

N° ordre : 2014-15
N° Série : H-91

THESE / AGROCAMPUS OUEST

Sous le label de l'Université Européenne de Bretagne

pour obtenir le diplôme de :

**DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES,
AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE**

Spécialité : Ecologie

Ecole Doctorale : Vie Agro Santé

présentée par :

Félix Massiot-Granier

**DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE SAUMON ATLANTIQUE
(*Salmo salar*)
A L'ECHELLE DE SON AIRE DE REPARTITION :
SEPARER LES DIFFERENTES ECHELLES DANS LES FACTEURS DE
FORÇAGE PAR UNE APPROCHE DE MODELISATION
HIERARCHIQUE BAYESIENNE**

soutenue le 2 octobre 2014 devant la commission d'Examen

Composition du jury :

Didier GASCUEL, Agrocampus Ouest/ président
Jean-Marc FROMENTIN, Ifremer/ rapporteur
Eric ROCHARD, IRSTEA/ rapporteur
Marie-Pierre ETIENNE, AgroParisTech-INRA/ examinatrice
Stéphanie MAHEVAS, Ifremer/ examinatrice
Etienne RIVOT, Agrocampus Ouest/ directeur de thèse
Etienne PREVOST, INRA/ co-directeur de thèse

Remerciements

Voilà venu le moment des remerciements. Ce moment tant attendu qui marque la fin de 3 années de thèse riche en découverte et clôture les mois intenses qui ont mené à son aboutissement. Eh bien ... pas si facile que ça cet exercice ! Allez hop c'est parti on revient jusqu'à 3 ans en arrière et on revoit le visage de tous ceux qui ont marqué cette aventure par leurs remarques, leurs conseils, leur soutien, leur disponibilité et leur amitié.

En premier lieu, je tiens à remercier mes directeurs de thèse, Etienne Rivot et Etienne Prévost pour la confiance qu'ils m'ont accordée en acceptant d'encadrer ce travail doctoral. J'ai apprécié votre grande disponibilité et vos qualités d'écoute au cours de ces 3 années passées ensemble. Merci aussi d'avoir répondu présent lors des moments de doutes. J'ai été particulièrement sensible à votre réactivité et votre efficacité pendant la période de bouclage de ce manuscrit.

Je souhaiterais exprimer ma gratitude aux membres du groupe de travail WGNAS ICES qui ont toujours su répondre à mes interrogations au cours de mes travaux, particulièrement Gérald Chaput qui même à distance a été une des personnes ressources de cette thèse sans qui tout aurait été plus difficile.

Mes remerciements vont aussi au labo halieut. Une thèse, c'est pas toujours marrant, alors autant la passer avec des gens qui le sont ! Mes remerciements vont donc aussi à Catherine, la maman du labo ; à Sophie pour son sourire au quotidien ; à Didier pour le rire caractéristique que l'on reconnaît de l'autre bout du couloir ; à Olivier, pour sa gouaille du matin ; à Marie, pour l'actualité BD du lundi ; à Hervé, pour ces entrées en cyclone dans le bureau et tous ceux qui, passés au labo, ont poursuivi leur bout de chemin ailleurs : Laura-Mars, Lucile, Dimitri, Anne, David, Quentin et ceux que j'oublie.

Un grand merci aux copains thésards, Benoit, Adri, Emilie et Mathieu, avec qui on a partagé les coups de bourres, les périodes de speed, les périodes de remise en question mais aussi tout le reste.

Je veux également adresser mes plus sincères remerciements à toutes les personnes qui m'ont entouré tout au long de cette thèse. Je remercie bien évidemment très chaleureusement mes parents et ma famille ainsi que Juliette pour tout.

Et aux copains qui sont venus assister à ma soutenance, je veux aussi vous dire ça m'a fait chaud au cœur de vous voir là presque tous réunis !

« Chaque homme, à quelque période de sa vie, a eu la même soif d'Océan que moi. »

Moby Dick, Chapitre 1

Herman Melville

Table des matières

Résumé	11
Introduction	14
<i>Contexte général.....</i>	<i>14</i>
<i>Les modèles de cycle de vie : un cadre pour intégrer les forçages multi-échelles.....</i>	<i>15</i>
Des processus démographiques agissant à différentes échelles	15
Synchronie spatiale de la dynamique de population	17
Quelle échelle spatiale pour la gestion ? Un compromis entre considérations écologiques et administratives	18
<i>Un cadre méthodologique pour modéliser les cycles de vie : la modélisation hiérarchique Bayésienne...</i>	<i>20</i>
Difficultés méthodologiques de la modélisation des cycles de vie	20
Intérêts de la modélisation hiérarchique Bayésienne	21
<i>Le saumon atlantique : un poisson migrateur à la phase marine mal connue</i>	<i>23</i>
Variabilité des histoires de vie	26
Sources de forçages multiples au cours du cycle de vie.....	27
L'échelle géographique des changements observés suggère une influence majeure de facteurs de forçage pendant la phase marine.....	29
Phase marine.....	30
Une gestion à plusieurs échelles spatiales	34
<i>Objectifs et méthodologie mise en œuvre</i>	<i>38</i>
Objectifs	38
Méthodologie.....	39
Structure du manuscrit	41
 Chapitre 1: Données et sources d'information utilisées à l'échelle des assemblages de populations régionaux/nationaux.....	45
1. <i>Données des pêcheries opérant en mer sur des mélanges de populations.....</i>	<i>46</i>
1.1. Pêcheries au large des îles Féroé	46
1.2. Pêcheries au large des côtes de l'ouest Groenland.....	48

2. Données de captures côtières ou en eau douce au niveau national et régional.....	51
2.1. France	52
2.2. Angleterre et pays de Galles	54
2.3. Irlande	56
2.4. Irlande du Nord (Ouest et Est)	58
2.5. Ecosse (Ouest et Est)	60
2.6. Islande du sud-ouest	62
3. Autres informations biologiques.....	64
3.1. Phénologie des principales étapes de la phase marine du cycle de vie	64
3.2. Fécondité et proportion des différentes classes d'âge de smolts	65
4. Prior sur la mortalité naturelle des adultes en mer	66
4.1. Estimation de la mortalité en mer en fonction de la fécondité	66
4.2. Estimation de la mortalité en mer en fonction de l'âge maximum.....	67
4.3. Estimation de la mortalité en mer en fonction du poids	67
 Chapitre 2: Modélisation hiérarchique Bayésienne du cycle de vie du saumon atlantique à l'échelle d'un assemblage de population : application à l'Est Ecosse.....	70
<i>Résumé</i>	<i>70</i>
<i>Abstract</i>	<i>72</i>
<i>Introduction</i>	<i>72</i>
<i>Material and methods</i>	<i>74</i>
<i>Results.....</i>	<i>79</i>
<i>Discussion</i>	<i>81</i>
<i>Acknowledgements.....</i>	<i>84</i>
<i>References</i>	<i>84</i>
<i>Appendix 1: Dirichlet–multinomial distribution</i>	<i>85</i>
<i>Appendix 2: First order autoregressive process</i>	<i>86</i>
<i>Appendix 3: Faroes and Greenland distant water fishery.....</i>	<i>87</i>
<i>Appendix 4: Homewater catches</i>	<i>87</i>
<i>Appendix 5: Posterior checking.....</i>	<i>88</i>
 Chapitre 3: Quantifier la synchronie dans la dynamique de population à l'échelle de l'assemblage sud européen : Une approche hiérarchique multi-échelle	92

1. <i>Résumé</i>	92
2. <i>Abstract</i>	94
3. <i>Introduction</i>	95
4. <i>Materials and Methods</i>	98
4.1. A multi-component life cycle model	98
4.2. A hierarchical model to analyze synchrony between regions	101
4.3. Model comparison	105
4.4. Chronological cluster	105
4.5. MCMC for Bayesian estimation	105
5. <i>Results</i>	106
5.1. Patterns in times series of abundance and key demographic parameters	106
5.2. Modelling the covariance among regions	111
6. <i>Discussion</i>	113
6.1. A multi-regional life cycle modelling approach	113
6.2. A hierarchical model to quantify the spatial coherence in the temporal variation of key demographic parameters	114
6.3. A response to large scale environmental factor during the marine phase	116
6.4. Perspectives for future research	118
7. <i>Acknowledgments</i>	119
8. <i>References</i>	120
9. <i>Supplementary Materials</i>	127
9.1. Distant water mixed stock fisheries	127
9.2. Homewater catches	131
9.3. Time (in month) between the successive fisheries and returns to homewater	141
9.4. Values for fixed parameters used for the freshwater phase	142
9.5. Prior for the parameters governing the hierarchical structures	143

Chapitre 4: Vers une meilleure assimilation des connaissances biologiques et écologiques disponibles :
effet de la prise en compte de la densité-dépendance dans la survie de la phase juvénile 146

1. <i>Résumé</i>	146
2. <i>Introduction</i>	147
3. <i>Matériels et Méthodes</i>	148
4. <i>Résultats</i>	152

Discussion générale et perspectives	156
<i>Synthèse des questions et de la démarche de recherche.....</i>	<i>156</i>
<i>Contributions méthodologiques</i>	<i>158</i>
Une modélisation intégrée du cycle de vie: plus d'écologie dans un modèle d'aide à la décision pour la gestion.....	158
Doit-on toujours adapter la complexité d'un modèle à la richesse des données disponibles ?	160
<i>Vers une meilleure compréhension de la phase marine</i>	<i>161</i>
<i>Limites et perspectives.....</i>	<i>164</i>
Limites	164
Perspectives	168
Améliorer la prise en compte des processus démographiques	169
Références	173
Annexes.....	191
<i>Code JAGS: Modèle M3.....</i>	<i>192</i>
<i>Code JAGS: Modèle M2.....</i>	<i>202</i>

Le Saumon atlantique (*Salmo salar*) compte parmi les migrateurs amphihalins les plus emblématiques. Ce poisson anadrome est présent à l'état sauvage dans tout l'Atlantique Nord, de l'ouest du Connecticut (USA) à la Baie d'Ungawa (Canada), et du nord de l'Espagne à la Norvège. Les caractéristiques particulières de son cycle de vie, notamment les stratégies de migrations entre les milieux marin et dulçaquicole, et les structures spatiales de métapopulation qui en résultent, en font un modèle écologique d'intérêt pour analyser l'effet des pressions anthropiques et environnementales à plusieurs échelles d'espace et de temps, comme la dégradation et la perte des habitats essentiels, la pêche et le changement climatique. Afin de comprendre le fort déclin des populations naturelles de saumon au cours du 20^{ème} siècle, cette espèce a fait l'objet d'une attention scientifique particulière.

Les recherches menées dans cette thèse s'inscrivent dans le cadre du projet de recherche européen FP7-ECOKNOWS et sont en lien avec les travaux du groupe de travail pour le saumon de l'Atlantique nord (ICES WGNAS). Elles poursuivent un double objectif : 1) améliorer les fondements méthodologiques du modèle d'évaluation utilisé par le groupe de travail du CIEM (WGNAS) construit à l'échelle des grands assemblages de populations pour l'aide à la décision pour la gestion de l'exploitation en mer; 2) s'appuyer sur une modélisation de la dynamique des populations à large échelle spatiale pour quantifier les variations des traits de vie de la phase marine du saumon, dans la perspective de tester l'hypothèse d'une empreinte des grands changements écosystémiques. Pour répondre à ce double objectif, nous nous sommes appuyés sur une approche de modélisation progressive.

Dans un premier temps, nous avons développé un modèle de cycle de vie pour traduire la dynamique de population moyenne résultante d'un assemblage de populations. La modélisation et l'inférence sont réalisées dans le cadre des modèles hiérarchiques Bayésiens qui offrent grande flexibilité pour assimiler des sources de données et d'informations variées dans les modèles de dynamique de population afin d'estimer les paramètres. L'application de ce modèle à l'Ecosse Est a permis de mettre en évidence un déclin des abondances en mer en lien avec une baisse de la survie lors des premiers mois de la phase marine. Les résultats montrent aussi que les taux de retour des poissons séjournant deux hivers en mer avant la maturation sexuelle ont décliné plus rapidement que ceux des poissons d'un hiver de mer.

Dans un second temps, l'approche a été élargie à l'ensemble des populations de saumon de l'assemblage de populations sud-européen, afin d'explorer la cohérence des variations des traits de vie à large échelle, et ainsi tester l'hypothèse d'une réponse commune des populations de saumon à des changements écosystémiques touchant la phase marine du cycle de vie. Le modèle propose une modélisation conjointe de la dynamique des huit régions constituant l'assemblage sud-européen. Les résultats de ce modèle multi-régional mettent en évidence une forte synchronie dans les variations des paramètres de mortalité des post-smolts et dans l'âge de maturation. Les résultats sont en accord avec l'hypothèse du rôle important des conditions trophiques et/ou environnementales lors de la phase marine dans les variations de la dynamique des populations.

Dans un troisième temps, nous avons proposé une méthode pour prendre en compte la variabilité inter-régionale de la survie œuf-smolt et sa composante densité-dépendante dans le modèle multi-échelle. Les résultats montrent que prendre en compte la densité dépendance dans la survie des juvéniles pendant la phase dulçaquicole du cycle de vie modifie fortement les estimations de la survie pendant la phase marine. Cela accentue la chute de la survie en mer au début des années 1990 et renforce la corrélation négative entre la survie des post-smolts pendant les premiers mois de leur phase marine et la probabilité de maturer dès la première année en mer.

