response to temperature (see Appendix II for the complete sensitivity analysis): (1) the baseline configuration shown in Fig. 2 (referred as the baseline configuration with  $T_{\text{min}} = 6.8$ ,  $T_{\text{opt}} = 17.6$  and  $T_{\text{max}} = 23.9$ ); (2) one being shifted to



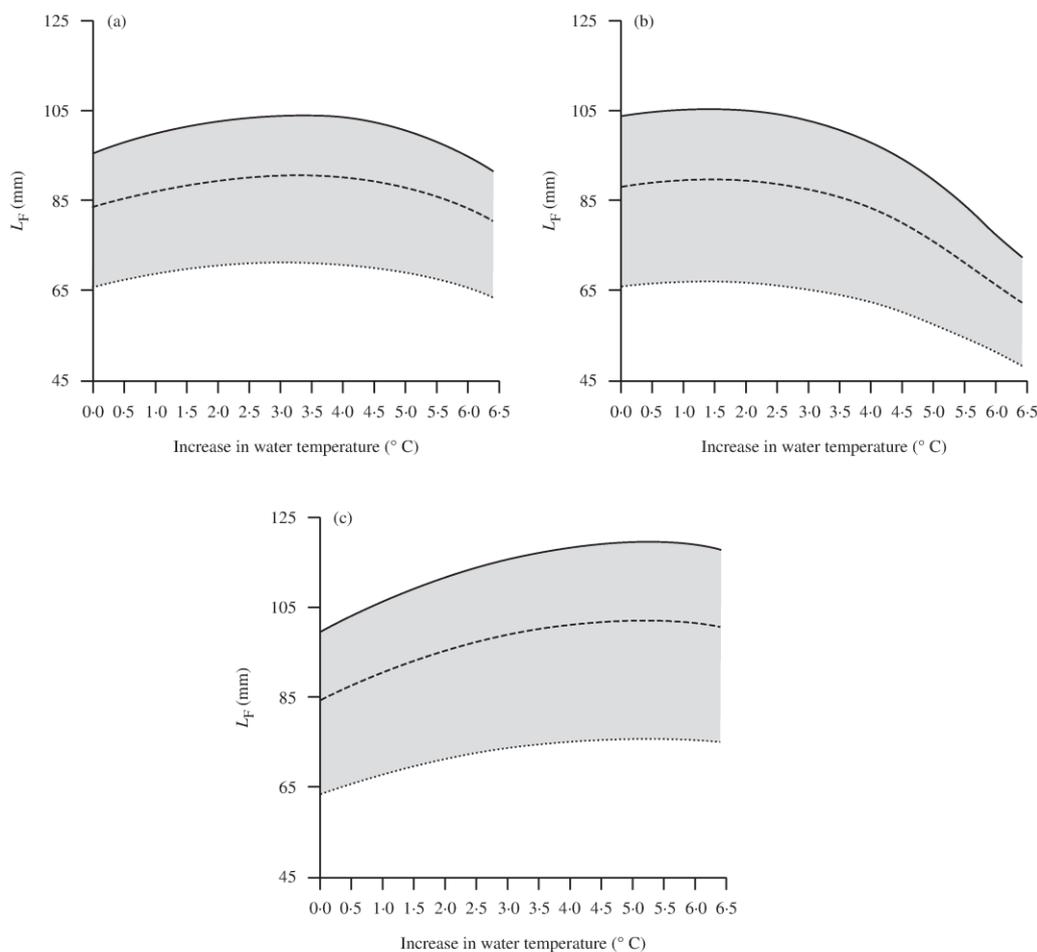


FIG. 6. Effects of increase in water temperature ( $T$ ) and of the density ( $D$ ) of juvenile salmonids (*Salmo salar* and *Salmo trutta*) on the length ( $L_F$ ) reached by young-of-the-year *Salmo salar* on 15 October. Responses were drawn for three contrasted configurations of fixed parameters  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$  in equation (3b). Fork length reached in (a)  $T_{\min} = 6.8^\circ\text{C}$ ,  $T_{\text{opt}} = 17.6^\circ\text{C}$  and  $T_{\max} = 23.9^\circ\text{C}$ . (b)  $T_{\min} = 5.8^\circ\text{C}$ ,  $T_{\text{opt}} = 15.6^\circ\text{C}$  and  $T_{\max} = 22.4^\circ\text{C}$ . (c)  $T_{\min} = 7.8^\circ\text{C}$ ,  $T_{\text{opt}} = 19.6^\circ\text{C}$  and  $T_{\max} = 25.4^\circ\text{C}$ . —,  $L_F$  reached with  $D = 24.2$  (minimum  $D$  observed). - - - - ,  $L_F$  reached with  $D = 65.6$  (mean density observed). ..... ,  $L_F$  reached with  $D = 141.2$  (maximum  $D$  observed).

lower temperatures (referred as the low configuration with  $T_{\min} = 5.8$ ,  $T_{\text{opt}} = 15.6$ ,  $T_{\max} = 22.4$ ); (3) one being shifted to higher temperatures (referred as the high configuration with  $T_{\min} = 7.8$ ,  $T_{\text{opt}} = 19.6$ ,  $T_{\max} = 25.4$ ).

In contrast with previous results, these predictions were highly sensitive to the values of the set of parameters  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$ . The shapes of the responses clearly resulted from the combination of the dome-shaped curve of the Mallet model with the range of temperature tested. The maximum increment in  $T$  (by reference to the average observed  $T$  between 1988 and 2008) that should remain favourable to the growth of YOY *S. salar* was equal to  $+1.4$ ,  $+3.2$  and  $+5^\circ\text{C}$  for the low, baseline and high configurations of the Mallet type response, respectively. Beyond this threshold, the right decreasing side of the Mallet model dominated the growth response.



Beyond this sensitivity to values of  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$ , the sensitivity of the responses to the variations in  $D$  dominated the signal. In particular, for the low and the baseline configurations of  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$ , the changes in mean  $L_F$  in October induced by variations in  $D$  were respectively 1.5 and 3.0 times higher than the changes due to simulated increments in  $T$ .

## DISCUSSION

The aim of the study was to assess the relative influence of temperature and density of juvenile salmonids on past and future growth of YOY *S. salar*. The von Bertalanffy growth model with its growth rate modelled as a function of the temperature and YOY salmonid density appeared as a valuable basis to achieve this goal. The temperature effect on the growth rate was modelled according to the functional form proposed by Mallet *et al.* (1999). This model had already been successfully used to capture the influence of daily temperature on the growth rate of *T. thymallus* (Mallet *et al.*, 1999) and *T. arcticus* (Dion & Hughes, 2004). This dome-shaped parametric form is an interesting alternative to the exponential or sine functions previously used (Fontoura & Agostinho, 1996) and is close to the one applied to *S. salar* by Forseth *et al.* (2001) and Jonsson *et al.* (2001). As an extension of the Mallet *et al.* (1999) approach, the effect of both intraspecific (YOY of *S. salar*) and interspecific (YOY of *S. trutta*) competition was introduced by modelling the growth rate as a decreasing exponential function of the combined density of the two species.

Growth was analysed through mean growth increments between mean  $L_F$  of YOY captured at different sites in May and October. Individual mark–recapture data are the most suitable data to analyse fish growth in the wild, as they capture the variability in individual growth (Laslett *et al.*, 2002; Gurney *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2009). Such data were not, however, available. Indeed, the small size of YOY in May (2 months after the emergence, between 24 and 71 mm) means that the manipulation and marking may compromise their survival. Relying on mean  $L_F$  of fish captured at a site for analysing growth requires that two assumptions are met: (1) YOY are mostly sedentary between the sampling occasions and (2) no significant size-dependent mortality occurs between the sampling occasions. Those two assumptions can reasonably be considered to have been met. Indeed, the sedentary and territorial behaviour of YOY *S. salar* appears early after emergence (around April) and they make only limited movements between May and October (McCormick *et al.*, 1998; Steingrimsson & Grant, 2003). Moreover, most of the size-selective mortality of YOY *S. salar* occurs a few days after emergence before the first sampling occasion (Einum & Fleming, 2000).

The present findings confirm previous results that juvenile growth depends on both the density and the temperature (Gibson, 1993; Armstrong *et al.*, 1998). The model including the effects of both  $T$  and  $D$  on the growth rate provided both the best-fit (smallest mean posterior deviance) and the best predictive performance (smallest mean absolute relative error). The density of competitors proved, however, a much more influential covariate than the temperature, although this result must be considered together with the fact that in the data set, the between-site contrast in the temperature was low by comparison with the contrast in density of juvenile



salmonids. These conclusions were robust to the form of the response to temperature that was considered *a priori*.

Second, the results suggest that the effects of variations in YOY *S. salar* and *S. trutta* densities are likely to dominate the effects of global warming. Indeed, the YOY growth variations induced by observed variations in densities of YOY salmonids were much larger than those due to observed temperature variations. Further analyses derived from the model suggested that an unrealistic increase of the temperature of 10° C [much more than maximum warming of 6.4° C predicted by IPCC (2007)] would be necessary to induce a growth variation comparable to the one due to the variability of densities. This result is of importance for assessing the effect of global warming because all factors that could, directly or indirectly, affect *S. salar* or competitors (such as *S. trutta*) densities might well have greater effects than factors influencing temperature.

Regarding the latitude of the La Roche Brook, the effect of temperature highlighted by the present study was consistent with Jonsson & Jonsson (2009) who concluded that climate warming should improve the growth of *S. salar* juveniles in temperate and northern latitudes, but probably not in southern parts of the distribution area. The present analysis also suggests that factors that could affect salmonid density, such as the probable decrease in marine survival rate due to climate change (ICES, 2006), could have a more structuring effect on juvenile growth than factors influencing freshwater temperatures. This result also balances the conclusions of Jonsson & Jonsson (2009) as it suggests that the effects of climate change on marine conditions might well have an indirect effect on juvenile growth that could be greater than the effect of climate factors directly affecting the freshwater phase. Lastly, the present results point out the importance of local context in the assessment of the effect of global change on *S. salar*, and large-scale analysis with no reference to local specificities such as the one proposed in Lassalle *et al.* (2008) or in Lassalle & Rochard (2009) must be interpreted with caution.

Any modification in the growth conditions of YOY could have a large effect on individual fitness and so on population dynamics. In the southern part of the distribution range, where local environmental conditions offer opportunities for high growth, the  $L_F$  reached by YOY at the end of the first growing season affects age and date of seaward migration. A bimodal distribution of  $L_F$  appears at the end of the first autumn (Thorpe, 1977; Utrilla & Lobon-Cervia, 1999) and juveniles in the upper modal group have a higher probability of smolting at age 1+ years, whereas most of the fish that delay their migration for a year and smoltify at age 2+ years are in the lower modal group (Baglinière & Maisse, 1985; Heggenes & Metcalfe, 1991; Nicieza *et al.*, 1994; Utrilla & Lobon-Cervia, 1999). Hence, improving YOY growth conditions can reduce the mean age at smoltification. Several studies reviewed in Carlson *et al.* (2008) and the study of Letcher & Horton (2008) also suggest possible effects (generally weak or to be confirmed over a long time scale) on seasonal survival of parr. The consequences of improving growth conditions, however, are likely to be much more complex than a single change in the mean age at smoltification or modifications in freshwater survival rates. As complex correlations occur between life-history traits (Marschall *et al.*, 1998), the whole life cycle might well be affected. For instance, fast-growing juveniles minimize the time spent in the river and thus maximize freshwater survival, whereas slow growing ones smoltify later but maximize marine survival (Jonsson & Jonsson, 2004; Jutila *et al.*, 2006; Kallio-Nyberg



*et al.*, 2009). Smolt age and size is also known to affect sea age at maturity (Nicieza & Brana, 1993; Salminen, 1997; Jonsson *et al.*, 2003; Jonsson & Jonsson, 2007). Better growth conditions should also favour precocious maturation of male juveniles (Saunders *et al.*, 1982; Rowe & Thorpe, 1990; Piche *et al.*, 2008), which could in turn increase the age of smolts, modify the sex ratio due to the increased male mortality (Baglinière *et al.*, 1993; Whalen & Parrish, 1999; Buoro *et al.*, 2010) and affect the effective size of populations (Juanes *et al.*, 2007; Saura *et al.*, 2008).

The authors would like to thank all the people of the staff of the Unité Expérimentale d'Ecologie et d'Ecotoxicologie Aquatique (INRA Rennes) in charge of the maintenance of data loggers, field work and the collection of data used in this study.

### References

- Acolas, M. L., Roussel, J. M., Lebel, J. M. & Baglinière, J. L. (2007). Laboratory experiment on survival, growth and tag retention following PIT injection into the body cavity of juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research* **86**, 280–284.
- Armstrong, J. D., Grant, J. W. A., Forsgren, H. L., Fausch, K. D., DeGraaf, R. M., Fleming, I. A., Prowse, T. D. & Schlosser, I. J. (1998). The application of science to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar*): integration across scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 303–311.
- Arnekleiv, J. V., Finstad, A. G. & Ronning, L. (2006). Temporal and spatial variation in growth of juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **68**, 1062–1076. doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.00986.x
- Baglinière, J. L. (1976). Les populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L., 1766) en Bretagne – Basse Normandie. *Annales d'hydrobiologie* **7**, 141–158.
- Baglinière, J. L. & Champigneulle, A. (1986). Population estimates of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, as indexes of smolt production in the R. Scorff, Brittany. *Journal of Fish Biology* **29**, 467–482.
- Baglinière, J. L. & Maise, G. (1985). Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican massif, France. *Aquaculture* **45**, 249–263.
- Baglinière, J. L., Maise, G. & Nihouarn, A. (1993). Comparison of two methods of estimating Atlantic salmon (*Salmo salar*) wild smolt production. In *Production of Juvenile Atlantic Salmon, Salmo salar, in Natural Waters* (Gibson, R. J. & Cutting, R. E., eds), pp. 189–201. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences* **118**.
- Baglinière, J. L., Prevost, E. & Maise, G. (1994). Comparison of population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a small tributary of the River Scorff (Brittany, France). *Ecology of Freshwater Fish* **3**, 25–34.
- Baglinière, J. L., Marchand, F. & Vauclin, V. (2005). Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and in-stream habitat. *ICES Journal of Marine Science* **62**, 695–707.
- Baum, D., Laughton, R., Armstrong, J. D. & Metcalfe, N. B. (2005). The effect of temperature on growth and early maturation in a wild population of Atlantic salmon parr. *Journal of Fish Biology* **67**, 1370–1380. doi: 10.1111/j.1095-8649.2005.00832.x
- von Bertalanffy, L. (1960). Principles and theory of growth. In *Functional Aspects of Normal and Malignant Growth* (Nowinsky, W. W., ed.), pp. 137–259. Amsterdam: Elsevier.
- Brooks, S. P. & Gelman, A. (1998). General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **7**, 434–455.
- Buoro, M., Prévost, E. & Gimenez, O. (2010). Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*): incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution* **64**, 2629–2642.
- Carle, F. L. & Strub, M. R. (1978). New method for estimating population-size from removal data. *Biometrics* **34**, 621–630.



- Carlson, S. M., Olsen, E. M. & Vøllestad, L. A. (2008). Seasonal mortality and the effect of body size: a review and an empirical test using individual data on brown trout. *Functional Ecology* **22**, 663–673.
- Dion, C. A. & Hughes, N. F. (2004). Testing the ability of a temperature-based model to predict the growth of age-0 arctic grayling. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 1047–1050.
- Einum, S. & Fleming, I. A. (2000). Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* **54**, 628–639.
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (1997). A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Functional Ecology* **11**, 592–603.
- Fabens, A. J. (1965). Properties and fitting of von Bertalanffy growth curve. *Growth* **29**, 265–289.
- Fontoura, N. F. & Agostinho, A. A. (1996). Growth with seasonally varying temperatures: an expansion of the von Bertalanffy growth model. *Journal of Fish Biology* **48**, 569–584.
- Forseth, T., Hurley, M. A., Jensen, A. J. & Elliott, J. M. (2001). Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* **46**, 173–186.
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. & Rubin, D. B. (2004). *Bayesian Data Analysis*, 2nd edn. London: Chapman & Hall.
- Gibson, R. J. (1993). The Atlantic salmon in fresh-water – spawning, rearing and production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **3**, 39–73.
- Grant, J. W. A. & Imre, I. (2005). Patterns of density-dependent growth in juvenile stream-dwelling salmonids. *Journal of Fish Biology* **67**, 100–110. doi: 10.1111/j.1095-8649.2005.00916.x
- Gurney, W. S. C., Bacon, P. J., Tyldesley, G. & Youngson, A. F. (2008). Process-based modelling of decadal trends in growth, survival, and smolting of wild salmon (*Salmo salar*) parr in a Scottish upland stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 2606–2622.
- Harwood, J. & Stokes, K. (2003). Coping with uncertainty in ecological advice: lessons from fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 617–622.
- Hearn, W. E. (1987). Interspecific competition and habitat segregation among stream-dwelling trout and salmon – a review. *Fisheries* **12**, 24–31.
- Heggenes, J. & Metcalfe, N. B. (1991). Bimodal size distributions in wild juvenile Atlantic salmon populations and their relationship with age at smolt migration. *Journal of Fish Biology* **39**, 905–907.
- Heggenes, J. & Saltveit, S. J. (2007). Summer stream habitat partitioning by sympatric Arctic charr, Atlantic salmon and brown trout in two sub-arctic rivers. *Journal of Fish Biology* **71**, 1069–1081. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01573.x
- Heggenes, J., Baglinière, J. L. & Cunjak, R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* **8**, 1–21.
- Hilborn, R. & Liermann, M. (1998). Standing on the shoulders of giants: learning from experience in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **8**, 273–283.
- Imre, I., Grant, J. W. A. & Cunjak, R. A. (2005). Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick. *Journal of Animal Ecology* **74**, 508–516. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00949.x
- Jensen, A. J. (2003). Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated River Alta: effects of altered water temperature on parr growth. *River Research and Applications* **19**, 733–747. doi: 10.1002/rra.710
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2004). Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* **61**, 2369–2383.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* **75**, 2381–2447. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x
- Jonsson, B., Forseth, T., Jensen, A. J. & Naesje, T. F. (2001). Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology* **15**, 701–711.



- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2007). Sea growth, smolt age and age at sexual maturation in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **71**, 245–252. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01488.x
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (2003). The marine survival and growth of wild and hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Applied Ecology* **40**, 900–911.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (2005). Does climate during embryonic development influence parr growth and age of seaward migration in Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 2502–2508.
- Juanes, F., Perez, J. & Garcia-Vazquez, E. (2007). Reproductive strategies in small populations: using Atlantic salmon as a case study. *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 468–475.
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. (2006). Long-term changes in the smolt size and age of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a northern Baltic river related to parr density, growth opportunity and postsmolt survival. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 321–330. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00171.x
- Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemä, I. & Kannala-Fisk, L. (2009). Marine survival of reared Atlantic salmon in the Baltic Sea: the effect of smolt traits and annual factors. *Fisheries Research* **96**, 289–295.
- Kennedy, G. J. A. & Strange, C. D. (1986). The effects of intra-specific and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. *Journal of Fish Biology* **28**, 479–489.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 1–59.
- Laslett, G. M., Eveson, J. P. & Polacheck, T. (2002). A flexible maximum likelihood approach for fitting growth curves to tag-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 976–986.
- Lassalle, G. & Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* **15**, 1072–1089. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01794.x
- Lassalle, G., Beguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E. (2008). Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: an approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **141**, 1105–1118.
- Letcher, B. H. & Horton, G. E. (2008). Seasonal variation in size-dependent survival of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): performance of multistate capture–mark–recapture models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 1649–1666.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A. & Best, N. (2009). The BUGS project: evolution, critique and future directions. *Statistics in Medicine* **28**, 3049–3067. doi: 10.1002/sim.3680
- Mallet, J. P., Charles, S., Persat, H. & Auger, P. (1999). Growth modelling in accordance with daily water temperature in European grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 994–1000.
- Marschall, E. A., Quinn, T. P., Roff, D. A., Hutchings, J. A., Metcalfe, N. B., Bakke, T. A., Saunders, R. L. & Poff, N. L. (1998). A framework for understanding Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 48–58.
- McCarthy, M. A. & Masters, P. (2005). Profiting from prior information in Bayesian analyses of ecological data. *Journal of Applied Ecology* **42**, 1012–1019.
- McCormick, S. D., Hansen, L. P., Quinn, T. P. & Saunders, R. L. (1998). Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 77–92.
- Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. (1990). Determinants of geographical variation in the age of seaward migrating salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **59**, 135–145.
- Nicieza, A. G. & Brana, F. (1993). Relationships among smolt size, marine growth, and sea age at maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Spain. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 1632–1640.



- Nicieza, A. G., Reyesgavilan, F. G. & Brana, F. (1994). Differentiation in juvenile growth and bimodality patterns between northern and southern-populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1603–1610.
- Piche, J., Hutchings, J. A. & Blanchard, W. (2008). Genetic variation in threshold reaction norms for alternative reproductive tactics in male Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Proceedings of the Royal Society B* **275**, 1571–1575.
- Prévost, E., Parent, E., Crozier, W., Davidson, I., Dumas, J., Gudbergsson, G., Hindar, K., McGinnity, P., MacLean, J. & Sættem, L. A. (2003). Setting biological reference points for Atlantic salmon stocks: transfer of information from data-rich to sparse-data situations by Bayesian hierarchical modelling. *ICES Journal of Marine Science* **60**, 1177–1193.
- Rivot, E., Prévost, E., Cuzol, A., Baglinière, J. L. & Parent, E. (2008). Hierarchical Bayesian modelling with habitat and time covariates for estimating riverine fish population size by successive removal method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 117–133.
- Rowe, D. K. & Thorpe, J. E. (1990). Differences in growth between maturing and nonmaturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *Journal of Fish Biology* **36**, 643–658.
- Salminen, M. (1997). Relationships between smolt size, postsmolt growth and sea age at maturity in Atlantic salmon ranches in the Baltic Sea. *Journal of Applied Ichthyology* **13**, 121–130.
- Saunders, R. L., Henderson, E. B. & Glebe, B. D. (1982). Precocious sexual-maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **28**, 211–229.
- Saura, M., Caballero, A., Caballero, P. & Moran, P. (2008). Impact of precocious male parr on the effective size of a wild population of Atlantic salmon. *Freshwater Biology* **53**, 2375–2384.
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. R. & van der Linde, A. (2002). Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society B* **64**, 583–616.
- Steingrimsson, S. O. & Grant, J. W. A. (2003). Patterns and correlates of movement and site fidelity in individually tagged young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 193–202.
- Thomas, A., O'Hara, B., Ligges, U. & Sturtz, S. (2006). Making BUGS open. *R News* **6**, 12–17.
- Thorpe, J. E. (1977). Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under artificial rearing conditions. *Journal of Fish Biology* **11**, 175–184.
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, N. B. & Huntingford, F. A. (1998). Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology* **12**, 581–599.
- Utrilla, C. G. & Lobon-Cervia, J. (1999). Life-history patterns in a southern population of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **55**, 68–83.
- Ward, D. M., Nislow, K. H. & Folt, C. L. (2009). Increased population density and suppressed prey biomass: relative impacts on juvenile Atlantic salmon growth. *Transactions of the American Fisheries Society* **138**, 135–143.
- Whalen, K. G. & Parrish, D. L. (1999). Effect of maturation on parr growth and smolt recruitment of Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 79–86.
- Zhang, Z. N., Lessard, J. & Campbell, A. (2009). Use of Bayesian hierarchical models to estimate northern abalone, *Haliotis kamtschatkana*, growth parameters from tag-recapture data. *Fisheries Research* **95**, 289–295.

### Electronic References

- ICES (2006). Report of the Working Group on North Atlantic salmon (WGNAS). *ICES CM 2006*. *ICES ACFM* **23**. Available at <http://www.ices.dk/reports/ACFM/2006/WGNAS/NASCO06.pdf/>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). *Climate Change 2007: The Physical. Science Basis: Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report*. Available at <http://www.ipcc.ch/>



### APPENDIX I. Elicitation of the informative prior on $L_{\infty}$

An informative prior on the parameter  $L_{\infty}$  was derived from the Bayesian fitting of a von Bertalanffy growth model to an alternative data set available on the La Roche Brook. Since 1999, some of the young-of-the-year (YOY) *Salmo salar* caught in the La Roche Brook in October were individually marked with PIT tags using the marking protocol described in Acolas *et al.* (2007). Contrary to younger YOY caught in May, YOY in October are large enough to endure the marking protocol. These marked juveniles were eventually recaptured as resident juveniles on the following sampling occasions in May and in October the year after marking and rarely a third time in May 2 years after marking. A total of 291 resident juveniles were available for this analysis. Growth increments between each sampling occasion were analysed in a Bayesian framework using the Faben's method as described in the Material and Methods section (equation 1), with weak priors on all parameters  $L_{\infty}$ ,  $K$  and  $\sigma^2$  [ $L_{\infty}$ , gamma ( $E = 200$ , c.v. = 0.33);  $K$ , gamma ( $E = 0.0027$ , c.v. = 2);  $\sigma^2$ , gamma ( $E = 10$ , c.v. = 10)]. As a few parr were recaptured three times after marking, the data set contained sufficient information to estimate the three parameters. In particular, a sharp posterior distribution was obtained for  $L_{\infty}$ . A gamma distribution with mean = 202 mm and c.v. = 0.04 [95% Bayesian credibility interval = (188, 219)] was found to approximate fairly well the posterior of  $L_{\infty}$ . This gamma probability distribution function was then used as an informative prior to analyse the growth rate of YOY (Table II).

### APPENDIX II. Sensitivity analysis to $T_{\min}$ , $T_{\text{opt}}$ and $T_{\max}$ values

A sensitivity analysis to the values of  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$  was conducted to check the robustness of the results concerning the relative effects of temperature and density on growth of juvenile *Salmo salar*.

Models M2 and M1 were fitted with 27 different combinations of  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$  obtained by crossing three possible values for each of the three parameters:  $T_{\min} = 5.8, 6.8$  and  $7.8^{\circ}\text{C}$ ;  $T_{\text{opt}} = 16.6, 17.6$  and  $18.6^{\circ}\text{C}$ ;  $T_{\max} = 22.9, 23.9$  and  $24.9^{\circ}\text{C}$ . For each parameter, the range of tested values enabled the variability of values found in Elliott & Hurley (1997) for two English rivers and in Jonsson *et al.* (2001) for five Norwegian rivers (moderate fast growth group of YOY *S. salar*) to be covered.

The difference in deviance information criteria (DIC) between M0 and M1 and between M1 and M2 was assessed for each combination of parameters  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$ .



Appendix II Table. Sensitivity analysis to the values of  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  and  $T_{\max}$ . Shaded cells indicate the baseline configuration.  $\Delta\text{DIC}_1$ ,  $\Delta\text{DIC}_2$ , difference in deviance information criterion ( $\text{DIC} = \overline{\text{Dev}} + \text{pD}$ ) between model M0 (no effect of covariates) and model M1 (effect of water temperature only) and between M1 and M2 (effect of water temperature and densities).

Posterior medians for parameters  $K_{\text{opt}}$  and  $\beta$  of model M2 are also given

$T_{\min}$	$T_{\text{opt}}$	$T_{\max}$	$\Delta\text{DIC}_1$	$\Delta\text{DIC}_2$	$K_{\text{opt}}$	$\beta$
5.8	15.6	22.4	5.7	20.0	0.00339	0.00629
5.8	15.6	23.9	5.5	19.7	0.00336	0.00630
5.8	15.6	25.4	5.4	19.6	0.00333	0.00630
5.8	17.6	22.4	4.6	17.3	0.00366	0.00619
5.8	17.6	23.9	4.7	17.4	0.00357	0.00619
5.8	17.6	25.4	4.7	17.6	0.00355	0.00623
5.8	19.6	22.4	3	14.7	0.00428	0.00614
5.8	19.6	23.9	3.3	15.1	0.00411	0.00613
5.8	19.6	25.4	3.6	15.5	0.00400	0.00613
6.8	15.6	22.4	5.8	19.8	0.00339	0.00623
6.8	15.6	23.9	5.6	19.7	0.00337	0.00626
6.8	15.6	25.4	5.5	19.5	0.00336	0.00628
6.8	17.6	22.4	4.5	17.0	0.00371	0.00615
6.8	17.6	23.9	5.4	14.9	0.00363	0.00616
6.8	17.6	25.4	4.6	17.3	0.00359	0.00620
6.8	19.6	22.4	2.6	14.0	0.00440	0.00608
6.8	19.6	23.9	2.9	14.6	0.00423	0.00611
6.8	19.6	25.4	3.2	15.0	0.00411	0.00615
7.8	15.6	22.4	5.9	19.7	0.00344	0.00623
7.8	15.6	23.9	5.7	19.5	0.00341	0.00629
7.8	15.6	25.4	5.6	19.4	0.00338	0.00625
7.8	17.6	22.4	4.3	16.4	0.00377	0.00606
7.8	17.6	23.9	4.4	16.6	0.00371	0.00615
7.8	17.6	25.4	4.5	16.8	0.00366	0.00618
7.8	19.6	22.4	1.9	13.2	0.00457	0.00604
7.8	19.6	23.9	2.4	13.7	0.00437	0.00605
7.8	19.6	25.4	2.8	14.2	0.00422	0.00607



### 3 CONCLUSION

Les objectifs de ce chapitre étaient i) d'estimer les conséquences de la variabilité de la température sur la croissance des juvéniles de saumon atlantique et sur leur taille atteinte au mois d'octobre, date à laquelle s'effectue le choix de la durée du séjour en eau douce avant la smoltification selon une norme de réaction probabiliste taille dépendante ; ii) dans un contexte de changement climatique, de relativiser l'influence de la température par rapport à d'autres variables locales susceptibles de contrôler la croissance comme la densité de compétiteurs.

Un modèle de Von Bertalanffy, dont le taux de croissance instantané est modélisé comme une fonction de la température mais également de la densité de compétiteurs (juvéniles 0+ de truites et de saumons), a été développé. Les deux effets ont été modélisés au moyen de structures multiplicatives modulant un taux de croissance optimum entre 0 et 100% de sa valeur. Il a ainsi été possible d'estimer et de relativiser les effets de la variabilité de la température de l'eau et de la densité de compétiteurs sur la croissance et la taille atteinte par les juvéniles à la fin de la première période de croissance.

Le régime thermique du ruisseau de la Roche s'est révélé très favorable pour la croissance des juvéniles de saumon, comme l'attestent les valeurs de  $f(T)$  (potentialité de croissance taille dépendante) toujours comprises entre 0.72 et 0.83 (en référence à l'optimum  $f(T)=1$ ) sur l'ensemble de la période de croissance de mai à octobre. La variabilité interannuelle des régimes thermiques s'est révélée beaucoup moins structurante pour la croissance que la variabilité spatiotemporelle de densité des juvéniles de salmonidés (saumon 0+ et truite 0+). Un résultat original de ce travail est l'effet symétrique de la compétition intra et interspécifique (truites) sur la croissance des juvéniles de saumon. La quantification des effets de la température et de la densité a montré que les variations de la croissance induite directement par un réchauffement important de la température du cours d'eau (jusqu'à +6.4°C) restaient bien moindres que les variations induites par des fluctuations des densités de compétiteurs dans une gamme comparable aux densités observées dans la série de données analysée. De plus, considérer un réchauffement de l'eau de +6.4°C revient sans doute à surestimer les effets directs du changement climatique. En effet, d'après les résultats du Chapitre III, un réchauffement atmosphérique de 6.4°C ne devrait résulter qu'en un réchauffement de la température de l'Oir, dont le ruisseau de la Roche est un affluent, de l'ordre de 3°C. Néanmoins, il faut garder à l'esprit que le réchauffement climatique pourrait également avoir des répercussions directes et indirectes sur d'autres facteurs abiotiques et



biotiques rencontrés par les juvéniles (Ficke *et al.*, 2007; Johnson *et al.*, 2009). Par conséquent, le changement climatique est susceptible d'avoir un impact plus fort sur la croissance des juvéniles que celui estimé en s'intéressant seulement à son impact physiologique via l'évolution de la température de l'eau.

L'impact particulièrement important de la variabilité spatiotemporelle des densités sur la croissance des juvéniles est aussi à discuter au regard du changement climatique. En effet, la diminution des abondances de saumons, la modification de la structure démographique des populations en faveur d'individus à courts séjours marins, ainsi que les baisses de taille observées (voir notamment les résultats du Chapitre V) sont probablement des réponses à des changements des conditions environnementales dans le milieu marin en lien avec le changement climatique (Beaugrand & Reid, 2003; Todd *et al.*, 2008). L'ensemble de ces évolutions (taille de population, structure démographique et biométrie) vont toutes dans le sens d'une baisse de la biomasse féconde et de la dépose d'œufs et donc in fine de la densité de juvéniles 0+. On peut donc s'attendre à ce que le changement climatique et ses conséquences sur le milieu marin, en conduisant à une modification de la compétition intraspécifique, ait de fortes répercussions sur les stades de vie juvéniles qui pourraient s'avérer plus importantes que les répercussions directes dues au réchauffement de la température des cours d'eau.

Enfin, même si les effets du changement climatique sur la taille atteinte par les juvéniles au mois d'octobre sont relativement faibles, les changements attendus sont orientés et des variations de taille de quelques millimètres peuvent malgré tout avoir d'assez lourdes conséquences sur les choix d'histoire de vie (Buoro *et al.*, 2010) du fait de la non linéarité de la norme de réaction taille dépendante. Ce point sera plus largement discuté Chapitre VI, dans la partie de la discussion consacrée aux répercussions des résultats sur la dynamique de population du saumon.