Ces résultats qualitatifs et quantitatifs sur la structure de la variabilité démographique au cours du cycle de vie du saumon atlantique sont discutés au regard de l'influence de différents facteurs de forçage dans une hiérarchie d'échelles spatiales.

Introduction

Introduction

Contexte général

L'impact des activités humaines et du changement climatique sur les écosystèmes sont des préoccupations sociales et scientifiques grandissantes. Les pressions anthropiques sur le milieu naturel sont telles que l'Homme est aujourd'hui responsable, du fait de ses actions directes ou indirectes et de leurs synergies, de la 6^{ème} et plus grave crise d'extinction biologique identifiée dans l'histoire de notre planète (Vitousek *et al.*, 1997; Balmford *et al.*, 2003). Parmi les causes les plus anciennes de cette crise, on retrouve l'exploitation des ressources, les modifications des milieux naturels ainsi que les transmissions de maladies lors des flux migratoires humains. Des causes plus récentes telles que les invasions biologiques, la pollution et le changement climatique avec l'avènement de l'aire industrielle ont été identifiées.

Les milieux aquatiques marins et continentaux n'échappent pas au contexte général de dégradation des écosystèmes et des ressources qu'ils supportent. Les effets directs des pressions anthropiques (e.g. sur-pêche, dégradation des habitats) peuvent se combiner aux effets du changement climatique (Pauly *et al.*, 2005; Hsieh *et al.*, 2006; Brander, 2007; Pörtner et Peck, 2010) pour aboutir à des dégradations de l'état des populations animales aquatiques mais aussi de la biodiversité en général ainsi qu'à des changements de régimes dans le fonctionnement des écosystèmes (Hutchings, 2000; Christensen *et al.*, 2003; Worm *et al.*, 2006).

Face à ces modifications profondes, un consensus scientifique grandissant apparaît pour aborder l'impact des pressions anthropiques et du changement climatique sur les espèces dans une perspective écosystémique visant à prendre en compte la complexité engendrée par les interactions entre les multiples composantes des écosystèmes.

Dans le contexte des sciences halieutiques, qui s'intéressent à la dynamique des ressources renouvelables aquatiques, à leur exploitation et à leur gestion, l'Approche Ecosystémique des Pêches émerge comme un axe fortement structurant de la recherche depuis le début des années 2000 (Garcia et FAO, 2003; Pikitch *et al.*, 2004; Cury *et al.*, 2008; Jennings et Rice, 2011). Néanmoins, l'échelle d'organisation biologique de la population reste encore aujourd'hui un point d'entrée essentiel de cette approche écosystémique. L'étude du fonctionnement des populations sous l'influence de pressions anthropiques et environnementales est un enjeu majeur de la recherche en

écologie et offre des bases de connaissances nécessaires pour l'aide à la décision pour la gestion (Clark *et al.*, 2001; Ludwig *et al.*, 2001; Folke *et al.*, 2004). Les questions de recherche portant sur la réponse des populations soumises à de multiples facteurs de stress, en termes de démographie, de dynamique de population, et de réponse adaptative, sont prédominantes.

La recherche sur le fonctionnement des populations de poissons sous contraintes environnementales et anthropiques permet de nourrir les outils d'aide à la décision pour une gestion durable des populations. Malgré les ambitions (légitimes) pour une gestion écosystémique, l'unité de gestion des ressources marines reste encore la population (aussi appelée le stock). C'est à cette échelle que sont analysés les impacts de la pêche et que se concentrent bon nombre des études de dynamique de population. En particulier, cette échelle d'évaluation est privilégiée par le Conseil International Pour l'Exploration de la Mer (CIEM/ ICES en anglais) qui est la source principale des avis scientifiques en matière de gestion des ressources marines de l'Atlantique nord-est et des mers adjacentes. Cette organisation internationale, qui rassemble près de 1600 scientifiques, rend des avis d'aide à la gestion pour près de 135 stocks de poissons et crustacés. Ces avis s'appuient sur les points de références de gestion comme le rendement maximum durable, déduits de modèles de dynamique de population généralement structuré en classes d'âge ou de taille (Quinn et Deriso, 1999; Caswell, 2001).

Les modèles de cycle de vie : un cadre pour intégrer les forçages multi-échelles

Des processus démographiques agissant à différentes échelles

Une approche systémique du cycle de vie dans ses dimensions spatiales et temporelles est nécessaire pour intégrer les spécificités du cycle de vie des espèces et les multiples pressions environnementales et anthropiques qu'elles subissent à différents stades de leur cycle de vie.

La modélisation intégrée des cycles de vie permet d'analyser les réponses démographiques des populations à de multiples facteurs de pression environnementales et anthropiques (e.g. climat, pêche, habitat), agissant à différents stades du cycle de vie et dans une hiérarchie d'échelles d'espace et de temps (Blackwood *et al.*, 2011; Carson *et al.*, 2011; Maunder et Deriso, 2011; Stelzenmüller *et al.*, 2011; Petitgas *et al.*, 2013; Rochette *et al.*, 2013).

Le cycle de vie est la succession de stades de vie aux caractéristiques différentes (Jones et Harden, 1968) aboutissant au renouvellement de la population. Pour la majorité des poissons téléostéens, le cycle de vie se décompose en trois phases successives : les phases larvaire, juvénile et adulte.

Le stade larvaire, souvent la phase la plus courte, est une phase caractérisée par une faible motricité et une forte dépendance à l'habitat. Que la stratégie de reproduction soit plutôt de type « r » (par exemple les petits poissons pélagiques comme les sardines (*Sardina pilchardus*) ou les anchois (*Engraulis encrasicolus*) qui pondent de très nombreux petits œufs en pleine eau) ou « k » (par exemple les salmonidés migrateurs amphihalins qui pondent de gros œufs en eau douce, protégés dans les frayères), les stades œufs et larves correspondent à une phase critique (Cushing, 1995; Werner *et al.*, 1997) caractérisée par une mortalité très importante. Les taux d'individus survivants à la phase larvaire sont généralement de quelques pourcents jusqu'à la métamorphose, aussi bien pour les petits poissons pélagiques que pour des grandes espèces benthiques et démersales (Dahlberg, 1979; Pepin, 1991) ou dulçaquicoles (Pulkkinen et Mantyniemi, 2013).

Suite à la métamorphose, les larves rentrent dans la phase dite juvénile. A ce stade, les jeunes individus sont relativement semblables aux adultes mais ne sont pas sexuellement matures. Cette phase peut durer de quelques mois à plusieurs années selon l'espèce. Cette période est associée à de forts taux de mortalité, souvent régulés par la densité d'individus en lien avec l'habitat (e.g. la taille et les caractéristiques biotiques et abiotiques) et la disponibilité en proies. Du fait de leur faible motricité, la distribution spatiale et la survie des larves et des juvéniles dépend fortement de la disponibilité locale en habitat préférentiel et en proies. Cependant, elles peuvent être aussi régulées par des facteurs environnementaux macroscopiques comme les enveloppes bio-climatiques (Pearson et Dawson, 2003; Lassalle et Rochard, 2009; Cheung *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2012) ou la circulation océanique (Cheung *et al.*, 2010, 2011). Pour une grande partie des poissons marins (Gallego *et al.*, 2007; Miller, 2007; Hinrichsen *et al.*, 2011), la dispersion par transport passif des jeunes stades (œufs et larves) des zones de pontes pélagiques vers les zones de nourriceries est contrôlée par la circulation océanique. C'est aussi le cas de l'anguille européenne pour laquelle la circulation océanique entre la Mer des Sargasses, où a lieu la reproduction, et les côtes, contrôlerait en grande partie le recrutement des civelles sur les côtes européennes et d'Afrique du nord (Bonhommeau *et al.*, 2008).

Enfin, la phase adulte est souvent la phase la plus longue chez les poissons. Elle peut durer de quelques années (e.g. pour les petits pélagiques) à plusieurs décennies. La mortalité au cours de cette phase est souvent la moins importante car les individus y ont moins de prédateurs et sont plus

à même de se déplacer pour trouver des proies, limitant ainsi leur dépendance à des zones d'habitats préférentielles. Les espèces sémelpares, comme le saumon atlantique et pacifique, font cependant exception à la règle puisque par définition, celles-ci subissent un taux de mortalité extrême après avoir atteint l'âge adulte.

Les cycles de vie des poissons sont donc caractérisés par une séquence d'utilisations d'habitats par différents stades de vie connectées par des phases de migrations passives ou actives. Certaines espèces de poissons vont jusqu'à effectuer des déplacements de l'ordre du millier de kilomètres pour accéder à leurs habitats préférentiels en fonction de leur stade de vie. Ces cycles de vie sont donc marqués par différents facteurs de pression qui agissent sur les processus démographiques associés à différents stades de développement, à différents habitats et à différentes échelles d'espace.

Synchronie spatiale de la dynamique de population

L'analyse de la synchronie entre différentes populations (ou entre différentes sous-populations d'une même méta-population) a fait l'objet d'une grande attention. Elle constitue une voie d'analyse privilégiée pour la compréhension et la quantification de l'influence relative des différents facteurs de pression agissant au cours du cycle de vie.

La synchronie spatiale fait référence à des fluctuations temporelles concomitantes de l'abondance ou de caractéristiques de populations géographiquement disjointes. La synchronie peut être attribuée à trois mécanismes essentiels : la dispersion, la prédation et l'influence de l'environnement (effet Moran) (Ranta *et al.*, 1997; Bjornstad *et al.*, 1999b; Koenig, 1999; Liebhold *et al.*, 2004).

Le rôle de la dispersion dans la synchronisation de population a été abondamment étudié (Holmes *et al.*, 1994; Kendall *et al.*, 2000; Kaitala *et al.*, 2001). Ces études montrent que deux populations dont les dynamiques sont gouvernées par un même processus dépendant de la densité peuvent exprimer une synchronie même si elles n'échangent qu'un faible nombre d'individus à chaque génération. La dispersion peut synchroniser des populations dont les processus de régulation diffèrent légèrement. Cependant, l'effet de la dispersion sur la synchronisation diminue si les caractéristiques de régulation densité-dépendantes sont très différentes (dans le cas de cycles de périodicités différentes par exemple) (Ranta *et al.*, 1998).

Des populations spatialement disjointes peuvent aussi voir leurs dynamiques synchronisées par des interactions trophiques avec des populations spatialement synchrones ou plus mobiles. Les relations prédateur-proie entraînent des phénomènes de synchronie différée interspécifique entre la

population du prédateur et celle de la proie (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Ainsi deux populations de proies d'un même prédateur peuvent être synchronisées (de Roos *et al.*, 1998; Jones *et al.*, 2003). On retrouve le même type de processus dans le cas de populations qui partagent une même ressource trophique qui varie au cours du temps (Koenig, 2001; Jones *et al.*, 2003).

Enfin, l'effet Moran fait référence à l'action de conditions environnementales spatialement corrélées conduisant à un effet semblable sur les populations, et *in fine*, à une synchronie des dynamiques des populations (Ranta *et al.*, 1997; Hudson et Cattadori, 1999). Le niveau de synchronie entre populations tend à diminuer avec la distance géographique séparant les populations. Si l'effet Moran est réservé à la synchronisation due à des facteurs environnementaux abiotiques (e.g. climatiques), les fluctuations de l'abondance et/ou de la disponibilité en ressources trophiques peuvent également synchroniser plusieurs populations de prédateurs.

Ainsi, l'analyse des parts relatives de variabilité synchrone et asynchrone entre différentes populations peut permettre de quantifier l'influence de facteurs externes (qu'ils soient d'origine environnementale, abiotique ou biotique) agissant à plusieurs échelles d'espace au cours du cycle de vie. Par exemple, Fromentin *et al.* (2000) suggèrent que la dynamique de population de la morue (*Gadus Morua*) en mer de Skagerrak (Norvège) est structurée spatialement par des changements à court terme dus à des phénomènes locaux et des modifications de la dynamique à long terme structurées à plus large échelle spatiale. Ainsi, cette étude permet-elle d'identifier à quels stades de vie interviennent les forçages externes et à quelles échelles ces forçages s'expriment. De même Sharma *et al.* (2013) ont mis en évidence une covariation entre la survie marine de plusieurs populations de saumon Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) dans l'océan Pacifique en réponse à un forçage environnemental sur une échelle spatiale de 350-400 kilomètres.

Quelle échelle spatiale pour la gestion ? Un compromis entre considérations écologiques et administratives

Les échelles spatiales associées à la gestion des populations de poissons sont généralement des compromis entre un idéal écologique et des impératifs politiques et socio-économiques. Au plan du fonctionnement écologique, l'unité de gestion idéale correspond à une population isolée et homogène définie (Gascuel *et al.*, 2008). Dans la pratique, l'unité de gestion, aussi appelée stock, est hétérogène et en interaction avec les stocks qui lui sont géographiquement proches. Il peut comporter des sous-ensembles à la dynamique spécifique, eux-mêmes en interaction plus ou moins forte. De manière plus pragmatique, un stock est caractérisé par des relations internes fortes

relativement aux interactions externes. L'identification d'un stock doit donc s'appuyer sur de solides connaissances de la biologie et de l'écologie de l'espèce considérée, et notamment concernant sa répartition et ses éventuelles migrations.