# CHAPITRE V

## *Evolution des caractéristiques biométriques et phénologiques des géniteurs*

### *Résumé*

Ce chapitre aborde la phase adulte du cycle de vie du Saumon atlantique et traite de l'évolution des caractéristiques biométriques (taille, poids, coefficient de condition) conjointement avec l'évolution de la phénologie des migrations (rythme) de retour vers les lieux de frai après le séjour marin. Les évolutions sont analysées en tentant de mettre en évidence des patterns de réponses adaptatives des populations aux changements de l'environnement marin. Dans cet objectif, les données de piégeage provenant du Scorff et de la Nivelle, complétées par la base nationale de déclarations de captures (Manche et façade Atlantique) ont été valorisées, soit un échantillon total de plus de 27000 saumons couvrant 24 ans entre 1985 et 2008. Les tendances dans les dates d'entrée en rivière, la longueur, le poids et le facteur de condition ont été analysées d'abord à une échelle locale à partir des données de piégeage, puis à une échelle plus globale à partir de la base de données de captures. L'analyse met aussi en évidence la synchronie des fluctuations entre les différentes caractéristiques biométriques, au sein d'une même zone, mais également entre les zones. La synchronie des fluctuations entre les dates de remontées et les caractéristiques biométriques suggère que la phénologie des migrations est plus dépendante des conditions de croissance pendant la phase marine que des conditions environnementales dans les cours d'eau. Les mécanismes à l'origine de ces patterns sont discutés.



## 1 INTRODUCTION

Ce chapitre s'intéresse à l'évolution des caractéristiques migratoires des adultes de retour vers leur zone de reproduction après le séjour marin. Il complète les deux chapitres précédents qui s'intéressaient à la phase dulçaquicole du cycle, en abordant l'impact du changement climatique sur la phase marine du cycle de vie du saumon.

A l'instar des populations de l'ensemble de l'aire de distribution, les populations françaises de saumon atlantique ont connu un déclin important de leurs effectifs au cours des dernières décennies (Thibault, 1994 ; Whalen & Parrish, 1999) accompagné d'une modification de la structure démographique dans les retours de géniteurs en faveur d'un raccourcissement de la durée moyenne du séjour marin avant le retour vers les zones de frai (Beaugrand & Reid, 2003 ; Baglinière *et al.*, 2004). Aujourd'hui, les individus de trois ans de mer (excepté sur la Loire) ont quasiment disparu des populations françaises et la proportion d'individus de deux ans de mer a drastiquement chuté en faveur des poissons de un hiver de mer (castillons). A cela s'ajoute, pour de nombreuses populations de la façade européenne, une baisse de la taille et du poids des individus (à âge de mer égal) (Quinn *et al.*, 2006; McCarthy *et al.*, 2008; Bacon *et al.*, 2009; Saura *et al.*, 2010) accompagnée d'un décalage progressif vers des retours plus tardifs dans la saison (Youngson *et al.*, 2002; Quinn *et al.*, 2006; Aprahamian *et al.*, 2008).

L'ensemble de ces évolutions témoigne de changements assez profonds et rapides dans les équilibres entre les différentes tactiques de vie anadromes qui pourraient notamment être la manifestation de réponses adaptatives des populations aux modifications des conditions de croissance marine.

Ces changements ont des répercussions en termes de dynamique de population et de gestion. En effet, ils ont un impact direct sur la biomasse féconde. Par ailleurs, cette apparente diminution de la variabilité des stratégies d'histoire de vie pourraient restreindre les capacités d'adaptation des populations aux fluctuations environnementales (Greene *et al.*, 2010; Schindler *et al.*, 2010). L'évolution de la date de retour est également importante pour la détermination des périodes d'ouverture de la pêche qui régulent la pression exercée sur les populations.



L'objectif de ce chapitre est de proposer une première quantification des tendances d'évolution dans les dates d'entrée en rivière, la longueur, le poids et le facteur de condition des adultes de retour vers les zones de reproduction pour l'ensemble des populations françaises afin d'apporter une "pierre" supplémentaire dans l'analyse des évolutions des stocks de la façade européenne. L'analyse s'appuie sur les données de piégeage des géniteurs sur le Scorff et la Nivelle, complétées par les données issues de la base nationale de déclarations de captures. L'échantillon ainsi constitué regroupe plus de 27000 saumons échantillonnés sur l'ensemble du territoire français (Loire exceptée) au cours de 24 années entre 1985 et 2008.

Les tendances sont tout d'abord analysées à une échelle locale à partir des données de piégeage, puis à une échelle plus globale en utilisant la base de données de captures. Au delà des tendances générales, les fluctuations interannuelles des caractéristiques biométriques et des dates de retour sont aussi analysées afin à mettre en évidence i) des synchronies dans les fluctuations entre les différents traits populationnels qui pourraient témoigner de corrélations entre ces derniers ; ii) des synchronies entre différentes zones ou classes d'âge qui pourraient suggérer une réponse à des facteurs environnementaux agissant à large échelle. Des liens sont également recherchés entre les variations des caractéristiques biométriques et phénologiques et les variables environnementales marines (NAOI) et fluviales (température, débit).



## 2 ARTICLE III

### **Evidence of changes in the date of river entry, length and weight of French Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) returning to spawn**

**G. Bal<sup>1,2</sup>, E. Prévost<sup>3,4</sup>, J. L. Baglinière<sup>1,2</sup> and E. Rivot<sup>2,1</sup>**

<sup>1</sup>INRA, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France.

<sup>2</sup>Agrocampus Ouest, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France.

<sup>3</sup>INRA, UMR Ecobiop, BP 3, Quartier Ibarron, 64310 St Pée / Nivelles, France.

<sup>4</sup>Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR Ecobiop, Campus de Montaury, 64600 Anglet, France.

Corresponding author: G Bal, INRA, UMR 985 INRA, Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France. (E-mail: [guillaume.bal@rennes.inra.fr](mailto:guillaume.bal@rennes.inra.fr), Phone: + 33 223 485 725, Fax: + 33 223 485 440)



## **Abstract**

In the case of migratory species such as Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), biometric characteristics and timing of migration to breeding grounds are major characteristics to manage exploitation. More than 27000 records of A. salmon returning to the three major French regions over 23 years were analyzed using trapping data and a rod-and-line fisheries database. These analyses showed common decreasing trends over the study period, with a net decrease in the size and weight of 1 sea winter (1SW) and 2SW fish accompanied by a delay in the date of river entry. Relative to their biometric, the change in 1SW was more pronounced than changes in 2SW fish, with a greater delay in the return date. To better understand the mechanisms possibly responsible for these changes, the synchrony around the trends was analyzed both between the phenotypic traits of interest themselves, and between those traits and some marine and river variables. The results suggest that a common broad factor independent of river conditions is implicated in the trends observed in biometric characteristics as well as in sea run timing which appeared closely linked. Detrended correlation with the NAOI (North Atlantic Oscillation Index), a large proxy of the oceanic environmental variability proved unsuccessful. A discussion is provided on the possible factors responsible for the observations and their possible consequences for the species.

## **Key words**

*Salmo salar* L., run timing, condition, climate change, marine environment, NAO, riverine environment



## INTRODUCTION

Migratory animals make long-distance migrations from breeding grounds to more favorable environments in pursuit of better foraging and growth possibilities or to avoid unfavorable environmental conditions or predation (Dingle & Drake, 2007). As such, they play a crucial role in ecosystems functioning, serving as a carrier of nutrients and organisms, and can have high economical value. In particular, diadromous fishes, involving fishes making seasonally and stage specific regular migration between freshwater and marine biomes (McDowall, 2009), comprise less than 1% of world fish fauna but their value to humans far exceeds this portion (Radford *et al.*, 2004) and they are crucial links for energy flow between freshwater and marine environments (Reimchen *et al.*, 2003; Quinn *et al.*, 2009a).

As observed for numerous migratory species (Wilcove & Wikelski, 2008), human pressure has led to a tremendous decline in the abundance of North Atlantic anadromous fishes with great perturbations of their life history strategies (Limburg & Waldman, 2009). European and American populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) has been greatly reduced over the last decades, with the greatest number of extirpations occurring at the southern end of its distribution range (Parrish *et al.*, 1998; Scott, 2001; Klemetsen *et al.*, 2003). If the rupture of connectivity preventing access to sites suitable for breeding played a significant role in this decrease at the beginning of the 20<sup>th</sup> century, the poor marine conditions are now advocated as major source of stress and potentially more important than the state of freshwater habitats (Beaugrand & Reid, 2003; Chaput *et al.*, 2005; Aprahamian *et al.*, 2008). These stocks declines are accompanied by a drastic change in the demographic structure of the populations. In particular, a reduction in proportion of multi-sea winter (MSW) fish has been reported in the last three decades for many stocks (Friedland *et al.*, 1998; Friedland *et al.*, 2000; Beaugrand & Reid, 2003; Jonsson & Jonsson, 2004b). This has been interpreted as a response to a combination of factors, such as an adaptive response to more adverse conditions at sea or to a fast selection due to selective fishing on large late maturing fish (Consuegra *et al.*, 2005; Hard *et al.*, 2008). In particular, the hypothesis of an adaptative response to the ocean warming (Levitus *et al.*, 2000; Barnett *et al.*, 2001; Barnett *et al.*, 2005) has been explored studying the role of climatic variability on growth and survival of A. salmon using NAOI or sea surface temperature (SST) as proxies of marine conditions (Jonsson & Jonsson, 2004b; Todd *et al.*, 2008; Bacon *et al.*, 2009). In European salmon stocks, a link between survival, decreasing post-smolt growth and marine climatic conditions emerged (Friedland *et al.*, 2000; Peyronnet *et al.*, 2007; McCarthy *et al.*, 2008; Friedland *et al.*, 2009). Anadromous adults of

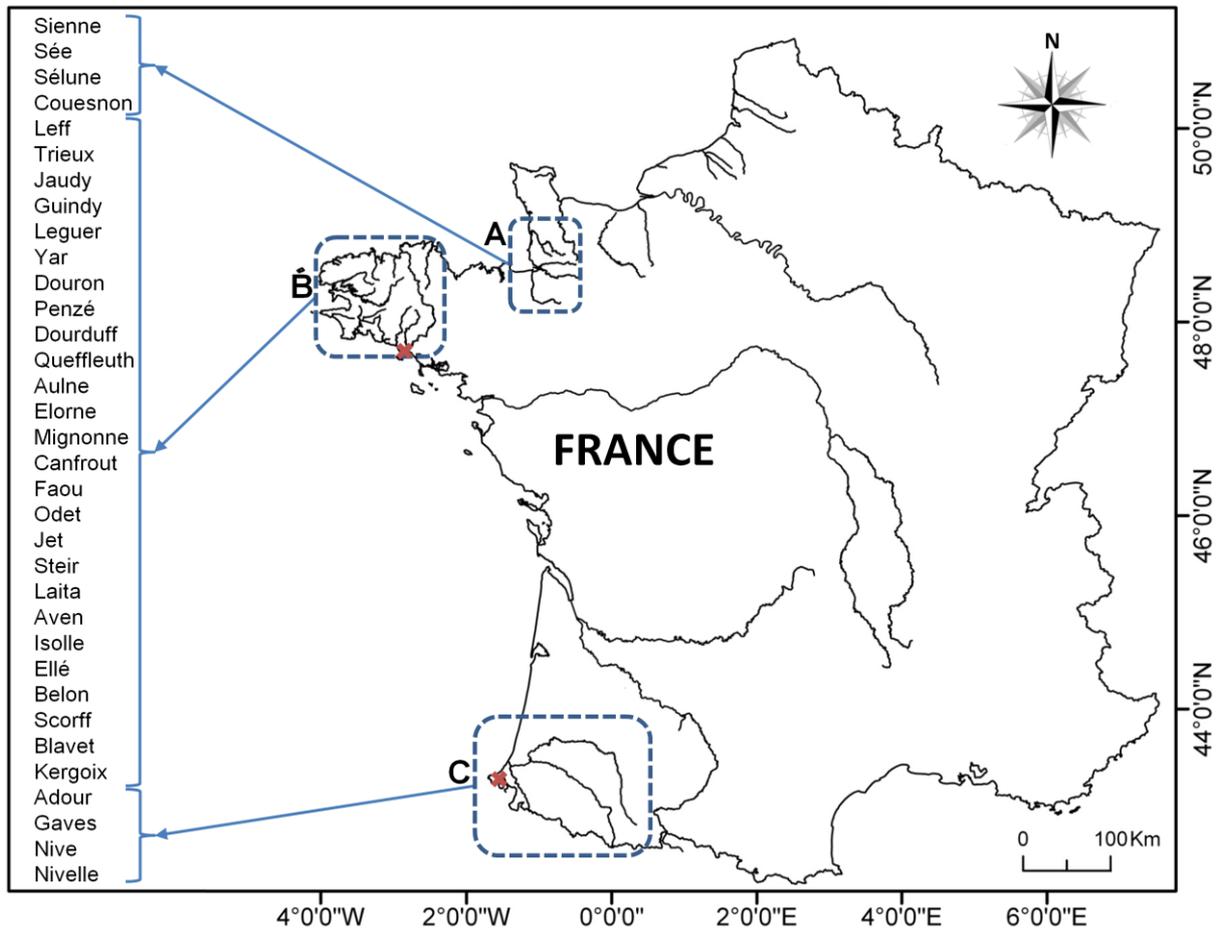


*A. salmon* seem also to return smaller and thinner from their marine migration (Quinn *et al.*, 2006; Todd *et al.*, 2008; Bacon *et al.*, 2009) with a date of river entry progressively delayed in general for both one sea winter (1SW) and MSW components (Youngson *et al.*, 2002; Aprahamian *et al.*, 2008).

In this context, the description and the links between the migratory patterns and the environment is a key challenge in hope of gleaning information for conservation. This study seeks to depict the changes in the date of river entry and in the biometric characteristics (length and condition coefficient) of anadromous *A. salmon* adults in French populations which are of special interest as they can help us to understand the plight of Atlantic salmon worldwide in the context of climate change (Kellogg, 1999; Walther *et al.*, 2002; Jonsson & Jonsson, 2009). French stocks are no exception to the overall *A. salmon* stocks decline (Thibault, 1994) and are subject to several local conservation issues. Today, self-sustaining populations of Atlantic salmon occur in about half of the original rivers sheltering stocks, most of which are situated in the North-West (Brittany, Lower Normandy) and South-West (Pays Basque) of France. The MSW component has declined drastically since the 1970's (Baglinière *et al.*, 2004).

Biometric features and the date of river entry are some phenotypic traits that are most likely correlated. Indeed, they may be influenced by common environmental factors. They can also be shaped by natural selection through evolutionary trade-offs. In anadromous fish, spawning in freshwater presents the advantage of protecting early stages (fry and alevins) from the large predation that could occur at sea (Miller *et al.*, 1988; Fuiman & Magurran, 1994). The shift to a marine environment provides better feeding and growth conditions but there are energetic and mortality costs associated with these environmental switches and migration. Natural selection should therefore have favored individual traits (e.g. size, time spent at sea, and thus date of river entry) with the best tradeoff to maximize fitness (Bernatchez & Dodson 1987; Dodson, 1987). Natural selection should also have shaped the timing of the spawning migration to coincide with suitable conditions of temperature and flow regime in the home rivers for spawners (Jonsson & Jonsson, 2009 and references therein).

Past studies dealing with temporal variations in both biometric features and date of river entry in *A. salmon* analyzed these traits independently (Youngson *et al.*, 2002; Aprahamian *et al.*, 2008). In the present study, their links are explicitly considered and their relations with riverine and marine environments are also explored. Two data sets are used. The first one



**Fig. 1. Regions sheltering genetically differentiated *A. salmon* populations and names of Rivers. Crosses correspond to scientific traps.**

comes from the catch reports of recreational fisheries and the second one comes from the scientific survey of two populations monitored by means of trapping devices.

## **MATERIAL & METHODS**

### **Data**

The data analyzed were gathered between 1985 and 2008. They originate from two sources: i) the scientific survey of two populations using trapping facilities operating year round ; ii) the national catch declaration database of the French rod-and-line fishery. The former data were used for the core of the analysis. The catch declaration data set covered a broader geographical scale and was used to supplement the analysis of the scientific trapping data.

#### **Scientific trapping data**

The Scorff (Brittany) and the Nivelle (Basque country) Rivers (Fig. 1) are two coastal streams where a long term monitoring of the salmon populations is carried out and riverine environmental parameters (e.g. flow, water temperature) are also routinely recorded. The Scorff River (47°50'N, 3°24' W) is 75 km long including 15 km of estuary with a watershed area of 480 km<sup>2</sup>. It runs into the Atlantic Ocean (Fig. 1). The Nivelle River is located in the south west of France (48°51' N, 2°19' W) and is smaller than the Scorff River with a drainage area of 238 km<sup>2</sup> and a length of 38 km from its source located in Spain (altitude of 600m) to its outlet in the Bay of Biscay. Anadromous adult salmon are sampled year round with partial fish traps situated in the lower parts of the river since 1995 in the Scorff and 1985 in the Nivelle.

#### **Rod-and- line capture data**

In France, Atlantic salmon recreational fishing occurs in 34 rivers of the Atlantic and Channel coasts (Fig. 1). The fishing season extends from the beginning of March to the end of October and catch declaration has been compulsory since 1987. Data coming from this survey were nonetheless less accurate than data coming from trapping devices. For this reason, this database has been used only to confirm on a larger spatial scale the patterns observable in the trapping data base. Indeed, the variations in the fishing effort and the early closure of fisheries in some years make it unsuitable for an accurate quantification of these trends as well as for an analysis of its residuals.



### Fish characteristics

Whatever the data source, the individual fish data used consist in the date and the location (river) of capture, the size (fork length in mm), the weight (in kg) and a sample of scales. Scales were processed according to Baglinière *et al.* (1985) and provided life history informations: freshwater age (1+ or 2+ years), the sea-age (1SW, 2SW or more rarely 3SW) and spawning marks for repeat-spawners. In the rod catch data, the date of capture was used as a surrogate for the date of river entry as rod-caught fish mainly consist of fish newly arrived from the sea (Bacon *et al.* 2011). The condition coefficient of Fulton was calculated for each fish as:  $K = (\text{Weight}/\text{length}^3/100)$  (Bolger and Connolly, 1989; Nash *et al.*, 2006).

### Data selection

Fish of three or more sea-winters, and repeat spawners, were excluded because they were too few to allow reliable statistical analysis. Rod-caught fish with an unrealistic coupling of length/weight reported in the declaration or missing data were also discarded.

To increase sample size and reduce sampling noise in the rod catch data, rivers were pooled in 3 regions (Fig. 1): lower Normandy (Region A), Brittany (Region B), and Pays Basque (Region C). Such a spatial aggregation of the data was justified based on previous analyses showing that demographic and biometric characteristics of A. salmon were similar between rivers within these regions (Prévost, 1987). Recent genetic analyses (Perrier, 2010) also suggest an important segregation of A. salmon between the three regions A, B, and C.

In France, the annual returns of 1SW salmon, and to a lesser extent of 2SW, are composed of an early and a late run. In this study, only the data from the early run of both marine components were analyzed. Indeed, Atlantic salmon of the late run includes a significant proportion of fish that delay their river entry spending time in the upper estuary. During this waiting period, individuals may lose weight, and the size of the males may start to increase with the onset of the development of secondary sexual characters. Fish belonging to the late run were therefore considered as a potentially biased sample for the date of river entry and the biometric features of the fish at that date.

For each age class, run determination (early or late run) was performed using the R ‘mixdist’ package which allows fitting parameters of a mixture of Normal distributions from a sample. The method was used to attribute each fish to one of the two runs and to calculate the deviation between the return date of each fish and the mean date that characterize the run ( $\Delta t_i$  in the following). A careful examination of ‘mixdist’ output was performed to confirm the



validity of the results and a correction was done in a few cases, especially for the rod-caught fish where salmon from the late runs were underrepresented due to the fishing regulation.

In total, 7185 fish caught in the traps and 22731 fishes from the survey of the rod-and-line fishery were used in the statistical analyses.

### **Statistical analysis**

The statistical analysis had two steps: *i*) the detection and the estimation of temporal linear trends in the biometric characteristics (length, weight, K), and the mean date of river entry; *ii*) the analysis of the synchrony in the medium term fluctuations around these linear trends. This synchrony was considered both between the traits of interest themselves, and between these traits and some marine and river variables.

Because of the bias of the rod catch data base listed previously, the statistical analysis was performed independently on each of the two data sets and the second step (analysis of synchrony) was not performed on the rod-and-line fisheries data. This prevented the distortion of the quantification of trends in the trapping data base and it avoided drawing erroneous conclusions from the analysis of residuals

All the statistical analyses were performed with the R software (The R Foundation for Statistical Computing, 2010).

#### Characterizing linear temporal trends through Linear Models (LMs)

This first step of the statistical analysis seeks to identify the better LM (McCullagh & Nelder, 1983) model to describe for each combination data set X sea-age class of early run Atlantic salmon:

- i) How the date of river entry of each fish varies between years (used as a continuous variable) and rivers (or regions for the rod fishery data; used as a categorical variables).
- ii) How the biometric characteristics of each fish (weight, length, K) vary as a function of year, river (or regions for the rod-and-line fishery data), and the deviation ( $\Delta t_i$ ) between the date of entry and the mean date of the run for each fish (used as a continuous variable).



To reach this goal, the Akaike Information Criterion (AIC) (Akaike, 1974; Burnham & Anderson, 2002) was used to select the best among all the sub-models, ensuring the right balance between model complexity and significant effects.

All the models developed do not account for any interactions between year and river (or regions). Indeed, preliminary analysis of trapping data showed that the linear time trend calculated for the common period for both rivers (i.e. 1995-2008) was not statistically different between rivers.

Correlations of LMs residuals between sea age, zones and with some environmental covariates

Looking at the time structure of LM's residuals may provide insights about the structure of the fluctuations about the main time trends captured by the LM. Three questions were addressed: *i*) are the variations about the main time trend just random or does a particular signal appear ? *ii*) does this signal exhibit any synchrony between regions and sea-age classes and between variables ? ; *iii*) are the variations about the main time trend correlated with some environmental variables ?

The short term fluctuations in the time series of residuals were first removed using a non parametric polynomial kernel smoothing (for environmental variables, any temporal trend was first removed using a linear model). Then, pairwise linear correlations were tested using Student t-tests taking into account the autocorrelation in the time series which might otherwise result in an artificial increase in the statistical significance. Following Pyper and Peterman (1998) (see also Bonhommeau *et al.* 2008a and 2008b for recent applications), the correlation between two series  $X$  and  $Y$  of length  $N$  was assessed using Pearson coefficients with d.f. correction for autocorrelation. The P-value was assessed by comparing the Pearson coefficient against its theoretical distribution with  $N^*-2$  d.f., where  $N^*$  is the corrected length of the time series that interprets as the number of independent joint observations on the two time series.  $N^*$  was calculated as follows:

$$(1) \quad \frac{1}{N^*} = \frac{1}{N} + \frac{2}{N} \sum_j r_{xx}(j) \times r_{yy}(j)$$

where  $r_{xx}(j)$ , and  $r_{yy}(j)$  are the autocorrelation of  $X$  and  $Y$  at lag  $j$ . Estimators of autocorrelation were obtained using the Box–Jenkins' equation (Box & Jenkins, 1976) modified by Chatfield (1989):

model structure	Date of river entry				Length				Weight				Fulton condition coefficient			
	1 SW		2 SW		1 SW		2 SW		1 SW		2 SW		1 SW		2 SW	
	T	RD	T	RD	T	RD	T	RD	T	RD	T	RD	T	RD	T	RD
$\mu R$	-452	-194	1	-2162	-762	-742	-320	-2488	-213	-855	-153	-2836	-10	-28	-42	-15
$\mu+\alpha Y$	-1207	-2240	1	-449	-616	-7	-150	1	-462	-41	-67	-14	-670	-158	-78	-57
$\mu R+\alpha Y$	-1240*	-2357*	3	-2248*	-950	-750	-352	-2677	-486	-919	-161	-2964	-781	-211	-85	-60
$\mu+\beta\Delta T$	/	/	/	/	-116	-89	-11	-264	-50	-65	2	-92	-42	2	-78	-118
$\mu R+\beta\Delta T$	/	/	/	/	-894	-838	-344	-2812	-266	-928	-151	-2954	-717	-157	-171	-174
$\mu+\alpha Y+\beta\Delta T$	/	/	/	/	-744	-95	-175	-263	-517	-106	-65	-106	-52	-26	-140	-132
$\mu R+\alpha Y+\beta\Delta T$	/	/	/	/	-1086*	-846*	-383*	-3003*	-541*	-991*	-159	-3082*	-829*	-209	-187*	-177

Table I. Alternative competing linear models for the evolution of the date of river entry and of biometric characteristics for one sea (1SW) and two sea winter (2SW) Atlantic salmon of the scientific trapping (T) and rod-and-line (RD) data bases and corresponding criteria for model selection. Grey color indicates the model that minimized the AIC criteria. Numbers indicate the difference between the Akaike Information Criterion given by the model under concern and the null model without effect of covariates. \* indicates a difference of AIC greater than 5. "/" indicates that the model was not tested.

$$(2) \quad r_{xx}(j) = \frac{N}{N-j} \cdot \frac{\sum_{j=1}^{N-j} (X_t - \bar{X})(X_{t-j} - \bar{X})}{\sum_{j=1}^{N-j} (X_t - \bar{X})^2}$$

where  $\bar{X}$  is the overall mean. Pyper and Peterman (1998) tested a variety of d.f. adjustment methods and found Eq. (2) to be robust and unbiased compared with other methods. This method is also robust to the number of lags applied in the d.f. reduction (Eq. 1). Following Pyper and Peterman (1998), the autocorrelation was computed until a lag approximately equal to  $N/5$ .

Correlations between the date of river entry, the biometric characteristics and NAOI (extracted from <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>) were assessed. Spring, summer, fall and winter NAOI of the first and the second year at sea were tested along with April NAOI that corresponded to the time of departure to the sea. The NAOI is linked to marine conditions such as sea surface temperature (SST) and zooplankton assemblage (Planque & Reid, 1998; Beaugrand & Reid, 2003; Richardson, 2008). It is often considered as a valuable proxy of marine conditions encountered by A. salmon (Dickson & Turell, 1999; Jonsson & Jonsson, 2004b; Bacon *et al.*, 2009).

Correlations between the medium term fluctuations of the date of river entry of each sea age class on the both rivers and the medium term fluctuations of river temperature and flow were also investigated. For both the riverine variables, mean values of two time periods were used for each sea age class, May-June and June-July for 1SW fish and March-April and April-May for 2SW. It allowed us to test if the sea run timing was linked to river conditions as suggested in the literature reviewed by Jonsson and Jonsson (2009).

## RESULTS

### Model selection

Results of the model selection in Table I showed that for both the trapping data (Scorff and Nivelle Rivers) and the rod-and-line data (three regions), the variability of the date of river entry was best explained by models accounting for both effects of the year and the river (or regions for the rod-and-line data). Results also showed that the variability of the biometric characteristics (length, weight and K) were best explained by models accounting for the

<b>Sea age</b>	<b>1 SW</b>					<b>2 SW</b>				
<b>River or Region</b>	<i>Scorff</i>	<i>Nivelle</i>	<i>Reg A</i>	<i>Reg B</i>	<i>Reg C</i>	<i>Scorff</i>	<i>Nivelle</i>	<i>Reg A</i>	<i>Reg B</i>	<i>Reg C</i>
<b>Period (years)</b>	1995-2008	1985-2008	1985-2008	1986-2008	1987-2008	1995-2008	1985-2008	1985-2008	1985-2008	1987-2008
<b>Date (julian day)</b>	198-212	176-209	169-208	168-204	176-211	124-124	124-124	114-122	103-111	133-140
<b>Length (mm)</b>	611-598	650-619	635-630	630-625	670-665	733-721	791-762	792-774	766-749	816-800
<b>Weigth (g)</b>	2501-2288	2856-2366	2526-2359	2350-2190	2877-2725	4328-4194	5070-4761	4741-4488	4237-3984	5174-4943
<b>K</b>	1.08-1.06	1.04-0.98	0.98-0.94	0.93-0.89	0.95-0.92	1.09-1.11	1.02-1.07	0.96-0.96	0.94-0.94	0.96-0.96

Table II. Quantitative changes in migration timing and biometric characteristics estimated from the LMs (see also Fig.3 and Fig4).

effects of the years, the rivers (or regions for the rod-and-line data) and the deviation between the date of river entry and the mean date of the run.

### **Changes in mean date of river entry**

During the 1985-2008 period, the mean date of river entry increased for both 1SW and 2SW fish. Changes in the mean date were more important for 1SW than for 2SW fish. These patterns were observed in the trapping data in the two rivers (Scorff and Nivelle) and could be generalized to the data from the French rod-and-line fishery.

For both the Scorff and Nivelle Rivers, the average date of river entry of 1SW salmon increased of about 14 days per decade (Table II and Fig. 2), while the mean date of entry of 2SW salmon appeared rather stable. The mean date of river entry of 1SW fish was very close between the two rivers, fish entering the Scorff River 4 days later than in the Nivelle River on average. For 2SW fish, no significant difference between the two rivers could be detected according to the AIC values of the different sub-models (Table I).

As it was the case for the date of river entry based on river trapping, data from the French rod-fishery showed a delay in the mean time of capture for the both marine components. 1SW fish came back to rivers 17 days later per decade (Table II and Fig. 3). The date of entry of 2SW fish showed a slight but statistically significant increasing trend of 3.5 days per decade. On average, 1SW Atlantic salmon from the Region C (south-west) were caught 6.7 days later than Region B (Brittany) and 3.6 days later than region A (Normandy). 2SW fish from Brittany clearly came back to rivers 11 and 29 days sooner than 2SW from the regions A and C respectively.

### **Changes in weight, and length**

The length and weight decreased during the 1985-2008 period and changes were also more pronounced for 1SW than for 2SW fishes (Table II, Fig. 2 and Fig. 3). For each sea-age class and year, salmon entering early in the Rivers were smaller and lighter than those arriving latter. As for the date of river entry, these patterns were clearly observed in the trapping data from the Scorff and Nivelle Rivers and could be generalized to the data from the French rod-and-line fishery.

The mean biometric characteristics were significantly different between the two rivers for 1SW and 2SW fish, fish from the Nivelle River being on average longer and heavier than from the Scorff River (Table II and Fig. 2). For both rivers, the decrease in length was very

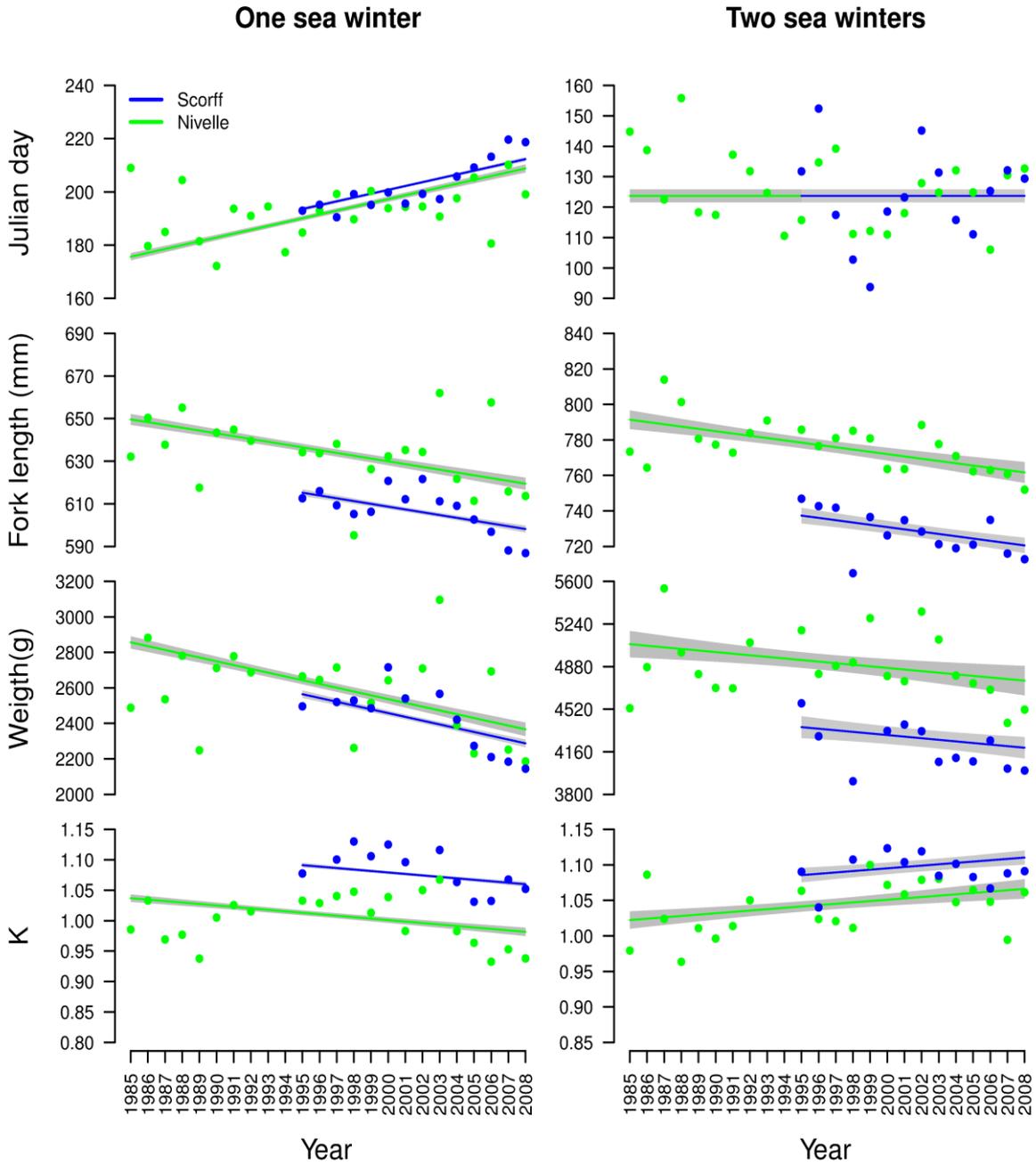


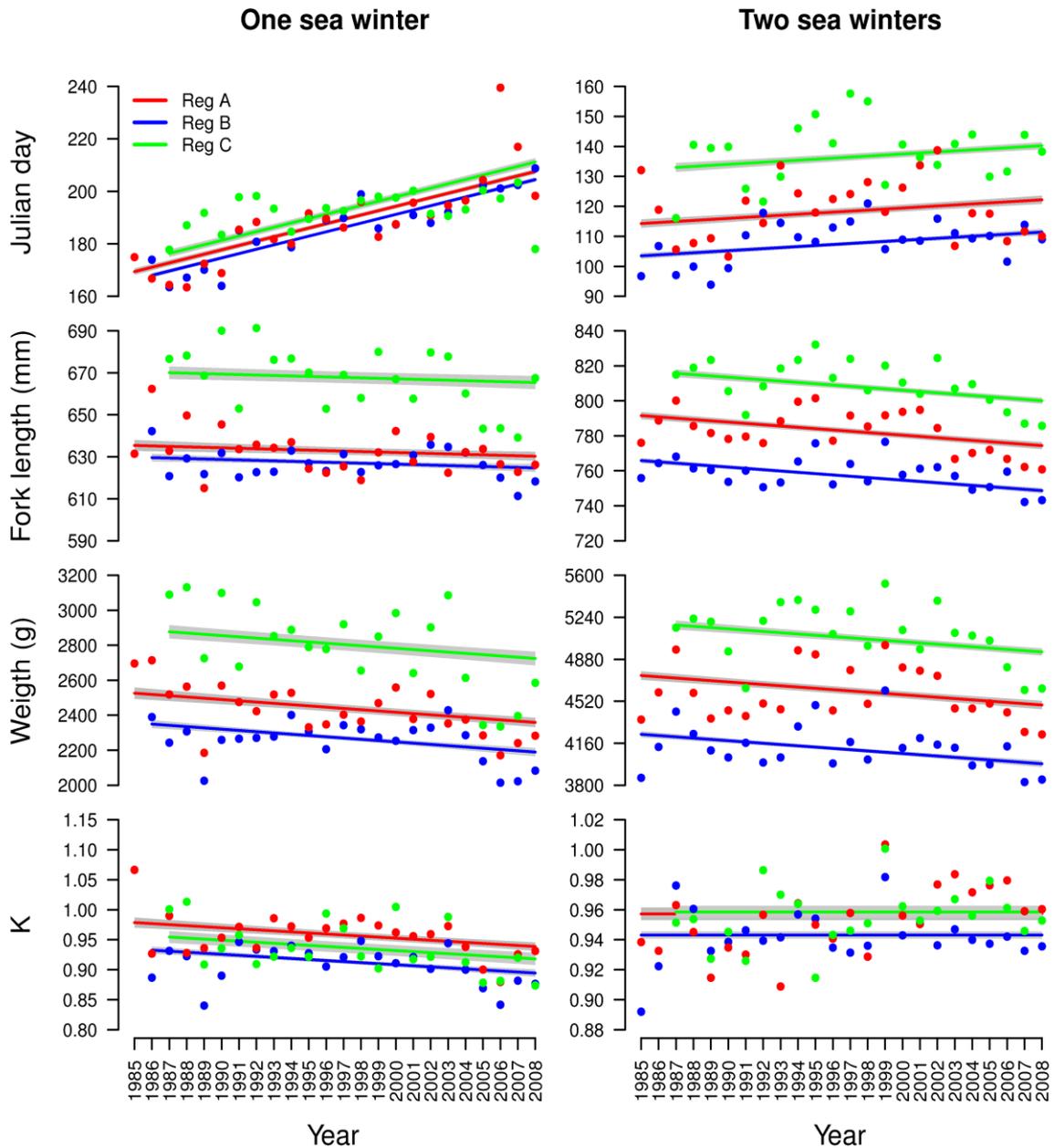
Fig. 2. Changes concerning the date of river entry, the length, the weight and K in function of the sea-age classes and the rivers. Shaded areas correspond to the uncertainties around the main trends.

similar for both sea-age classes, with a loss of about 13 mm per decade. But relative to their size, these decreasing trends were much more pronounced for 1SW than for 2SW fish. The weight loss was also more important for 1SW (238 g) than for 2SW (139g). 1SW salmon entering the Scorff and the Nivelles were on average 0.29 mm longer and 2.6g bigger per day. For 2SW salmon, the length increase per day (0.18 mm) was lower than that of 1SW. No influence of the day of capture was found for the weight of 2 SW Atlantic salmon. Considering that a run could cover two months, it leads to relatively small variations of size and weight between first and last fish of the year.

At the scale of the French rod-fishery (Fig. 3 and Table II) the fish length of 1SW and 2SW showed a similar decreasing trend with a loss of 7 mm per decade. As well, rod-caught fish exhibited a weight loss of 72.7 g and 110 g per decade for 1SW and 2SW fishes respectively. Consistently with results found in the Scorff and Nivelles Rivers, fish from Region C were larger and heavier than fish from the region A, the latter being heavier and larger than their Region B counterparts. Salmon caught later in the year were also longer and heavier than their earlier counterparts. The gain in length and weight per day were very close for the both 1SW and 2SW fishes with increases of respectively 0.24mm and 2.65 g and 0.23mm and 2.5g.

### **Changes in K**

The coefficient of condition K exhibited a slightly significant decreasing trend over time for 1SW fish of the Scorff and the Nivelles Rivers while there was no trend in K of 2SW (Fig. 2 and Table II). Atlantic salmon from the Scorff River were plumper than those of the Nivelles River but average K values were similar regardless the river or the sea-age class considered. The analysis of the Fulton condition coefficient of rod-caught fishes confirmed the decreasing trend in 1SW Atlantic salmon (Fig. 3, and Table II). Conversely, K of 2SW salmon increased over the study period.



**Fig. 3.** Changes concerning the date of river entry, the length, the weight and the K in function of the sea-age classes and the regions A, B and C (respectively the Normandy, the Brittany and the Pays Basque). Shaded areas correspond to the uncertainties around the main trends considering the confidence intervals around models parameters.

	Nivelle		Scorff	
	1 SW	2 SW	1 SW	2 SW
D x L	-0.3	-0.45.	-0.92**	0.15
D x W	-0.39.	-0.46*	-0.91*	-0.39
D x K	-0.3	-0.44*	-0.58	-0.72*
L x W	0.82**	0.87***	0.91*	0.76**
L x K	0.4	0.56*	0.43	0.16
W x K	0.83**	0.79***	0.76.	0.74.

Table III. Correlations between the four different detrended residuals of one sea winter and two sea winter (1SW and 2SW) A. salmon of the Scorff and the Nivelle River. “\*\*\*”, “\*\*”, “\*” and “.” correspond respectively to p-values inferior or equal to 0.001, 0.01, 0.05 and 0.1. The p-values are corrected to account for the autocorrelation in the times series. Respectively, D, L, W and K refer to detrended residuals of date of River entry, length, weight and Fulton condition coefficient.

	1 SW x 2 SW		Nivelle x Scorff	
	Nivelle	Scorff	1 SW	2 SW
D x D	0.72***	0.19	-0.14	0.49
L x L	0.33  <b>0.53</b>	-0.01  <b>0.26</b>	0.74*	0.16
W x W	0.58*  <b>0.58*</b>	0.43  <b>0.17</b>	0.71.	0.27
K x K	0.67*  <b>0.72*</b>	0.87*  <b>0.79*</b>	0.6.	0.56

Table IV. Correlations between the detrended residuals for one and two sea winters salmon of the same River A and between the detrended residuals of A. Salmon of the same sea age class between Rivers. “\*\*\*”, “\*\*”, “\*” and “.” correspond respectively to p-values inferior or equal to 0.001, 0.01, 0.05 and 0.1. The p-values are corrected to account for the autocorrelation in the times series. Bold numbers correspond to correlation between fishes of the same year of departure to the sea. Respectively, D, L, W and K refer to detrended residuals of date of River entry, length, weight and Fulton condition coefficient

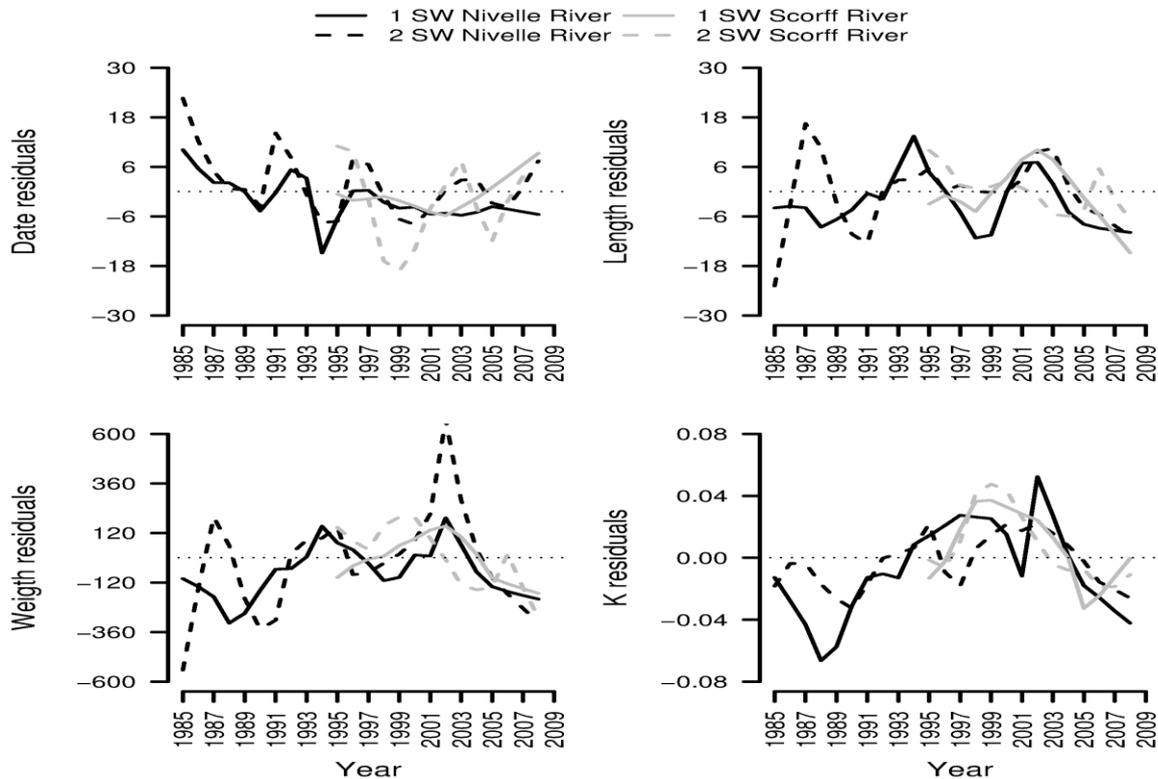


Fig. 4. Smoothing of the detrended residuals for the date of river entry, the length, the weight and K for 1SW and 2SW of Atlantic salmon from the Scorff and the Nivelle River.



### **Correlation of temporal variations of traits for the Scorff and Nivelle rivers**

For both rivers and both sea-age classes, the interannual fluctuations of the date of river entry were negatively correlated to those of the three biometric characteristics (length, weight and K). The fluctuations of the length, weight and K were positively correlated (Table III and Fig.4).

When looking at the correlations between sea-age classes within the same river, results showed that the medium term fluctuations in the date of river entry of 1SW and 2SW were positively correlated, although this correlation was significant only for the Nivelle River (Table IV and Fig. 4). The biometric characteristics of 1SW and 2SW fishes entering the river the same year were also positively correlated. Interestingly, when looking at the length of fish, the correlation between 1SW and 2SW fishes of the same cohort of departure to the sea was stronger than that between fish entering the river in the same year. However, these results could not be generalized to other variables (Table IV).

For both sea-age classes, the biometric characteristics of fish entering the river the same year were positively correlated between the two rivers. By contrast, no correlation was found for the fluctuations in the date of river entry.

### **Correlation with environmental variables**

NAO indices, water flow and temperature in the Scorff and Nivelle Rivers did not show any oriented pattern over the period 1985-2008. For both sea-age classes and both rivers, no common significant correlations were found between the environment (NAOI, flow and water temperature) and the medium term fluctuations of the biometrical characteristics and date of river entry.

## **DISCUSSION**

### **Main findings**

Our study is the first analysis of the changes in the date of river entry and biometric features of anadromous adult of *A. salmon* in France with such a wide geographic and temporal coverage. Our results showed that French *A. salmon* populations have delayed their date of river entry by 14 days (1SW) and 7 days (2SW) over the period 1985-2008. This delay was accompanied by a decrease in the length (31 mm for 1SW and 29 for 2SW over the period



1985-2008) and weight (490g for 1SW and 309g for 2SW over the period 1985-2008) of returning fish.

Apart from these trends, the analysis of linear model residuals proved that annual fluctuations of length and weight were inversely correlated with those of the date of river entry by spawners, i.e. the latter the date of entry, the smaller the length and the weight of the returning fish.

The medium term fluctuations in the date of river entry of 1SW and 2SW for the same river were positively correlated. The biometric characteristics of 1SW and 2SW fish entering the river the same year were also positively correlated. When looking at the correlations between rivers, results showed that for both sea age classes, the biometric characteristics of fish entering the Scorff and the Nivelle Rivers the same year were positively correlated. By contrast, no correlation was found for the fluctuations in the date of river entry. This last finding may be related to the fact that the trap of the Nivelle River is located slightly further upstream than the one in the Scorff River which could result in more noise in the data.

#### **Strength and limitations of the data**

Trap data from scientific surveys in the Nivelle and the Scorff Rivers using trapping device are the most reliable and were used for the core of the analyses. However, population surveys derived from trapping data provide limited spatial coverage. Historically, commercial net fisheries provided important data for the study of *A. salmon* over a broad geographical scale. Because of the numerous fisheries closures and restrictions, such data are becoming rare and less representative. By contrast, rod fisheries continue to operate in almost all rivers with *A. salmon* populations. As they provide samples of broad spatio-temporal coverage, these samples have been used to analyze trends in population abundance (Vollestad *et al.*, 2009), demographic structure (Perez *et al.*, 2005; Summers; 1995; Youngson *et al.*, 2002; Heddell-Cowie, 2005), biometric characteristics (Bacon *et al.*, 2009) and migration timing (Quinn *et al.*, 2006; Aprahamian *et al.*, 2008) of *A. salmon* populations.

Unfortunately, rod-fishery data might suffer from several caveats and may induce bias in the analysis (Bacon *et al.*, 2009). In particular, the French rod-and-line fishery in the Armorican Massif (regions A and B representing more than 80% of the French catches) is managed through quotas established on a river-by-river basis. In each river, the date of closure of the fishery is decided as soon as the quota is reached, which can induce between years and between rivers variations in the date of closure and affect the representativeness of the rod-



and-line samples. For both 1SW and 2SW, our analysis was limited to the early runs which are less prone to be impacted by an early closure of the fishery. The age of rod-and-line caught fish is deduced from scale reading and hence considered as error-free. However, weight and length of fish are derived from the reporting fishermen and can be subject to several errors and bias that could not be assessed. For these reasons, our main conclusions relied primarily on the analysis of the trapping data with the rod-and-line fishery data only used as a supplement to confirm the patterns at a broader scale.

### **Comparison of results with other studies**

Our results complement those of earlier studies and permit a comprehensive view of the changes in size, weight, condition and date of river entry of anadromous adults of *A. salmon* across its range (with the exception of North Scandinavian and Russian populations).

Our results are consistent with the majority of European studies that have reported a delay in the date of river entry together with a decrease in the size and weight of *A. salmon* spawners over the last 30 years. Indeed, Valiente *et al.* (2011) reported a delay of about 5-10 days per decade on 4 of the 5 Spanish rivers they studied. This trend toward later runs was also documented for UK and Irish rivers (Youngson *et al.*, 2002; Quinn *et al.*, 2006; Aprahamian *et al.* 2008 and references therein). In the British Isles, the magnitude of change was similar to the one found in this study for 1SW *A. salmon* but greater for 2SW. At the same time, decreasing trends in weight and length have been reported for Spanish populations (Saura *et al.*, 2010; Valiente *et al.*, 2011) and for UK and Irish populations (Welton *et al.*, 1999; Youngson *et al.*, 2002; Quinn *et al.*, 2006; Bacon *et al.*, 2009). All these studies reported rates of decrease in length and weight comparable to our results, i.e. around 1 cm and 200 to 400 g per decade. As well, the post-smolt growth of *A. salmon* decreased for three South Scandinavian populations (McCarthy *et al.*, 2008; Friedland *et al.*, 2009). These apparent generalities in the change of biometric characteristics and date of river entry of European stocks is counter-balanced by those reported by Aprahamian *et al.* (2008) and by Welton *et al.* (1999) in the Dee and the Frome Rivers respectively. In these two rivers, the length of 2SW fish returning increased during the nineties while no trend could be found for 1SW fish.

Interestingly, changes reported in growth at sea and date of river entry in North-American populations are the opposite of those generally found in the European populations. Indeed, Juanes *et al.* (2004) noted that North American fish tended toward an earlier and earlier date of river entry. In contrast to studies cited for European *A. Salmon* Rivers, North-American



Rivers are fed by snowmelt in the spring. Consequently the run timing of A. salmon populations is highly constrained by river flow and temperature and global warming may provide conditions favorable to river entry earlier in the year. Concerning the condition of fishes, Hogan and Friedland (2010) and Friedland *et al.* (2005) reported an increase of post smolt growth during the last 20 years for North American populations. To the best of our knowledge the reason for such a divergence in the growth trends of European and American stocks is still not clearly elucidated.

The correlation between the medium term fluctuations of the length of 1SW and 2SW fishes was stronger between 1SW and 2SW of the same cohort of departure to the sea than between fish entering the river the same year. This result partly balanced the previous observations of Hogan and Friedland (2010) suggesting a compensatory growth for A. salmon populations of eastern Maine (USA). Compensatory growth is interpreted as a response by fishes with low growth during their first winter at sea that allows for “catching up” or surpassing normal growth trajectories during their second winter at sea. In our results, the positive correlation between the length of 1SW and 2SW from the same cohort contradict this hypothesis. Further studies of European stocks would be needed to test if compensatory growth generally occurred or not in Atlantic salmon populations. Moreover the consequences of such a phenomenon for Atlantic salmon populations are unclear. As summarized by Hogan *et al.* (2010) and Auer *et al.* (2010), compensatory growth is believed to be an adaptation that accommodates size dependencies within the life history of the species, facilitating the capture of prey, maturity schedules and successful mating but it can result in reproduction costs and greater mortality.

#### **Mechanisms underlying observed changes**

Our findings support the hypothesis that both the changes observed in biometric characteristics and date of river entry for French stocks are a response to a factor, or a combination of factors, susceptible to impact several stocks at a broad geographical scale. Indeed, the river temperature and flow are hardly responsible of the observed shift in the migration timing of both 1SW and 2SW fishes as they did not exhibit any trend of evolution over the 1985-2008 period, and their medium term fluctuations were not correlated with the date of river entry. Some correlations were previously found for population in rivers of Europe and America (Dahl *et al.*, 2004; Juanes *et al.*, 2004; Jonsson *et al.*, 2007). However these populations are facing stringent riverine conditions that could have masked a delay in run timing attributable to another factor.



1. An adaptive response to changes in marine environmental conditions

Factors acting during the marine phase of the life cycle are probably the most credible candidates to explain the results observed in this study. However, no correlation was found between the date of river entry and the NAOI, nor between the biometric characteristics and the NAOI. Even if the NAOI can be considered as a large scale integrator of marine climatic and trophic variability (Hurrell, 1995; Dickson & Turrell, 1999; Jonsson and Jonsson, 2004a; Jonsson & Jonsson, 2004b; Todd *et al.*, 2008; Bacon *et al.*, 2009), these unrewarding results suggest that the underlying mechanisms are more complex and could not be explored through simple linear correlations with environmental variables or proxies such as the NAOI.

The ocean warming alone may also explain our results. The warming in the north-east Atlantic Ocean has resulted in a spatial and temporal shift in primary and secondary productions (Beaugrand *et al.*, 2002; Richardson & Schoeman, 2004). These changes are likely to have caused modifications in *A. salmon* feeding zones and migratory routes (Reddin & Shearer, 1987; Salminen *et al.*, 1994) that could have shifted *A. salmon* growth conditions at sea (Beaugrand & Reid, 2003). This shift could also be accompanied by a decrease of migration speed as it correlates with size (Hedenstrom, 2003).

The decision as to whether a salmon should stay at sea or begin the process of maturation and return to freshwater depends on a tradeoff between the risk of mortality during an extra year at sea and the reproductive benefit associated with the increase in size and weight (Clark, 1994; Quinn *et al.*, 2009b). In response to poorer growth conditions at sea, salmon could delay migration to compensate for a potential loss of fecundity. Such a simple tradeoff mechanism could explain the observed delay in river entry accompanied by a decrease in weight and length. Indeed, the growth conditions could be so degraded that the delay in migration timing could not compensate the loss in weight and length. Nonetheless, this explanation may be too simplistic. Indeed, as reviewed by Jonsson and Jonsson (2004a), the links between growth, mortality and maturity are still not clearly elucidated and the determinism of the migration homeward is still poorly understood as the detailed monitoring of migrating individual still faces important cost and technical problems (Wikelski *et al.*, 2007; Robinson *et al.*, 2010).



## 2. A fishery-induced evolutionary change?

Finally, the observed patterns could also be the consequence of genetic changes (Consuegra *et al.*, 2005; Garcia de Leaniz *et al.*, 2007). Indeed, the direct effects of human fisheries and their selection for large individuals that return earlier in the year can have evolutionary consequences leading to the observed patterns (Hard *et al.*, 2008; Allendorf & Hard, 2009; Saura *et al.*, 2010). In particular Saura *et al.* (2010) shown that the decline of 1.9 mm in body length and 103.3 g in body weight per generation (one generation per three years) observed on the Bidassoa River (very close to the Nivelle river) is consistent with the predictions of a theoretical model for fishery induced evolution when the fishery is selective for bigger and early returning salmons. This result is very close to the one observed on the French Rivers. As the exploitation of 2 SW A. samon in France far exceeds that of the 1SW component, the observed patterns in French rivers could well be due to the same issues.

### **Consequences on population renewal and stock assessment**

When considered together with the evolution of the demographic structure of A. salmon populations, marked by a drastic reduction of the 2SW component in the returns (Baglinière *et al.* 2004), our results relative to the decrease in the length and the weight of 1SW and 2SW spawners are worrying for the renewal of salmon populations. Indeed, reducing the equilibrium in the species portfolio of life history strategies impedes its capacity to adapt to changing environmental conditions (Greene *et al.*, 2010; Schindler *et al.*, 2010). In addition, the observed loss in weight and length of returning females, considering other factors such as sex-ratio and stock abundance constant, could lead to an approximate 10% decline in the fertility of females in twenty years (Baglinière J.-L., personal communication). Such a shift could have a significant impact on population renewal. The management of A. salmon relies on biological reference points necessary to guarantee both an optimal exploitation surplus and the conservation of populations (Prévost & Chaput, 2001; Potter *et al.*, 2003; Prevost *et al.*, 2003). Fertility of females is an essential component to compute these biological reference points. Hence, future stock-assessment strategies should account for these changes, in particular for French populations for which the estimated escapement is regularly below the target (Vauclin & Beaulaton, 2009).



## ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank the staff of the Unité Expérimentale d'Ecologie et d'Ecotoxicologie Aquatique (INRA Rennes), of the staff of the UMR Ecobiop and the association MIGRADOUR for trapping and the ONEMA for the rod-and-line data base.

## REFERENCES

- Akaike, H., 1974. A new look at statistical model identification. *IEEE Transactions on automatic Control* **AU-19**: 716-722.
- Allendorf, F. W. & Hard, J. J. (2009). Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**, 9987-9994.
- Aprahamian, M. W., Davidson, I. C. & Cove, R. J. (2008). Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia* **602**, 61-78.
- Auer, S. K., Arendt, J. D., Chandramouli, R. & Reznick, D. N. (2010). Juvenile compensatory growth has negative consequences for reproduction in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Ecology Letters* **13**, 998-1007.
- Bacon, P. J., Gurney, W. S. C., McKenzie, E., Whyte, B., Campbell, R., Laughton, R., Smith, G. & MacLean, J. (2011). Objective determination of the sea age of Atlantic salmon from the sizes and dates of capture of individual fish. *Ices Journal of Marine Science* **68**, 130-143.
- Bacon, P. J., Palmer, S. C. F., MacLean, J. C., Smith, G. W., Whyte, B. D. M., Gurney, W. S. C. & Youngson, A. F. (2009). Empirical analyses of the length, weight, and condition of adult Atlantic salmon on return to the Scottish coast between 1963 and 2006. *Ices Journal of Marine Science* **66**, 844-859.
- Baglinière, J. L., L. Denais, E. Rivot, J. P. Porcher, E. Prévost, F. Marchand & V. Vauclin, 2004. Length and age structure modifications of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations of Brittany and Lower Normandy from 1972 to 2002. Technical report, Institut National de la Recherche Agronomique and Conseil Supérieur de la Pêche, Rennes.
- Baglinière J.L., Bomassi P., Bousquet B., Chancerel F., De Pontual H., Dumas J., Euzenat G., Fontenelle G., Fournel F., Gayou F., Luquet J.F., Maisse G., Martin Ventura J.A., Marty A., NIhouarn A., Porcher J.P., Prévost E., Prouzet P., Pustelnik G., Richard A. & Troadec H., 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*S. salar*) dans son aire de répartition méridionale Utilisation pratique et difficulté de la méthode. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **298**, 69-105.
- Barnett, T. P., Pierce, D. W., AchutaRao, K. M., Gleckler, P. J., Santer, B. D., Gregory, J. M. & Washington, W. M. (2005). Penetration of human-induced warming into the world's oceans. *Science* **309**, 284-287.
- Barnett, T. P., Pierce, D. W. & Schnur, R. (2001). Detection of anthropogenic climate change in the world's oceans. *Science* **292**, 270-274.
- Beaugrand, G. & Reid, P. C. (2003). Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**, 801-817.
- Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibanez, F., Lindley, J. A. & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**, 1692-1694. Bernatchez, L., and Dodson, J.J. 1987. Relationship between bioenergetics and behaviour in anadromous fish migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**, 399-407.
- Bernatchez, L. & Dodson, J.J. 1987. Relationship between bioenergetics and behaviour in anadromous fish migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**, 399-407.



- Bolger, T. & Connolly, P. L. (1989). The selection of suitable indexes for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* **34**, 171-182.
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Planque, B., Rivot, E., Knap, A. H. & Le Pape, O. (2008a). Impact of climate on eel populations of the Northern Hemisphere. *Marine Ecology-Progress Series* **373**, 71-80.
- Bonhommeau, S., Chassot, E. & Rivot, E. (2008b). Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography* **17**, 32-44.
- Box, G.E.P. & Jenkins, G.W. (1976) *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. San Francisco, CA: Holden-Day, pp xxi + 575.
- Burger, R. & Lynch, M. (1995). Evolution and extinction in a changing environment - a quantitative-genetic analysis. *Evolution* **49**, 151-163.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R., 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach.*, 2nd ed. Springer-Verlag, New-York.
- Chaput, G., Legault, C. M., Reddin, D. G., Caron, F. & Amiro, P. G. (2005). Provision of catch advice taking account of non-stationarity in productivity of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northwest Atlantic. *Ices Journal of Marine Science* **62**, 131-143.
- Chatfield, C., 1989. *The Analysis of Time Series: An Introduction*. London: Chapman and Hall, pp 268.
- Clark, C. W. (1994). Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology* **5**, 159-170.
- Consuegra, S., De Leaniz, C. G., Serdio, A. & Verspoor, E. (2005). Selective exploitation of early running fish may induce genetic and phenotypic changes in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **67**, 129-145.
- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Lof, A. & Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration: implications of environmental variation, life history, and sex. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **82**, 1864-1870.
- Dickson RR & Turrell WR. (1999). The NAO: The dominant atmospheric process affecting variability in home, middle and distant waters of European Atlantic salmon. In *The Ocean Life of Atlantic Salmon*: 92-115. Mills, D. K. (Ed.). Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science.
- Dingle, H. & Drake, V. A. (2007). What is migration? *Bioscience* **57**, 113-121.
- Dodson, J.J. (1987). Fish migration: an evolutionary perspective. In *Behavioural ecology of teleost fishes*. Edited by J.J. Godin. Oxford University Press, Oxford. pp. 10-36.
- Friedland, K. D., Chaput, G. & MacLean, J. C. (2005). The emerging role of climate in post-smolt growth of Atlantic salmon. *Ices Journal of Marine Science* **62**, 1338-1349.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P. & Dunkley, D. A. (1998). Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the North Sea area. *Fisheries Oceanography* **7**, 22-34.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P., Dunkley, D. A. & MacLean, J. C. (2000). Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *Ices Journal of Marine Science* **57**, 419-429.
- Friedland, K. D., MacLean, J. C., Hansen, L. P., Peyronnet, A. J., Karlsson, L., Reddin, D. G., Maoileidigh, N. O. & McCarthy, J. L. (2009). The recruitment of Atlantic salmon in Europe. *Ices Journal of Marine Science* **66**, 289-304.
- Fuiman, L. A. & Magurran, A. E. (1994). Development of predator defenses in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **4**, 145-183.
- Garcia de Leaniz, 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., Vollestad, 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.



- Greene, C. M., Hall, J. E., Guilbault, K. R. & Quinn, T. P. (2010). Improved viability of populations with diverse life-history portfolios. *Biology Letters* **6**, 382-386.
- Hard, J. J., Gross, M. R., Heino, M., Hilborn, R., Kope, R. G., Law, R. & Reynolds, J. D. (2008). Evolutionary consequences of fishing and their implications for salmon. *Evolutionary Applications* **1**, 388-408.
- Heddell-Cowie, M. (2005). Importance of the River Teviot to Atlantic salmon, *Salmo salar*, rod catches in the River Tweed, Scotland. *Fisheries Management and Ecology* **12**, 137-142.
- Hedenstrom, A. (2003). Scaling migration speed in animals that run, swim and fly. *Journal of Zoology* **259**, 155-160.
- Hogan, F. & Friedland, K. D. (2010). Retrospective growth analysis of Atlantic salmon *Salmo salar* and implications for abundance trends. *Journal of Fish Biology* **76**, 2502-2520.
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal trends in the north-Atlantic oscillation - regional temperatures and precipitation. *Science* **269**, 676-679.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2004a). Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2369-2383.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* **75**, 2381-2447.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. (2007). Factors affecting river entry of adult Atlantic salmon in a small river. *Journal of Fish Biology* **71**, 943-956.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2004b). Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). *Journal of Fish Biology* **64**, 241-247.
- Juanes, F., Gephard, S. & Beland, K. (2004). Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2392-2400.
- Kellogg, K. A. (1999). Salmon on the edge. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 45-46.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 1-59.
- Levitus, S., Antonov, J. I., Boyer, T. P. & Stephens, C. (2000). Warming of the world ocean. *Science* **287**, 2225-2229.
- Limburg, K. E. & Waldman, J. R. (2009). Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *Bioscience* **59**, 955-965.
- McCarthy, J. L., Friedland, K. D. & Hansen, L. P. (2008). Monthly indices of the post-smolt growth of Atlantic salmon from the Drammen River, Norway. *Journal of Fish Biology* **72**, 1572-1588.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1983) *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London
- McDowall, R. M. (2009). Making the Best of Two Worlds: Diadromy in the Evolution, Ecology, and Conservation of Aquatic Organisms. *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* **69**, 1-22.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. & Marschall, E. A. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes - toward a conceptual-framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 1657-1670.
- Nash, R. D. M., Valencia, A. H. & Geffen, A. J. (2006). The origin of Fulton's condition factor - Setting the record straight. *Fisheries* **31**, 236-238.
- 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.



- Perez, J., Izquierdo, J. I., de la Hoz, J. & Garcia-Vazquez, E. (2005). Female biased angling harvests of Atlantic salmon in Spain. *Fisheries Research* **74**, 127-133.
- Perrier C. (2010). Structure génétique des populations de Saumon atlantique en France. Thèse de l'université de Caen / Basse Normandie, 178 p.
- Peyronnet, A., Friedland, K. D., Maoileidigh, N. O., Manning, M. & Poole, W. R. (2007). Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L. *Journal of Fish Biology* **71**, 684-700.
- Planque, B. & Reid, P. C. (1998). Predicting *Calanus finmarchicus* abundance from a climatic signal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **78**, 1015-1018.
- Potter, E. C. E., MacLean, J. C., Wyatt, R. J. & Campbell, R. N. B. (2003). Managing the exploitation of migratory salmonids. *Fisheries Research* **62**, 127-142.
- Prévost, E. 1987. Recherches sur le saumon atlantique (*S. salar* L.) en France. Thèse docteur ingénieur, ENSA Rennes / Université de Rennes 1. 103 p.
- Prévost, E. & Chaput, G. (2001). Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon. E. Prévost, and G. Chaput (Eds). INRA Editions, Paris, 223 pp.
- Prevost, E., Parent, E., Crozier, W., Davidson, I., Dumas, J., Gudbergsson, G., Hindar, K., McGinnity, P., MacLean, J. & Sættem, L. A. (2003). Setting biological reference points for Atlantic salmon stocks: transfer of information from data-rich to sparse-data situations by Bayesian hierarchical modelling. *Ices Journal of Marine Science* **60**, 1177-1193.
- Pyper, B. J. & Peterman, R. M. (1998). Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 2127-2140.
- Quinn, T. P., Carlson, S. M., Gende, S. M. & Rich, H. B. (2009a). Transportation of Pacific salmon carcasses from streams to riparian forests by bears. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **87**, 195-203.
- Quinn, T. P., Doctor, K., Kendall, N. & Rich, H. B. (2009b). Diadromy and the Life History of Sockeye Salmon: Nature, Nurture, and the Hand of Man. In *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* (Haro, A., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S., eds.), pp. 23-42. Bethesda: Amer Fisheries Soc.
- Quinn, T. P., McGinnity, P. & Cross, T. F. (2006). Long-term declines in body size and shifts in run timing of Atlantic salmon in Ireland. *Journal of Fish Biology* **68**, 1713-1730.
- Reddin, D.G. & W.M. Shearer. (1987). Sea-surface temperature and distribution of Atlantic salmon in the Northwest Atlantic Ocean. Am. Fish. Soc. Symp.
- Reimchen, T. E., Mathewson, D. D., Hocking, M. D., Moran, J. & Harris, D. (2003). Isotopic evidence for enrichment of salmon-derived nutrients in vegetation, soil, and insects in Riparian zones in coastal British Columbia. *Nutrients in Salmonid Ecosystems: Sustaining Production and Biodiversity* **34**, 59-69.
- Richardson, A. J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *Ices Journal of Marine Science* **65**, 279-295.
- Richardson, A. J. & Schoeman, D. S. (2004). Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* **305**, 1609-1612.
- Robinson, W. D., Bowlin, M. S., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Thorup, K., Diehl, R. H., Kunz, T. H., Mabey, S. & Winkler, D. W. (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**, 354-361.
- Salminen, M., Kuikka, S., & Erkano, E. (1994). Divergence in the feeding migration of Baltic salmon (*Salmo salar* L.); the significance of smolt size. *Nordic Journal of Freshwater Research* **69**, 32-42.