S'agissant des limites de stock, le choix peut s'avérer délicat en cas de connaissances lacunaires sur l'espèce étudiée. En Europe par exemple, les limites des stocks halieutiques correspondent au découpage des divisions et sous-divisions maritimes adoptées par le CIEM/ICES (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) et correspondent à une vision de la structuration spatiale de larges écosystèmes marins plus ou moins en accord avec la réalité écologique. Par exemple, Ulrich (2013) a mis en évidence que plusieurs populations de plie (*Pleuronectes platessa*) à la dynamique différente co-existaient au sein de l'unité de stock Kattegat et Skagerrak en Mer du Nord.

Comme le soulignaient déjà Laurec et Le Guen (1981) « *le caractère pragmatique de la définition du stock comme unité de gestion doit rester présent à l'esprit pour aborder le classique dilemme : doit-on commencer par considérer comme stock-unité un vaste ensemble, au besoin subdivisé ultérieurement, ou lancer avant toute évaluation une étude pour identifier toutes les sous-populations possibles ? Pour quiconque à quelque pratique de la gestion des stocks, la réponse s'impose : la seule concevable est la première* ».

Ainsi, les modèles de dynamique de population sur lesquels s'appuient l'aide à la décision pour la gestion des populations halieutiques sont rarement construits à l'échelle des populations définie au sens écologique du terme, mais concernent plus souvent des assemblages de populations (ou méta-populations au sens large) aux caractéristiques biologiques plus ou moins hétérogènes et à la dynamique plus ou moins synchrone. Les modèles utilisés pour la gestion ne sont pas pour autant dépourvus d'intérêt pour la compréhension de la dynamique des populations, même s'ils visent à produire des éléments d'aide à la décision à des échelles pertinentes pour la gestion. Cependant, de récents travaux ont montré qu'ignorer la structure spatiales des populations peut conduire à des diagnostics et à des décisions de gestion erronées (Ying *et al.*, 2011; Ulrich *et al.*, 2013).

Un cadre méthodologique pour modéliser les cycles de vie : la modélisation hiérarchique Bayésienne

Difficultés méthodologiques de la modélisation des cycles de vie

La modélisation intégrée de cycle de vie sur de larges échelles d'espace et de temps représente un défi méthodologique. En effet, la dynamique de population est affectée par de multiples sources de stochasticité environnementale et démographique s'exprimant à des échelles spatiales et temporelles variées. Les données d'observations sont elles-mêmes empreintes d'incertitudes (erreurs aléatoires d'échantillonnage, de mesure). De manière générale, il existe un compromis entre la quantité et la qualité des données et l'échelle spatiale (mais aussi temporelle) de la modélisation.

Travailler sur des modèles de cycle de vie à des échelles d'espace et de temps étendues nécessite de mobiliser des sources d'information multiples et hétérogènes et de mettre en œuvre des méthodes permettant d'extraire un signal intégré à partir de ces sources d'information variées (Rivot, 2013). En effet, les données disponibles ne sont pas toujours issues de protocoles d'observation rigoureusement planifiés (e.g. plans d'expérience optimisés) et sont rarement homogènes dans l'espace et dans le temps. Ces données peuvent souffrir de divers biais ou erreurs de mesure et d'échantillonnage, dus à des problèmes de détection, de capturabilité et de sélectivité. Les erreurs d'échantillonnage peuvent être significatives dues aux taux d'échantillonnage ou des couvertures spatio-temporelles trop faibles au regard des échelles des phénomènes étudiés. Les observations sont limitées dans l'espace et dans le temps et les données manquantes sont fréquentes. Les protocoles d'observation peuvent être hétérogènes dans l'espace (protocoles différents selon les sites visités par une même population) et dans le temps (changement de protocole au cours de la série). Enfin, la quantité et la qualité des données disponibles sont également hétérogènes en fonction des stades du cycle de vie.

Les données disponibles sont aussi restreintes par l'échelle des processus. Par exemple, concernant les mécanismes à l'échelle individuelle (e.g. choix de vie, croissance, dispersion), les données détaillées sont souvent disponibles par observation ou expérimentation sur de petites échelles d'espace et de temps. C'est le cas par exemple des expériences de marquage-recapture qui ne concernent que quelques individus. A l'inverse, lorsqu'on se place à plus large échelle, les données sont le plus souvent limitées à des proxys ou à des variables plus simples à mesurer (e.g. taille, poids, abondance).

Enfin, pour certains stades ou transitions du cycle de vie, en l'absence de données disponibles concernant le cas d'étude, il peut être utile ou nécessaire de transférer de l'information issue d'autres analyses ou d'expertises de différentes formes. C'est par exemple le cas des paramètres de mortalité et de dispersion pendant la phase larvaire des poissons marins, pour lesquels aucune observation empirique n'est disponible et pour qui une information *a priori* peut être proposée en mobilisant des modèles de circulation océanique (Rochette *et al.*, 2012).

Intérêts de la modélisation hiérarchique Bayésienne

Les Modèles Hiérarchiques permettent de lever certains verrous méthodologiques récurrents de la modélisation quantitative (Buckland *et al.*, 2004; Clark, 2005; Cressie *et al.*, 2009; Parent et Rivot, 2012; Rivot, 2013). Leur intérêt essentiel réside dans leur principe qui consiste à distinguer explicitement les processus écologiques d'intérêt des processus d'observation, permettant ainsi de séparer les sources de variabilité et d'incertitude associées. L'explicitation des modèles d'observation facilite l'intégration de sources de données multiples, variées et associées à différents niveaux et différentes échelles dans le modèle (Rivot *et al.*, 2004; Dortel *et al.*, 2013). La flexibilité de cette approche permet également de représenter de multiples éléments de complexité dans les processus écologiques comme les emboîtements d'échelles (e.g. populations/ensembles de populations ; court terme/long terme), les relations induites par les dimensions dynamiques et/ou spatiales ainsi que les différentes sources de variabilité et de stochasticité associées.

Enfin lorsqu'ils sont considérés dans un cadre d'inférence statistique Bayésienne, les Modèles Hiérarchiques Bayésiens (MHB) offrent une cohérence méthodologique pour propager les sources d'incertitudes issues de la phase d'inférence statistique vers les diagnostics et les prédictions servant de base pour l'aide à la décision pour la gestion (Ludwig *et al.*, 1993; Dorazio et Johnson, 2003; Harwood et Stokes, 2003).

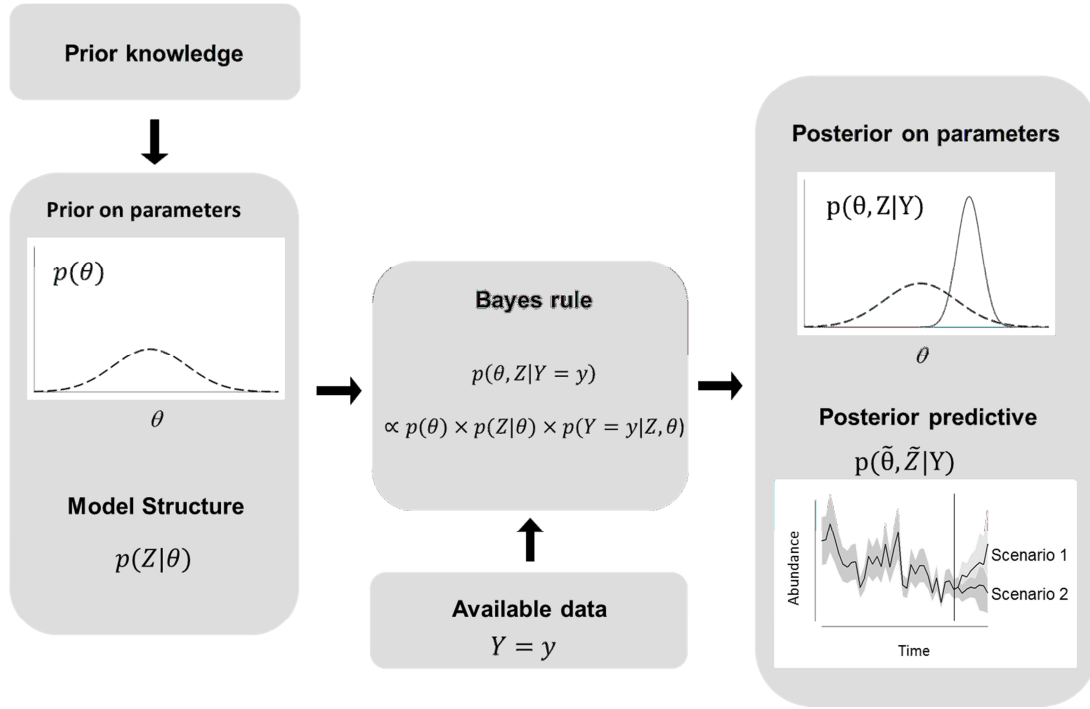


Figure 1. Représentation schématique de l'inférence Bayésienne dans le cas d'un modèle hiérarchique.

En reprenant les notations de Parent et Rivot (2012), dans le cadre des MHB, les paramètres θ (e.g. les grandeurs qui gouvernent la dynamique comme la survie, la fécondité etc...) et les états latents du système notés Z (e.g. les abondances d'un modèle de dynamique de population) sont considérés comme des variables aléatoires définies par une distribution *a priori* $p(\theta, Z)$ qui représente l'état des connaissances avant l'assimilation des données. La combinaison du modèle d'observation des grandeurs observables Y , $p(Y|Z, \theta)$, et des distributions *a priori* $p(\theta, Z)$ correspond au modèle de probabilité joint $p(\theta, Z, Y)$, récapitulant notre connaissance *a priori* du système modélisé (eq. 1).

$$p(\theta, Z, Y) = p(\theta) \times p(Z|\theta) \times p(Y|Z, \theta) \quad (1)$$

L'assimilation de l'ensemble des données $Y = y$ modifie l'état de connaissance du système et se traduit par la mise à jour de la distribution *a priori* $p(\theta, Z)$ des variables aléatoires pour obtenir la distribution *a posteriori* $p(\theta, Z|Y)$ (Figure 1). Elle s'obtient par la formule de Bayes en combinant la distribution *a priori* $p(\theta, Z)$ avec la vraisemblance $p(Y = y|Z, \theta)$ définie à partir du modèle probabiliste d'observation (eq. 2).

$$p(\theta, Z|Y = y) = \frac{p(Z, \theta) \times p(Y = y|Z, \theta)}{p(Y = y)} \quad (2)$$

y étant connu, la probabilité $p(Y = y)$ est une constante par rapport aux paramètres et états latents, on peut écrire la relation suivante :

$$p(\theta, Z|Y = y) \propto p(\theta) \times p(Z|\theta) \times p(Y = y|Z, \theta) \quad (3)$$

Dans la pratique, il est parfois très compliqué d'obtenir analytiquement la loi *a posteriori* (Brooks, 2003; Gelman *et al.*, 2004). Les méthodes numériques d'échantillonnage à base de méthodes de Monte Carlo sont une alternative pour estimer les distributions *a posteriori*. Les méthodes de Monte Carlo par Chaînes de Markov (MCMC) (Robert, 1996; Gelman *et al.*, 2004) sont les plus utilisées. C'est d'ailleurs en grande partie grâce à l'essor de ces nouvelles méthodes et aux avancées technologiques que les MHB se sont largement développés dans le domaine de l'écologie statistique au cours des vingt dernières années (Clark, 2005; Cressie *et al.*, 2009; Kéry, 2010; Kéry et Schaub, 2011; Parent et Rivot, 2012).

Il existe aujourd'hui des logiciels en libre accès comme Winbugs, OpenBugs (Lunn *et al.*, 2000, 2009) ou Jags (Plummer, 2003) qui permettent de mettre en œuvre des méthodes d'échantillonnage de type MCMC pour estimer les distributions *a posteriori* de modèle hiérarchique de grande dimension. Ces logiciels de spécification de modèle (langage déclaratif) ont participé à la démocratisation de l'approche Bayésienne. Ces outils ont cependant plusieurs limites. La principale d'entre elles est liée au temps de convergence (i.e. le temps de calcul) de l'échantillonnage vers la distribution cible d'intérêt (i.e. le posterior joint de toutes les grandeurs inconnues à estimer). Ce problème est souvent lié aux algorithmes utilisés (e.g. l'échantillonneur de Gibbs) qui peuvent se révéler inefficaces pour certains types de modèles. Bien que relativement accessibles, ces outils peuvent donc se révéler complexes à maîtriser pour les néophytes.

Le saumon atlantique : un poisson migrateur à la phase marine mal connue

Les populations de poissons migrateurs amphihalins (e.g. *Salmo* spp., *Anguilla* spp. ...) concentrent de nombreuses recherches. Les caractéristiques particulières de leur cycle de vie, notamment les stratégies de migrations entre les milieux marin et dulçaquicole, et les structures spatiales de métapopulation qui en résultent, en font des modèles écologiques d'intérêt pour analyser l'effet des pressions anthropiques et environnementales à plusieurs échelles d'espace et de

temps, comme la dégradation et la perte des habitats essentiels, la sur-pêche et le changement climatique.