- Saura, M., Moran, P., Brotherstone, S., Caballero, A., Alvarez, J. & Villanueva, B. (2010). Predictions of response to selection caused by angling in a wild population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Freshwater Biology* **55**, 923-930.
- Schindler, D. E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C. P., Quinn, T. P., Rogers, L. A. & Webster, M. S. (2010). Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature* **465**, 609-U102.
- Scott, D. (2001). Chemical pollution as a factor affecting the sea survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Management and Ecology* **8**, 487-499.
- Summers, D. W. (1995). Long-term changes in the sea-age at maturity and seasonal time of return of salmon, *Salmo salar* L., to Scottish Rivers. *Fisheries Management and Ecology* **2** 147-155.
- Thibault M. (1994). Aperçu historique sur l'évolution de the catches et des stocks, p. 175-195. In "Le Atlantic salmon atlantique: Biologie et gestion de la ressource", J.C. Guegen et P. Prouzet (Eds), IFRESEA, Paris.
- Todd, C. D., Hughes, S. L., Marshall, C. T., Maclean, J. C., Lonergan, M. E. & Biuw, E. M. (2008). Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Global Change Biology* **14**, 958-970.
- Valiente, A. G., Juanes, F. & Garcia-Vazquez, E. (2011). Increasing Regional Temperatures Associated with Delays in Atlantic Salmon Sea-Run Timing at the Southern Edge of the European Distribution. *Transactions of the American Fisheries Society* **140**, 367-373.
- Vollestad, L. A., Hirst, D., L'Abée-Lund, J. H., Armstrong, J. D., MacLean, J. C., Youngson, A. F. & Stenseth, N. C. (2009). Divergent trends in anadromous salmonid populations in Norwegian and Scottish rivers. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276**, 1021-1027.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395.
- Welton, J. S., Beaumont, W. R. C. & Ladle, M. (1999). Timing of migration and changes in age structure of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Frome, a Dorset chalk stream, over a 24-year period. *Fisheries Management and Ecology* **6**, 437-458.
- Wikelski, M., Kays, R. W., Kasdin, N. J., Thorup, K., Smith, J. A. & Swenson, G. W. (2007). Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *Journal of Experimental Biology* **210**, 181-186.
- Wilcove, D. S. & Wikelski, M. (2008). Going, going, gone: Is animal migration disappearing? *Plos Biology* **6**, 1361-1364.
- Youngson, A. F., MacLean, J. C. & Fryer, R. J. (2002). Rod catch trends for early-running MSW salmon in Scottish rivers (1952-1997): divergence among stock components. *Ices Journal of Marine Science* **59**, 836-849.

### Electronic references

- R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Radford, A., Riddington, G., Anderson, J., and Gibson, H. 2004. The Economic Impact of Game and Coarse Angling in Scotland. <http://www.scotland.gov.uk/Publications/2004/06/19506/38879/>.



### 3 CONCLUSION

Pour les salmonidés anadromes, se reproduire en rivière permet de maximiser la survie des juvéniles tandis que le passage au milieu marin permet ensuite de bénéficier de meilleures conditions de croissance. Néanmoins la transition d'un milieu à l'autre implique des coûts. Les caractéristiques biométriques ainsi que la date de retour des adultes sont susceptibles d'être corrélées. En effet, il existe certainement un compromis évolutif entre croissance et temps passé en mer et survie qui maximise la fitness (Jonsson & Jonsson, 2009). Néanmoins, dans les rares cas où sont étudiés à la fois les évolutions de la date de retour et des caractéristiques biométriques, le lien entre ces deux variables n'est pas analysé.

Ce chapitre a permis de caractériser l'évolution des caractéristiques des adultes anadromes des populations françaises de saumon atlantique au cours de la période 1985-2008. Les évolutions mises en évidence se sont révélées cohérentes avec les grandes tendances documentées au sein des stocks du Sud Est Atlantique de saumon (ICES, 2009b). Les résultats montrent une baisse significative de la taille mais surtout du poids des géniteurs et ce pour l'ensemble des sites étudiés et pour les deux classes d'âge de retour dominantes, un hiver de mer (castillons) et deux hivers de mer. Aucune tendance nette d'évolution du facteur de condition n'a été mise en évidence. Relativement à la moyenne par classe d'âge de mer, les pertes de poids et de taille entre 1983 et 2008 sont plus importantes pour les castillons que pour les poissons de 2 hivers de mer, avec moins 490g et moins 310g respectivement tandis que la baisse de taille est proche de 3 cm pour ces deux composantes. Cette moindre perte de poids des individus de deux hivers de mer ne semble toutefois pas s'expliquer par un phénomène de croissance compensatoire au cours de la deuxième année. Ces pertes de poids et de taille moyens s'accompagnent d'un retard à la migration pour les deux classes d'âge toutefois nettement plus prononcé pour les castillons (+ 14 jours) que pour les individus ayant passé deux ans en mer (+ 7 jours).

Les fluctuations interannuelles de la date de retour et des caractéristiques biométriques (tailles et poids) sont apparues significativement et positivement corrélées entre les deux classes d'âge de retour (1 et 2 hivers de mer) d'une même rivière. De même, pour une même classe d'âge, les fluctuations interannuelles des caractéristiques biométriques sont apparues significativement et positivement corrélées entre les rivières.



L'ensemble de ces résultats suggère que ces évolutions pourraient être des réponses à un facteur (ou une combinaison de facteurs) susceptibles d'impacter simultanément les populations sur une large échelle géographique. Aucune relation n'a pu être mise en évidence entre la date d'entrée en rivière et les conditions hydrologiques et thermiques des cours d'eau. L'hypothèse privilégiée est donc que ces évolutions seraient des réponses à des modifications des conditions environnementales marines. Cependant, la recherche de corrélations entre les caractéristiques biométriques et le rythme des retours avec l'Indice d'oscillation Nord Atlantique (NAOI) n'a pas abouti à la mise en évidence de relations nettes qui auraient pu renforcer cette hypothèse. Ces résultats peuvent apparaître surprenants étant donné que la NAOI constitue un proxy très intégrateur de la variabilité environnementale et trophique de l'Atlantique Nord. Les variations du NAOI sont liées à d'importants changements climatiques incluant des modifications de la vitesse du vent, de l'évaporation, des précipitations, de la température océanique de surface (SST) qui ont des répercussions sur la production de phytoplancton et de zooplancton (Dickson & Turrell, 1999). De nombreux auteurs ont mis en évidence une relation négative entre croissance du saumon et température de surface de l'atlantique Nord (Beaugrand & Reid, 2003 ; Friedland *et al.*, 2003 ; Peyronnet *et al.*, 2007; Todd *et al.*, 2008) qui suggère une baisse des ressources trophiques disponibles pour le saumon sur ses zones de nurseries induite par des modifications de l'écosystème elles mêmes liées à une augmentation de la température de surface (ICES, 2009b).

Pour comprendre les processus sous-jacents à ces évolutions, les patterns mis en évidence doivent être considérés dans une perspective de réponse adaptative à des changements dans les conditions de croissance. Chez le saumon, l'âge à la maturation est un trait d'histoire de vie fondamental influençant la fitness des individus (Stearns, 1992; Stewart *et al.*, 2002). Une maturation sexuelle dès le premier hiver passé en mer réduit le temps de génération et augmente la probabilité de parvenir à la reproduction. En contrepartie, cela signifie une période de croissance marine plus courte et une fécondité plus faible (Clark, 1994; Quinn *et al.*, 2009b). Dans ce contexte, on peut faire l'hypothèse que des conditions de croissance marine détériorées conduiront à une réponse visant à compenser le retard de croissance en augmentant la durée du séjour en mer. Néanmoins, croissance et mortalité sont inversement reliées (Friedland, 1998; Friedland *et al.*, 2009). Les mauvaises conditions de croissance pourraient donc également conduire à une réponse tendant à diminuer le temps de séjour en mer afin de maximiser les chances de survie. Dans la littérature, ces deux hypothèses se confrontent encore aujourd'hui (Jonsson & Jonsson, 2004b ; ICES, 2009b).



Combinées avec le raccourcissement général du temps de séjour en mer, la perte de poids et de taille mise en évidence dans ce chapitre apparaît plutôt cohérente avec l'hypothèse d'un compromis entre croissance et survie. La détérioration des conditions trophiques marines documentée par ailleurs (Beaugrand & Reid, 2003) entraînerait une baisse de la taille et du poids des individus de retour vers les zones de reproduction, et la corrélation négative entre la croissance et la survie conduirait à diminuer le temps de séjour en mer.



# CHAPITRE VI

## *Discussion générale & Perspectives*

### *Résumé*

Ce chapitre rappelle dans un premier temps les objectifs de la thèse et réalise une brève synthèse des acquis majeurs obtenus. Les limites du travail entrepris sont ensuite spécifiquement discutées et des perspectives directes d'approfondissement des travaux entrepris sont proposées. Dans un troisième temps, les conséquences des résultats obtenus pour la dynamique des populations de saumon seront analysées et discutées puis une conclusion générale est dressée. Enfin, des perspectives de travail complémentaires, prometteuses et nécessaires pour mieux appréhender et gérer les effets du changement climatique sur les populations de saumon sont avancées.



## 1 OBJECTIFS & PRINCIPAUX RESULTATS

Le but de cette thèse était d'analyser le lien entre les évolutions actuelles des caractéristiques biologiques des populations françaises de saumon atlantique et le changement climatique en s'intéressant aux deux écophases du cycle biologique de l'espèce : le stade juvénile en rivière et le stade adulte lors du retour en eau douce après la migration marine. La croissance a été choisie comme point focal de recherche étant donné son caractère intégrateur des variations environnementales et très structurant pour les trajectoires de vie individuelles des saumons et donc pour la dynamique de leurs populations. En s'appuyant entièrement sur la valorisation de jeux de données acquis sur le long terme, les objectifs de cette thèse ont été déclinés en trois questionnements majeurs :

- i) Comment reconstituer au mieux les séries chronologiques de températures de ces cours d'eau et estimer quel va être l'impact du changement climatique sur les régimes thermiques de nos rivières, incertitudes comprises ?
- ii) Quelle est l'influence de la variabilité de la température de l'eau sur la croissance des juvéniles de saumons lors des premiers mois suivant l'émergence des frayères par rapport à la densité de compétiteurs ?
- iii) Existe-t-il des évolutions des caractéristiques biométriques et phénologiques des populations de saumons adultes en France qui pourraient révéler des modifications des conditions environnementales marines imputables au changement climatique ?

Les résultats obtenus au cours de la thèse ont répondu à ces différentes questions:

- i) via le développement d'un modèle statistique de température de l'eau basé sur le principe d'une décomposition des séries chronologiques en tendances annuelles, fluctuations saisonnières et aléas. Ce nouveau modèle, qui intègre l'effet du débit, s'est révélé plus performant comparé aux corrélations directes entre température de l'eau et de l'air à des pas de temps courts. Il permet à la fois de compléter des données manquantes des séries chronologiques de température de l'eau mais également d'effectuer des projections sur le long terme tout en reflétant fidèlement l'incertitude. Les résultats ont révélé que pour un réchauffement atmosphérique donné, le réchauffement de la température des cours d'eau de l'ORE PFC devrait être presque



deux fois moindre et que les incertitudes associées aux tendances projetées sont grandes.

- ii) en révélant que la variabilité interannuelle des régimes thermiques a été moins structurante pour la croissance de juvéniles de saumon du Ruisseau de la Roche que la variabilité spatiotemporelle des densités des juvéniles de salmonidés (saumon 0+ et truite 0+). La quantification des effets de la température et de la densité a également montré que les variations de la croissance induites même par un réchauffement extrême de la température du cours d'eau (jusqu'à +6.4°C) seraient bien moindres que les variations induites par des fluctuations des densités de compétiteurs dans une gamme comparable aux densités observées. Dans ce contexte, les évolutions des conditions de vie marine, très probablement liées au changement climatique, sont susceptibles d'avoir un impact important sur la phase juvénile en modifiant la fécondité des stocks et donc les densités de compétiteurs juvéniles.
- iii) en montrant qu'il existe une tendance significative de baisse de la taille mais surtout du poids des géniteurs, accompagnée d'un retour des zones d'engraissement de plus en plus tardif pour l'ensemble des stocks et ce à l'échelle de la France. Une synchronie est observée pour les fluctuations interannuelles de la date de retour et des caractéristiques biométriques (tailles et poids) entre les deux classes d'âge de retour (1 et 2 hivers de mer) d'une même rivière, de même qu'au sein d'une même classe d'âge entre les rivières. Par ailleurs, aucun effet des conditions de la rivière sur la date d'entrée des géniteurs n'a été détecté. L'ensemble de ces résultats suggère que ces évolutions pourraient être une réponse adaptative des post-smolts à des fluctuations de conditions de vie marine pour l'instant non identifiées mais probablement en lien avec le changement climatique.

## 2 DISCUSSION DES RESULTATS

### 2.1 ÉVOLUTION DE LA TEMPERATURE DES COURS D'EAU

---

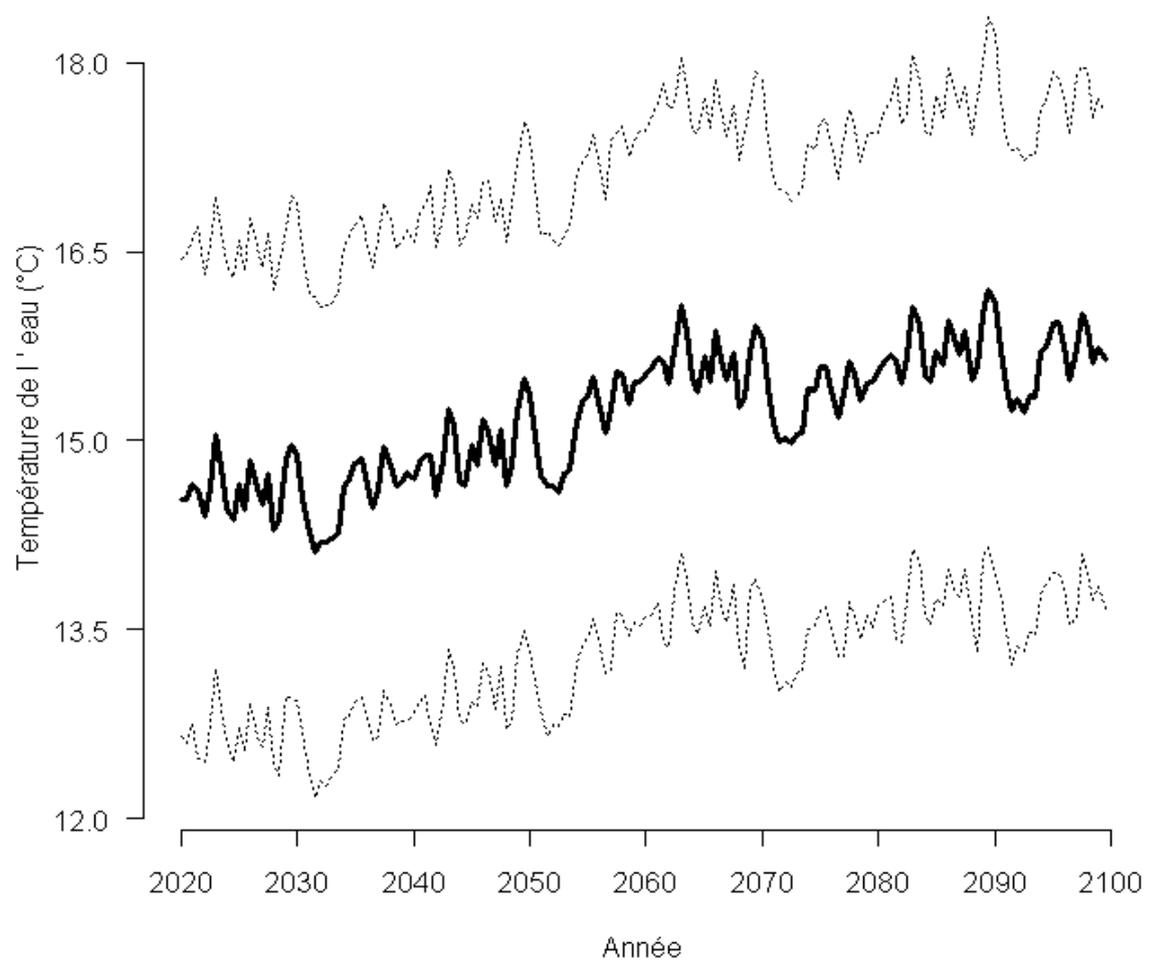
La modélisation du régime thermique des cours d'eau en fonction de covariables externes telles la température atmosphérique était un enjeu clef pour être à même d'estimer l'impact des changements climatiques sur les populations de saumon et en particulier sur la



croissance des juvéniles (Chapitre IV). Au vu des données disponibles sur les cours d'eau de l'ORE PFC, mais également d'un point de vue théorique, la modélisation statistique s'est révélée être la plus intéressante pour compléter les séries disponibles de données de température de l'eau marquées par des données manquantes et effectuer des projections à moyen terme. A première vue, la solution aurait pu être d'appliquer des modèles de corrélations entre température de l'eau et de l'air qui permettent de recréer des séries chronologiques à pas de temps fin avec une erreur relativement réduite et d'effectuer des projections. Néanmoins, comme démontré au Chapitre III, ces modèles sont intrinsèquement incorrects pour donner une vision réelle de l'incertitude du réchauffement des cours d'eau en fonction des scénarii climatiques utilisés pour réaliser les projections. En effet, la corrélation statistique positive très forte qui apparaît entre les deux mesures de température (air et eau) est essentiellement due aux variations saisonnières de forte amplitude communes et synchrones entre ces deux séries et masque un lien beaucoup plus lâche, potentiellement même inverse, entre les tendances d'évolution à long terme des deux séries. Par conséquent, utiliser cette corrélation pour réaliser des projections de température des cours d'eau peut conduire à des biais importants ainsi qu'à sous-estimer l'incertitude dans les prédictions. Cette méthode de corrélation ne prend généralement pas en compte l'influence du débit alors qu'il s'agit d'une variable ayant un impact avéré sur la température de l'eau (Caissie, 2006) et qui risque de se voir impactée par le changement climatique du fait d'une modification du régime des précipitations (IPCC, 2007).

En réponse à ces problèmes, une nouvelle approche statistique mêlant décomposition stochastique des séries chronologiques et régression a été développée. Les séries chronologiques de température de l'air et du débit y sont décomposées en moyennes et amplitudes par pas de temps de six mois et sont reliées aux moyennes et amplitudes de la série chronologique de température de l'eau. Appliquée aux cours d'eau de l'ORE PFC dans un cadre bayésien et comparée à l'approche par corrélation directe, cette nouvelle approche statistique, permettant d'effectuer des projections de signaux complets (moyennes et variations saisonnières), a prouvé ses bonnes capacités prédictives mais a surtout permis de révéler que le réchauffement des cours d'eau devrait être moindre que le réchauffement atmosphérique et que les incertitudes associées aux projections de tendances sont grandes.

Si les changements climatiques prévus sont globaux, ils exprimeront également des variations locales (IPCC, 2007). Les modèles climatiques globaux (GCM) sont à même d'estimer ces variations. Il est biologiquement intéressant de les considérer afin de mieux



**Figure 20. Evolution estimée de la température de la Nivelle en réponse aux prévisions climatiques du modèle Arpège-IFS de Météo France pour le scénario d'émission de gaz à effet de serre A1B. L'évolution des débits est prise en compte**

prédire la variabilité des réponses des populations. En France, le modèle ARPEGE-IFS de météo France (Gibelin & Deque, 2003) est à même de fournir de telles déclinaisons des prévisions climatiques sur un maillage géographique fin en lien avec la superficie des bassins versants de l'ORE PFC. On peut les combiner avec les modèles développés pour réaliser des projections selon la méthodologie décrite article I. Une telle utilisation des modèles est présentée Figure 20 pour la Nivelle. Dans cet exemple, la série chronologique de température utilisée est celle estimée localement par Météo France à partir du modèle ARPEGE-IFS pour le scénario d'émission de gaz à effet de serre A1B (voir Figure 2). Cette projection intègre également la variabilité du débit grâce à la calibration des modèles de bassins versants MORD, GR4J, HBV0 et IHAC faisant le lien entre débits et précipitations sur les cours d'eau de l'ORE PFC (Perrin, 2000; collaboration en cours avec A. Vazken du Cemagref d'Antony). Les débits entrés comme inputs pour réaliser cette figure correspondent aux moyennes arithmétiques annuelles prévues par ces modèles de bassins versants pour les estimations de précipitations correspondant au scénario d'évolution de la température atmosphérique utilisé. Il n'y a pour l'instant pas d'incertitude associée au scénario de débit utilisé.

Le problème majeur de cette partie des recherches reste celui des incertitudes. En effet, si un consensus existe sur le fait que le climat a commencé et va continuer à se réchauffer sous l'effet de facteurs de forçage d'origine anthropique, les incertitudes quant à la magnitude de ce réchauffement demeurent importantes. Ce problème est non seulement lié à des difficultés de modélisation de processus climatiques mais également à la difficulté de prévoir vers quelles orientations sociaux-économiques le monde va se diriger et quelles en seront les conséquences en terme d'émissions de gaz à effet de serre elles-mêmes inputs des GCM (Watson, 2008; Foley, 2010). Cette grande incertitude climatique additionnée à celle des modèles développés pour estimer les évolutions de la température de cours d'eau impliquent une gamme d'évolutions temporelles de la température de l'eau large qu'il faudra prendre en compte. Dans ce cadre, la vision probabiliste du réchauffement atmosphérique fournie par Rogelj *et al.* (2010) (Figure 4) apparaît particulièrement intéressante.



## **2.2 INFLUENCE DE LA TEMPERATURE DE L'EAU ET DE LA DENSITE DE COMPETITEURS SUR LA CROISSANCE DES JUVENILES**

---

Le changement climatique, en impactant le régime thermique des cours d'eau, risque d'avoir de fortes répercussions sur la croissance et donc sur les choix d'histoire de vie des juvéniles de saumon au cours de leurs premiers mois de vie après émergence des frayères. En particulier, la taille atteinte par les juvéniles au mois d'octobre est positivement reliée à leur probabilité de se diriger vers une stratégie de smoltification à l'âge d'un an. Qui plus est, ce premier choix, peut avoir des répercussions sur ceux à venir et donc sur la dynamique des populations. Il est donc intéressant de quantifier l'impact propre de la variabilité de températures des cours d'eau sur la croissance des juvéniles et la taille atteinte à des périodes charnières de choix d'histoire de vie mais aussi de relativiser ce résultat par rapport à l'effet d'autres variables telles que la densité de compétiteurs.

Un modèle de Von Bertalanffy, dont le taux de croissance journalier est modélisé comme une fonction de la température mais également de la densité de compétiteurs (juvéniles 0+ de truites et de saumons), a été développé. Les effets des deux covariables ont été modélisés au moyen de structures multiplicatives modulant un taux de croissance optimum entre 0 et 100% de sa valeur. Il a ainsi été possible d'estimer et de relativiser les effets de la variabilité de la température de l'eau et de la densité de compétiteurs sur la croissance et la taille atteinte par les juvéniles du Ruisseau de la Roche à la fin de leur première période de croissance. Si le régime thermique du cours d'eau s'est révélé très favorable à la croissance des juvéniles, l'effet de la variabilité interannuelle de la température de l'eau est par contre bien moindre que celui de la variabilité spatiotemporelle actuelle des densités de compétiteurs présents et ce même sous l'hypothèse d'un réchauffement extrême du cours d'eau. Ces conclusions sont d'ailleurs renforcées par les résultats du chapitre III qui suggèrent qu'un réchauffement de l'Oir (dont le Ruisseau de la Roche est un affluent) de 6.4°C est hautement improbable. Néanmoins, l'impact fort de la variabilité de densité de compétiteurs est également à discuter au regard du changement climatique. En effet, la diminution actuelle de l'abondance des stocks (Vauclin & Beaulaton, 2009) ainsi que la modification de la structure démographique des populations en faveur d'individus à courts séjours marins (Baglinière *et al.*, 2004) accompagnées par des baisses de taille et de poids (voir les résultats du Chapitre VI) sont probablement autant de réponses à un changement des conditions environnementales marines en lien avec le changement climatique (Beaugrand & Reid, 2003; Todd *et al.*, 2008). L'ensemble de ces évolutions va dans le sens d'une baisse de

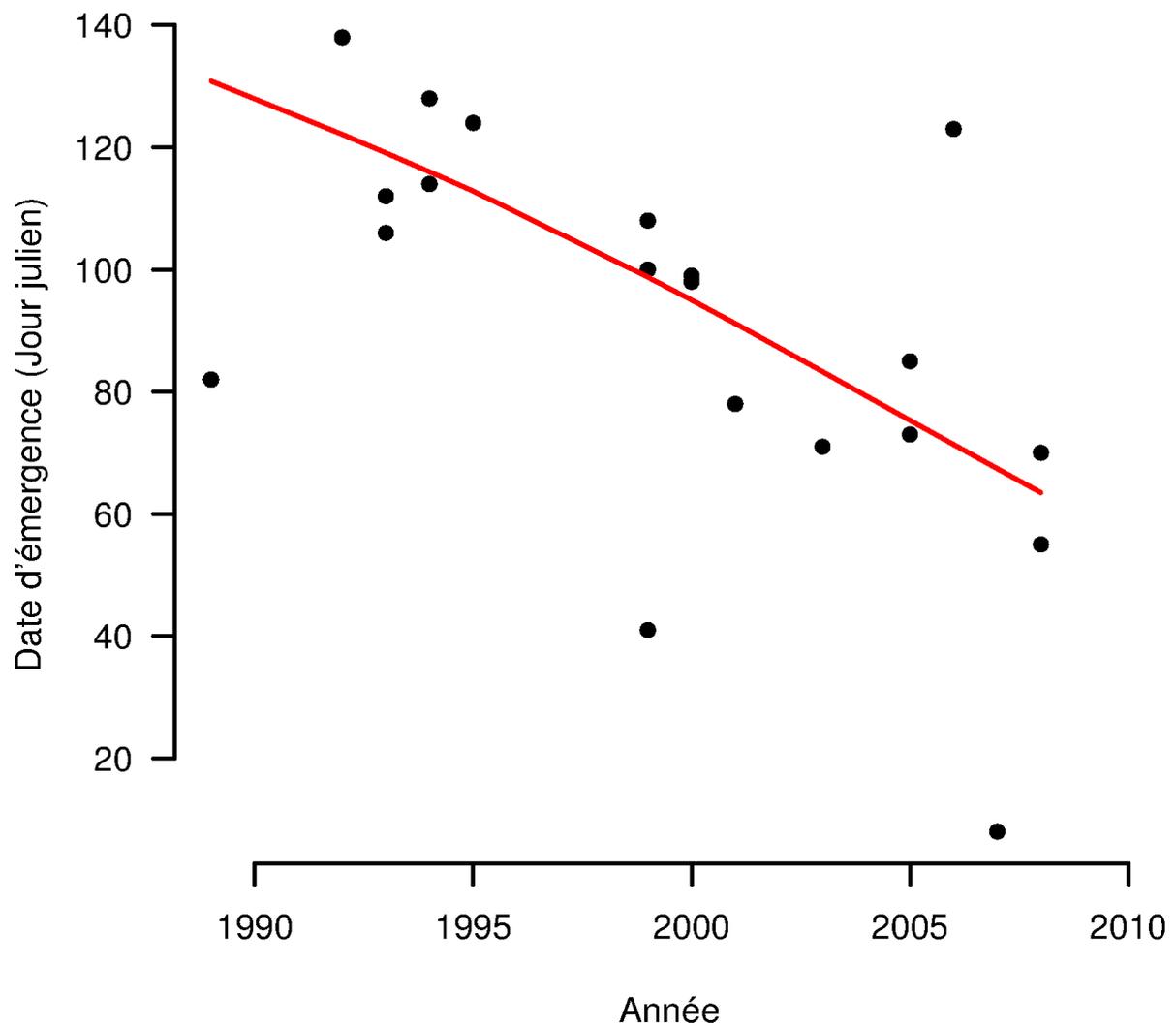


Figure 21. Evolution de la date d'émergence sur le ruisseau de la Roche estimée à partir du modèle de croissance de Von Bertalanffy article II. Le trait rouge correspond à un lissage non paramétrique.

la biomasse féconde et de la dépose d'œufs et in fine de la densité de juvéniles 0+. On peut donc s'attendre à ce que les effets du changement climatique sur l'environnement marin aient des répercussions sur les stades de vie juvéniles qui pourraient s'avérer plus importantes que les effets directs dus au réchauffement de la température des cours d'eau.

Le réchauffement climatique pourrait également entraîner un décalage de la date d'émergence. En effet, les durées d'incubation et de résorption de la vésicule vitelline dépendent directement de la température ambiante (Heland & Dumas, 1994 ; Crisp 2000 ; Jonsson & Jonsson, 2009a). On peut donc également s'attendre à un allongement de la période initiale de croissance qu'il serait intéressant de quantifier afin d'appréhender ses effets sur la taille atteinte par les juvéniles en octobre. Un tel décalage pourrait renforcer l'effet de la variabilité de la température sur la taille atteinte par les juvéniles en octobre. Il pourrait également conduire à la rupture de la synchronisation évolutive entre le début de l'alimentation exogène des alevins et l'apparition des invertébrés aquatiques leur servant de base alimentaire (Klemetsen *et al.*, 2003; Jonsson & Jonsson, 2009a). Alors que le suivi de la date d'émergence n'est pas réalisé, car difficile à mettre en œuvre par des mesures de terrain, l'utilisation du modèle de croissance développé chapitre IV permet de rechercher l'existence de patterns d'évolution des dates d'émergence en les réestimant. La figure 21 présente les résultats découlant d'une telle utilisation du modèle de croissance sur le ruisseau de la Roche. Pour arriver à ce résultat, les tailles des juvéniles les jours précédant le premier échantillonnage en Mai ont tout d'abord été rétrocalculées à partir de la température de l'eau et de la densité de compétiteurs présents. Les hypothèses que la taille à l'émergence ne varie pas annuellement, est égale à 27.7 mm (Evanno G., communication personnelle) et que la croissance commence dès émergence ont ensuite également été posées. La date d'émergence estimée correspond donc au jour où ce seuil de taille est franchi. Les résultats ainsi obtenus suggèrent que la date d'émergence a eu tendance à devenir de plus en plus précoce au cours des deux dernières décennies. Des investigations supplémentaires sont toutefois nécessaires pour savoir si ce résultat est le fruit d'une évolution de la date de ponte des adultes et/ou d'une évolution de la durée de la phase de développement sous gravier. Pour l'instant, aucune tendance significative de réchauffement du cours d'eau n'est décelable pour les mois de Décembre, Janvier, Février et Mars ce qui laisse supposer que la durée de la phase de développement sous gravier n'a pas dû évoluer. Le retour des géniteurs en rivière de plus en plus tardif pourrait être responsable d'un état de maturité plus avancé les contraignant à se reproduire plus tôt. Enfin, il serait également intéressant de voir s'il existe un pattern



d'évolution de la date d'émergence des truites. Dans le cas contraire, les juvéniles de saumons, qui occupent les mêmes habitats que les juvéniles de truite, pourraient être avantagés et accaparer plus facilement les meilleurs territoires. Ceci pourrait diminuer l'effet de la compétition interspécifique sur la croissance des juvéniles de saumon.