Le Saumon atlantique (*Salmo salar*; saumon dans la suite) compte parmi les migrateurs amphihalins les plus emblématiques (Mills, 1989; Shearer, 1992). Ce poisson anadrome (ou potamotoque, i.e. la reproduction a lieu en eau douce) est présent à l'état sauvage dans tout l'Atlantique Nord, de l'ouest du Connecticut (USA) à la Baie d'Ungawa (Canada), et du nord de l'Espagne à la Norvège (Shearer, 1992, Figure 2). A l'échelle de l'aire de répartition, on distingue aujourd'hui quatre grands assemblages de populations (ou complexes de populations) sur la base de critères génétiques et biogéographiques (King *et al.*, 2001): les assemblages atlantique américain (USA et Canada), atlantique sud européen, atlantique nord européen (King *et al.*, 2001; ICES, 2013a) et Baltique (ICES, 2014a).

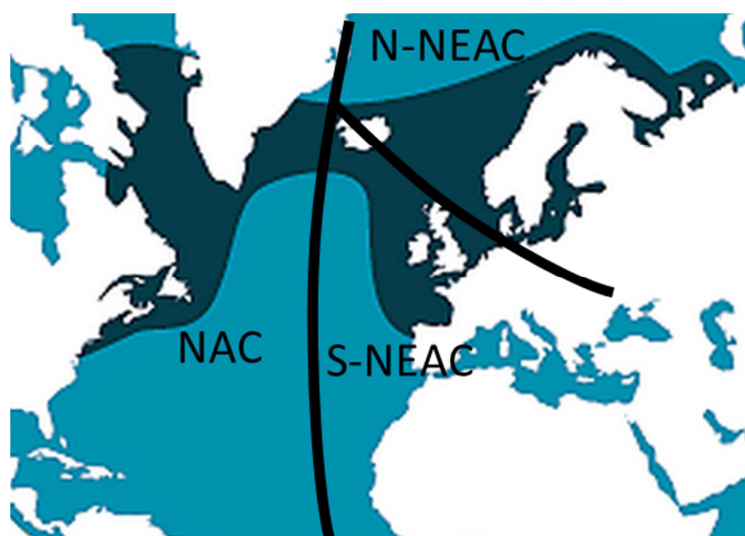


Figure 2. Aire de distribution du saumon atlantique et organisation des différentes commissions de la NASCO : la Commission Nord Américaine (NAC), la Commission Nord-Est Atlantique du Nord (N-NEAC) et la Commission Nord-Est Atlantique du Sud (S-NEAC). Dans cette thèse l'assemblage de populations correspondant à la commission NAC est appelée l'assemblage nord-américain et ceux associés aux commissions N-NEAC et S-NEAC sont respectivement appelés assemblages nord-européen et sud européen (Source : <http://www.migrateurs-loire.fr/?108-carte-d-identite-du-saumon>)

Les populations naturelles de saumons, comme la plupart des autres poissons migrateurs amphihalins, ont fortement décliné au cours du 20^{ème} siècle à l'échelle des quatre grands assemblages (Figure 3). Le déclin s'est accompagné de modifications profondes de la structure démographique allant dans le sens d'une diminution de la variabilité des stratégies de vie et d'un

raccourcissement de la durée moyenne du cycle de vie (Parrish *et al.*, 1998; Aprahamian *et al.*, 2008; Jonsson et Jonsson, 2009; Limburg et Waldman, 2009; ICES, 2013a). Ces changements constatés à l'échelle de l'aire de répartition sont suivis et étudiés au plan international (e.g. le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM/ICES ; www.ices.dk/), ou l'Organisation pour la Conservation du Saumon Atlantique Nord (OCSAN/NASCO ; <http://www.nasco.int/>) et national (diverses agences comme l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) en France, l'Environment Agency au Royaume-Uni ou encore le Département des Pêches et des Océans (DFO) au Canada) par de nombreuses organisations scientifiques ou en charge de la gestion des stocks de saumons. Ils posent notamment la question de la réponse des populations à l'influence de facteurs agissant à une échelle globale et de l'influence relative de la pêche par rapport à d'autres facteurs, notamment environnementaux.

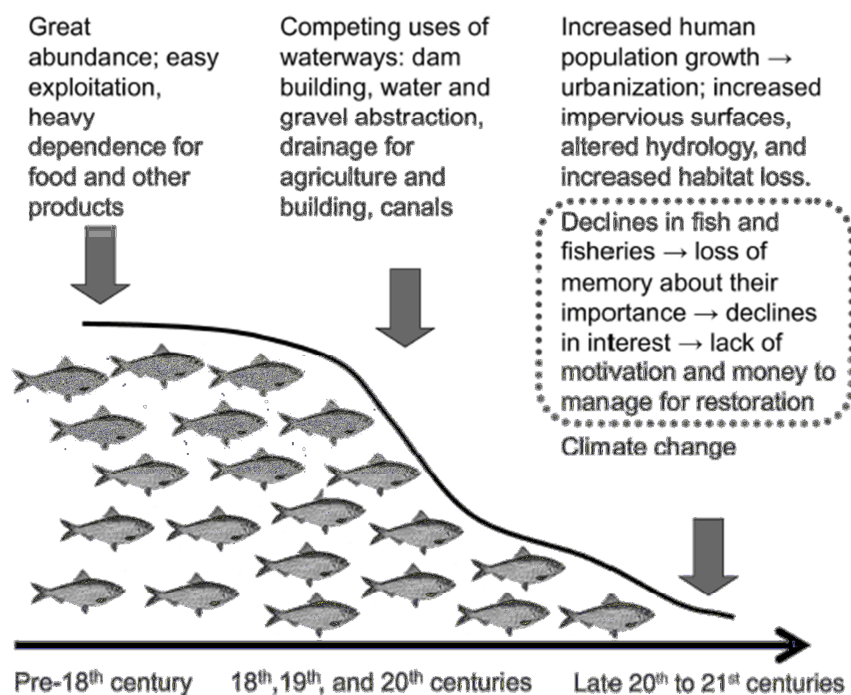


Figure 3. Schéma de l'évolution des abondances de poissons migrateurs amphihalins et des facteurs qui ont conduit à la baisse des abondances de poissons diadromes en Atlantique Nord. (Source : Limburg et Waldman (2009)).

Variabilité des histoires de vie

Le saumon partage son cycle de vie entre une phase en eau douce et une phase marine (Figure 4). La reproduction a lieu en eau douce à la fin de l'automne et en hiver. La femelle creuse une frayère en zone de radier. Elle y dépose ses ovules qui sont alors fécondés par les mâles avant qu'elle ne recouvre le nid. L'incubation des œufs dure une centaine de jours. Les juvéniles (stade appelé tacon ou *parr* en anglais) grandissent dans les cours d'eau pendant une ou plusieurs années avant de se transformer en saumoneau (ou smolt) et de rejoindre la mer (Shearer, 1992; Aas *et al.*, 2011). Les premiers mois de la phase marine des post-smolts sont critiques car ils concentrent l'essentiel de la mortalité naturelle de la phase marine (Friedland, 1998; Friedland *et al.*, 2003). Après un séjour en mer d'une ou plusieurs années, marqué par de longues migrations jusqu'aux îles Féroé ou au large du Groenland (Figure 5, Dadswell *et al.*, 2010), les adultes reviennent se reproduire dans la rivière qui les a vu naître (*homing*). Cela a pour conséquence une forte structuration spatiale des populations. On estime à plus de 2000 le nombre de rivières à saumon sur l'aire de répartition (Crozier *et al.*, 2003). En théorie, à chacun de ces cours d'eau côtier peut-être associé au moins une population.

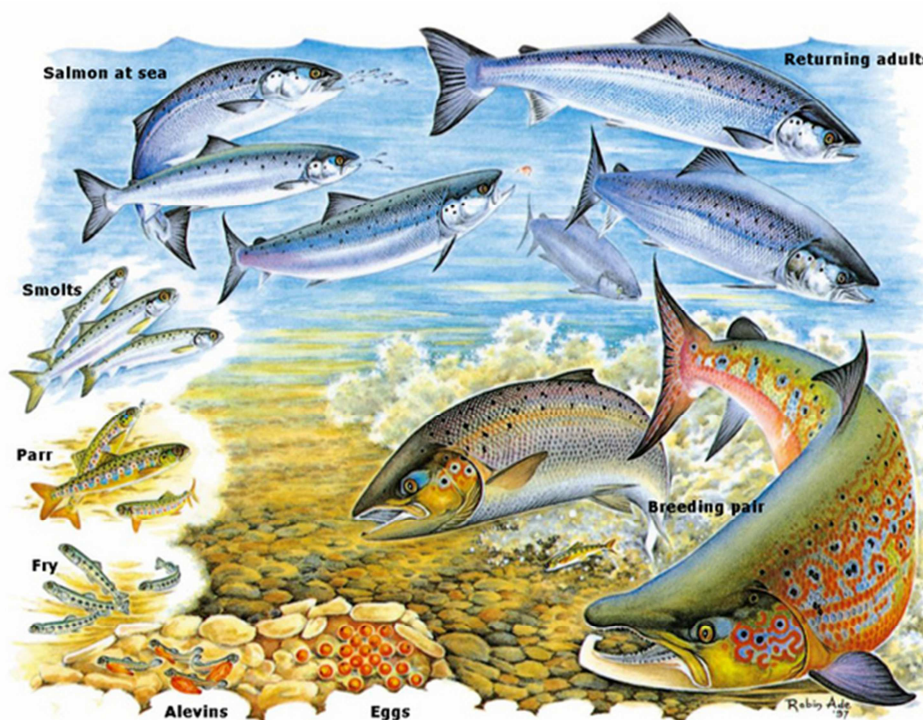


Figure 4. Cycle de vie du saumon atlantique. (Source : Atlantic Salmon Trust and Robin Ade)

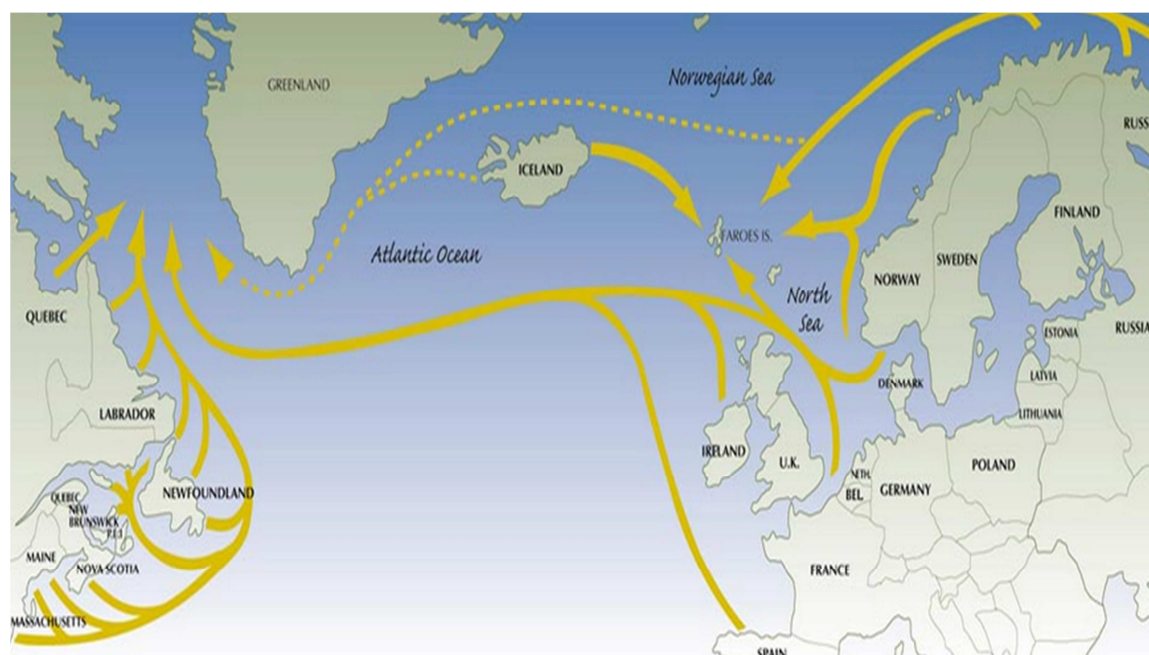


Figure 5. Routes de migration et zones d'engraissement des populations de saumon atlantique à l'échelle de son aire de répartition (excepté Baltique). (Source : Atlantic Salmon Federation <http://www.asf.ca/>)

Sources de forçages multiples au cours du cycle de vie

Le cycle de vie du Saumon atlantique subit des forçages environnementaux multiples (Figure 6). Ces forçages sont de sources environnementales naturelles ou anthropiques et agissent à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Du fait des migrations amphibiotiques (e.g. dévalaison et montaison) et thalassiques de grande ampleur vers des zones de nourriceries marines, le niveau de structuration des populations varie au cours du cycle de vie, entre des phases où les populations sont séparées spatialement (e.g. phase juvénile et de reproduction en eau douce), et des phases où plusieurs populations sont rassemblées (e.g. phase marine). L'empreinte d'un facteur de forçage, et en particulier son rôle dans la synchronisation de la dynamique des populations, peut donc varier en fonction des stades de vie concernés et de son amplitude spatiale.