Des variations de seulement quelques millimètres de taille atteinte par les juvéniles au mois d'Octobre peuvent malgré tout avoir une influence forte sur l'âge à la smoltification (Buoro *et al.*, 2010). Le modèle de croissance établi appelle donc à de nouveaux développements pour affiner les résultats. Premièrement, des variations des paramètres de la courbe de Mallet selon les populations peuvent induire des différences de réponse au réchauffement des cours d'eau (voir chapitre IV). Il serait donc intéressant d'estimer des paramètres de la courbe de réponse à la température propre à la population étudiée. Pour ce faire, le recours à des expérimentations en milieu contrôlé du type de celles menées par Forseth *et al.* (2001) semble la solution la plus appropriée. En effet, multiplier la fréquence des épisodes de pêche électrique sur la période mai-octobre ne permettrait pas a priori d'estimer correctement la température maximale autorisant la croissance, les températures de 20°C et plus sur le ruisseau de la Roche et l'Oir étant actuellement très rarement atteintes. De plus, une multiplication des campagnes de pêche électrique présenterait un risque pour la survie des individus. L'expérimentation permettrait également de décrire la variabilité individuelle de croissance. Deuxièmement, s'intéresser à l'effet de la variabilité des débits sur la croissance est une autre piste de recherche intéressante. En effet, le débit joue sur la vitesse du courant dont dépendent les coûts de nage et de maintien dans la colonne d'eau, la dérive des proies et leur capturabilité et donc in fine sur les apports énergétiques nets (Hill & Grossman, 1993; Hughes, 1998; Nislow *et al.*, 2004; Kemp *et al.*, 2006). Ces mêmes variations de débit pourraient également moduler la surface d'habitat favorable disponible et ainsi influencer sur la compétition. Enfin, on peut également se demander si l'entrée en maturation précoce des mâles, qui est un choix antérieur à celui de la smoltification, ne modifie pas la courbe de croissance. En effet, on assiste chez les individus entrant en maturation précoce à une redirection préférentielle de l'énergie acquise vers la croissance gonadique au détriment de la croissance somatique (Baglinière & Maisse, 1985; Thorpe *et al.*, 1998). Considérer l'ensemble de ces points est pour l'instant délicat au vu des données disponibles ainsi que difficile à mettre en œuvre sur le terrain. Le recours à l'expérimentation devrait être privilégié.



Alors que le réchauffement climatique était pressenti comme le principal facteur responsable de l'évolution de la proportion des smolts 1+ observée en France via une action sur la croissance de juvéniles, cette hypothèse apparaît aujourd'hui relativisée. En effet, les résultats obtenus sur le ruisseau de la Roche suggèrent que les évolutions de croissance à l'origine d'une telle évolution de la proportion de smolts 1+ pourraient être le fruit d'une diminution de la densité de compétiteurs en lien avec l'évolution des conditions de vie marine. De plus, l'augmentation de la taille des juvéniles de saumon bretons semble, elle, très liée à l'eutrophisation des cours d'eau de cette région au cours des dernières années (Rivot *et al.*, 2009). Néanmoins, il faut garder à l'esprit que le réchauffement climatique pourrait également avoir des répercussions directes et indirectes sur d'autres facteurs abiotiques et biotiques rencontrés par les juvéniles (Ficke *et al.*, 2007; Johnson *et al.*, 2009). Par conséquent, le changement climatique est susceptible d'avoir un impact plus fort sur la croissance des juvéniles que celui estimé en s'intéressant seulement à son impact physiologique via l'évolution de la température de l'eau.

### **2.3 MODIFICATION DES CARACTERISTIQUES MIGRATOIRES DES ADULTES**

---

Le cinquième chapitre s'intéresse à l'évolution des caractéristiques biométriques des adultes de retour vers leur zone de frai après le séjour marin et complète les deux chapitres précédents en abordant cette fois-ci l'impact du changement climatique sur la phase marine du cycle de vie du saumon. Il propose une première quantification des tendances d'évolution dans les dates d'entrée en rivière, la longueur, le poids et le facteur de condition des adultes de retour vers les zones de frai pour l'ensemble des populations françaises sur la période 1985-2008 en s'appuyant à la fois sur les données de piégeage des géniteurs du Scorff et la Nivelle et sur les données issues de la base nationale de déclaration de captures par pêche à la ligne.

Les résultats obtenus viennent combler un manque au niveau français dans la description de l'évolution des stocks européens de saumon Atlantique (Welton *et al.*, 1999; Youngson *et al.*, 2002; Quinn *et al.*, 2006; McCarthy *et al.*, 2008; Bacon *et al.*, 2009; Friedland *et al.*, 2009; Saura *et al.*, 2010; Valiente *et al.*, 2011). Au-delà des tendances générales observées de baisse de la taille mais surtout du poids des géniteurs, accompagnées d'un retour de plus en plus tardif, les fluctuations interannuelles des caractéristiques biométriques et des dates de retour ont aussi été analysées. Ces analyses ont permis de mettre en évidence une synchronie entre les fluctuations interannuelles de la date de retour et des caractéristiques biométriques (tailles et poids) entre les deux classes d'âge de retour (1 et 2



hivers de mer) d'une même rivière mais également pour une même classe d'âge entre les rivières. De plus, aucune relation n'a pu être mise en évidence entre dates d'entrée en rivière et conditions hydrologiques et thermiques des cours d'eau. L'ensemble de ces résultats a donc conduit à la conclusion qu'un ou plusieurs facteurs environnementaux agissant à large échelle, très probablement d'origine marine et liés au changement climatique, sont responsables des évolutions observées. L'identification des facteurs forçants est incomplète pour l'instant même si la bibliographie soutient l'idée qu'ils sont de type climatique et probablement liés au changement climatique (voir article III).

L'âge à la maturité est un trait d'histoire de vie fondamental contrôlant la fitness des individus (Stearns, 1992). Une maturation sexuelle dès le premier hiver passé en mer réduit le temps de génération et augmente la probabilité de parvenir à la reproduction. En contrepartie, cela signifie aussi une période de croissance marine plus courte et une fécondité plus faible (Clark, 1994; Quinn *et al.*, 2009b). On peut donc penser que des conditions de croissance marines détériorées conduiraient à une réponse visant à compenser le retard de croissance en augmentant la durée du séjour en mer. Néanmoins, comme croissance et mortalité sont inversement reliées (Friedland, 1998; Friedland *et al.*, 2009), les mauvaises conditions de croissance pourraient aussi conduire à une réponse visant à diminuer le temps de séjour en mer afin de maximiser les chances de survie. Dans la littérature, le sens du lien entre croissance et âge à la maturité n'est pas encore clairement établi (Jonsson & Jonsson, 2004a ; ICES 2009b). Néanmoins, combinée avec le raccourcissement général du temps de séjour en mer (raréfaction des poissons passant 2 ans en mer avant la reproduction), la perte de poids et de taille mise en évidence est plutôt cohérente avec l'hypothèse d'un compromis entre croissance et survie. La détérioration des conditions trophiques marines documentées par ailleurs (Beaugrand & Reid, 2003) entraînerait logiquement une baisse de la taille et du poids des individus de retour vers les zones de frais, et la corrélation négative entre croissance et survie conduirait à une réponse visant à diminuer le temps de séjour en mer.

Ces résultats suscitent également des interrogations quant à leur impact à court et moyen terme sur la dynamique des populations. La diminution des stocks et la raréfaction de la composante de poissons de 2 ans de mer associées d'autre part à la baisse de la taille et du poids des géniteurs (à âge de mer égal) amènent des inquiétudes quant à la capacité de renouvellement des populations. En effet, toutes choses égales par ailleurs (e.g. sex ratio et fécondité des femelles par unité de poids) la perte de poids et de taille observée sur la période d'étude pourrait avoir entraîné une baisse de la fécondité de l'ordre de 10% (Baglinière J.-L.,

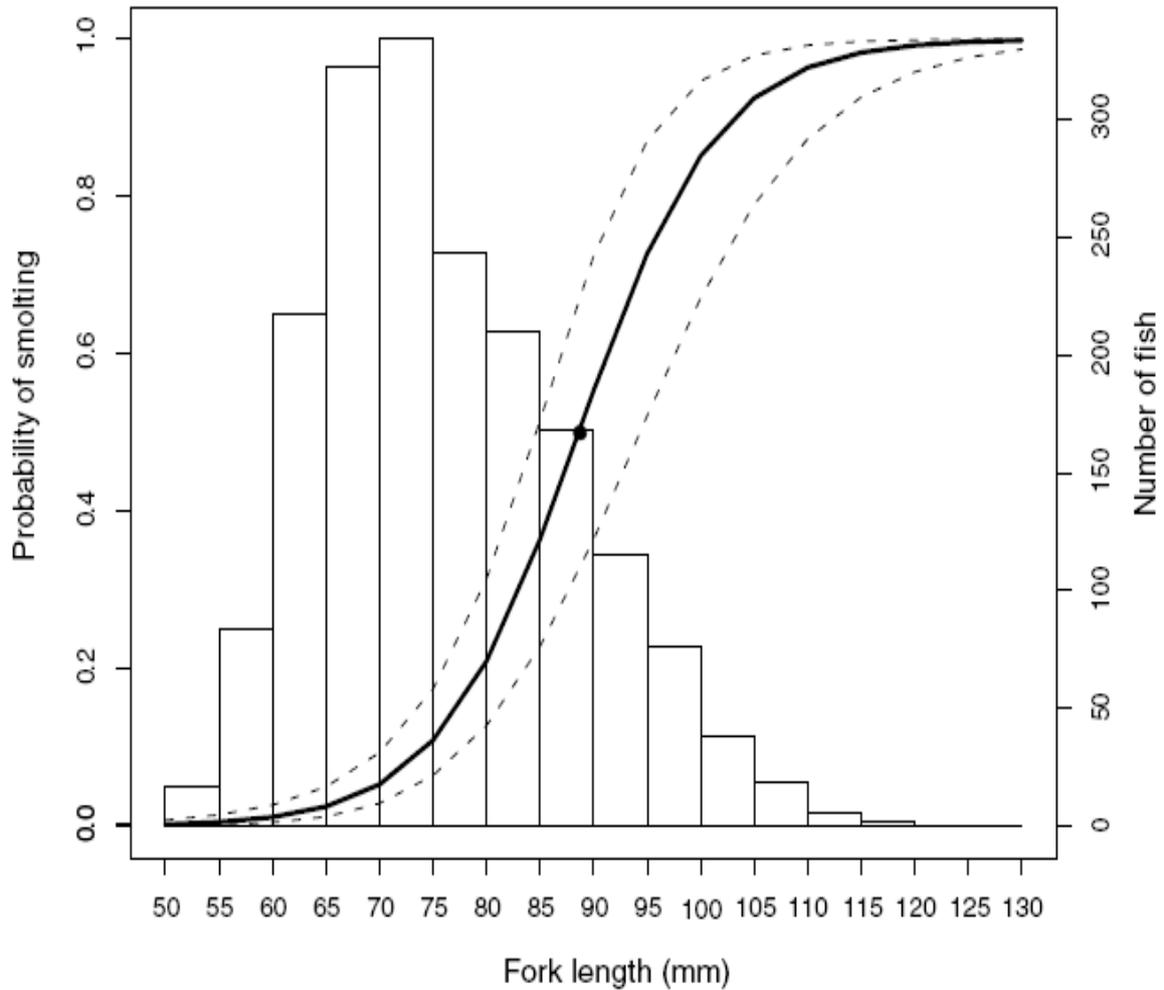


Figure 22. Norme de réaction probabiliste pour l'âge à la smoltification. La médiane (ligne pleine) et l'intervalle de confiance à 95% à posteriori (lignes discontinues) de la probabilité de smoltification à un an sont fonction de la taille. Un histogramme de la taille des individus 0+ à l'automne échantillonnés en 2005 sur le Scorff et ayant servi à l'ajustement de cette norme est également représenté. Issue de Buoro *et al.* (2010).

communication personnelle.) alors que la dépose d'œufs n'est déjà pas suffisante depuis 1995 pour garantir le renouvellement des stocks (Figure 11). Par ailleurs, la diminution de la variabilité des stratégies d'histoire de vie (allant dans le sens d'une contraction vers des cycles de vie de plus en plus courts) est a priori défavorable vis-à-vis de la résilience des populations face aux fluctuations environnementales (Greene *et al.*, 2010; Schindler *et al.*, 2010).

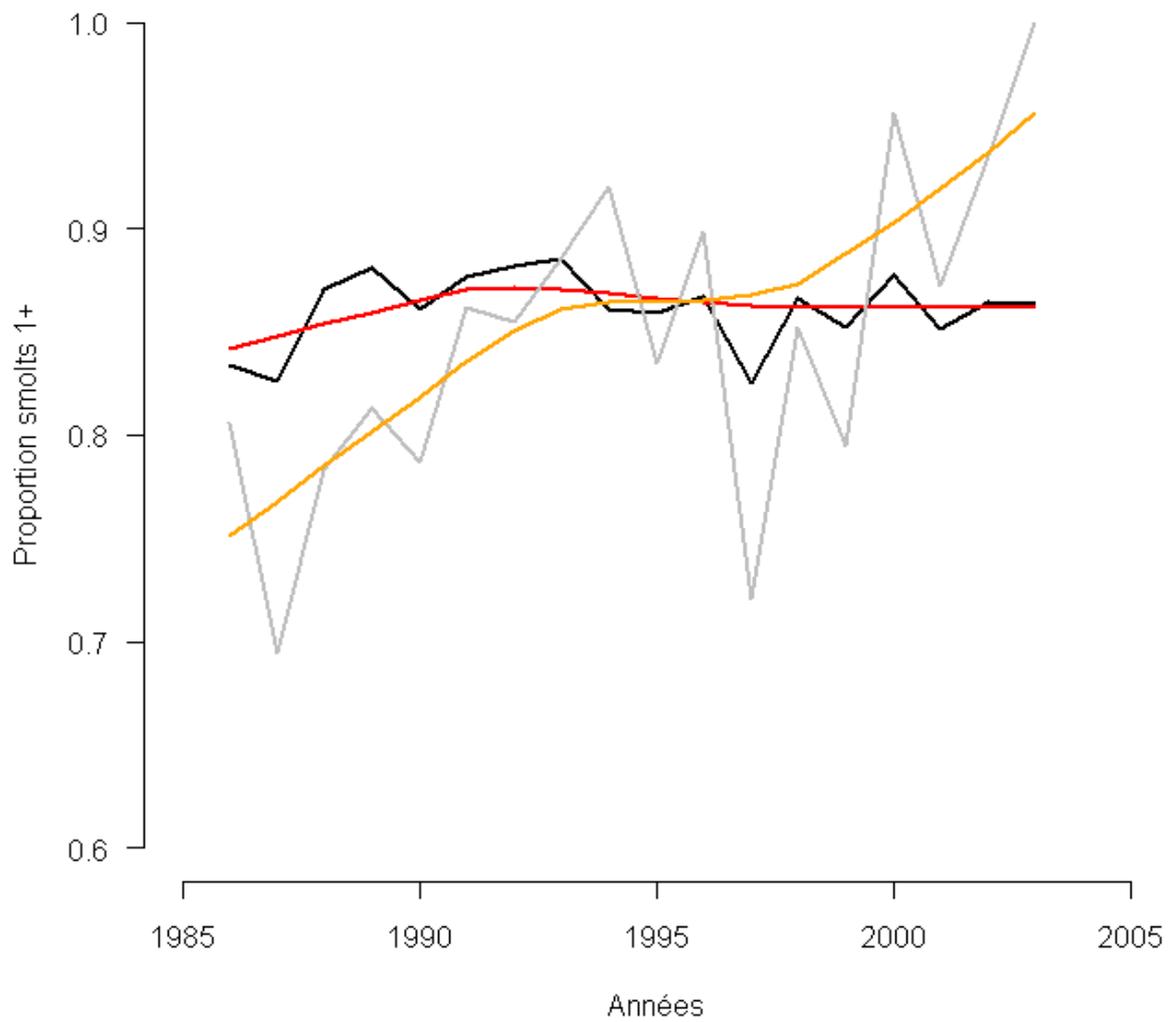
Les premières analyses effectuées demandent toutefois à être affinées. Il serait intéressant d'approfondir le lien entre croissance et environnement marin en croisant ce que l'on connaît des zones effectives d'engraissement des populations françaises et des routes de migrations avec des variables environnementales telle que la température marine de surface.

Les résultats obtenus sont également à considérer en lien avec ceux de la partie précédente. En effet, la réduction de la fécondité pourrait également être à l'origine d'une réduction graduelle de la densité de juvéniles au sein des cours d'eau qui pourrait favoriser la croissance des juvéniles en eau douce et ainsi conduire à une augmentation de la proportion de smolt 1+ telle que celle constatée dans le massif armoricain (Rivot *et al.* 2009).

### 3 CONSEQUENCES SUR LA DEMOGRAPHIE DE POPULATION

Si les effets de la variabilité de température sur la croissance des juvéniles de saumon sont assez faibles, ils peuvent malgré tout conduire à des proportions de migration l'année suivant contrastées. La norme de réaction qui est l'illustration de cette covariance entre taille atteinte et âge de départ en mer, adaptative à l'environnement et prédéterminée génétiquement (Stearns, 1989; Hutchings, 2011), a été estimée dans le cadre probabiliste développé par Heino *et al.* (2002) pour la population de saumon atlantique du Scorff par Buoro *et al.* (2010). Celle-ci, illustrée (Figure 22), permet d'estimer qu'un accroissement de la taille moyenne des cohortes des juvéniles de l'ordre de 10 mm, telle que prévue par le modèle de croissance pour un réchauffement de l'eau allant jusqu'à 3°C, pourrait augmenter la proportion de smolts 1+ jusqu'à 30 %.

La collection d'écailles récoltées sur les géniteurs lors de leur retour en rivière (pêche à la ligne) peut être utilisée pour fournir une image de la proportion d'individus d'un ou deux ans de rivière au sein des stocks (Rivot *et al.*, 2009). Coupler le modèle de croissance de von Bertalanffy développé chapitre IV avec une norme de réaction probabiliste taille dépendante

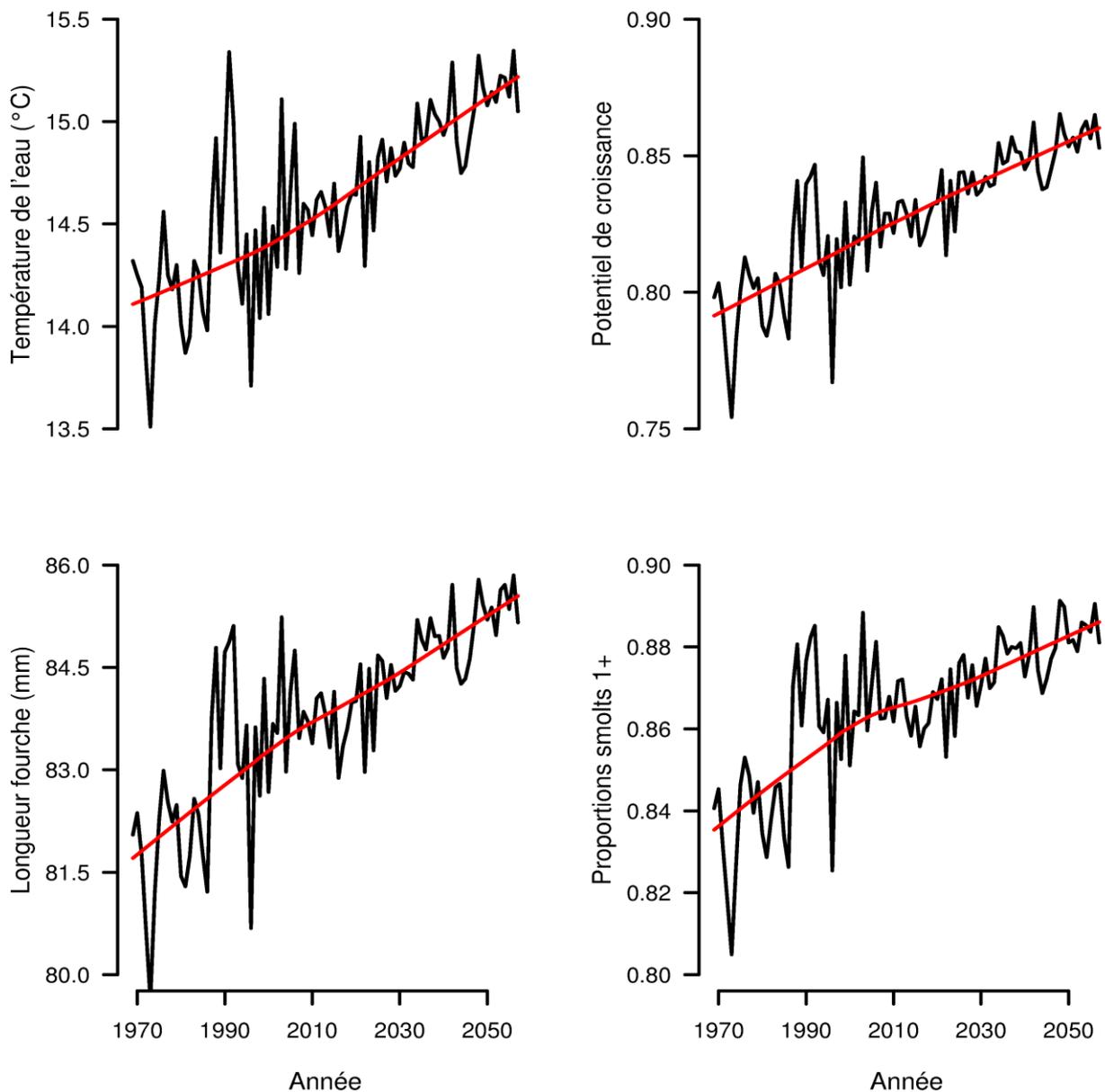


**Figure 23. Proportions de smolts 1+ observées chez les géniteurs retournant dans les rivières de Basse-Normandie (gris) et médiane des proportions de smolts prédites à densité constante sous l'effet de la variabilité de température pour l'Oir (Noir). Les courbes orange et rouge correspondent respectivement à un lissage non paramétrique des séries grises et noires.**

de smoltification et comparer les sorties obtenues avec les évolutions observées dans les retours par Rivot *et al.* (2009) pourrait permettre de préciser si ces évolutions de la proportion de retours issus de smolts d'âge 1 peuvent être attribuées à des évolutions de la croissance des juvéniles en eau douce.

Une première application est ici développée pour les stocks Bas-Normands sur la période 1986-2003, période à laquelle sont connues à la fois les fluctuations de la proportion de smolts 1+ dans les retours et la température de l'Oir. La taille atteinte par les cohortes de juvéniles en Octobre en fonction de la température de l'eau a été calculée selon la méthode décrite au chapitre IV, en faisant les hypothèses suivantes : i) les fluctuations interannuelles du régime thermique de l'Oir sont représentatives de ce qui se passe à l'échelle des cours d'eau Bas-Normands ; ii) le modèle de croissance ainsi que la norme de réaction taille dépendante de smoltification développée par Buoro *et al.* (2010) sont transférables à d'autres cours d'eau ; iii) la densité de compétiteurs est constante sur la période et égale 65.6 individus par 100 m<sup>2</sup> (densité moyenne observée sur le ruisseau de la Roche). Un bruit a ensuite été ajouté pour simuler la variabilité individuelle de croissance et intégrer son effet sur la réponse moyenne au niveau d'une cohorte, puis la distribution de probabilité des tailles des individus ainsi obtenue a été couplée avec la norme de réaction probabiliste taille dépendante obtenue pour la population de saumon du Scorff par Buoro *et al.*, (2010). Les résultats ainsi obtenus, ainsi que les proportions observées chez les géniteurs de retour des zones d'engraissement, sont représentés à la Figure 23.

Au vu des résultats, il apparaît que la tendance d'augmentation de la proportion de smolts 1+ observée n'est pas reproduite en intégrant uniquement la variabilité de température. Néanmoins, les niveaux moyens de proportions de smolts 1+ observés et prédits sur la période sont très proches et les fluctuations interannuelles des séries prédites et observées sont également bien corrélées ( $R^2=0.62$ , P-value  $<0.001$ , analyse effectuée à partir des différences premières des deux séries (Pyper & Peterman, 1998) même si les à-coups de la série prédite apparaissent plus faibles. Ces divergences entre prédiction et observation sont biologiquement explicables. Tout d'abord, une forte proportion de smolts 1+ observée une année est synonyme d'une bonne croissance des 0+ l'année passée aboutissant à une taille supérieure des smolts 1+. De fait, la plus grande variabilité de la proportion de smolts 1+ observée dans les retours de saumons adultes pourrait s'expliquer par le fait qu'une faible variation de la taille des smolts plus jeunes peut entraîner une variation relative de leur survie marine plus importante que pour les smolts plus vieux (Kallio-Nyberg *et al.*, 2009). Deuxièmement, la



**Figure 24.** Evolution de la température de l'eau de l'Oir sur la période du 1<sup>er</sup> Avril au 15 octobre et taux de croissance, taille atteinte et proportion de smolts résultants. La température entre 1969 et 1986 est reconstituée d'après la température de l'air. La température de l'eau entre 2008 et 2058 est issue de la figure 9 de l'article I.

tendance d'évolution à la hausse de la proportion de smolts 1+ pourrait, elle, s'expliquer par une diminution de la fécondité des stocks ayant entraîné une baisse de la compétition en rivière et donc une meilleure croissance en raison de :

- i) la diminution de la proportion de saumons de plusieurs hivers de mer (Baglinière *et al.*, 2004) alors que ceux-ci étaient majoritairement des femelles tandis que chez les castillons les mâles dominant (Baglinière & Porcher, 1994).
- ii) la diminution de la taille et du poids des géniteurs de retour dans la région.

L'évolution des conditions environnementales en rivière pourrait potentiellement expliquer à elle seule les fluctuations de la proportion de smolts 1+ observées dans les retours. Il faudrait toutefois avoir confirmation de cette tendance et de son facteur explicatif sur les dernières années puisque l'échantillon analysé s'est arrêté à la cohorte 2003. Dans le cas de la métapopulation de saumons de la Baie du Mont Saint Michel, le suivi à partir d'une rivière atelier semble pouvoir fournir des informations valides sur l'ensemble de la métapopulation et le couplage d'un modèle de croissance et d'une norme probabiliste de smoltification taille dépendante apparaît comme une approche prometteuse pour estimer les caractéristiques des flux de smolts en lien avec les fluctuations des conditions environnementales.

Sur une période courte comme celle considérée précédemment, la variabilité interannuelle des températures de l'eau peut masquer les tendances sous-jacentes d'évolutions. En appliquant la même méthodologie et hypothèses que précédemment, l'effet de la variabilité de température de l'eau sur les proportions de smolts 1+ de la région Basse-Normandie a été estimé sur la période 1969-2058 sous l'hypothèse d'un réchauffement atmosphérique de 3.2°C entre 2008 et 2058. La température de l'eau entre 1986 et 2008 est celle directement observée sur l'Oir. Pour les périodes 1969-1985 et 2008-2058, la température de l'eau utilisée a été estimée selon la méthodologie décrite article I i) à partir de la série chronologique de température de l'air relevée sur le bassin versant de l'Oir par météo-France pour la période 1969-1985 ; ii) en ajoutant chaque année un incrément de température constant à la température journalière moyenne observée entre 1997-2007 pour la période 2008-2058. Comme on peut le voir Figure 24, même une telle variabilité climatique ne semble pas pouvoir provoquer une modification majeure de la proportion de tacons s'orientant vers un départ en mer à l'âge d'un an.

Cette «accélération» de la croissance en eau douce peut ne pas se traduire uniquement par une diminution de l'âge du smolt. En effet, bien que les séries d'observations des



juvéniles en rivière soient trop courtes pour permettre l'estimation de tendances et ne se prêtent pas à l'estimation d'une norme de réaction probabiliste taille dépendante telle que celle présentée Figure 24 pour la smoltification, on peut penser que la proportion de tacons mâles spermiantes a et va augmenter au cours des prochaines décennies, ce choix étant lui aussi positivement lié à la croissance (Saunders *et al.*, 1982; Rowe & Thorpe, 1990; Thorpe *et al.*, 1998; Piche *et al.*, 2008). Les principales répercussions d'une telle augmentation de la proportion de mâles spermiantes seraient i) une modification du sex-ratio des populations dès le stade juvénile du fait de la surmortalité des tacons mâles maturants résultant de la compétition avec les grands mâles anadromes pour l'accès aux femelles (Baglinière *et al.*, 1993 ;Whalen & Parrish, 1999; Buoro *et al.*, 2010) ; ii) une possible modification des proportions relatives de smolts 1+ et 2+ si maturation et smoltification sont antagonistes et/ou les évolutions de la proportion de mâles spermiantes ne sont pas comparables chez les futurs smolts 1+ et 2+ ; iii) une modification de la taille efficace des populations (Valiente *et al.*, 2005; Garcia de Leaniz *et al.*, 2007; Juanes *et al.*, 2007). L'Oir étant un affluent d'un système plus grand (la Sélune), la remontée des saumons y est relativement tardive (Novembre) ce qui permet de différencier mâles et femelles visuellement à partir de leurs caractéristiques sexuelles secondaires. L'analyse de données de captures d'adultes par piégeage sur ce site pour la période 1986- 2009 ne trahit pas pour l'instant une telle évolution du sex-ratio, mais ce constat bien qu'en accord avec l'absence d'une tendance évidente d'augmentation de la proportion de mâles spermiantes 1+ et 2+ sur la même période, reste à confirmer sur de plus larges échelles spatiotemporelles.

## 4 CONCLUSION & PERSPECTIVES

### 4.1 CONCLUSION

---

Cette thèse est la première étude en France à s'intéresser spécifiquement aux impacts des changements climatiques sur les populations de saumons et vient également compléter un manque dans l'observation de l'évolution des stocks européens de saumons. L'impact du changement climatique a été analysé sous l'angle d'une influence des conditions environnementales sur la croissance en eau douce aussi bien qu'en mer du saumon, ce trait étant déterminant dans de nombreux processus individuels et donc pour la dynamique des populations. Dans ce contexte, être capable d'estimer le réchauffement des cours d'eau, dont



la température contraint la physiologie du saumon, tout en reflétant fidèlement l'incertitude, était un enjeu clef. Il a été démontré que la vitesse de réchauffement des petits cours d'eau côtiers en réponse au changement climatique devrait être moindre que celle de l'air et d'une magnitude incertaine. En effet, pour les trois petits cours d'eau côtiers appartenant à des contextes biogéographiques distincts où une modélisation statistique prédictive de la température de l'eau a été effectuée, un réchauffement atmosphérique de 6.4°C devrait se traduire par une augmentation de température de l'eau inférieure à quatre degrés Celsius.

L'impact de la variabilité de température sur la croissance des juvéniles a été quantifié sur une population de saumons Normande et relativisé par rapport à l'impact des fluctuations spatiotemporelles de densité. Les conséquences directes du changement climatique sur les choix d'histoire de vie des juvéniles via la modification des régimes thermiques des cours d'eau sont apparues faibles en elles-mêmes et comparées à l'effet de la variabilité de densité des compétiteurs. Au contraire de ce qui est observé en rivière, la croissance marine des post-smolts a nettement changé sur les deux dernières décennies comme en atteste le retour d'individus de plus en plus petits et légers malgré une augmentation apparente de la taille des smolts. Cette évolution de la croissance, est sans doute liée à une évolution des conditions environnementales marines en lien avec le changement climatique. Elle est susceptible d'être responsable d'avoir entraîné une réponse adaptative des populations de saumons ayant conduit à l'évolution constatée de la structure démographique des stocks en faveur d'individus à plus court séjour marin. Cette baisse de croissance pourrait également avoir un lien avec la diminution des stocks sur les dernières décennies. L'ensemble de ces évolutions des stocks de géniteurs a certainement entraîné une réduction de la fécondité qui pourrait être à l'origine de meilleures conditions de croissance en rivière et expliquer la diminution de l'âge moyen à la smoltification observée en Bretagne et Normandie. L'impact du changement climatique sur la phase marine apparaît donc comme la principale inconnue pour l'avenir des stocks.

Il faut toutefois rester prudent avant d'étendre ces conclusions à l'ensemble des populations françaises. En effet, si les effets potentiels du changement climatique sur la phase juvénile du saumon atlantique via une modification du régime thermique des rivières sont apparus plutôt restreints, ces conclusions proviennent d'analyses menées sur la population de saumon du ruisseau de la Roche uniquement. On peut se demander si, dans le cas de rivières dont la température moyenne actuelle est plus élevée que sur l'Oir et la Roche, le réchauffement climatique n'aurait pas un effet plus marqué sur la croissance des juvéniles.

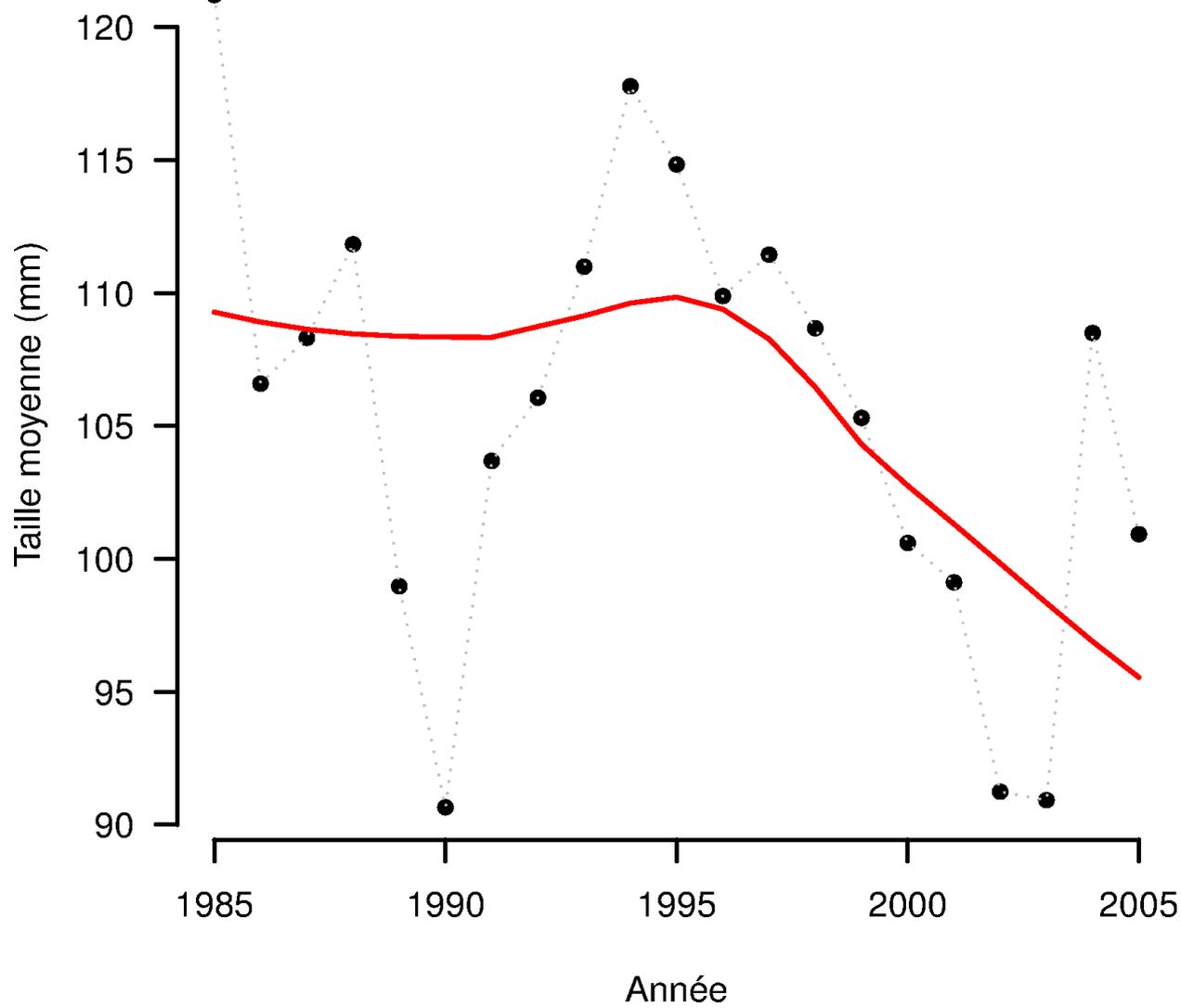


Figure 25. Evolution de la taille des tacons 0+ de la Nivelle au 1er octobre sur la période 1980-2005 et tendances d'évolution par lissage lowess. Issue de Bal (2007).

Dans le cas de la Nivelle, une baisse progressive de la taille des tacons 0+ est observée depuis quelques années (Figure 25). Toutefois, l'impact d'une modification des régimes thermiques n'est pas avéré pour l'instant.

D'autres facteurs locaux tels que l'eutrophisation des cours d'eau peuvent jouer un rôle important dans les tendances observées d'évolution de taille des tacons et avoir un effet confondant avec le changement climatique (Rivot *et al.*, 2009). Enfin, le changement climatique pourra également avoir des conséquences indirectes sur les milieux aquatiques liées à une utilisation accrue des ressources en eau et à l'adaptation de l'agriculture. Il faut donc poursuivre les études pour débrouiller la part du changement climatique Vs celle du changement local dans l'évolution des populations de saumon atlantique, espèce sentinelle de la qualité et de la connectivité des milieux.

## 4.2 PERSPECTIVES

---

Les perspectives de recherche doivent s'orienter vers deux voies *i)* un approfondissement des travaux déjà entrepris au cours de la thèse *ii)* des travaux complémentaires pour arriver à une vision à la fois plus intégrative et plus analytique des répercussions du changement climatique sur le fonctionnement des populations de saumons.

### 4.2.1 TRANSPOSER LES MODELES

La première nécessité est la transposition de la nouvelle approche de modélisation prédictive de la température des cours d'eau développée ainsi que des modèles de croissance à un plus grand nombre de bassins versants et de populations.

L'approche de modélisation de la température de l'eau devrait être transposée sur de plus grands bassins avec des niveaux d'anthropisation différentes (barrages, utilisation des ressources en eau) afin de tester le modèle mais également pour permettre l'utilisation de la température de l'eau et non plus celle de l'air pour modéliser et prédire les effets des changements climatiques sur les biocénoses aquatiques.

En France, les populations de saumons sont divisées en cinq grands ensembles génétiquement distincts à savoir Haute-Normandie, Basse-Normandie, Bretagne, Allier et Adour (Perrier, 2010). Il serait donc intéressant de transposer l'approche de modélisation de la croissance développée sur le ruisseau de la Roche à d'autres cours d'eau et/ou populations génétiquement distinctes pour voir si les conclusions quant à l'effet respectif de la densité de



compétiteurs et de la variabilité de température sur la croissance des tacons 0+ sont comparables. Dans ce contexte, le recours à l'expérimentation en milieu contrôlé permettrait de voir si les paramètres de la courbe de Mallet sont variables entre populations et ainsi de mieux définir les effets du réchauffement sur l'ensemble des populations en considérant la variabilité possible des réponses. Profiter de ces expérimentations pour décrire la variabilité individuelle de croissance serait également un plus pour améliorer la description du lien entre croissance et choix d'histoire de vie.

Le modèle de croissance développé pourrait également être transposé à d'autres espèces de poissons telles que la truite (*Salmo Trutta*) ou le chabot (*Cottus gobio*), qui comme la truite et le saumon sont sensibles aux variations de température (Baglinière & Maisse, 1990; Kielbassa *et al.*, 2010). Du fait de la plus longue période de croissance amenant à maturité chez ces espèces, l'impact de la variabilité des conditions thermiques en rivière pourrait se révéler d'autant plus important.

#### 4.2.2 VERS UN MODELE DE CYCLE DE VIE ET L'ANALYSE DECISIONNELLE

Afin de mieux intégrer les effets du changement climatique sur la dynamique des populations de saumon, quatre axes de recherche complémentaires sont identifiés :

- i) établir le lien entre croissance en mer et fluctuation de l'environnement marin,
- ii) définir les liens entre croissance, survie et choix d'histoire de vie en rivière comme en mer,
- iii) définir le lien entre les choix d'histoire de vie juvéniles en rivière et ceux effectués en mer,
- iv) estimer le lien entre caractéristiques des flux de géniteurs et densité de juvéniles sur les cours d'eau.

Les questions i à iii demeurent un enjeu majeur de recherche pour l'ensemble de la communauté scientifique travaillant sur la gestion des populations de saumons comme en témoigne l'ICES (2009b) qui dresse un bilan exhaustif des connaissances sur la phase marine des populations de saumons. Répondre au point numéro i est pour l'instant délicat car le suivi en mer des individus est difficile. Néanmoins, les programmes de recherches internationaux tels que le programme SALSEA (<http://www.nasco.int/sas/>) devraient permettre de mieux connaître la répartition des saumons en mer en fonction de la variabilité des conditions



océaniques et de faire avancer les connaissances. Le regroupement et le traitement de données via des groupes de travail tels que ceux de l'ICES (2009b) apporteront peut-être également des réponses cruciales. Pour avancer sur les points ii et iii, des chroniques de données de suivi individuel des juvéniles par Capture Marquage Recapture (CMR) sont disponibles sur le ruisseau de la Roche sur plusieurs années. Elles permettraient d'établir les liens entre croissance, mortalité et choix d'histoire de vie en rivière (Juanes *et al.*, 2000; Buoro *et al.*, 2010) ce qui n'est pas réalisable avec le suivi à l'échelle des populations (Clutton-Brock & Sheldon, 2010) et, d'articuler phase juvénile et phase marine pour établir les liens entre caractéristiques des smolts (i.e. taille), croissance en mer et choix d'histoire de vie et survie. La comparaison des proportions de smolts lors du départ de la rivière par piégeage puis dans les retours via la lecture d'écaillés pourrait déjà permettre d'obtenir une première information sur la différence de survie entre smolts 1+ et smolts 2+. Les modèles individus-centrés (DeAngelis & Mooij, 2005) développés dans le cadre du Pattern Oriented Modelling (Grimm *et al.*, 2005) présentent un intérêt indéniable en attendant de disposer de données de recapture de smolts importantes. Ils seraient une solution élégante pour compiler des informations de la littérature et ainsi voir si l'on est à même de reproduire les patterns visibles au sein des stocks. Répondre au point numéro 4 nécessitera de s'intéresser à l'évolution du sex ratio et de la fécondité des femelles, ainsi qu'à leurs conséquences sur la production de juvéniles.

Les populations françaises de saumon atlantique représentent tout autant un patrimoine naturel à conserver qu'une ressource halieutique, principalement pour la pêche sportive. Elles font l'objet de mesures de gestion visant à assurer la préservation des stocks tout en permettant un niveau de prélèvement optimal. Arriver à une estimation concrète, quantifiée, des impacts du changement climatique sur la dynamique des populations de saumons est nécessaire pour adapter les prélèvements et assurer la pérennité des stocks. Pour cela, disposer d'un modèle dynamique capable de prédire la réponse des stocks au forçage climatique est obligatoire. L'utiliser dans un cadre d'analyse décisionnelle nécessite d'être à même de retranscrire toute l'incertitude accompagnant les projections (Harwood & Stokes, 2003; Schmolke *et al.*, 2010). La majeure partie du travail entrepris au cours de cette thèse et les perspectives de recherche suggérées ci-dessus s'inscrivent dans cette perspective.



## *Références bibliographiques*



## Références bibliographiques

- Acolas M. L. (2007). Déterminisme des tactiques de vie chez la truite commune *Salmo Trutta* : influences maternelles et environnementales sur le comportement migratoire des juvéniles. Thèse de l'Université de Caen, 239p.
- Acolas M. L., Roussel, J. M., Lebel, J. M. & Baglinière, J. L. (2007). Laboratory experiment on survival, growth and tag retention following PIT injection into the body cavity of juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research* **86**, 280–284.
- Ahmadi-Nedushan, B., St-Hilaire, A., Ouarda, T., Bilodeau, L., Robichaud, E., Thiemonge, N. & Bobee, B. (2007). Predicting river water temperatures using stochastic models: case study of the Moisie River (Quebec, Canada). *Hydrological Processes* **21**, 21-34.
- Akaike, H. (1974). A new look at statistical model identification. *IEEE Transactions on automatic Control* **AU-19**: 716-722.
- Alerstam, T., Hedenstrom, A. & Akesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* **103**, 247-260.
- Altermatt, F. (2010). Tell me what you eat and I'll tell you when you fly: diet can predict phenological changes in response to climate change. *Ecology Letters* **13**, 1475-1484.
- Aprahamian, M. W., Davidson, I. C. & Cove, R. J. (2008). Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia* **602**, 61-78.
- Armstrong, J. D., Grant, J. W. A., Forsgren, H. L., Fausch, K. D., DeGraaf, R. M., Fleming, I. A., Prowse, T. D. & Schlosser, I. J. (1998). The application of science to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar*): integration across scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 303–311.
- Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M. & Milner, N. J. (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* **62**, 143-170.
- Arnekleiv, J. V., Finstad, A. G. & Ronning, L. (2006). Temporal and spatial variation in growth of juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **68**, 1062-1076.
- Ascough, J. C., Maier, H. R., Ravalico, J. K. & Strudley, M. W. (2008). Future research challenges for incorporation of uncertainty in environmental and ecological decision-making. *Ecological Modelling* **219**, 383-399.
- Auer, S. K., Arendt, J. D., Chandramouli, R. & Reznick, D. N. (2010). Juvenile compensatory growth has negative consequences for reproduction in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Ecology Letters* **13**, 998-1007.
- Bacon, P. J., Gurney, W. S. C., Jones, W., McLaren, I. S. & Youngson, A. F. (2005). Seasonal growth patterns of wild juvenile fish: partitioning variation among explanatory variables, based on individual growth trajectories of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Journal of Animal Ecology* **74**, 1-11.
- Bacon, P. J., Gurney, W. S. C., McKenzie, E., Whyte, B., Campbell, R., Laughton, R., Smith, G. & MacLean, J. (2011). Objective determination of the sea age of Atlantic salmon from the sizes and dates of capture of individual fish. *Ices Journal of Marine Science* **68**, 130-143.
- Bacon, P. J., Palmer, S. C. F., MacLean, J. C., Smith, G. W., Whyte, B. D. M., Gurney, W. S. C. & Youngson, A. F. (2009). Empirical analyses of the length, weight, and condition of adult Atlantic salmon on return to the Scottish coast between 1963 and 2006. *Ices Journal of Marine Science* **66**, 844-859.
- Baglinière J.L. (1976). Etude des populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L. 1766) en Bretagne-Basse-Normandie. 2 - Activité de dévalaison des smolts sur l'Ellé. *Annales d'Hydrobiologie*, **7**, 159-177.
- Baglinière J.L., Bomassi P., Bousquet B., Chancerel F., De Pontual H., Dumas J., Euzenat G., Fontenelle G., Fournel F., Gayou F., Luquet J.F., Maise G., Martin Ventura J.A., Marty A., NIhouarn A., Porcher J.P., Prévost E., Prouzet P., Pustelnik G., Richard A. & Troadec H. (1985). La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*S. salar*) dans son aire de répartition méridionale Utilisation pratique et difficulté de la méthode. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **298**: 69-105.
- Baglinière, J.L. & Champigneulle, A. (1986). Population estimates of juvenile Atlantic salmon, *Salmo-salar*, as indexes of smolt production in the R. Scorff, Brittany. *Journal of Fish Biology* **29**, 467–482.



## Références bibliographiques

- Baglinière J.L., Denais L., Rivot E., Porcher J.P., Prévost E., Marchand F. & Vauclin V. (2004). Length and age structure modifications of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations of Brittany and Lower Normandy from 1972 to 2002. Technical Report, INRA-CSP, 24 p.
- Bagliniere, J.L. & Maisse, G. (1985). Precocious maturation and smoltification in wild atlantic salmon in the armorican massif, france. *Aquaculture* **45**, 249-263.
- Bagliniere, J.L. & Maisse, G. (1990). The growth of the brown trout (*Salmo Trutta* L) in the basin of Scorff River. *Bulletin Français De La Pêche Et De La Pisciculture*, 89-101.
- Bagliniere, J.L. & Maisse, G. (2002). The biology of brown trout, *Salmo trutta* L., in the Scorff River, Brittany: a synthesis of studies from 1972 to 1997. *Productions Animales* **15**, 319-331.
- Bagliniere, J.L., Maisse, G. & Nihouarn, A. (1990). Migratory and reproductive-behavior of female-adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L, in a spawning stream. *Journal of Fish Biology* **36**, 511-520.
- Baglinière, J.L., Maisse, G. & Nihouarn, A. (1993). Comparison of two methods of estimating Atlantic salmon (*Salmo salar*) wild smolt production. In *Production of Juvenile Atlantic Salmon, Salmo salar, in Natural Waters* (Gibson, R. J. & Cutting, R. E., eds), pp. 189–201. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences* **118**.
- Baglinière, J.L., & Marchand, F. (2002). Evolution des populations de Saumon atlantique (*Salmo salar*) de l'Oir, petit cours d'eau de Basse Normandie de 1984 à 2002. Rapport du Comité de Gestion Cerisel/UMR EQHC INRA-ENSA, Rennes, 10 pp.
- Bagliniere, J. L., Marchand, F. & Vauclin, V. (2005). Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and in-stream habitat. *Ices Journal of Marine Science* **62**, 695-707.
- Baglinière, J.L., & Porcher, J.P. (1994). Les stocks de reproducteurs et le comportement lors de la migration génésique. In *Le Saumon Atlantique, biologie et gestion de la ressource*. J. Guegen, et P. Prouzet (Eds). IFREMER Editions, France. pp 47-63.
- Baglinière, J.L., Rivot E., Roussel J-M., Perrier C., Bal G., Prévost E., Beall E., Piou C., Lassalle G., Rochard E. (2010). Changements climatiques et dynamique de populations de saumon Atlantique (*Salmo salar*). In "Changement climatique et stratégies démographiques des populations piscicoles", Pont D. (cood.), ARP 2005 GICC2 (MEEDDM, Gestion de l'Incidence du Changement climatique), pp 6-54.
- Baglinière, J.L., Sabatié M.R., Rochard E., Alexandrino P. & Aprahamian M.W. (2003). The allis shad (*Alosa alosa*): Biology, ecology, range, and status of Populations. In K.E. Limburg and J.R. Waldman (eds), *Biodiversity, Status and Conservation of the World's Shad. American Fisheries Society Symposium* **35**, 85-102.
- Baglinière J.L., Thibault M. & Dumas J. (1990). Réintroductions et soutiens de populations du Saumon atlantique (*Salmo salar* L.) en France. *La Terre et la Vie Suppl.* **5**, 299-323.
- Bal, G. (2007). Évolution au cours des 22 dernières années des conditions thermiques potentiellement influentes pour la population de saumon atlantique de la Nivelle. Mémoire Master 2 Ecologie Biodiversité Evolution univ. Paris sud XI
- Bal, G., Rivot E., Prevost E., Piou C. & Bagliniere J.-L. (2011). Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* **78**, 1002-1022.
- Balmford, A. & Bond, W. (2005). Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters* **8**, 1218-1234.
- Balmford, A., Green, R. E. & Jenkins, M. (2003). Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 326-330.
- Bardonnnet, A. & Bagliniere, J. L. (2000). Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 497-506.
- Barnett, T. P., Pierce, D. W., AchutaRao, K. M., Gleckler, P. J., Santer, B. D., Gregory, J. M. & Washington, W. M. (2005). Penetration of human-induced warming into the world's oceans. *Science* **309**, 284-287.



## Références bibliographiques

- Barnett, T. P., Pierce, D. W. & Schnur, R. (2001). Detection of anthropogenic climate change in the world's oceans. *Science* **292**, 270-274.
- Baum, D., Laughton, R., Armstrong, J. D. & Metcalfe, N. B. (2005). The effect of temperature on growth and early maturation in a wild population of Atlantic salmon parr. *Journal of Fish Biology* **67**, 1370–1380.
- von Bertalanffy, L. (1960). Principles and theory of growth. In *Functional Aspects of Normal and Malignant Growth* (Nowinsky, W. W., ed.), pp. 137–259. Amsterdam: Elsevier.
- Beaugrand, G. & Reid, P. C. (2003). Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**, 801-817.
- Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibanez, F., Lindley, J. A. & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**, 1692-1694.
- Beaumont, M. A. & Rannala, B. (2004). The Bayesian revolution in genetics. *Nature Reviews Genetics* **5**, 251-261.
- Beebee, T. J. C. (1995). Amphibian breeding and climate. *Nature* **374**, 219-220.
- Benyahya L, Caissie D, St-Hilaire A, Ouarda TBMJ, Bobee B. (2007a). A review of statistical water temperature models. *Canadian Water Resources Journal* **31**, 179–192.
- Benyahya, L., St-Hilaire, A., Ouarda, T., Bobee, B. & Ahmadi-Nedushan, B. (2007b). Modeling of water temperatures based on stochastic approaches: case study of the Deschutes River. *Journal of Environmental Engineering and Science* **6**, 437-448.
- Bernatchez, L., & Dodson, J.J. 1987. Relationship between bioenergetics and behaviour in anadromous fish migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **44**, 399–407.
- Berthold, P. (2001). Bird migration. A general survey, 2nd ed. –Oxford Univ. Press.
- Beschta, R. L., Bilby, R. E., Brown, G. W., Holtby, L. B. & Hofstra, T. D. (1987). Stream temperature and aquatic habitat: fisheries and forestry interactions. University of Washington Institute of Forest Resources Contribution, 191-232.
- Betts, R. A., Collins, M., Hemming, D. L., Jones, C. D., Lowe, J. A. & Sanderson, M. G. (2011). When could global warming reach 4 degrees C? *Philosophical Transactions of the Royal Society a-Mathematical Physical and Engineering Sciences* **369**, 67-84.
- Bœuf G. (1993). Salmonid smolting : a preadaptation to the oceanic environment. Pages 105-135 in J. C. Rankin and F. B. Jensen, editors. *Fish ecophysiology*. Chapman and Hall, London.
- Bœuf G. (1994). La phase de préadaptation à la vie en mer : la smoltification. In *Le Saumon Atlantique, biologie et gestion de la ressource*. J. Guegen, et P. Prouzet (Eds). IFREMER Editions, France. pp 101-122.
- Bolger, T. & Connolly, P. L. (1989). The selection of suitable indexes for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* **34**, 171-182.
- Bolker, B. M. (2008). *Ecological Models and Data* in R. UK, Princeton University Press 396p.
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Planque, B., Rivot, E., Knap, A. H. & Le Pape, O. (2008a). Impact of climate on eel populations of the Northern Hemisphere. *Marine Ecology-Progress Series* **373**, 71-80.
- Bonhommeau, S., Chassot, E. & Rivot, E. (2008b). Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography* **17**, 32-44.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M. & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* **441**, 81-83.
- Box, G.E.P. & Jenkins, G.W. (1976) *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. San Francisco, CA: Holden-Day, pp xxi + 575.
- Box, G.E.P. & Tio G.C. (1992). *Bayesian inference in statistical analysis*. John Wiley and Sons, New-York and London, col. Wiley Classics Library, 588pp.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S. & Bradshaw, C. J. A. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 453-460.



## Références bibliographiques

- Brooks, S. P. (2003). Bayesian computation: a statistical revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series a-Mathematical Physical and Engineering Sciences* **361**, 2681-2697.
- Brooks, S. P. & Gelman, A. (1998). General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **7**, 434-455.
- Buisson, L., Blanc, L. & Grenouillet, G. (2008). Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 244-257.
- Buoro, M., Prévost, E. & Gimenez, O. (2010). Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of atlantic salmon (*Salmo salar*): incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution* **64**, 2629-2642.
- Burger, R. & Lynch, M. (1995). Evolution and extinction in a changing environment - a quantitative-genetic analysis. *Evolution* **49**, 151-163.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R., 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach., 2nd ed. Springer-Verlag, New-York.
- Butler, J.R.A., Radford A., Riddington G. & Laughton R. (2009). Evaluating an ecosystem service provided by Atlantic salmon, sea trout and other fish species in the River Spey , Scotland: The economic impact of recreational rod fisheries. *Fisheries Research* **96**, 259-266.
- Byrne, C. J., Poole, R., Rogan, G., Dillane, M. & Whelan, K. F. (2003). Temporal and environmental influences on the variation in Atlantic salmon smolt migration in the Burrishoole system 1970-2000. *Journal of Fish Biology* **63**, 1552-1564.
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology* **51**, 1389-1406.
- Caissie, D., El-Jabi, N. & St-Hilaire, A. (1998). Stochastic modelling of water temperatures in a small stream using air to water relations. *Canadian Journal of Civil Engineering* **25**, 250-260.
- Caissie, D., El-Jabi, N. & Satish, M. G. (2001). Modelling of maximum daily water temperatures in a small stream using air temperatures. *Journal of Hydrology* **251**, 14-28.
- Caissie, D., Satish, M. G. & El-Jabi, N. (2007). Predicting water temperatures using a deterministic model: Application on Miramichi River catchments (New Brunswick, Canada). *Journal of Hydrology* **336**, 303-315.
- Campbell-Lendruma D., Corvalána C., Neira M. (2007). Global climate change: implications for international public health policy. Bulletin of the World Health Organization Volume 85, Number 3, March 2007, 161-244
- Carle, F. L. & Strub, M. R. (1978). New method for estimating population-size from removal data. *Biometrics* **34**, 621-630.
- Carlson, S. M., Olsen, E. M. & Vøllestad, L. A. (2008). Seasonal mortality and the effect of body size: a review and an empirical test using individual data on brown trout. *Functional Ecology* **22**, 663-673.
- Chaput, G., Legault, C. M., Reddin, D. G., Caron, F. & Amiro, P. G. (2005). Provision of catch advice taking account of non-stationarity in productivity of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northwest Atlantic. *Ices Journal of Marine Science* **62**, 131-143.
- Chatfield, C. (1995). Model uncertainty, data mining and statistical-inference. *Journal of the Royal Statistical Society Series a-Statistics in Society* **158**, 419-466.
- Chatfield, C., (1989). The Analysis of Time Series: An Introduction. London: Chapman and Hall, pp 268.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Shiu, H. J., Holloway, J. D., Benedick, S., Chey, V. K., Barlow, H. S. & Thomas, C. D. (2011). Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of climate warming. *Global Ecology and Biogeography* **20**, 34-45.
- Chenard, J. F. & Caissie, D. (2008). Stream temperature modelling using artificial neural networks: application on Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Hydrological Processes* **22**, 3361-3372.



## Références bibliographiques

- Chittenden, C. M., Jensen, J. L. A., Ewart, D., Anderson, S., Balfry, S., Downey, E., Eaves, A., Saksida, S., Smith, B., Vincent, S., Welch, D. & McKinley, R. S. (2010). Recent Salmon Declines: A Result of Lost Feeding Opportunities Due to Bad Timing? *Plos One* **5**, 10.
- Choy, S. L., O'Leary, R. & Mengersen, K. (2009). Elicitation by design in ecology: using expert opinion to inform priors for Bayesian statistical models. *Ecology* **90**, 265-277.
- Clark, C. W. (1994). Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology* **5**, 159-170.
- Clark, J. S. & Gelfand, A. E. (2006). A future for models and data in environmental science. *Trends in Ecology & Evolution* **21**, 375-380.
- Clark, J. S. (2005). Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters* **8**, 2-14.
- Cleveland W. S. & Loader C. (1996). Smoothing by Local Regression: Principles and Methods. In Haerdle W. & Schimek M.G., editors, Stat. Theory Comput. Aspects Smoothing, pp. 10-49.
- Clutton-Brock, T. & Sheldon, B. C. (2010). Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* **25**, 562-573.
- Coleman, J. M., Huh, O. K. & Braud, D. (2008). Wetland loss in world deltas. *Journal of Coastal Research* **24**, 1-14.
- Conover, D. O., Duffy, T. A. & Hice, L. A. (2009). The Covariance between Genetic and Environmental Influences across Ecological Gradients Reassessing the Evolutionary Significance of Countergradient and Cogradients Variation. In Year in Evolutionary Biology 2009, pp. 100-129. Oxford: Blackwell Publishing.
- Cragg-Hine, D., Bradley, D. C. & Hendry, K. (2006). Changes in salmon smolt ages in the Welsh River Dee over a 66 year period. *Journal of Fish Biology* **68**, 1891-1895.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. & Thomson, D. L. (1997). UK birds are laying eggs earlier. *Nature* **388**, 526-526.
- Crisp, D.T. (2000). Trout and salmon: ecology, conservation and rehabilitation Fishing News Books, Oxford, 212pp.
- Crowder, L. B., Hazen, E. L., Avissar, N., Bjorkland, R., Latanich, C. & Ogburn, M. B. (2008). The Impacts of Fisheries on Marine Ecosystems and the Transition to Ecosystem-Based Management. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **39**, 259-278.
- Croze O. (2008). Impact des seuils et barrages sur la migration anadrome du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) : caractérisation et modélisation des processus de franchissement. Thèse de l'Université de Toulouse, 331 pages.
- Cunjak, R. A., Roussel, J. M., Gray, M. A., Dietrich, J. P., Cartwright, D. F., Munkittrick, K. R. & Jardine, T. D. (2005). Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia* **144**, 636-646.
- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Lof, A. & Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration: implications of environmental variation, life history, and sex. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **82**, 1864-1870.
- Darimont, C. T., Bryan, H. M., Carlson, S. M., Hocking, M. D., MacDuffee, M., Paquet, P. C., Price, M. H. H., Reimchen, T. E., Reynolds, J. D. & Wilmers, C. C. (2010). Salmon for terrestrial protected areas. *Conservation Letters* **3**, 379-389.
- Daufresne, M., Bady, P. & Fruget, J. F. (2007). Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhone River. *Oecologia* **151**, 544-559.
- Daufresne, M. & Boet, P. (2007). Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology* **13**, 2467-2478.
- Davidson, R. S., Letcher, B. H. & Nislow, K. H. (2010). Drivers of growth variation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): an elasticity analysis approach. *Journal of Animal Ecology* **79**, 1113-1121.
- De Gaudemar, B. & Beall E. (2003). "Variation of reproductive behaviour and success of males adopting different tactics in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, **63** (Supplement A), 250.



- DeAngelis, D. L. & Mooij, W. M. (2005). Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**, 147-168.
- Dickson, R.R., & Turrell, W.R. (1999). The NAO: The dominant atmospheric process affecting variability in home, middle and distant waters of European Atlantic salmon. In *The Ocean Life of Atlantic Salmon*: 92-115. Mills, D. K. (Ed.). Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science.
- Dingle, H. & Drake, V. A. (2007). What is migration? *Bioscience* **57**, 113-121.
- Dion, C. A. & Hughes, N. F. (2004). Testing the ability of a temperature-based model to predict the growth of age-0 arctic grayling. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 1047-1050.
- Dodson, J.J. (1987). Fish migration: an evolutionary perspective. In *Behavioural ecology of teleost fishes*. Edited by J.J. Godin. Oxford University Press, Oxford. pp. 10-36.
- Dodson, J. J., Laroche, J. & Lecomte, F. (2009). Contrasting Evolutionary Pathways of Anadromy in Euteleostean Fishes. *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* **69**, 63-77.
- Doi, H., Takahashi, M. & Katano, I. (2010). Genetic diversity increases regional variation in phenological dates in response to climate change. *Global Change Biology* **16**, 373-379.
- Dorazio, R. M. & Johnson, F. A. (2003). Bayesian inference and decision theory - A framework for decision making in natural resource management. *Ecological Applications* **13**, 556-563.
- Ducharme, L. J. A. (1969). Atlantic salmon returning for their fifth and sixth consecutive spawning trips. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **26**, 1661-1664.
- Dumas, J., & Haury, J. (1995). Une rivière du piémont pyrénéen : La Nivelle (Pays Basque). *Acta Biologica Montana* **11**, 13-146.
- Dumas, J., Olaizola, M. & Barriere, L. (2007). Egg-to-fry survival of atlantic salmon (*Salmo Salar* l.) in a river of the southern edge of its distribution area, the nivelle. *Bfpp-Connaissance Et Gestion Du Patrimoine Aquatique*, 39-59.
- Dumas J. & Prouzet P., (2003). Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. *ICES Journal of Marine Science* **60**, pp. 356-370.
- Dumas, J. & Prouzet, P. (2003). Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river (vol 60, pg 356, 2003). *Ices Journal of Marine Science* **60**, 1165-1165.
- Edwards, M. & Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* **430**, 881-884.
- Einum, S. & Fleming, I. A. (2000). Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* **54**, 628-639.
- Einum, S. & Nislow, K. H. (2005). Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia* **143**, 203-210.
- Einum, S., Nislow, K. H., Reynolds, J. D. & Sutherland, W. J. (2008). Predicting population responses to restoration of breeding habitat in Atlantic salmon. *Journal of Applied Ecology* **45**, 930-938.
- Einum, S., Sundt-Hansen, L. & Nislow, K. H. (2006). The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos* **113**, 489-496.
- Elliott, J. (2001). The relative role of density in the stock-recruitment relationship of salmonids. In *Stock, recruitment, and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon*. E. Prévost, and G. Chaput(Eds). INRA Editions, Paris, pp. 25-55.
- Elliott, J. M. & Elliott, J. A. (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology* **77**, 1793-1817.
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (1997). A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Functional Ecology* **11**, 592-603.



## Références bibliographiques

- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (2001). Modelling growth of brown trout, *Salmo trutta*, in terms of weight and energy units. *Freshwater Biology* **46**, 679-692.
- Elliott, J. M. (2009). Validation and implications of a growth model for brown trout, *Salmo trutta*, using long-term data from a small stream in north-west England. *Freshwater Biology* **54**, 2263-2275.
- Ellison, A. M. (2004). Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters* **7**, 509-520.
- Erickson, T. R. & Stefan, H. G. (2000). Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods. *Journal of Hydrologic Engineering* **5**, 317-321.
- Fabens, A. J. (1965). Properties and fitting of von Bertalanffy growth curve. *Growth* **29**, 265-289.
- FAO, 2009. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2008. Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO. Organisation des nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome, 216 p.
- Ficke, A. D., Myrick, C. A. & Hansen, L. J. (2007). Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **17**, 581-613.
- Fleishman, E., Mac Nally, R. & Fay, J. P. (2003). Validation tests of predictive models of butterfly occurrence based on environmental variables. *Conservation Biology* **17**, 806-817.
- Fleming, I. A. (1996). Reproductive strategies of Atlantic salmon: Ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **6**, 379-416.
- Foldvik, A., Finstad, A. G. & Einum, S. (2010). Relating juvenile spatial distribution to breeding patterns in anadromous salmonid populations. *Journal of Animal Ecology* **79**, 501-509.
- Foley, A. M. (2010). Uncertainty in regional climate modelling: A review. *Progress in Physical Geography* **34**, 647-670.
- Fontoura, N. F. & Agostinho, A. A. (1996). Growth with seasonally varying temperatures: an expansion of the von Bertalanffy growth model. *Journal of Fish Biology* **48**, 569-584.
- Forseth, T., Hurley, M. A., Jensen, A. J. & Elliott, J. M. (2001). Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* **46**, 173-186.
- Fraser, D. J., Hansen, M. M., Ostergaard, S., Tessier, N., Legault, M. & Bernatchez, L. (2007). Comparative estimation of effective population sizes and temporal gene flow in two contrasting population systems. *Molecular Ecology* **16**, 3866-3889.
- Friedland, K. D. (1998). Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 119-130.
- Friedland, K. D., Chaput, G. & MacLean, J. C. (2005). The emerging role of climate in post-smolt growth of Atlantic salmon. *Ices Journal of Marine Science* **62**, 1338-1349.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P. & Dunkley, D. A. (1998). Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the North Sea area. *Fisheries Oceanography* **7**, 22-34.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P., Dunkley, D. A. & MacLean, J. C. (2000). Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *Ices Journal of Marine Science* **57**, 419-429.
- Friedland, K. D., MacLean, J. C., Hansen, L. P., Peyronnet, A. J., Karlsson, L., Reddin, D. G., Maoileidigh, N. O. & McCarthy, J. L. (2009). The recruitment of Atlantic salmon in Europe. *Ices Journal of Marine Science* **66**, 289-304.
- Friedland, K. D., Moore, D. & Hogan, F. (2009b). Retrospective growth analysis of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**, 1294-1308.
- Friedland, K. D., Reddin, D. G. & Kocik, J. F. (1993). Marine survival of north-american and european Atlantic salmon - Effects of growth and environment. *Ices Journal of Marine Science* **50**, 481-492.
- Fuiman, L. A. & Magurran, A. E. (1994). Development of predator defenses in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **4**, 145-183.