Les facteurs de pression agissant pendant les stades où les populations sont isolées spatialement (e.g. phase dulçaquicole) peuvent avoir une influence spécifique à chaque population. C'est le cas de la dégradation des milieux aquatiques continentaux (fragmentation, qualité du substrat et de l'eau dans les lieux de fraie et de croissance des juvéniles) (Gibson, 1993; Jonsson *et al.*, 1998). Mais c'est aussi le cas des conditions environnementales dans les zones côtières pendant les quelques semaines

qui suivent la migration des smolts vers l'océan ; phase du cycle de vie connue comme étant particulièrement sensible (Friedland, 2003). A l'inverse, pendant les grandes migrations océaniques, de nombreuses populations sont susceptibles d'être impactées de façon synchrone par les facteurs agissant à des échelles spatiales globales. Par exemple, les modifications des conditions environnementales marines (e.g. température, disponibilité trophique), liées notamment au changement climatique, influent sur la survie marine et la maturation sexuelle (Friedland, 1998; Beaugrand et Reid, 2003; Friedland *et al.*, 2003; Jonsson et Jonsson, 2004a, 2009).

Enfin, le saumon est aussi l'objet de pêcheries commerciales et récréatives. A l'échelle des bassins versants, les populations supportent des prélèvements lors des migrations de reproduction (Potter, 2001; Prévost et Chaput, 2001). Suite à des mesures de gestion très contraignantes qui ont conduit à la fermeture de plusieurs pêcheries, le nombre d'individus pêchés est en réduction depuis les 30 dernières années (Figure 7, Cf. Chapitre 1). En particulier, les pêcheries commerciales de saumons en mer au niveau des îles Féroé et au large du Groenland sont pratiquement fermées depuis les années 1990 (Crozier *et al.*, 2003; Potter *et al.*, 2004). Elles portent sur un large ensemble de populations mélangées et impactent simultanément les trois assemblages de populations de l'océan Atlantique.

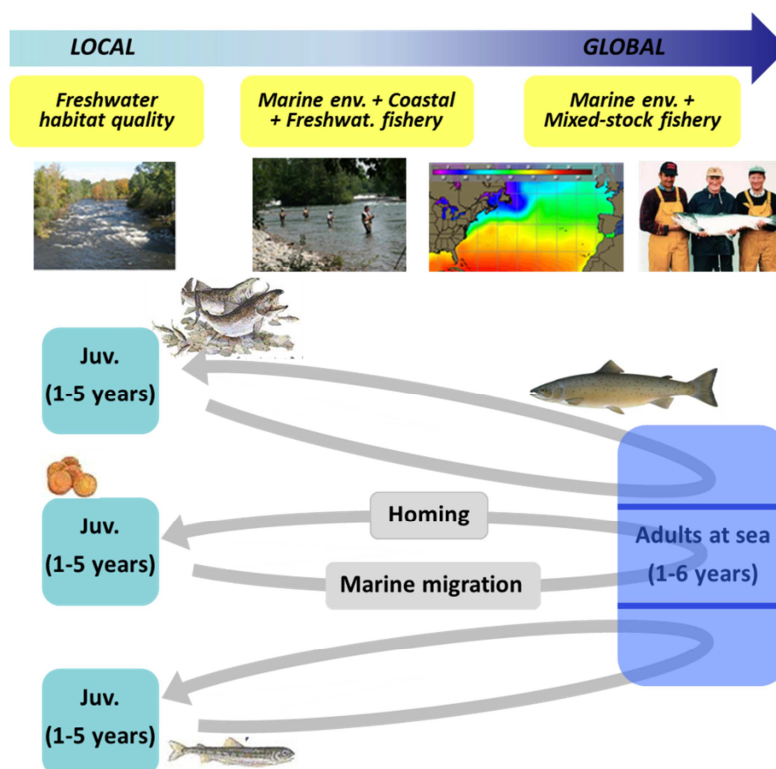


Figure 6. Cycle de vie du saumon atlantique et influence des différents facteurs de pression à différentes échelles.

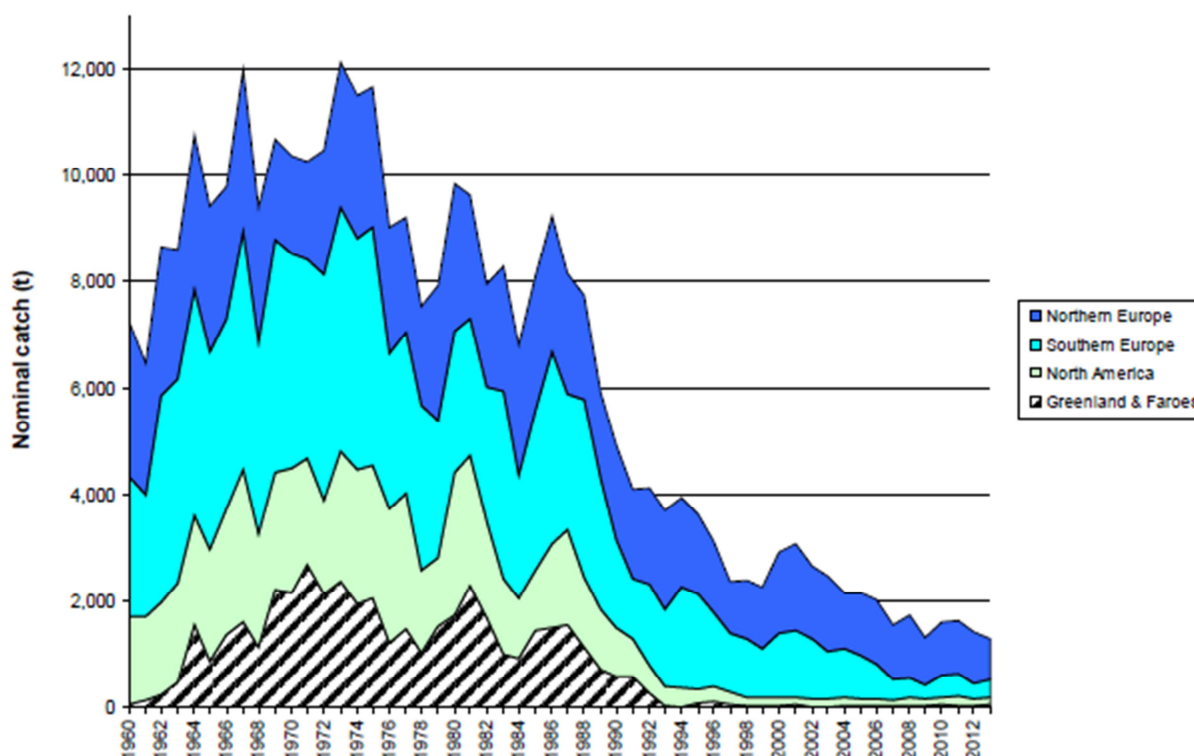


Figure 7. Captures déclarées de saumon atlantique. (source : ICES, 2014)

L'échelle géographique des changements observés suggère une influence majeure de facteurs de forçage pendant la phase marine

Le déclin à large échelle de l'abondance des populations de saumons, observé pendant les 40 dernières années, suggère que les modifications de l'environnement marin (e.g. courants et SST), possiblement sous l'effet du changement climatique, affectent la survie du saumon en mer sur de larges échelles d'espace et de temps.

Friedland *et al.* (2003) ont mis en évidence des corrélations entre la surface d'habitat potentiel des post-smolts en mer et les captures de saumons dans ces zones. Plus récemment, des études ont confirmé 1) une synchronie dans l'évolution des populations à large échelle et 2) une corrélation entre ces variations synchrones et l'environnement (Friedland *et al.*, 2013; Mills *et al.*, 2013). Ces études mettent particulièrement en avant le rôle important de la température de surface des océans par des indicateurs comme l'oscillation Atlantique multi-décennale (AMO). Parallèlement, de nombreuses études ont été menées sur la phase eau douce du saumon, cependant à notre

connaissance, il y a peu d'évidence en faveur d'une réponse directe commune à l'échelle globale à un changement des conditions lors de la phase dulçaquicole (Griffiths *et al.*, 2014).

Dans la suite, nous nous intéresserons plus particulièrement à la phase marine et au bilan des connaissances concernant l'influence des facteurs de forçage pendant cette phase du cycle.

Phase marine

La phase marine est une phase essentielle du cycle de vie du saumon atlantique. En préparation de cette phase, le juvénile subit des transformations physiologiques (osmorégulation) et morphologiques (couleur, forme) lui conférant une adaptation à l'environnement marin (i.e. la smoltification). En mer, les jeunes saumons entreprennent des migrations à larges échelles afin de se rendre sur les zones de grossissement dans les alentours des îles Féroé et du Groenland, avant de retourner se reproduire dans leur rivière natale. Les migrations en mer sont encore peu connues et semblent régies par des mécanismes complexes (Aas *et al.*, 2011). Parmi les saumons issus des rivières européennes et qui ne murent pas dès le premier hiver passé en mer, une large proportion migrent vers les zones de grossissement de l'ouest du Groenland au cours de leur deuxième été en mer. Ils y partagent les mêmes eaux que les individus des populations américaines. Les individus qui restent plus d'un an en mer n'ont pas la même phénologie de retour que les individus plus jeunes. Ils entament leur migration plus tôt et entrent dans les rivières dès le printemps soit près de six mois avant de se reproduire. On peut distinguer deux paramètres d'importance dans la phase marine, la mortalité naturelle des jeunes individus lors de leurs premiers mois en mer, d'une part, et l'âge de maturité, d'autre part, lequel déterminera à la fois les migrations, leurs phénologies et la fécondité des individus.

Longtemps, les principales sources de connaissances sur la phase marine ont été issues des données des pêcheries commerciales marines complétées par des échantillonnages scientifiques (e.g. analyse d'écailles de poissons capturés), mais aussi de la recapture au stade adulte (pendant les migrations de reproduction) de poissons marqués au stade smolts par des marquages passifs. Encore aujourd'hui, la phase marine et les paramètres qui la gouvernent restent peu connus car il est difficile d'obtenir des informations sur les jeunes individus une fois qu'ils sont en mer. La faible taille des post-smolts et leur forte mortalité les rendent peu adaptés à des études utilisant des marques archives. Récemment, des projets, notamment SALSEA-Merge, visant à produire de nouvelles sources de connaissances sur la phase marine ont été lancés. A partir de campagnes scientifiques d'échantillonnage des post-smolts en mer (Sheehan *et al.*, 2011 ; Sheehan *et al.*, 2012), ces projets

ont notamment permis de confirmer les voies de migration des post-smolts par des actions de marquages actifs et semi-passifs (Figure 4, ICES, 2013a), et d'affiner la structure génétique des populations sur les grandes zones de nourricerie (données SALSEA-Merge, non encore publiées).

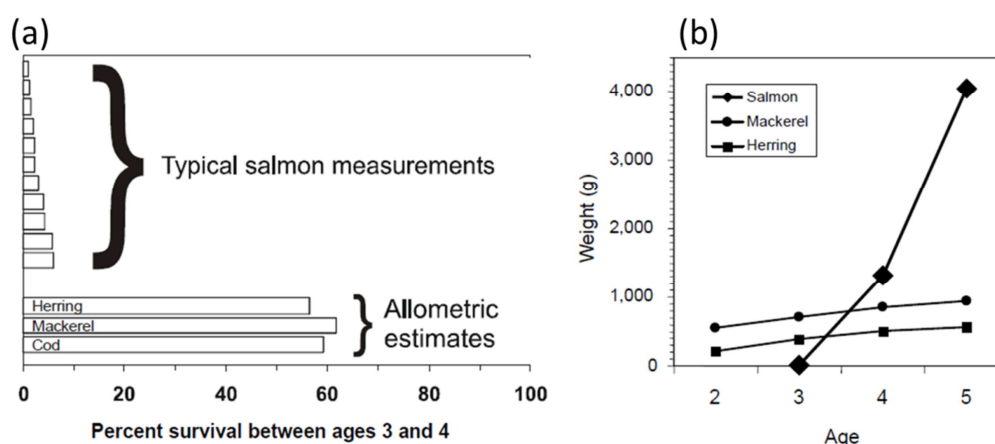


Figure 8. (a) Proportions de survie annuelle du saumon atlantique en mer basées sur des taux de retour d'individus d'un hiver de mer et la survies annuelles estimées à partir du modèle allométrique de Lorenzen (1996) ; (b) la croissance de de trois espèces de poissons pélagiques de l'Atlantique nord. (Source: Cairns, 2002)

Mortalité naturelle et facteurs de variations

Comme pour de très nombreuses espèces de poisson, la mortalité naturelle des individus en mer est difficile à estimer. En comparaison avec d'autres espèces marines pélagiques, la phase marine du saumon atlantique est caractérisée par un taux de croissance très élevé et par une survie faible (Figure 8; Cairns, 2002).

De nombreuses études ayant pour but d'appréhender la mortalité et ses facteurs de forçage se sont focalisées sur l'étude des tendances temporelles dans les taux de retours et dans les captures comme proxys respectifs de la mortalité naturelle et de l'abondance (Beaugrand and Reid, 2003; Crozier *et al.*, 2003; Peyronnet *et al.*, 2008; Williams *et al.*, 2014). Ces approches ont mis en évidence des corrélations entre la baisse des taux de retours et des captures d'une part, et des covariables environnementales (e.g. indice d'Oscillation Nord Atlantique (NAO) et SST) et des modifications de la communauté planctonique qui pourraient impacter les ressources trophiques (notamment les petits pélagiques) du saumon atlantique d'autre part. En s'appuyant cette fois sur des estimations de la survie marine issue de modèles d'évaluation de stocks, d'autres études ont permis de renforcer

l'hypothèse de l'influence de facteurs de forçage environnementaux sur la survie marine des saumons dans l'Atlantique Nord (Friedland *et al.*, 2013; Mills *et al.*, 2013) et dans la Baltique (Mäntyniemi *et al.*, 2012).