## Références bibliographiques

- Garcia de Leaniz, 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., Vollestad, 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.
- Garcia-Vazquez, E., Moran, P., Martinez, J. L., Perez, J., de Gaudemar, B. & Beall, E. (2001). Alternative mating strategies in Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Heredity* **92**, 146-149.
- Gelman, A., Carlin J.B., Stern H. & Rubin D.B. (2004). *Bayesian data analysis*, 2nd edn. London: Chapman & Hall/CRC Texts in Statistical Science.
- Gibelin, A. L. & Deque, M. (2003). Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Climate Dynamics* **20**, 327-339.
- Gibson, R. J. (1993). The Atlantic salmon in fresh-water - Spawning, rearing and production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **3**, 39-73.
- Graham, C. T. & Harrod, C. (2009). Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology* **74**, 1143-1205.
- Grant, J. W. A. & Imre, I. (2005). Patterns of density-dependent growth in juvenile stream-dwelling salmonids. *Journal of Fish Biology* **67**, 100-110.
- Greene, C. M., Hall, J. E., Guilbault, K. R. & Quinn, T. P. (2010). Improved viability of populations with diverse life-history portfolios. *Biology Letters* **6**, 382-386.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W. M., Railsback, S. F., Thulke, H. H., Weiner, J., Wiegand, T. & DeAngelis, D. L. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: Lessons from ecology. *Science* **310**, 987-991.
- Gross M.R., Coleman R.M., McDowall R.M. (1988). Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science*, **239**, 1291-1292.
- Guegen, J.C. et Prouzet, P. (1994). Le Saumon atlantique, biologie et gestion de la ressource, IFREMER Editions, France, 330 pp.
- Guriec M. (2005). Évaluation biologique du Scorff (56) par la méthode de l'IBMR (Indice Biologique Macrophytique en Rivière) – Synthèse 2002-2005 et test comparatif avec deux méthodes européennes. Mémoire DESS IHCE, 70p.
- Gurney, W. S. C., Bacon, P. J., Tyldesley, G. & Youngson, A. F. (2008). Process-based modeling of decadal trends in growth, survival, and smolting of wild salmon (*Salmo salar*) parr in a Scottish upland stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 2606–2622.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R. & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* **319**, 948-952.
- Hansen P. H. & Jaconsen J. A. (1999). Distribution and migration of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the Sea. In *The Ocean Life of Atlantic Salmon: 75-87*. Mills, D. K. (Ed.). Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science.
- Harmon, J. P., Moran, N. A. & Ives, A. R. (2009). Species Response to Environmental Change: Impacts of Food Web Interactions and Evolution. *Science* **323**, 1347-1350.
- Harwood, J. & Stokes, K. (2003). Coping with uncertainty in ecological advice: lessons from fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 617-622.
- Hearn, W. E. (1987). Interspecific competition and habitat segregation among stream-dwelling trout and salmon – a review. *Fisheries* **12**, 24–31.
- Heddell-Cowie, M. (2005). Importance of the River Teviot to Atlantic salmon, *Salmo salar*, rod catches in the River Tweed, Scotland. *Fisheries Management and Ecology* **12**, 137-142.



## Références bibliographiques

- Hedenstrom, A. (2003). Scaling migration speed in animals that run, swim and fly. *Journal of Zoology* **259**, 155-160.
- Heggenes, J., Bagliniere, J. L. & Cunjak, R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S-trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* **8**, 1-21.
- Heggenes, J., Brabrand, A. & Saltveit, S. J. (1991). Microhabitat use by brown trout, *Salmo-Trutta* L and Atlantic salmon, *S-Salar* L, in a stream - A comparative-study of underwater and river bank observations. *Journal of Fish Biology* **38**, 259-266.
- Heggenes, J. & Metcalfe, N. B. (1991). Bimodal size distributions in wild juvenile Atlantic salmon populations and their relationship with age at smolt migration. *Journal of Fish Biology* **39**, 905-907.
- Heggenes, J. & Saltveit, S. J. (2007). Summer stream habitat partitioning by sympatric Arctic charr, Atlantic salmon and brown trout in two sub-arctic rivers. *Journal of Fish Biology* **71**, 1069-1081.
- Heino J., R. Virkkala & H. Toivonen (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Review*, **84**, 39-54.
- Heino, M., Dieckmann, U. & Godo, O. R. (2002). Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* **56**, 669-678.
- Heland M. & Dumas J., 1994. Ecologie et comportement des juvéniles. In J.C. Gueguen et P. Prouzet (eds), pp. 29-47, *Le Saumon atlantique*, IFREMER, Plouzanné.
- Hilborn, R. & Liermann, M. (1998). Standing on the shoulders of giants: learning from experience in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **8**, 273-283.
- Hilborn, R., & Mangel, M. (1997). *The ecological detective. Confronting models with data. Monographs in population biology*, 28. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 315 pp.
- Hill, J. & Grossman, G. D. (1993). An energetic model of microhabitat use for rainbow-trout and rosyside dace. *Ecology* **74**, 685-698.
- Hindar, K., Tufto, J., Sættem, L. M. & Balstad, T. (2004). Conservation of genetic variation in harvested salmon populations. *Ices Journal of Marine Science* **61**, 1389-1397.
- Hitch, A. T. & Leberg, P. L. (2007). Breeding distributions of north American bird species moving north as a result of climate change. *Conservation Biology* **21**, 534-539.
- Hogan, F. & Friedland, K. D. (2010). Retrospective growth analysis of Atlantic salmon *Salmo salar* and implications for abundance trends. *Journal of Fish Biology* **76**, 2502-2520.
- Holmlund C.M. & Hammer M. (1999). Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics* **29**, 253-268.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3-35.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 56-61.
- Hughes, N. F. (1998). A model of habitat selection by drift-feeding stream salmonids at different scales. *Ecology* **79**, 281-294.
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal trends in the north-Atlantic oscillation - regional temperatures and precipitation. *Science* **269**, 676-679.
- Hutchings, J. A. (2011). Old wine in new bottles: reaction norms in salmonid fishes. *Heredity* **106**, 421-437.
- Imre, I., Grant, J. W. A. & Cunjak, R. A. (2005). Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick. *Journal of Animal Ecology* **74**, 508-516.
- Imre, I., Grant, J. W. A. & Cunjak, R. A. (2010). Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*) revisited. *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 1-6.



## Références bibliographiques

- Irigoiien, X., Harris, R. P., Head, R. N. & Harbour, D. (2000). North Atlantic Oscillation and spring bloom phytoplankton composition in the English Channel. *Journal of Plankton Research* **22**, 2367-2371.
- Jacobsen, J. A., Lund, R. A., Hansen, L. P. & O'Maoileidigh, N. (2001). Seasonal differences in the origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Norwegian Sea based on estimates from age structures and tag recaptures. *Fisheries Research* **52**, 169-177.
- Janssen, P. H. M. & Heuberger, P. S. C. (1993). Calibration of process-oriented models. In *Workshop on Modelling Water, Carbon and Nutrient Cycles in Forests - Application of 16 Simulation Models to a Spruce Stand at Solling*, pp. 55-66. Leusden, Netherlands: Elsevier Science Bv.
- Jensen, A. J. (2003). Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated River Alta: effects of altered water temperature on parr growth. *River Research and Applications* **19**, 733-747.
- Johnson, A. C., Acreman, M. C., Dunbar, M. J., Feist, S. W., Giacomello, A. M., Gozlan, R. E., Hinsley, S. A., Ibbotson, A. T., Jarvie, H. P., Jones, J. I., Longshaw, M., Maberly, S. C., Marsh, T. J., Neal, C., Newman, J. R., Nunn, M. A., Pickup, R. W., Reynard, N. S., Sullivan, C. A., Sumpter, J. P. & Williams, R. J. (2009). The British river of the future: how climate change and human activity might affect two contrasting river ecosystems in England. *Science of the Total Environment* **407**, 4787-4798.
- Jonsson, B., Forseth, T., Jensen, A. J. & Naesje, T. F. (2001). Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology* **15**, 701-711.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2003). Migratory Atlantic salmon as vectors for the transfer of energy and nutrients between freshwater and marine environments. *Freshwater Biology* **48**, 21-27.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2004a). Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2369-2383.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2005). Lipid energy reserves influence life-history decision of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in fresh water. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 296-301.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009a). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* **75**, 2381-2447.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009b). Restoration and Enhancement of Salmonid Populations and Habitats with Special Reference to Atlantic Salmon. In *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* (Haro, A., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S., eds.), pp. 497-535. Bethesda: Amer Fisheries Soc.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. (2003). Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* **62**, 641-657.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. (2007). Factors affecting river entry of adult Atlantic salmon in a small river. *Journal of Fish Biology* **71**, 943-956.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2004b). Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). *Journal of Fish Biology* **64**, 241-247.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2007). Sea growth, smolt age and age at sexual maturation in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **71**, 245-252.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (2005). Does climate during embryonic development influence parr growth and age of seaward migration in Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 2502-2508.
- Jonsson, N., Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1991). Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology* **60**, 937-947.
- Juanes, F., Gephard, S. & Beland, K. (2004). Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2392-2400.
- Juanes, F., Letcher, B. H. & Gries, G. (2000). Ecology of stream fish: insights gained from an individual-based approach to juvenile Atlantic salmon. *Ecology of Freshwater Fish* **9**, 65-73.



## Références bibliographiques

- Juanes, F., Perez, J. & Garcia-Vazquez, E. (2007). Reproductive strategies in small populations: using Atlantic salmon as a case study. *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 468–475.
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. (2006). Long-term changes in the smolt size and age of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a northern Baltic river related to parr density, growth opportunity and postsmolt survival. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 321–330.
- Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemi, I. & Kannala-Fisk, L. (2009). Marine Survival of reared Atlantic salmon in the Baltic Sea: The effect of smolt traits and annual factors. *Fisheries Research* **96**, 289–295.
- Kellogg, K. A. (1999). Salmon on the edge. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 45–46.
- Kemp, P. S., Gilvear, D. J. & Armstrong, J. D. (2006). Variation in performance reveals discharge-related energy costs for foraging Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 565–571.
- Kennedy, G. J. A. & Strange, C. D. (1986). The effects of intra-specific and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. *Journal of Fish Biology* **28**, 479–489.
- Kielbassa, J., Delignette-Muller, M. L., Pont, D. & Charles, S. (2010). Application of a temperature-dependent von Bertalanffy growth model to bullhead (*Cottus gobio*). *Ecological Modelling* **221**, 2475–2481.
- Klanderud, K. & Totland, O. (2005). Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot. *Ecology* **86**, 2047–2054.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 1–59.
- Koch, H. & Grunewald, U. (2010). Regression models for daily stream temperature simulation: case studies for the river Elbe, Germany. *Hydrological Processes* **24**, 3826–3836.
- Kocik, J. F., Hawkes, J. P., Sheehan, T. F., Music, P. A. & Beland, K. F. (2009). Assessing Estuarine and Coastal Migration and Survival of Wild Atlantic Salmon Smolts from the Narraguagus River, Maine Using Ultrasonic Telemetry. *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* **69**, 293–310.
- Kothandaraman V. (1971). Analysis of water temperature variations in large rivers. ASCE, *Journal of the Sanitary Engineering Division* **97**, 19–31.
- Kuparinen, A., Tufto, J., Consuegra, S., Hindar, K., Merila, J. & de Leaniz, C. (2010). Effective size of an Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) metapopulation in Northern Spain. *Conservation Genetics* **11**, 1559–1565.
- Lapointe, M., Bergeron, N., Berube, F., Pouliot, M. & Johnston, P. (2004). Interactive effects of substrate sand and silt contents, redd-scale hydraulic gradients, and interstitial velocities on egg-to-emergence survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2271–2277.
- Laslett, G. M., Eveson, J. P. & Polacheck, T. (2002). A flexible maximum likelihood approach for fitting growth curves to tag-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 976–986.
- Lassalle G. (2008). Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins. Une approche par modélisation à l'échelle continentale. Thèse de l'Université de Bordeaux I, 242pp.
- Lassalle G., Béguyer M., Beaulaton, L. & Rochard, E. (2008). Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **141**, 1105–1118
- Lassalle, G. & Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* **15**, 1072–1089.
- Letcher, B. H. & Horton, G. E. (2008). Seasonal variation in size-dependent survival of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): performance of multistate capture–mark–recapture models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 1649–1666.
- Levasseur, M., Bergeron, N. E., Lapointe, M. F. & Berube, F. (2006). Effects of silt and very fine sand dynamics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) redds on embryo hatching success. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 1450–1459.



## Références bibliographiques

- Levitus, S., Antonov, J. I., Boyer, T. P. & Stephens, C. (2000). Warming of the world ocean. *Science* **287**, 2225-2229.
- Limburg, K. E. & Waldman, J. R. (2009). Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *Bioscience* **59**, 955-965.
- Litchman, E. (2010). Invisible invaders: non-pathogenic invasive microbes in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **13**, 1560-1572.
- Louhi, P., Maki-Petays, A. & Erkinaro, J. (2008). Spawning habitat of atlantic salmon and brown trout: General criteria and intragravel factors. *River Research and Applications* **24**, 330-339.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A. & Best, N. (2009). The BUGS project: evolution, critique and future directions. *Statistics in Medicine* **28**, 3049–3067.
- Lyons, J., Stewart, J. S. & Mitro, M. (2010). Predicted effects of climate warming on the distribution of 50 stream fishes in Wisconsin, U.S.A. *Journal of Fish Biology* **77**, 1867-1898.
- Makhrov, A. A., Verspoor, E., Artamonova, V. S. & O'Sullivan, M. (2005). Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America. *Journal of Fish Biology* **67**, 68-79.
- Malavoi J. R., Souchon Y. (2002). Descriptions standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, **365/366**,357-372
- Malcolm, I. A., Soulsby, C., Hannah, D. M., Bacon, P. J., Youngson, A. F. & Tetzlaff, D. (2008). The influence of riparian woodland on stream temperatures: implications for the performance of juvenile salmonids. *Hydrological Processes* **22**, 968-979.
- Mallet, J. P., Charles, S., Persat, H. & Auger, P. (1999). Growth modelling in accordance with daily water temperature in European grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 994–1000.
- Marce, R. & Armengol, J. (2008). Modelling river water temperature using deterministic, empirical, and hybrid formulations in a Mediterranean stream. *Hydrological Processes* **22**, 3418-3430.
- Marschall, E. A., Quinn, T. P., Roff, D. A., Hutchings, J. A., Metcalfe, N. B., Bakke, T. A., Saunders, R. L. & Poff, N. L. (1998). A framework for understanding Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 48-58.
- McAllister, M. K. & Kirkwood, G. P. (1998). Using Bayesian decision analysis to help achieve a precautionary approach for managing developing fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 2642-2661.
- McCarthy, J. L., Friedland, K. D. & Hansen, L. P. (2008). Monthly indices of the post-smolt growth of Atlantic salmon from the Drammen River, Norway. *Journal of Fish Biology* **72**, 1572-1588.
- McCarthy, M. A. & Masters, P. (2005). Profiting from prior information in Bayesian analyses of ecological data. *Journal of Applied Ecology* **42**, 1012-1019.
- McCarty, J. P. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* **15**, 320-331.
- McCormick, S. D., Hansen, L. P., Quinn, T. P. & Saunders, R. L. (1998). Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 77-92.
- McCormick, S. D., Lerner, D. T., Monette, M. Y., Nieves-Puigdoller, K., Kelly, J. T. & Bjornsson, B. T. (2009). Taking It with You When You Go: How Perturbations to the Freshwater Environment, Including Temperature, Dams, and Contaminants, Affect Marine Survival of Salmon. In *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* (Haro, A., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S., eds.), pp. 195-214.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1983) *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London
- McDowall RM (1988). *Diadromy in fishes - Migrations between freshwater and marine environments*. Croom Helm, London, UK, 308 pp.



## Références bibliographiques

- McDowall, R. M. (2009). Making the Best of Two Worlds: Diadromy in the Evolution, Ecology, and Conservation of Aquatic Organisms. *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* 69, 1-22.
- MEA (2005). *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resource Institute, Washington (D.C.), USA, 100 pp.
- Mearns, L. O. (2010). The drama of uncertainty. *Climatic Change* 100, 77-85.
- Menzel, A. & Fabian, P. (1999). Growing season extended in Europe. *Nature* 397, 659-659.
- Metcalf, N. B. (1998). The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 93-103.
- Metcalf, N. B. & Thorpe, J. E. (1990). Determinants of geographical variation in the age of seaward migrating salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 59, 135-145.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. & Marschall, E. A. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes - toward a conceptual-framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 1657-1670.
- Miller-Rushing, A. J., Hoyer, T. T., Inouye, D. W. & Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365, 3177-3186.
- Mills D. (Ed.) (2000). *The ocean life of Atlantic salmon*, Fishing News Books, Blackwell Science: 75-87.
- Milner, N. J., Elliott, J. M., Armstrong, J. D., Gardiner, R., Welton, J. S. & Ladle, M. (2003). The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research* 62, 111-125.
- Mohseni, O., Stefan, H. G. & Eaton, J. G. (2003). Global warming and potential changes in fish habitat in US streams. *Climatic Change* 59, 389-409.
- Monk, W. A. & Curry, R. A. (2009). Models of Past, Present, and Future Stream Temperatures for Selected Atlantic Salmon Rivers in Northeastern North America. In *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* (Haro, A., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S., eds.), pp. 215-230.
- Montreuil, O. & Merot, P. (2006). Nitrogen removal in valley bottom wetlands: Assessment in headwater catchments distributed throughout a large basin. *Journal of Environmental Quality* 35, 2113-2122.
- Moradkhani, H. & Sorooshian, S. (2008). General Review of Rainfall-Runoff Modeling: Model Calibration, Data Assimilation, and Uncertainty Analysis. In *Hydrological Modelling and the Water Cycle: Coupling the Atmospheric and Hydrological Models* (Sorooshian, S., Hsu, K. L., Coppola, E., Tomassetti, B., Verdecchia, M. & Visconti, G., eds.), pp. 1-24. Berlin: Springer-Verlag Berlin.
- Morin, G., Nzakimuena, T. J. & Sochanski, W. (1994). Prediction of river water temperature using a conceptual-model - Case of the Moisie River. *Canadian Journal of Civil Engineering* 21, 63-75.
- Myers GS (1949b). Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* 2, 89-97.
- Myers, R. A., Hutchings, J. A. & Gibson, R. J. (1986). Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo-Salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43, 1242-1248.
- Naiman, R.J., H. Décamps, & M.E. McClain. (2005). *Riparia: Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities*. Elsevier/Academic Press, San Diego.
- Nash, R. D. M., Valencia, A. H. & Geffen, A. J. (2006). The origin of Fulton's condition factor - Setting the record straight. *Fisheries* 31, 236-238.
- New, M., Liverman, D., Schroder, H. & Anderson, K. (2011). Four degrees and beyond: the potential for a global temperature increase of four degrees and its implications INTRODUCTION. *Philosophical Transactions of the Royal Society a-Mathematical Physical and Engineering Sciences* 369, 6-19.
- Nicieza, A. G. & Brana, F. (1993). Relationships among smolt size, marine growth, and sea age at maturity of Atlantic salmon (*Salmo Salar*) in northern Spain. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1632-1640.



## Références bibliographiques

- Nicieza, A. G., Brana, F. & Toledo, M. M. (1991). Development of length bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo-salar* L, under different growth-conditions. *Journal of Fish Biology* **38**, 509-523.
- Nicieza, A. G., Reyesgavilan, F. G. & Brana, F. (1994). Differentiation in juvenile growth and bimodality patterns between northern and southern-populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1603–1610.
- Nislow, K. H., Sepulveda, A. J. & Folt, C. L. (2004). Mechanistic linkage of hydrologic regime to summer growth of age-0 Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 79-88.
- O'Hara, R. B., Arjas, E., Toivonen, H. & Hanski, I. (2002). Bayesian analysis of metapopulation data. *Ecology* **83**, 2408-2415.
- ONERC (2011). Les scenarii climatiques de référence - rapport de la mission Jouzel.
- Ormerod, S. J. (2009). Climate change, river conservation and the adaptation challenge. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **19**, 609-613.
- Otero, J., Antonsson T., Armstrong J., Arnason F., Arnekleiv J.V., Baglinière J.-L., Caballero, Castro-Santos P.T., Dempson J.B., Erkinaro J., Gudjonsson S., Horton G., Hvidsten N.A., Jensen A.J, Jokikokko E., Jonsson I.R., Kocik J.F, L'Abée-Lund J.H., Lamberg A., Letcher B.H., Niemelä E., Romakkaniemi A., Russell I., Stenseth N.C., Storvik G.O., Veselov A.J, Vøllestad L.A. (2010). Environmental effects on ocean entry of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt across its range of distribution. Oral communication, ICES CM, April 2010/S, Copenhaguen.
- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., Tuljapurkar, S. & Coulson, T. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* **466**, 482-U485.
- Paez, D. J., Brisson-Bonenfant, C., Rossignol, O., Guderley, H. E., Bernatchez, L. & Dodson, J. J. (2011). Alternative developmental pathways and the propensity to migrate: a case study in the Atlantic salmon. *Journal of Evolutionary Biology* **24**, 245-255.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **37**, 637-669.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J. A. & Warren, M. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**, 579-583.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.
- 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.
- Pedersen, N. L. & Sand-Jensen, K. (2007). Temperature in lowland Danish streams: contemporary patterns, empirical models and future scenarios. *Hydrological Processes* **21**, 348-358.
- Pemberton, J. M. (2010). Evolution of quantitative traits in the wild: mind the ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**, 2431-2438.
- Penuelas, J., Filella, I. & Comas, P. (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* **8**, 531-544.
- Perez, J., Izquierdo, J. I., de la Hoz, J. & Garcia-Vazquez, E. (2005). Female biased angling harvests of Atlantic salmon in Spain. *Fisheries Research* **74**, 127-133.
- Perkins, D. M., Reiss, J., Yvon-Durocher, G. & Woodward, G. (2010). Global change and food webs in running waters. *Hydrobiologia* **657**, 181-198.
- Perrier C. (2010). Structure génétique des populations de saumon Atlantique en France. Thèse de l'Université de Caen, 178p.



## Références bibliographiques

- Perrier, C., Evanno, G., Belliard, J., Guyomard, R. & Bagliniere, J. L. (2010). Natural recolonization of the Seine River by Atlantic salmon (*Salmo salar*) of multiple origins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**, 1-4.
- Perrin C. (2000). Vers une amélioration d'un modèle global pluie-débit au travers d'une approche comparative. Thèse de l'INPG, 530p.
- Peyronnet, A., Friedland, K. D. & Maoileidigh, N. O. (2008). Different ocean and climate factors control the marine survival of wild and hatchery Atlantic salmon *Salmo salar* in the north-east Atlantic *Ocean. Journal of Fish Biology* **73**, 945-962.
- Piche, J., Hutchings, J. A. & Blanchard, W. (2008). Genetic variation in threshold reaction norms for alternative reproductive tactics in male Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Proceedings of the Royal Society B* **275**, 1571–1575.
- Piffady, J., Souchon, Y., Capra, H. & Parent, E. (2010). Quantifying the effects of temperature and flow regime on the abundance of 0+cyprinids in the upper River Rhone using Bayesian hierarchical modelling. *Freshwater Biology* **55**, 2359-2374.
- Pilgrim, J. M., Fang, X. & Stefan, H. G. (1998). Stream temperature correlations with air temperatures in Minnesota: Implications for climate warming. *Journal of the American Water Resources Association* **34**, 1109-1121.
- Planque, B. & Reid, P. C. (1998). Predicting *Calanus finmarchicus* abundance from a climatic signal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **78**, 1015-1018.
- Pont, D., Hugueny, B. & Oberdorff, T. (2005). Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 163-173.
- Portner, H. O. & Farrell, A. P. (2008). Physiology and climate change. *Science (Washington)* **322**, 690-692.
- Potter, E. C. E., MacLean, J. C., Wyatt, R. J. & Campbell, R. N. B. (2003). Managing the exploitation of migratory salmonids. *Fisheries Research* **62**, 127-142.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L. & Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* **398**, 611-615.
- Prévost E. (1987). Les populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L.) en France : Description ; Relation avec les caractéristiques des rivières : Essai de Discrimination. Thèse Docteur Ingénieur de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 103 p.
- Prévost E. & Chaput G. (2001). Stock, recruitment and reference points: assessment and management of Atlantic salmon. Paris: Hydrobiologie et Aquaculture, INRA Editions, 223 pp.
- Prevost, E., Parent, E., Crozier, W., Davidson, I., Dumas, J., Gudbergsson, G., Hindar, K., McGinnity, P., MacLean, J. & Saettem, L. A. (2003). Setting biological reference points for Atlantic salmon stocks: transfer of information from data-rich to sparse-data situations by Bayesian hierarchical modelling. *Ices Journal of Marine Science* **60**, 1177-1193.
- Prouzet, P. (1981). Observations d'une femelle de tacon de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) parvenu à maturité sexuelle en rivière. *Bulletin Français de la Pisciculture* **282**, 16-19.
- Punt, A. E. & Hilborn, R. (1997). Fisheries stock assessment and decision analysis: The Bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **7**, 35-63.
- Pyper, B. J. & Peterman, R. M. (1998). Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 2127-2140.
- Quinn, T. P., Carlson, S. M., Gende, S. M. & Rich, H. B. (2009a). Transportation of Pacific salmon carcasses from streams to riparian forests by bears. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **87**, 195-203.
- Quinn, T. P., Doctor, K., Kendall, N. & Rich, H. B. (2009b). Diadromy and the Life History of Sockeye Salmon: Nature, Nurture, and the Hand of Man. In *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment*



## Références bibliographiques

- (Haro, A., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S., eds.), pp. 23-42. Bethesda: Amer Fisheries Soc.
- Quinn, T. P., McGinnity, P. & Cross, T. F. (2006). Long-term declines in body size and shifts in run timing of Atlantic salmon in Ireland. *Journal of Fish Biology* **68**, 1713-1730.
- Rahel, F. J. & Olden, J. D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* **22**, 521-533.
- Reddin, D. G. & Friedland, K. D. (1999). A history of identification to continent of origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) at west Greenland, 1969-1997. *Fisheries Research* **43**, 221-235.
- Reddin, D.G. & Shearer W.M.. (1987). Sea-surface temperature and distribution of Atlantic salmon in the Northwest Atlantic Ocean. Am. Fish. Soc. Symp.
- Reimchen, T. E., Mathewson, D. D., Hocking, M. D., Moran, J. & Harris, D. (2003). Isotopic evidence for enrichment of salmon-derived nutrients in vegetation, soil, and insects in Riparian zones in coastal British Columbia. *Nutrients in Salmonid Ecosystems: Sustaining Production and Biodiversity* **34**, 59-69.
- Richardson, A. J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *Ices Journal of Marine Science* **65**, 279-295.
- Richardson, A. J. & Schoeman, D. S. (2004). Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* **305**, 1609-1612.
- Rivot E. (2003). Investigations Bayésiennes de la dynamique des populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Des observations de terrain à la construction du modèle statistique pour apprendre et gérer. Thèse INRA-ENSAR, France, 213 pp.
- Rivot, E., Perrier, C., Jouanin, C., Roussel, J. M., Riera, P., Porcher, J. P. & Bagliniere, J. L. (2009). Climate Change May Have Affected Growth and Life History in Atlantic Salmon Juveniles over the Past 30 Years. *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* **69**, 855-857.
- Rivot, E. & Prevost, E. (2002). Hierarchical Bayesian analysis of capture-mark-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1768-1784.
- Rivot, E., Prévost, E., Cuzol, A., Baglinière, J. L. & Parent, E. (2008). Hierarchical Bayesian modelling with habitat and time covariates for estimating riverine fish population size by successive removal method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 117-133.
- Rivot, E., Prevost, E., Parent, E. & Bagliniere, J. L. (2004). A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling* **179**, 463-485.
- Robinson, W. D., Bowlin, M. S., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Thorup, K., Diehl, R. H., Kunz, T. H., Mabey, S. & Winkler, D. W. (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**, 354-361.
- Rogelj, J., Nabel, J., Chen, C., Hare, W., Markmann, K., Meinshausen, M., Schaeffer, M., Macey, K. & Hohne, N. (2010). Copenhagen Accord pledges are paltry. *Nature* **464**, 1126-1128.
- Rowe, D. K. & Thorpe, J. E. (1990). Differences in growth between maturing and nonmaturing male Atlantic salmon, *Salmo-salar* L, parr. *Journal of Fish Biology* **36**, 643-658.
- Salminen, M. (1997). Relationships between smolt size, postsmolt growth and sea age at maturity in Atlantic salmon ranched in the Baltic Sea. *Journal of Applied Ichthyology* **13**, 121-130.
- Salminen, M., Kuikka, S., & Erkanon, E. (1994). Divergence in the feeding migration of Baltic salmon (*Salmo salar* L.); the significance of smolt size. *Nordic Journal of Freshwater Research* **69**, 32-42
- Saunders, R. L., Henderson, E. B. & Glebe, B. D. (1982). Precocious sexual-maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **28**, 211-229.
- Saura, M., Caballero, A., Caballero, P. & Moran, P. (2008). Impact of precocious male parr on the effective size of a wild population of Atlantic salmon. *Freshwater Biology* **53**, 2375-2384.



## Références bibliographiques

- Saura, M., Moran, P., Brotherstone, S., Caballero, A., Alvarez, J. & Villanueva, B. (2010). Predictions of response to selection caused by angling in a wild population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Freshwater Biology* **55**, 923-930.
- Scheurer K., Alewell C., Bänninger D. & Burkhardt-Holm P. (2009). Climate and land-use changes affecting river sediment and brown trout in alpine countries—a review. *Environmental Science and Pollution Research* **16**, 232-242.
- Schindler, D. E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C. P., Quinn, T. P., Rogers, L. A. & Webster, M. S. (2010). Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature* **465**, 609-U102.
- Schindler, D. W. (2001). The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 18-29.
- Schmolke, A., Thorbek, P., DeAngelis, D. L. & Grimm, V. (2010). Ecological models supporting environmental decision making: a strategy for the future. *Trends in Ecology & Evolution* **25**, 479-486.
- Schnute, J. T. & Richards, L. J. (2001). Use and abuse of fishery models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 10-17.
- Schtickzelle, N. & Quinn, T. P. (2007). A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries* **8**, 297-314.
- Schwenk, K., Padilla, D. K., Bakken, G. S. & Full, R. J. (2009). Grand challenges in organismal biology. *Integrative and Comparative Biology* **49**, 7-14.
- Scott, D. (2001). Chemical pollution as a factor affecting the sea survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Management and Ecology* **8**, 487-499.
- Shen, T. J., Chao, A. & Lin, C. F. (2003). Predicting the number of new species in further taxonomic sampling. *Ecology* **84**, 798-804.
- Sinokrot, B. A. & Stefan, H. G. (1993). Stream temperature dynamics - Measurements and modeling. *Water Resources Research* **29**, 2299-2312.
- Smith, G. W., Nelson, K., Youngson, A. F., & Carss, D. (1998). The movements and estimated spawning positions of late-running adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) returning to the Aberdeenshire Dee. Fisheries Research Services Report, 3/98. 11 pp.
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. R. & van der Linde, A. (2002). Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society B* **64**, 583-616.
- Spiegelhalter, D., A. Thomas, & N. G. Best. (2003). Bayesian inference using Gibbs sampling.
- Stearns, S. C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity - phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. *Bioscience* **39**, 436-445.
- Stearns, S.C. (1992). The evolution of life histories. Oxford, Oxford University Press.
- Stefan, H. G. & Preudhomme, E. B. (1993). Stream temperature estimation from air-temperature. *Water Resources Bulletin* **29**, 27-45.
- Steingrimsson, S. O. & Grant, J. W. A. (2003). Patterns and correlates of movement and site fidelity in individually tagged young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 193-202.
- Summers, D. W. (1995). Long-term changes in the sea-age at maturity and seasonal time of return of salmon, *Salmo salar* L., to Scottish Rivers. *Fisheries Management and Ecology* **2**, 147-155.
- Sutton, R. J., Deas, M. L., Tanaka, S. K., Soto, T. & Corum, R. A. (2007). Salmonid observations at a Klamath River thermal refuge under various hydrological and meteorological conditions. *River Research and Applications* **23**, 775-785.
- Teichert, M. A. K., Kvingedal, E., Forseth, T., Ugedal, O. & Finstad, A. G. (2010). Effects of discharge and local density on the growth of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* **76**, 1751-1769.