Les mécanismes affectant la survie marine du saumon atlantique en mer sont encore mal connus. Les différentes études suggèrent que la survie marine n'est pas régulée par des processus dépendants de la densité d'individus (Jonsson et Jonsson, 2004a). Les variations seraient plutôt sous l'influence de mécanismes densité-indépendants, forcées par de multiples facteurs agissant soit directement (physiologiquement), soit indirectement, en limitant la capacité des individus à accéder aux proies, à migrer ou à échapper à leurs prédateurs. Parmi ces facteurs, on retrouve la disponibilité en nourriture, la pression de prédation et les modifications climatiques.

Les liens établis entre la croissance et la survie pendant la phase marine semblent cohérent avec l'hypothèse de l'influence de facteurs de forçage environnementaux densité indépendants. La température de surface semble influencer sur la croissance et la survie lors de la première année en mer (Friedland, 1998; Friedland *et al.*, 2000) et ce particulièrement lors du premier été en mer (Friedland *et al.*, 2003). La survie en mer est positivement corrélée à l'aire des zones où la température est comprise entre 8 et 10°C. Or la température optimale de croissance a été estimée à environ 13°C (Handeland *et al.*, 2003), ce qui suggère que les conditions optimales de croissance ne correspondent pas à l'optimal de survie. Les conditions de température pourraient influencer sur la croissance directement en modifiant les processus physiologiques et indirectement en modifiant les écosystèmes (e.g. disponibilité en proies).

Les relations trophiques entre le saumon, ses proies et ses prédateurs sont susceptibles d'influencer la mortalité marine et sont supposées particulièrement importantes lors des premiers mois en mer. Le changement du milieu dulçaquicole au milieu marin implique de fortes dépenses énergétiques pour s'adapter, ce qui, couplé à une capacité natatoire encore limitée, induit une dépendance de la survie vis-à-vis de la disponibilité locale en proies. Mills *et al.* (2013) ont mis en évidence des liens entre les variations temporelles à plusieurs niveaux de l'écosystème suggérant une chaîne de forçage de type *bottom-up*: proxys de conditions environnementales (e.g. l'oscillation Atlantique multi-décennale (AMO), changements dans les communautés planctoniques et dans les abondances d'une des proies principales du saumon, et proxy de la survie marine des saumons en Atlantique nord-ouest (issus de modèles d'évaluation des stocks).

La prédation est aussi une source potentiellement importante de la mortalité lors de la phase post-smolt. La prédation en mer est essentiellement régulée par la taille, les post smolts seraient donc vulnérables à un plus grand panel de prédateurs (Lundqvist *et al.*, 1994) que les adultes.

En conclusion, la survie marine serait donc particulièrement critique lors des premiers mois en mer. Elle serait régulée par les effets directs des conditions trophiques et de manière directe et indirecte par les conditions environnementales susceptibles d'impacter simultanément des populations se reproduisant dans des rivières distantes (Beaugrand et Reid, 2003; Mills *et al.*, 2013).

Age à la maturation sexuelle en mer

Parallèlement à la baisse de la survie en mer, il existe plusieurs évidences de changements dans la composition des retours (Summers, 1995; Aprahamian *et al.*, 2008; ICES, 2013a) allant dans le sens d'une augmentation de la proportion d'individus devenant mature après seulement une année passée en mer. Les hypothèses sur les mécanismes impliqués sont moins claires que celles portant sur la survie.

Plusieurs études semblent en accord avec l'hypothèse d'une réponse plastique de la maturation aux conditions trophiques rencontrées par les saumons pendant leur première année passée en mer (Jonsson et Jonsson, 1993; Jonsson et Jonsson, 2004b). Nicieza et Brana (1993) ont montré une corrélation positive entre une forte croissance pendant la phase marine et la probabilité de maturer après seulement une année en mer. Les résultats obtenus par Jonsson *et al.* (1991) et Jonsson et Jonsson (2007) qui montrent une corrélation négative entre une forte croissance moyenne au cours de la première année passée en mer et la probabilité de devenir mature dès la première année, sont en accord avec cette hypothèse. Des conditions environnementales favorables permettant une croissance forte pendant la première année conduiraient à retarder la maturation sexuelle, maximisant ainsi la fécondité et la *fitness* alors qu'à l'inverse, des conditions plus contraignantes pourraient accélérer la maturation. Ces hypothèses de réponse plastique sont cependant encore largement confondues avec une possible augmentation de la mortalité des individus passant plus d'une année en mer (Chaput, 2012; ICES, 2013a).

La sélection génétique a aussi été évoquée comme mécanisme pouvant conduire aux *patterns* d'augmentation de la proportion de poissons maturant dès la première année (L'Abbée-Lund *et al.*, 2004; Aprahamian *et al.*, 2008; Saura *et al.*, 2010). En effet, la pêche sélective sur les poissons passant plusieurs années en mer avant la reproduction pourrait être à l'origine d'une contre-sélection des génotypes conduisant à une maturation tardive au profit des poissons maturant plus précocement.

Conclusion

En conclusion, les connaissances actuelles suggèrent que la mortalité en mer serait essentiellement contrôlée par des mécanismes de forçages environnementaux au travers d'une chaîne de type *bottom-up*, induisant des modifications de l'abondance ou de la disponibilité des ressources trophiques pour le saumon. L'âge de maturation semble être la résultante de la plasticité phénotypique en réponse à des conditions environnementales influant la croissance. Cependant, la combinaison de la survie et de la maturation sexuelle conditionne fortement la valeur sélective (*fitness*) des individus. La théorie évolutive suggère l'existence de compromis entre croissance, taux de mortalité aux différents stades et fécondité (Roff, 2001). L'interprétation de l'évolution conjointe de ces deux traits de vie est donc complexe. C'est particulièrement le cas pour les femelles, chez qui une maturation rapide raccourcit le cycle de vie et augmente les chances de survie jusqu'à la reproduction, au prix d'une taille à la reproduction et d'une fécondité plus faibles.

Une gestion à plusieurs échelles spatiales

Les systèmes de gestion de l'exploitation du saumon mis en place font échos à la multiplicité des échelles dans les facteurs de forçage. En effet, une des difficultés de la gestion des stocks de saumon est due au caractère anadrome de l'espèce qui fait que les populations sont spécifiquement exploitées au niveau populationnel en rivière mais subissent aussi des prélèvements en mer lorsque toutes les populations sont rassemblées (Figure 6). Pour répondre à ces enjeux, des mesures de gestion ont été développées à deux échelles : (1) à l'échelle des rivières en visant à adapter au mieux le niveau d'exploitation aux potentialités de production de juvéniles des cours d'eau ; (2) à l'échelle des grands assemblages de populations en visant à réguler les pêcheries en mer opérant sur des mélanges de populations tout en tentant de prendre en compte les informations disponibles sur la non stationnarité de la survie en mer.

Systèmes de gestion de l'exploitation à l'échelle des populations

Les méthodes de régulation de l'exploitation du saumon à l'échelle des populations ont fortement évoluées au cours de ces 30 dernières années et les stratégies de gestion qui ont été successivement mises en œuvre résultent d'un processus de négociation entre les acteurs. Chaque année, l'objectif est de préserver pour la reproduction un nombre de géniteurs (i.e. échappement) suffisant pour atteindre une dépose d'œufs supérieure à une limite de conservation. Les recommandations internationales émises par l'Organisation pour la Conservation du Saumon de

l'Atlantique Nord (OCSAN/NASCO) situent la limite de conservation au niveau permettant de maintenir des opportunités de prélèvements maximales en moyenne sur le long terme. (Prévost et Porcher, 1996; Chaput *et al.*, 1998; Prévost et Chaput, 2001; Crozier *et al.*, 2003; Ó Maoiléidigh *et al.*, 2004a).

En France, un régime de régulation par Total Autorisé de Capture (TAC), a été institué (Prévost et Porcher, 1996). Le TAC correspond directement à l'excédent prélevable moyen généré par un échappement correspondant au niveau de la limite de conservation. La date de fermeture de la pêche peut être anticipée si le TAC est atteint avant la date butoir fixée au début de saison. De plus, afin de limiter l'impact de la pêche sur les poissons de plusieurs hivers de mer, un sous-TAC spécifique à cette fraction plus rare des stocks a été instauré par plusieurs pays depuis 2000. Ce moyen de gestion permet une exploitation plus équilibrée des différentes classes d'âge dans les retours.

Les modèles utilisés pour déterminer les limites de conservation, et éventuellement les TACs, se basent principalement sur des relations stock-recrutement estimées à partir des données des rivières index (Prévost et Chaput, 2001; Prévost *et al.*, 2003; Ó Maoiléidigh *et al.*, 2004a). Ces relations sont ensuite extrapolées aux autres rivières qui ne font pas l'objet d'un suivi aussi intensif.

Systèmes de gestion de l'exploitation à l'échelle des assemblages de populations

Suite au développement important des pêcheries marines sur des mélanges de population, des systèmes de gestion de l'exploitation ont été mis en place au niveau international. Depuis 1984, année de sa fondation, la NASCO a pour responsabilité la conservation, la restauration, l'amélioration et la rationalisation de la gestion des stocks sauvages de saumon de l'Atlantique nord. Alors que les Etats conservent leur rôle de gestion de pêcheries côtières, en estuaire ou en rivière des poissons venant se reproduire dans leurs rivières, la NASCO elle est chargée de la gestion des pêcheries marines sur les zones de grossissement opérant sur les sur stocks mélangés (e.g. aux Féroés et au ouest Groenland). L'enjeu est de contrôler cette exploitation en mer afin de maximiser la probabilité que les limites de conservation définies à l'échelle des grandes régions soient atteintes des deux côtés de l'Atlantique nord. Après 20 ans d'exploitation intensive, et suite à la baisse importante des retours d'adultes en rivière dans les années 1990, les pêcheries commerciales de saumon aux îles Féroés sont aujourd'hui fermées alors qu'elles perdurent à un niveau très réduit autour des côtes du Groënland.

Au plan international, l'objectif demeure d'assurer que le nombre d'adultes retournant dans leurs rivières natales est supérieur à la limite de conservation fixée à l'échelle régionale. Sur le

principe, la limite de conservation régionale correspond à la somme des cibles d'échappement de toutes les rivières à saumons de la région.

Les avis de gestion sont basés sur des modèles visant à représenter la dynamique de population des trois grands assemblages de populations de l'océan Atlantique. Ce modèle de gestion, dit « PFA » (Pre-Fishery Abundance) (Rago *et al.*, 1993; Potter *et al.*, 2004; Chaput, 2012). Ces modèles estiment la relation entre la dépose d'œufs ventilée en fonction de l'âge de dévalaison et l'abondance précédant les pêcheries marines (Pre-Fishery Abundance ou PFA ; i.e. l'abondance des post-smolts au 1 janvier du premier hiver en mer) à partir d'un jeu de données de 1971 à nos jours.

Cette approche prend en compte la non-stationnarité des paramètres de la phase marine allant de l'œuf à la PFA et prend en compte explicitement la mortalité par pêche en mer dans la transition de la PFA aux retours dans les rivières d'origine (Figure 9).

La variabilité temporelle de la productivité entre les œufs et la « PFA » a été modélisée par un modèle de *shift* (Chaput *et al.*, 2005), puis une structure de marche aléatoire a été utilisée pour prédire les abondances sur une période de trois ans (ICES, 2009, ICES, 2010).

Les données assimilées par le modèle sont des séries temporelles des captures des retours en mer, en estuaire et en rivière qui, associées à des estimations des taux d'exploitation, permettent d'estimer le nombre de saumon retournant en rivière. Ces retours sont ensuite utilisés pour estimer le potentiel reproducteur des années suivantes et le recrutement des années précédentes. Le potentiel reproducteur correspond aux retours qui échappent aux pêcheries locales, soit la différence entre les retours et les captures. Le recrutement correspond au stade PFA, il est estimé par une démarche rétrospective dite de *run reconstruction model* (Rago *et al.*, 1993; Potter *et al.*, 2004). Le calcul de la PFA est fait en prenant en compte les captures en mer et la mortalité naturelle en mer entre le 1^{er} janvier en mer et la date de retours en rivière.

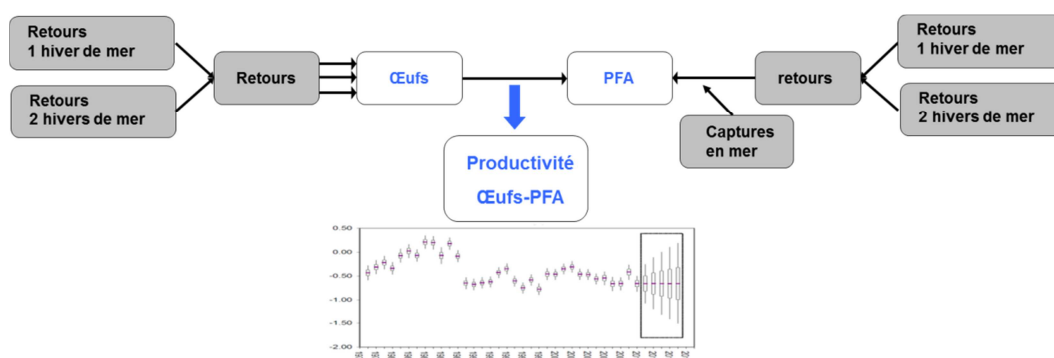


Figure 9. Représentation du fonctionnement du modèle d'estimation de l'abondance précédant la pêche actuellement utilisé par le groupe d'évaluation du saumon atlantique ICES WGNAS (modèles PFA).

La structure de modèle limite l'utilisation potentielle de connaissance écologique sur la démographie du saumon et ne permet pas d'intégrer de nouvelles sources d'information.

Il ne capitalise pas sur les connaissances écologiques concernant le cycle de vie. La démographie y est succinctement représentée. Par exemple, il ne prend pas en compte le renouvellement des générations. Les données de capture en rivière sont utilisées deux fois au sein du modèle ; pour estimer le recrutement et pour estimer le potentiel reproducteur. La transition entre le potentiel reproducteur et le recrutement se base sur un seul paramètre de productivité qui intègre les processus démographique de la phase en eau douce (de l'œuf au smolt) et les premiers mois en mer des post-smolts. Il ne permet pas l'intégration de densité dépendance lors de la phase eau douce (Michielsens et McAllister, 2004; Pulkkinen et Mantyniemi, 2013), cette phase n'étant pas explicitement représentée. Le modèle n'estime pas non plus la variabilité inter-populations des paramètres démographiques. L'approche statistique utilisée pour assimiler les données manque de flexibilité et de transparence. Des hypothèses démographiques sont cachées dans les données et leur assimilation ce qui rend difficile le test d'autres hypothèses que celles proposées par le modèle.

Objectifs et méthodologie mise en œuvre

Objectifs

Les travaux menés dans cette thèse poursuivent deux objectifs complémentaires :

- le premier s'inscrit dans le cadre des travaux du groupe de travail CIEM/ICES pour l'évaluation de l'état des stocks de saumon atlantique dans l'Atlantique Nord (ICES WGNAS). Les travaux visent à proposer des améliorations méthodologiques des modèles d'évaluation construits à l'échelle des grands assemblages de populations pour l'aide à la décision pour la gestion de l'exploitation en mer. L'objectif est ici de transférer et de valoriser au mieux l'état de l'art méthodologique en matière de modélisation intégrée des cycles de vie pour améliorer la prise en compte des connaissances biologiques, d'une part, et la quantification des incertitudes, d'autre part, dans les modèles utilisés pour l'aide à la décision pour la gestion.
- Le second objectif vise à quantifier les variations à larges échelles dans les traits de vie en s'intéressant en particulier aux tendances temporelles des paramètres démographiques contrôlant la productivité de la phase marine du cycle de vie du saumon atlantique. Ainsi, l'ambition de cette thèse est de contribuer à tester l'hypothèse d'une empreinte de grands changements écosystémiques en étudiant les parts de variabilité synchrone et asynchrone dans les traits de vie entre différents assemblages de populations se reproduisant dans des rivières distantes mais partageant un même environnement marin.

Cette thèse s'inscrit notamment dans le cadre du projet européen FP7-ECOKNOWS, dont l'objectif est de proposer des avancées méthodologiques pour améliorer la prise en compte des connaissances biologiques et écosystémiques dans les modèles d'évaluation des stocks halieutiques (European Union's Seventh Framework Programme FP7/2007–2013, Theme KBBE « *Improving fisheries assessment methods by integrating new sources of biological knowledge* », project No. 244706/ECOKNOWS « *Effective use of ecosystem and biological knowledge in fisheries* », <http://www.ecoknows.eu/>).

Méthodologie

Un défi scientifique majeur abordé au cours de cette thèse consiste à envisager une approche macro-écologique du fonctionnement des populations de saumon afin d'intégrer la variété et l'étendue des échelles associées aux différents facteurs de forçage, notamment ceux agissant à une échelle globale. Par rapport à d'autres travaux menés à une plus petite échelle spatiale (Rivot et al., 2004), l'ambition et l'originalité de ces travaux est de proposer une modélisation quantitative de la dynamique des populations à l'échelle de l'ensemble des populations sauvages de saumon de l'assemblage de populations sud européen pendant les 40 dernières années (1971-2013). Il s'agit par ailleurs de faire des avancées au plan méthodologique par rapport au modèle actuellement utilisé pour représenter la dynamique de populations du saumon atlantique à large échelle (Rago *et al.*, 1993; Potter *et al.*, 2004; Chaput, 2012).

On utilise à cette fin le cadre des modèles à espace d'états (*state space model*) Bayésien. Il permet de valoriser l'information contenue dans des données de nature différente et de qualité hétérogène, ainsi que d'intégrer de la connaissance d'expert sous la forme de distributions *a priori*. L'inférence Bayésienne permet aussi une propagation des incertitudes des données dans l'estimation et les prédictions dans un cadre méthodologique cohérent.

L'approche développée capitalise en outre sur les connaissances écologiques acquises sur cette espèce en représentant explicitement son cycle de vie et la variabilité des histoires de vie en rivière et en mer, la densité dépendance pendant la phase juvénile en eau douce et les grandes routes de migrations océaniques. Elle permet ainsi d'articuler la connaissance disponible sur le cycle de vie du saumon avec des séries de données multiples issues d'observatoires hétérogènes, autorisant alors l'intégration de la variété et de l'étendue des échelles associées aux différents facteurs de forçage.

Le modèle prend en compte conjointement l'effet des captures et la variabilité interannuelle des traits de vie en lien avec les facteurs environnementaux au cours du cycle dans un emboîtement d'échelles. La structure spatiale est représentée en considérant des dynamiques spécifiques pour les populations associées aux zones de reproduction de huit régions considérées par le groupe de travail du CIEM (ICES WGNAS, 2013): France, Angleterre et Pays de Galles, Irlande du Nord Est et Ouest, Irlande, Ecosse Est et Ouest, Islande Sud-Ouest. Cette échelle régionale de travail, intermédiaire entre la rivière et l'ensemble de la façade Atlantique nord-est, doit faciliter la détection des empreintes de grands changements environnementaux, notamment ceux agissant pendant la phase marine.

Dans un contexte de chute de l'abondance des populations, on cherchera aussi à mieux appréhender l'effet relatif de l'exploitation par la pêche par rapport aux autres facteurs de forçage et ainsi alimenter l'aide à la décision pour la gestion de l'exploitation des saumons, notamment vis à vis de la pêche sur stocks mélangés au Groenland et aux îles Féroé qui impacte les retours de géniteurs de l'ensemble des populations de l'assemblage (ICES WGNAS, 2013).

Structure du manuscrit

La suite du manuscrit est structurée en quatre Chapitres suivis d'une discussion générale :

i) Le Chapitre 1 décrit l'ensemble des jeux de données utilisés pour répondre aux enjeux de cette thèse. Il s'agit des données à large échelle pré-compilées par le groupe de travail CIEM sur le saumon de l'Atlantique nord (ICES WGNAS ; ICES, 2014). Ce Chapitre détaille aussi les distributions *a priori* informatives utilisées par la suite dans les modèles Bayesiens et les méthodes d'élicitation qui ont été employées pour les bâtir.

ii) Le Chapitre 2 s'articule autour d'un article publié dans la revue *ICES Journal of Marine Science*. Il propose une modélisation novatrice du cycle de vie du saumon atlantique à l'échelle régionale. Cette approche a permis de mettre en évidence une baisse de la survie lors des premiers mois en mer, ainsi qu'une modification de l'âge de maturation au cours de ces 40 dernières années au sein de l'assemblage de populations de l'Est Ecosse.

iii) Le Chapitre 3 est articulé autour d'un manuscrit d'article en préparation. Il propose une extension hiérarchique du modèle présenté au Chapitre 2 aux populations de saumons du sud de son aire de distribution européenne. Cette approche permet particulièrement d'analyser les paramètres de survie et de maturation à des échelles régionales et globale en mettant l'accent sur l'étude de la synchronie spatiale de leurs variations temporelles.

iv) Le Chapitre 4 complète et étend les résultats présentés dans l'article du Chapitre 3. Il illustre les conséquences de la prise en compte de la densité dépendance pendant la phase juvénile du cycle de vie et propose une esquisse des données et de la méthode qui pourrait être développée dans cette perspective.

v) La dernière partie propose une discussion générale. Une synthèse des résultats obtenus pendant la thèse est d'abord proposée, en insistant sur les avancées méthodologiques et sur les apports de l'approche « large échelle » en termes de compréhension des facteurs de forçage de la dynamique des populations du saumon. Les limites de ce travail sont également discutées. Ce Chapitre est clos par un ensemble de propositions de perspectives de recherches et d'applications des résultats dans une optique de gestion.

Chapitre 1

Données et sources d'information utilisées à
l'échelle des assemblages de populations
régionaux/nationaux

Préambule

Ce Chapitre est illustré par de nombreuses figures et tableaux qui nourrissent aussi le matériel supplémentaire associé au manuscrit du Chapitre 3. Ainsi, les tableaux et figures apparaissent ici en anglais. Par ailleurs, pour ne pas déstabiliser la structure de la partie Matériel Supplémentaire du manuscrit du Chapitre 3, les mêmes figures apparaissent aussi dans le Chapitre 3 avec des références différentes.

Données et sources d'information utilisées à l'échelle des assemblages de populations régionaux/nationaux

Ce Chapitre fait la synthèse de l'ensemble des données et sources d'informations utilisés pour répondre aux enjeux de cette thèse. Il s'agit de données concernant les grands assemblages de population qui proviennent du travail de compilation du groupe de travail du CIEM chargé de l'évaluation du saumon atlantique (groupe de travail CIEM sur le Saumon de l'Atlantique Nord ; ICES WGNAS ; ICES, 2014).

Les travaux de thèse se sont concentrés sur les pays/régions constituant l'assemblage de populations associées aux zones de reproduction de la zone Europe Sud. Les données sont disponibles à l'échelle de huit pays/régions: France, Angleterre (UK-EW), Irlande du Nord Est et Ouest (UK-N E/W), Irlande, Ecosse Est et Ouest, Islande Sud-Ouest. Elles sont compilées par les représentants de chaque pays à l'échelle nationale ou régionale au sein du groupe de travail ICES WGNAS. L'échelle spatiale considérée est donc principalement basée sur des critères juridictionnels. Ces critères sont cependant compatibles avec nos connaissances biologiques et génétiques (King *et al.*, 2001) des populations de saumon (Fig.2, introduction). Les données disponibles portent sur une période de plus de 40 ans entre 1970 et 2013.

Les données sont de sources multiples et de qualité hétérogène. Elles consistent à la fois en des données classiques (e.g. nombre de poissons capturés chaque année...) et des informations issues d'expertises intégrées dans le modèle sous la forme de valeurs fixées ou de distributions *a priori* informatives. Les données portent à la fois sur des : (1) données de captures par les pêcheries opérant dans les zones de grossissement sur des mélanges de populations (Féroé et Ouest Groenland) ; (2) données issues des suivis nationaux et régionaux qui visent à quantifier les abondances des poissons de plusieurs classes d'âge de retour pour la reproduction après leur séjour en mer ; (3) d'autres données biologiques portant sur les phases dulçaquicole et marine.

1. Données des pêcheries opérant en mer sur des mélanges de populations

Au cours de leur phase pélagique les post-smolts et les saumons adultes migrent vers des zones de grossissement situées aux alentours des îles Féroé et à l'ouest du Groenland. Les données utilisées concernent les captures totales en nombre pour les saumons séjournant un hiver en mer (1SW) et pour les saumons séjournant plus d'un hiver en mer (MSW), les proportions de poissons originaires des différents continents, pays ou régions dans ces captures, la proportion de poissons sauvages (versus poissons échappés de l'aquaculture), ainsi que les taux de déclaration de ces captures.

1.1. Pêcheries au large des îles Féroé

La pêche pélagique de saumon au large des îles Féroé s'est développée lentement à partir de 1968, atteignant 40 tonnes débarquées en 1977. De 1978 à 1982, avec l'arrivée de bateaux danois, les captures ont augmenté fortement jusqu'à 1025 tonnes en 1981. A l'époque, la saison de pêche avait été étendue, de plus en plus de bateaux intégraient la pêche et les bateaux péchaient de plus en plus au nord. A partir de 1982, le gouvernement des Féroé a mis en place un quota limitant la pêche à 750 tonnes en 1982 et 625 tonnes en 1983. Les 250 bateaux qui composaient la pêche étaient alors autorisés à pêcher 2,5 tonnes chacun. Suite à la fondation de la NASCO en 1983 et la chute des abondances de saumon, les captures autorisées ont été réduites petit à petit jusqu'à la fermeture de la pêche commerciale ciblant le saumon atlantique dans les années 1990 (Figure 10a).

Cette pêche opérait pendant l'hiver du mois de novembre au mois de mai. Le saumon pêché provenait presque exclusivement des populations se reproduisant dans les rivières des pays européens (Jacobsen 2001), même si quelques poissons marqués issus de populations américaines ont été recapturés sur la zone (ICES 1991).