- ter Braak, C. J. F. & Etienne, R. S. (2003). Improved Bayesian analysis of metapopulation data with an application to a tree frog metapopulation. *Ecology* **84**, 231-241.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., Botham, M. S., Brereton, T. M., Bright, P. W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J. M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I. D., Jones, J. T., Leech, D. I., Roy, D. B., Scott, W. A., Smith, M., Smithers, R. J., Winfield, I. J. & Wanless, S. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* **16**, 3304-3313.
- Thibault M. (1994). Aperçu historique sur l'évolution de the catches et des stocks, p. 175-195. In "Le Atlantic salmon atlantique: Biologie et gestion de la ressource", J.C. Guegen et P. Prouzet (Eds), IFRESEA, Paris.
- Thomas, A., O'Hara, B., Ligges, U. & Sturtz, S. (2006). Making BUGS open. *R News* **6**, 12–17.
- Thomas, C. D. (2010). Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* **16**, 488-495.
- Thorpe, J. E. (1977). Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under artificial rearing conditions. *Journal of Fish Biology* **11**, 175–184.
- Thorpe, J. E. (2007). Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities. *Marine Ecology-Progress Series* **335**, 285-288.
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, N. B. & Huntingford, F. A. (1998). Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology* **12**, 581-599.
- Thorstad, E. B., Heggberget, T. G. & Okland, F. (1998). Migratory behaviour of adult wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., before, during and after spawning in a Norwegian river. *Aquaculture Research* **29**, 419-428.
- Thorstad, E. B., Okland, F., Aarestrup, K. & Heggberget, T. G. (2008). Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**, 345-371.
- Thorstad, E. B., Okland, F., Finstad, B., Sivertsgard, R., Plantalech, N., Bjorn, P. A. & McKinley, R. S. (2007). Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* **582**, 99-107.
- Tixier, G., Wilson, K. P. & Williams, D. D. (2009). Exploration of the influence of global warming on the chironomid community in a manipulated shallow groundwater system. *Hydrobiologia* **624**, 13-27.
- Todd, C. D., Hughes, S. L., Marshall, C. T., Maclean, J. C., Lonergan, M. E. & Biuw, E. M. (2008). Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Global Change Biology* **14**, 958-970.
- Utrilla, C. G. & Lobon-Cervia, J. (1999). Life-history patterns in a southern population of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **55**, 68-83.
- Valiente, A. G., Juanes, F. & Garcia-Vazquez, E. (2005). Reproductive strategies explain genetic diversity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Environmental Biology of Fishes* **74**, 323-334.
- Valiente, A. G., Juanes, F. & Garcia-Vazquez, E. (2011). Increasing Regional Temperatures Associated with Delays in Atlantic Salmon Sea-Run Timing at the Southern Edge of the European Distribution. *Transactions of the American Fisheries Society* **140**, 367-373.
- Van Doorslaer, W., Stoks, R., Duvivier, C., Bednarska, A. & De Meester, L. (2009). Population dynamics determine genetic adaptation to temperature in daphnia. *Evolution* **63**, 1867-1878.
- van Noordwijk, A. J., Pulido, F., Helm, B., Coppack, T., Delingat, J., Dingle, H., Hedenstrom, A., van der Jeugd, H., Marchetti, C., Nilsson, A. & Perez-Tris, J. (2006). A framework for the study of genetic variation in migratory behaviour. *Journal of Ornithology* **147**, 221-233.
- Vauclin V. & Beaulaton L. (2009). Salmon fisheries and statut of salmon stocks in France. National report for 2008. ICES - Working Group on North Atlantic Salmon Working paper n°19, 28 p.
- Visser, M. E., van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M. & Lessells, C. M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**, 1867-1870.



## Références bibliographiques

- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**, 494-499.
- Vollestad, L. A., Hirst, D., L'Abée-Lund, J. H., Armstrong, J. D., MacLean, J. C., Youngson, A. F. & Stenseth, N. C. (2009). Divergent trends in anadromous salmonid populations in Norwegian and Scottish rivers. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276**, 1021-1027.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395.
- Ward, D. M., Nislow, K. H. & Folt, C. L. (2009). Increased Population Density and Suppressed Prey Biomass: Relative Impacts on Juvenile Atlantic Salmon Growth. *Transactions of the American Fisheries Society* **138**, 135-143.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H. & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* **304**, 1629-1633.
- Watson, A. J. (2008). Certainty and uncertainty in climate change predictions: What use are climate models? *Environmental & Resource Economics* **39**, 37-44.
- Webb, B. W., Clack, P. D. & Walling, D. E. (2003). Water-air temperature relationships in a Devon river system and the role of flow. *Hydrological Processes* **17**, 3069-3084.
- Webb, B. W., Hannah, D. M., Moore, R. D., Brown, L. E. & Nobilis, F. (2008). Recent advances in stream and river temperature research. *Hydrological Processes* **22**, 902-918.
- Webb, B. W. & Zhang, Y. (2004). Intra-annual variability in the non-advective heat energy budget of Devon streams and rivers. *Hydrological Processes* **18**, 2117-2146.
- Webb, J. H. (1992). The behaviour of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Tay as determined by radio telemetry. *Scottish Fisheries Research Report* **52**, 19 pp.
- Wehrly, K. E., Wiley, M. J. & Seelbach, P. W. (2004). Influence of landscape features on summer water temperatures in lower Michigan streams. In *Symposium on Influences of Landscape on Stream Habitat and Biological Communities* (Hughes, R. M. W. L. S. P. W., ed.), pp. 113-127. Madison, WI: Amer Fisheries Soc.
- Welton, J. S., Beaumont, W. R. C. & Ladle, M. (1999). Timing of migration and changes in age structure of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Frome, a Dorset chalk stream, over a 24-year period. *Fisheries Management and Ecology* **6**, 437-458.
- Whalen, K. G. & Parrish, D. L. (1999). Effect of maturation on parr growth and smolt recruitment of Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 79-86.
- Wikelski, M., Kays, R. W., Kasdin, N. J., Thorup, K., Smith, J. A. & Swenson, G. W. (2007). Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *Journal of Experimental Biology* **210**, 181-186.
- Wilcove, D. S. & Wikelski, M. (2008). Going, going, gone: Is animal migration disappearing? *Plos Biology* **6**, 1361-1364.
- Willson, M. F. & Halupka, K. C. (1995). Anadromous fish as keystone species in vertebrate communities. *Conservation Biology* **9**, 489-497.
- Winder, M. & Schindler, D. E. (2004). Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* **85**, 2100-2106.
- Woodward, G., Perkins, D. M. & Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**, 2093-2106.
- Yang, H. J., Wu, M. Y., Liu, W. X., Zhang, Z., Zhang, N. L. & Wan, S. Q. (2011). Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe. *Global Change Biology* **17**, 452-465.
- Youngson, A. F., MacLean, J. C. & Fryer, R. J. (2002). Rod catch trends for early-running MSW salmon in Scottish rivers (1952-1997): divergence among stock components. *Ices Journal of Marine Science* **59**, 836-849.



Zhang, Z. N., Lessard, J. & Campbell, A. (2009). Use of Bayesian hierarchical models to estimate northern abalone, *Haliotis kamtschatkana*, growth parameters from tag-recapture data. *Fisheries Research* **95**, 289–295.

### **Electronical references**

ICES (2006). Report of the Working Group on North Atlantic salmon (WGNAS). ICES CM 2006. ICES ACFM 23. Available at <http://www.ices.dk/reports/ACFM/2006/WGNAS/NASCO06.pdf/>.

ICES (2007). Report of the Working Group on Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 11–20 April 2007, ICES Headquarters. International Council for the Exploration of the Sea report n°CM 2007/ACFM:13. 253 pp. Available at <http://www.ices.dk/reports/ACFM/2007/WGNAS/NASCO07.pdf/>

ICES (2009a). Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 30 March–8 April, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2009/ACOM:06. 282 p. Available at <http://www.ices.dk/reports/ACFM/2009/WGNAS/NASCO09.pdf/>

ICES (2009b). Report of the Study Group on Biological Characteristics as Predictors of Salmon Abundance (SGBICEPS). ICES C.M. 2009/DFC: 02, 119pp. Available at <http://www.ices.dk/reports/ACFM/2009/WGNAS/NASCO09.pdf/>

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). Climate Change 2007: The Physical. Science Basis: Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report. Available at <http://www.ipcc.ch/>.

Nakicenovic N, Swart R (eds). 2000. Special Report on Emissions Scenarios. A Special Report of Working of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press: Cambridge, UK and New York. 570 p. <http://www.ipcc.ch/ipccreports/sres/emission/index.htm>.

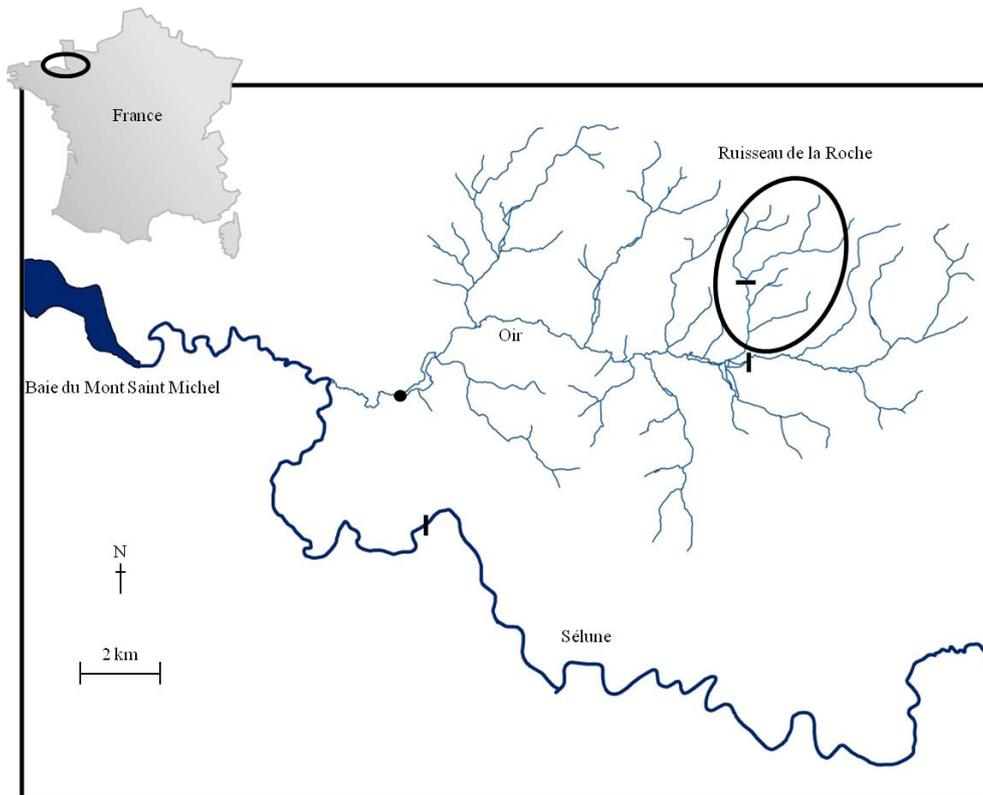
R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0; Available at <http://www.R-project.org>.

Radford, A., Riddington, G., Anderson, J., & Gibson, H. (2004). The Economic Impact of Game and Coarse Angling in Scotland. Available at <http://www.scotland.gov.uk/Publications/2004/06/19506/38879/>.

Spiegelhalter D., Thomas A., Best N., Lunn D. (2005). WinBUGS User Manual Version 2.1. MRC and Imperial College of Science, Technology and Medicine. Available at <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs>.



# *Annexes*



**Figure A1. Bassin versant de l'Oir. — Barrages infranchissables par les migrateurs. • Station de piégeage du Moulin de Cerisel.**



**Figure A2. Vue de l'Oir.**

## 1 DESCRIPTION DES SITES DE L'ORE PFC

### 1.1 L'OIR

---

#### 1.1.1 COURS PRINCIPAL

L'Oir (Figure A1 et A2) est un affluent de la Sélune, un fleuve côtier bas normand se jetant en baie du Mont Saint Michel (48°30' N, 1°45' W). La Sélune, avec la Sée, dont elle partage l'estuaire, abrite une des plus importantes populations françaises de saumon. L'Oir, d'une longueur de 19.5 km, prend sa source à 225 m d'altitude et draine un bassin versant de 87 km<sup>2</sup>. Elle se jette dans la Sélune à environ 8 km de l'embouchure du fleuve. La pente moyenne du cours d'eau est de 1.1%, et le substrat du bassin versant est essentiellement schisteux cornéen et sédimentaire avec quelques enclaves granitiques.

L'occupation des sols sur le bassin versant est dominée par l'agriculture (terres arables et pâturages pour 82% du bassin versant). La forêt et les zones humides ne représentent respectivement que 10% et 2% des surfaces, les 6% restant correspondant aux agglomérations urbaines (Gabriel, 2004).

La région bénéficie d'un climat océanique et le débit moyen annuel de l'Oir est de 0.92 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> variant de 2.6 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> en hiver à 0.18 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> en été. La température moyenne mensuelle de l'eau varie entre 8 °C en janvier et 16 °C en été.

L'Oir est fréquentée par plusieurs espèces amphihalines comme le saumon atlantique *Salmo salar*, l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, la lamproie marine *Petromyzon marinus*, la lamproie fluviatile *Lampetra fluviatilis*. Parmi les autres espèces de poissons régulièrement rencontrées sur l'Oir, on trouve la loche franche *Barbatula barbatula*, le vairon *Phoxinus phoxinus*, le chabot *Cottus gobio* et la lamproie de Planer *Lampetra planeri* (Bagliniere *et al.*, 2005).

#### 1.1.2 LE RUISSEAU DE LA ROCHE

Le ruisseau de la Roche est un tributaire de l'Oir. Il s'étend quant à lui sur une longueur de 4.5 km et draine un petit bassin versant de 8.7 km<sup>2</sup> composé de terres essentiellement agricoles (pâtures et cultures). Son cours est coupé par un obstacle

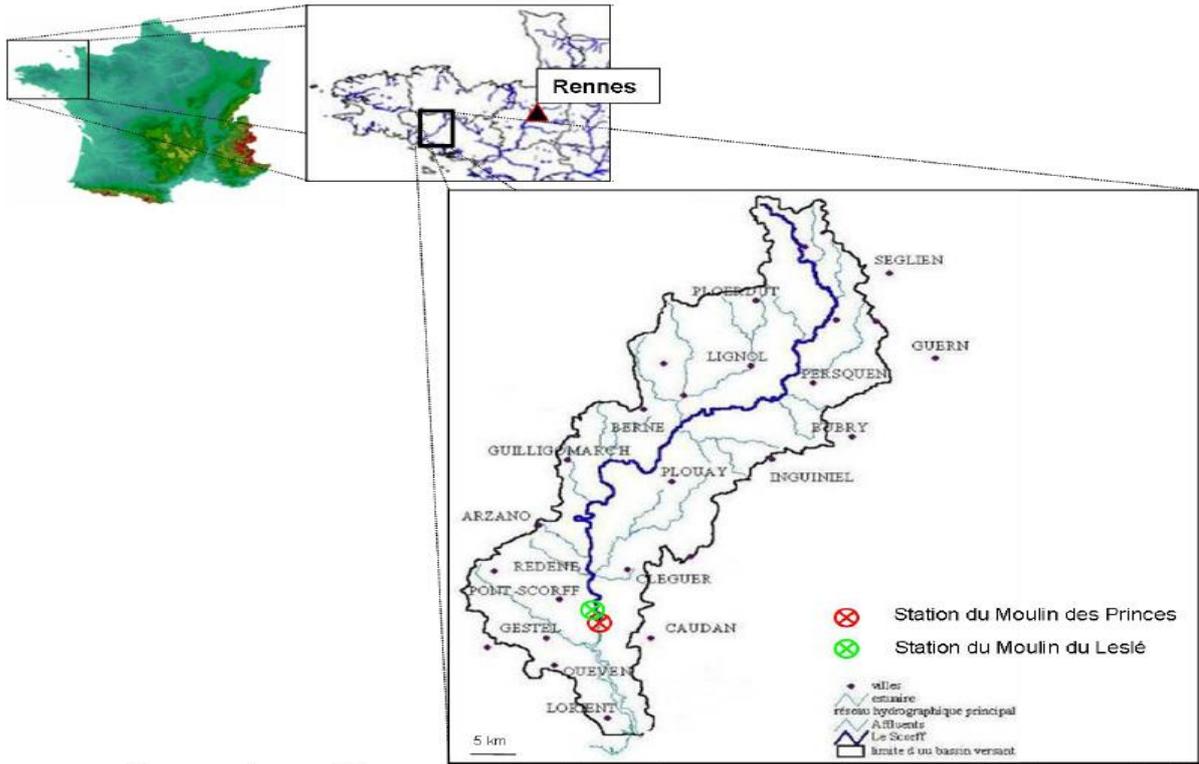


Figure A3. Bassin versant du Scorff.

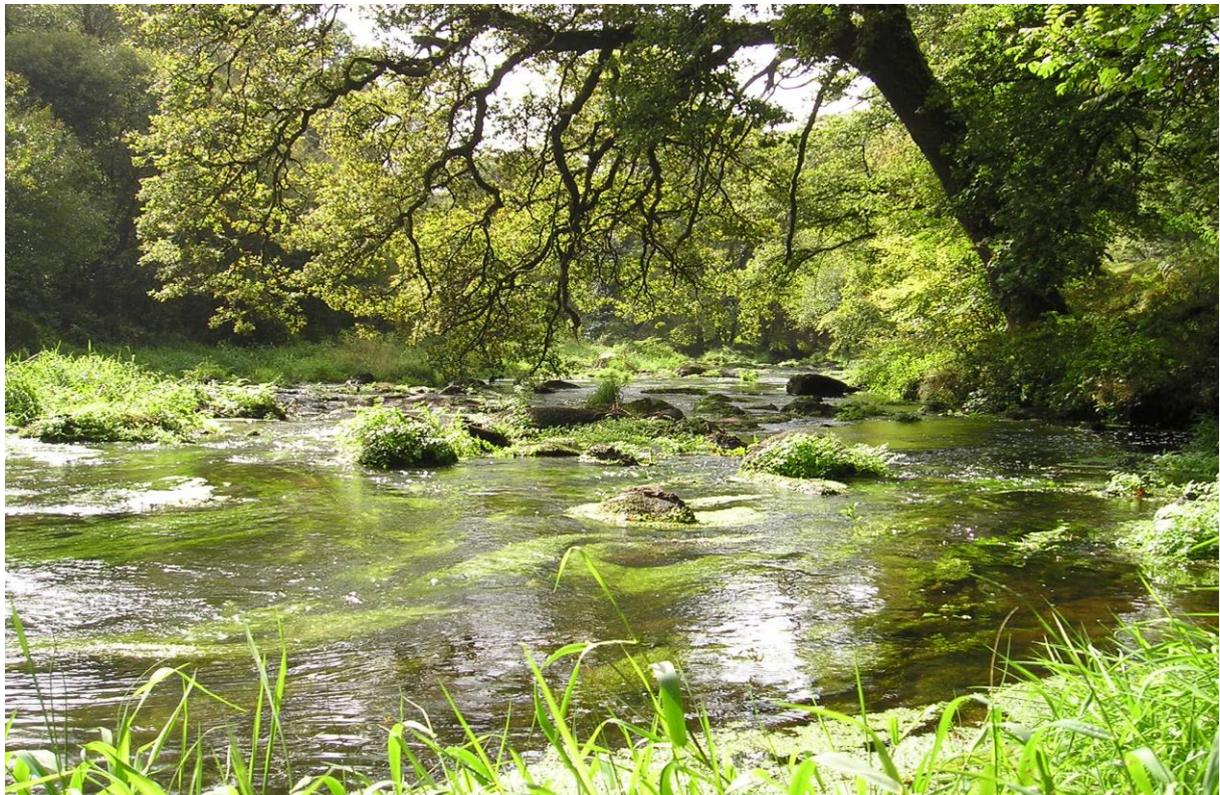


Figure A4. Vue du Scorff

infranchissable (buse et plan d'eau) situé à 2.2 km de sa confluence avec l'Oir et qui empêche la colonisation de sa partie amont par les salmonidés.

D'après les relevés de topographie et d'habitat réalisés dans le cadre de la thèse de Marie Laure Acolas (Acolas, 2007), la surface totale en eau du ruisseau est de 3381 m<sup>2</sup> pour une largeur moyenne de 1.5 ±0.4 m à l'étiage avec la répartition suivante des faciès : 7.5% de faciès rapides, 54.0% de radiers, 22% de plats courants et 16.5% de profonds définis selon la classification de Malavoi et Souchon (2002). Le ruisseau présente une pente moyenne égale à 1.82%. Les 700 mètres amont présentent une profondeur moyenne sensiblement plus faible et les vitesses moyennes de courant y sont plus importantes. Les classes de granulométrie dominantes sont les pierres (64-256 mm ; 32.2%) et les galets (8-64 mm ; 31.3%) suivies dans un second temps par les limons (<0.06 mm ; 14.3%) et les graviers (2-16 mm ; 11.0%) et enfin les blocs (256-1024 mm ; 6.6%) et les sables (0.06-2 mm ; 4.6%). La présence de matières fines sur le fond s'explique par l'existence de nombreux abreuvoirs non aménagés jalonnant ses berges.

## 1.2 LE SCORFF

---

Avec une longueur de 75 km (dont 10 km d'estuaire) et un bassin de versant de 480 km<sup>2</sup>, le Scorff (Figure A3 et A4) est le plus grand cours d'eau de l'ORE PFC. Ce fleuve breton, situé à l'ouest du golf du Morbihan, fait partie de la vingtaine de cours d'eau à saumons bretons dont il est un élément bien représentatif.

D'orientation nord sud, il prend sa source à 225 m d'altitude au cœur du massif armoricain pour se jeter en rade de Lorient. Il présente un cours plutôt encaissé sur sa partie amont (pente de 11 ‰ à 9.5 ‰). Sa pente plus douce en aval (1.8 ‰ au sud immédiat de Guéméné-sur-Scorff) le prédispose à la sédimentation et à l'envasement. Le bassin versant, étroit (de 53 km de long et d'une dizaine de kilomètres de large) comporte un réseau d'affluents et de sous-affluents très dense (475 km de cours d'eau permanents (Ferrand, 1992)).

Le bassin versant est essentiellement composé de terrains plutoniques (granites) et métamorphiques (micaschistes). Les zones sédimentaires se limitent à des étendues tourbeuses ou à des alluvions récentes dans le fond de vallée. Le lit est généralement formé de rochers, cailloux, graviers et sables. Les sols sont drainants, riches en matière organique et



naturellement acides. Ce bon drainage naturel des sols traduit également un risque de lessivage important (Manelphe, 2001 ; Ferrand, 1992).

La région est soumise à un climat océanique caractérisé par une faible amplitude thermique et des précipitations abondantes (de 880 mm dans le sud à 1100 mm dans le nord) réparties sur l'ensemble de l'année. Le débit moyen interannuel (ou module) est d'environ  $5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ , mais peut varier de  $1.4 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  en août à  $10.4 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  en février. Les débits d'étiage soutenus observés s'expliquent par la combinaison d'une pluviométrie importante en amont du bassin, d'une ressource souterraine importante capable de maintenir une alimentation de la rivière (le tiers des pluies efficaces s'infiltrent et alimentent les nappes souterraines), et d'une absence de prélèvements importants à l'amont (Manelphe, 2001). Les eaux du Scorff, relativement fraîches (6 à 20°C), faiblement acides (pH 6-7), peu minéralisées, bien oxygénées et assez riches en nitrates sont assez propices au développement des populations de salmonidés (Manelphe, 2004). Le cours d'eau est colonisé par une quinzaine d'espèces de poissons, dont quatre sont des migrateurs amphihalins : la lamproie marine (*Petromyzon marinus*), l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), la truite commune (*Salmo trutta*) et le saumon atlantique (*Salmo salar*).

L'activité économique sur le bassin versant du Scorff est principalement orientée vers l'agriculture (élevage bovin à vocation laitière prédominante), secondairement vers l'industrie (avec une majorité d'établissements agroalimentaires) et le tourisme (randonnée, pêche, découverte du patrimoine). La forêt couvre un tiers du bassin versant, les champs ouverts 18% de la surface du bassin versant tandis que le bocage à mailles plus ou moins larges et structurées occupe 32% du territoire. L'habitat aggloméré ne recouvre que 5% du bassin versant et occupe la majeure partie de la zone estuarienne (Ferrand, 1992 ; Manelphe, 2001).

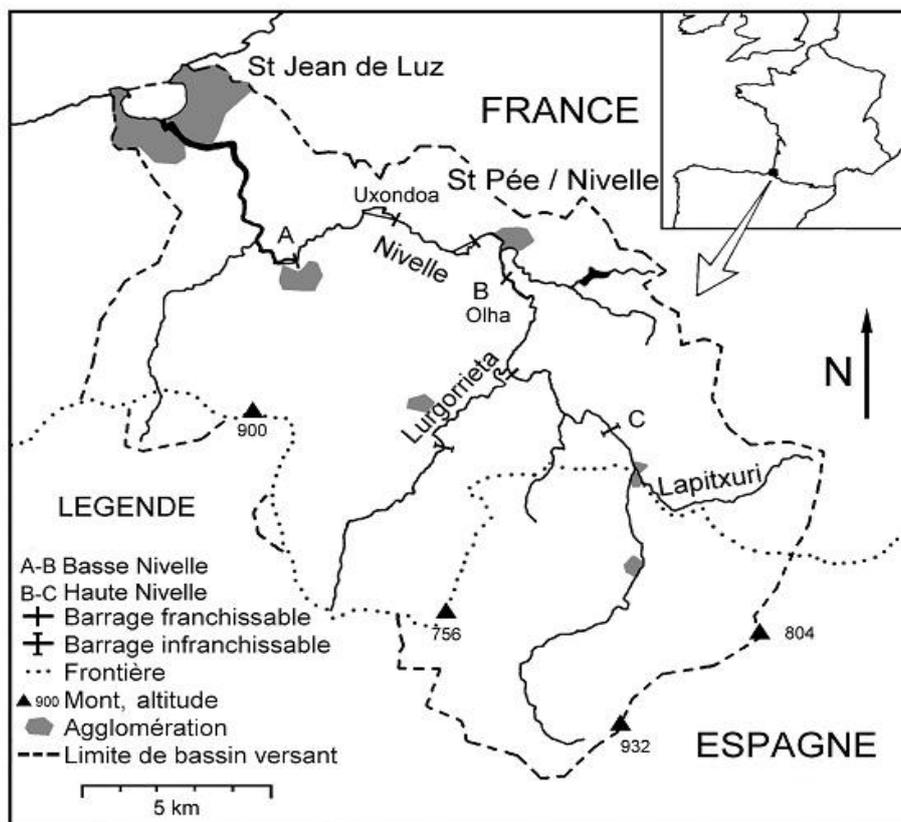


Figure A5. Carte du bassin versant de la Nivelle



Figure A6. Vue de la Nivelle

### 1.3 LA NIVELLE

---

La Nivelle (Figure A4 et A5), située au cœur du Pays Basque, est le fleuve côtier le plus occidental de la chaîne pyrénéenne. C'est un fleuve de piémont typique au réseau court (39 km). Prenant sa source en Espagne au sein de la province Basque de Navarre à 600 m d'altitude, elle présente un important dénivelé à l'amont. Celui-ci se réduit ensuite pour atteindre une moyenne de 1,5% lorsque la rivière arrive en bout de course. Elle se jette alors en baie de Saint-Jean-de-Luz sous la forme d'un estuaire de 7,5 km de long (Dumas & Haury, 1995).

Son réseau hydrographique, composé de 330 ruisseaux permanents, draine un petit bassin versant à la géologie variée, d'une superficie totale de 238 km<sup>2</sup> dont 28.4% sont situés en territoire espagnol. Le débit de la Nivelle varie en moyenne de 5.4m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> en aval de sa confluence avec le Lurgorrieta à plus de 9 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> au niveau de son embouchure (données Agence de l'Eau Adour-Garonne). La qualité de l'eau, assez bonne dans ses affluents, se dégrade toutefois progressivement en aval du bourg de Saint-Pée-sur-Nivelle.

Malgré tout, la Nivelle demeure le territoire de poissons grands migrateurs tels que l'anguille (*Anguilla anguilla* L.), la truite de mer (*Salmo trutta* L.), la grande alose (*Alosa alosa* L.), la lamproie marine (*Petromyzon marinus* L.), le mullet (*Liza ramada* Risso), le flet (*Platichthys flesus* L.) ou encore le saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Elle comporte trois grandes zones accessibles au saumon atlantique pour sa reproduction (Figure A5):

- i) la Basse Nivelle, d'Ascain jusqu'au barrage d'Olha,
- ii) la Haute Nivelle, entre les barrages d'Olha et d'Urrutenia,
- iii) le Lurgorrieta, son principal affluent.



## 2 RÉFÉRENCES ANNEXES

- Acolas M.-L. (2007). Déterminisme des tactiques de vie chez la truite commune *Salmo Trutta* : influences maternelles et environnementales sur le comportement migratoire des juvéniles. Thèse de l'Université de Caen, 239p.
- Bagliniere, J. L., Marchand, F. & Vauclin, V. (2005). Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and in-stream habitat. *Ices Journal of Marine Science* 62, 695-707.
- Dumas J. & Haury J. (1995). Une rivière du piémont pyrénéen : la Nivelle. *Acta biol. Mont.* 11, pp. 113-146.
- Ferrand J.-P. (1992) – Le patrimoine naturel du bassin du Scorff, Syndicat du Bassin du Scorff, 173 p.
- Gabriel G. (2004). Répartition spatiotemporelle de la population d'anguilles européennes *Anguilla Anguilla* L. de l'Oir, un bassin versant faiblement anthropisé. Apports d'un Système d'Information Géographique. Mémoire pour l'obtention du diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. 144p.
- Manelphe J. (2001). Diagnostic préalable à la gestion des cours d'eau du bassin versant du Scorff (Etude préalable au Contrat Restauration-Entretien pour le Scorff), CERESA / Syndicat du Bassin du Scorff, 79p.
- Manelphe J. (2004). Document d'Objectif pour le site Natura 2000 "Rivières du Scorff et de la Sarre, Forêt de Pont-Calleck" (Site FR 5300026), Syndicat du Bassin du Scorff et DIREN Bretagne, 197p.





# RESUME

Les poissons diadromes, en raison de leur capacité migratoire entre le milieu marin et le milieu d'eau douce continentale sont très sensibles aux perturbations de l'environnement et représentent des espèces sentinelles de l'état et l'évolution des milieux aquatiques notamment dans un contexte de changement climatique. Parmi eux, le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) est une espèce modèle particulièrement intéressante pour étudier le lien entre changement climatique et évolution des populations. Son cycle de vie est notamment caractérisé par une variabilité intra-populationnelle du temps de séjour passé en eau douce avant la migration vers la mer et du temps de séjour passé en mer avant la migration génésique des adultes. La croissance, liée aux conditions environnementales, est un trait de vie essentiel qui contrôle ses stratégies de vie et qui joue donc un rôle majeur dans l'évolution des populations (abondance, structure démographique et biométrique,...). Dans cette thèse, les effets du changement climatique sont abordés sous l'angle de leurs impacts sur la croissance du saumon pendant les phases dulçaquicoles et marines.

Les analyses ont porté sur les populations françaises de saumon atlantique situées en partie Sud de l'aire de répartition de l'espèce. Les recherches valorisent les données de suivi des populations (période 1985 à nos jours) de trois fleuves côtiers constituant l'Observatoire de Recherches en Environnement *Petits fleuves Côtiers* (l'Oir en Basse-Normandie, le Scorff en Bretagne et la Nivelle au Pays Basque) et celles de la base nationale des captures ligne. Trois points ont été abordés.

Dans un premier temps, un modèle statistique Bayésien de corrélation entre température de l'eau et deux prédicteurs que sont la température de l'air et le débit a été développé afin de reconstruire des séries chronologiques historiques mais également de pouvoir effectuer des projections en fonction des scénarii de changement climatique. Ce nouveau modèle permet notamment de quantifier la part de la corrélation due à la saisonnalité des signaux de celle due aux tendances de long terme. En plus de cette différence avec les modèles de corrélation simple couramment utilisés, il offre aussi de meilleures performances prédictives de la température de l'eau. Les prédictions de réchauffement des cours d'eau issues du modèle ont révélé un réchauffement plus faible que celui de l'atmosphère. Développé dans le cadre Bayésien, le modèle a également permis de quantifier l'incertitude dans les prédictions de réchauffement des cours d'eau.

Dans un second temps, un modèle de croissance de Von Bertalanffy a été développé dans un cadre Bayésien pour quantifier les effets relatifs de la variabilité de température et de la variabilité de la densité de compétiteurs (juvéniles de saumon et de truite *Salmo Trutta* L.) sur la taille atteinte par les jeunes saumons à la fin de la première saison de croissance. Cette croissance est apparue peu influencée par la variabilité de température du cours d'eau. A l'inverse, elle apparaît fortement dépendante des fluctuations de densité de compétiteurs. Ainsi, compte tenu des résultats précédents permettant d'anticiper un réchauffement plus faible dans les cours d'eau que dans l'air, la modification du régime thermique des rivières par le changement climatique n'apparaît pas comme le facteur de pression dominant capable d'affecter la croissance et les choix d'histoire de vie des juvéniles dans les années à venir. A l'inverse, la variabilité spatiotemporelle de la densité de compétiteurs présents sur le cours d'eau, en partie liée aux conditions de vie marines rencontrées par les géniteurs, s'est révélée extrêmement structurante dans les fluctuations de croissance.

Le troisième volet des recherches porte sur l'analyse de l'évolution des caractéristiques biométriques et de la date de retour des géniteurs depuis les zones d'engraissement marines. Les résultats mettent en évidence une baisse sensible de la taille mais surtout du poids des géniteurs lors de leur retour en rivière au cours des 25 dernières années. Celle-ci s'est accompagnée d'un retard dans les dates d'entrée en rivière. Cette évolution des caractéristiques migratoires est plus marquée pour les saumons de un hiver de mer que pour les saumons de deux hivers de mer. L'ensemble de ces résultats, additionnés à la disparition progressive des saumons de plusieurs hivers de mer, suggère une réponse adaptative des populations de saumon à une variation des conditions de croissance en mer, très probablement en lien avec le changement climatique. Ces résultats alimentent les interrogations quant à la capacité de renouvellement des populations.

Ces résultats sont discutés en termes de conséquences sur la démographie du saumon.

**Mots clefs** : changement climatique, saumon atlantique, cycle de vie, croissance dulçaquicole, croissance marine, température, densité, migration, phénologie, modélisation statistique, modélisation bayésienne.