Les données utilisées sont basées sur les débarquements et sur les captures des campagnes scientifiques qui opèrent dans le nord de la mer de Norvège et la zone aux alentours des îles Féroé. La réglementation impose de rejeter à la mer tous les individus dont la taille est inférieure à 63 cm. En raison de l'aléa dans l'application de cette réglementation et de la variabilité de la relation taille-âge, on estime que cela engendre un taux de non déclaration de 10 à 15% sur les captures d'individus

d'un hiver de mer (Figure 10b). La proportion de poissons matures (Table 1) dans les poissons d'un hiver de mer est évaluée par inspection visuelle de l'état des gonades sur des échantillons.

Un nombre important de saumon d'aquaculture a été observé au large des Féroé (Figure 10c). Ces poissons ont pu représenter jusqu'à 25 à 40% des captures au début des années 1990. Ces proportions ont été estimées par lecture d'écaille (Hansen *et al.*, 1997) pour la période 1981 à 1997. Avant cela, tous les individus sont estimés sauvages. Après 1997, le taux a été fixé à 20% par expertise, sans être réévalué depuis.

La provenance géographique des individus capturés par la pêche (Table 1) a été estimée grâce à une campagne de marquage au début des années 1990 (Hansen *et al.*, 1999) et est appliquée à toute la série temporelle de capture, sans réévaluation de ces proportions au cours de la série chronologique.

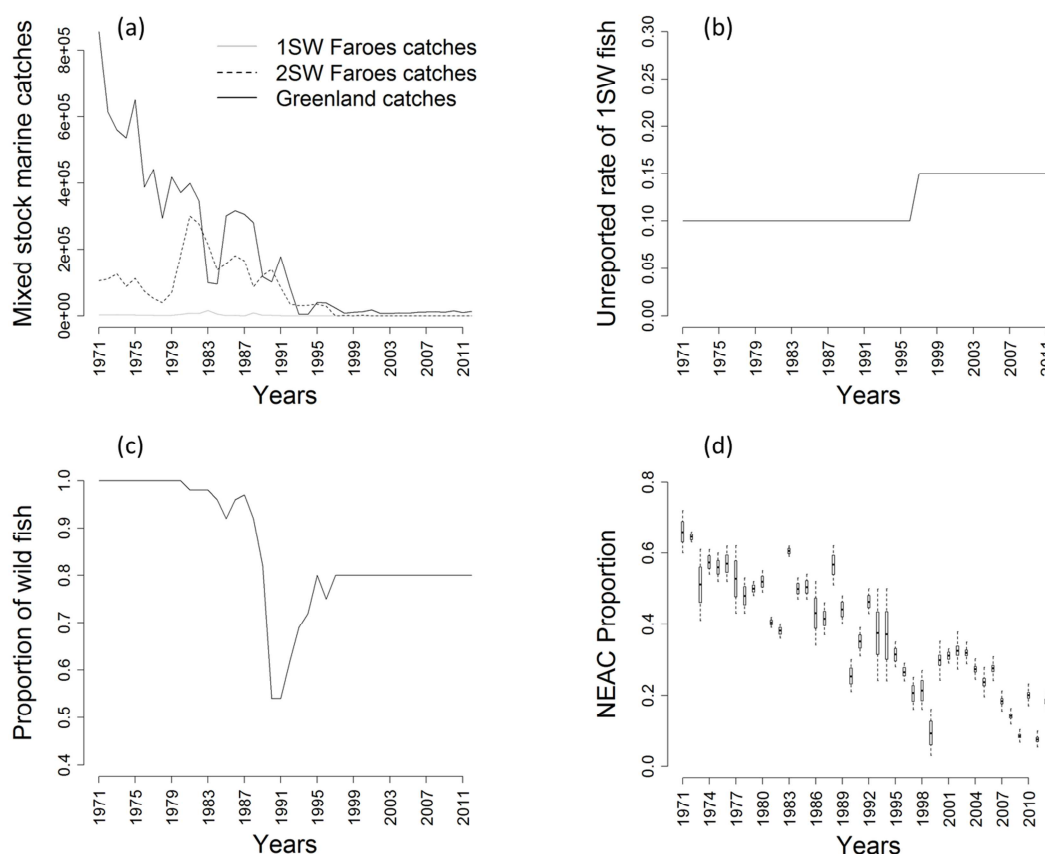


Figure 10. Données des pêcheries opérant en mer sur les mélanges de populations : (a) Série de captures déclarées du Groenland et des poissons d'un ou deux hivers de mer des Féroé ; (b) Taux de poissons d'un hiver de mer non déclaré dans les captures des Féroé ; (c) Proportion de poissons sauvages dans les captures des Féroé ; (d) Proportion de poissons issus de stocks européens dans les captures du Groenland.

1.2. Pêcheries au large des côtes de l'ouest Groenland

Les premières pêcheries ciblant le saumon atlantique à l'ouest du Groenland datent du début du 20^{ème} siècle, cependant la pêche que nous connaissons aujourd'hui a pris son essor à partir de 1959 avec le début de la pêche aux filets maillants dans les fjords à Maniitsoq, Groenland (Shearer, 1992). La pêche a connu un fort développement à partir des années 60 sous l'influence conjointe de l'introduction du filet maillant monofilament permettant de pêcher le jour et de l'installation de pêcheurs venant du Danemark. Les captures ont donc augmenté rapidement jusqu'à 2700 tonnes en 1971. Malgré l'interdiction des vaisseaux non-groenlandais de 1972 à 1975, les captures ont progressé jusqu'à des niveaux élevés autour de 2000 tonnes jusqu'en 1976 où un quota a été fixé à 1190 tonnes. Depuis 1976, les captures sont soumises à un quota qui a évolué régulièrement à la baisse pour suivre la tendance des abondances. Depuis 1998, la pêche commerciale n'a été autorisée que durant deux années (2001-2002). Les autres années, la pêche a été limitée aux bateaux groenlandais et il était interdit d'exporter sa pêche.

La saison de pêche se déroule pendant l'été à partir du mois d'août avec une course au quota pendant les premières semaines. Les captures totales en poids font l'objet de déclarations supposées exhaustives. Les captures en poids sont ensuite converties en nombre par l'intermédiaire de poids moyens issus d'échantillonnage (Figure 10a).

La provenance géographique des individus pêchés a été estimée par lecture d'écaille jusqu'en 2000 et par des analyses génétiques depuis. Ces données montrent que les poissons pêchés au Groenland proviennent des populations américaines et européennes (Figure 10d). Les données de provenance montrent des proportions relativement équilibrées en provenance des deux continents dans les années 1990. Cependant, la proportion de poissons issues des cours d'eau américains dans les captures a augmenté régulièrement jusqu'à atteindre 80-90% des poissons capturés dans les dernières années. Les saumons capturés par cette pêche sont presque exclusivement des poissons de deux hivers de mer. Très peu de saumons d'élevage ont été retrouvés dans les captures au Groenland.

		Values							
Parameters	Definitions								
$C_{F1,t}^{dec}$	Declared 1SW catches in Faroes fishery	Time series – no uncertainties Figure 10a							
$C_{F2,t}^{dec}$	Declared 2SW catches in Faroes fishery	Time series – no uncertainties Figure 10a							
$C_{WG2,t}^{dec}$	Declared catches in west Greenland fishery	Time series – no uncertainties Figure 10a							
		France	England & wales	Eastern Scotland	Western Scotland	Ireland	Northern Ireland (FO)	Northern Ireland (FB)	South-west Iceland
Faroes fishery	Proportion of fish from different regions in Faroes catches – 1SW fish	0.018	0.044	0.195	0.195	0.173	0.046	0.046	0.025
	Proportion. of fish from different regions in Faroes catches – 2SW fish	0.05	0.034	0.337	0.337	0.043	0.014	0.014	0.007
	Prop. of maturing fish in 1SW Faroes catches	Constant in time ~ Unif(0.73,0.78)							
	Proportion of unreported 1SW in Faroes fishery	Time series – Uncertainty Figure 10b							
	Proportion of wild fish in Faroes fishery	Time series – No uncertainty Figure 10c							
Greenland fishery	Proportion of fish from E-NAO in west Greenland catches	Time series – No uncertainty Figure 10d							
	Proportion of fish from different regions in 2SW Greenland fishery	0.027	0.149	0.322	0.322	0.147	0	0	0.001

Table 1. Données utilisées pour calculer le nombre de poissons pêché par les pêcheries opérant en mer des Féroé et du Groenland.

2. Données de captures côtières ou en eau douce au niveau national et régional

Chaque pays ou région fournit deux séries temporelles de captures réalisées en zone estuarienne ou en eau douce: une pour les saumons séjournant un hiver en mer (1SW) et une autre pour les individus séjournant plus d'un hiver en mer (MSW) (Figure 11ab). Ces captures concernent pour l'essentiel des pêcheries récréatives à la ligne. Chacune des séries est associée à des séries de taux de déclaration et de taux d'exploitation (Figure 11cdef). Ces dernières sont principalement basées sur des avis d'experts et intègrent une incertitude autour de leurs valeurs moyennes. La partie suivante détaille ces données par région.

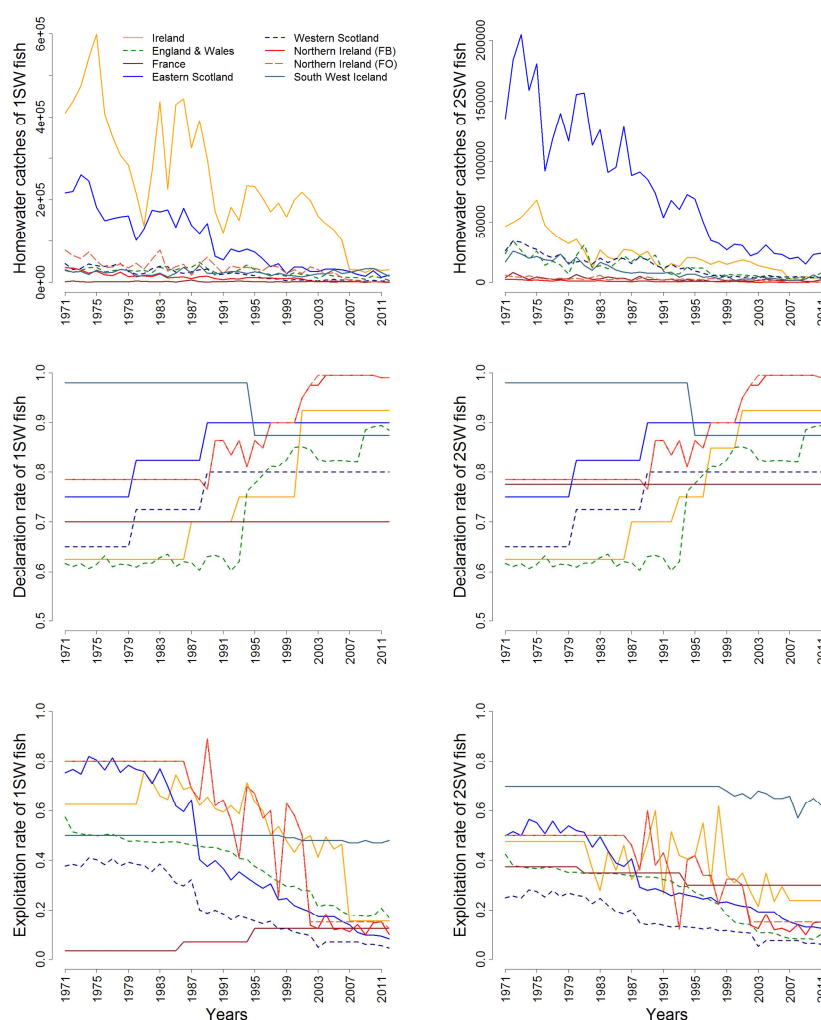


Figure 11. Captures déclarées de saumons d'un hiver de mer (1SW) (a) et de deux hivers de mer (2SW) (b) des 8 régions modélisées dans notre approche ; les valeurs médianes des distributions *a priori* des taux de déclaration des 1SW (c) et 2SW (d) et les valeurs médianes des distributions *a priori* des taux d'exploitation des 1SW (e) et 2SW (f).

2.1. France

Les estimations des captures françaises (Figure 12a) sont issues de deux sources d'information : (i) les déclarations obligatoires des captures à la ligne et des captures aux filets sur l'Adour à l'Office Nationale de l'Eau et de Milieux Aquatiques (ONEMA) ; (ii) les déclarations obligatoires des pêcheurs professionnels aux affaires maritimes. Depuis 1985, la répartition en classe d'âge de mer est basée sur les lectures d'écaille des poissons capturés en milieu dulçaquicole et sur les classes de tailles des captures en estuaire et en mer. Les données précédant l'année 1985 sont considérées comme moins fiables que celle des années plus récentes.

Les taux de déclaration des captures ont été estimés à partir d'enquêtes de l'ONEMA sur chacune des rivières. Ces procédures sont toujours en cours dans certaines zones. Par exemple, des enquêtes récentes sur les taux de déclarations ont aussi été menées sur de nombreuses rivières en Bretagne en 2001 et dans la région du Mont Saint-Michel en 2000. Les déclarations des pêcheries au filet de l'Adour sont considérées comme exhaustives (déclaration à 100%) et sans erreur. A l'échelle nationale, les enquêtes sont estimées comme étant moins fiables ces dernières années (Figure 12b).

Le taux d'exploitation à l'échelle de la France est estimé à partir de taux d'exploitation évalué sur différentes rivières dont le Scorff, le bassin versant de l'Adour et la Bresle, puis extrapolés au niveau national (Figure 12c).

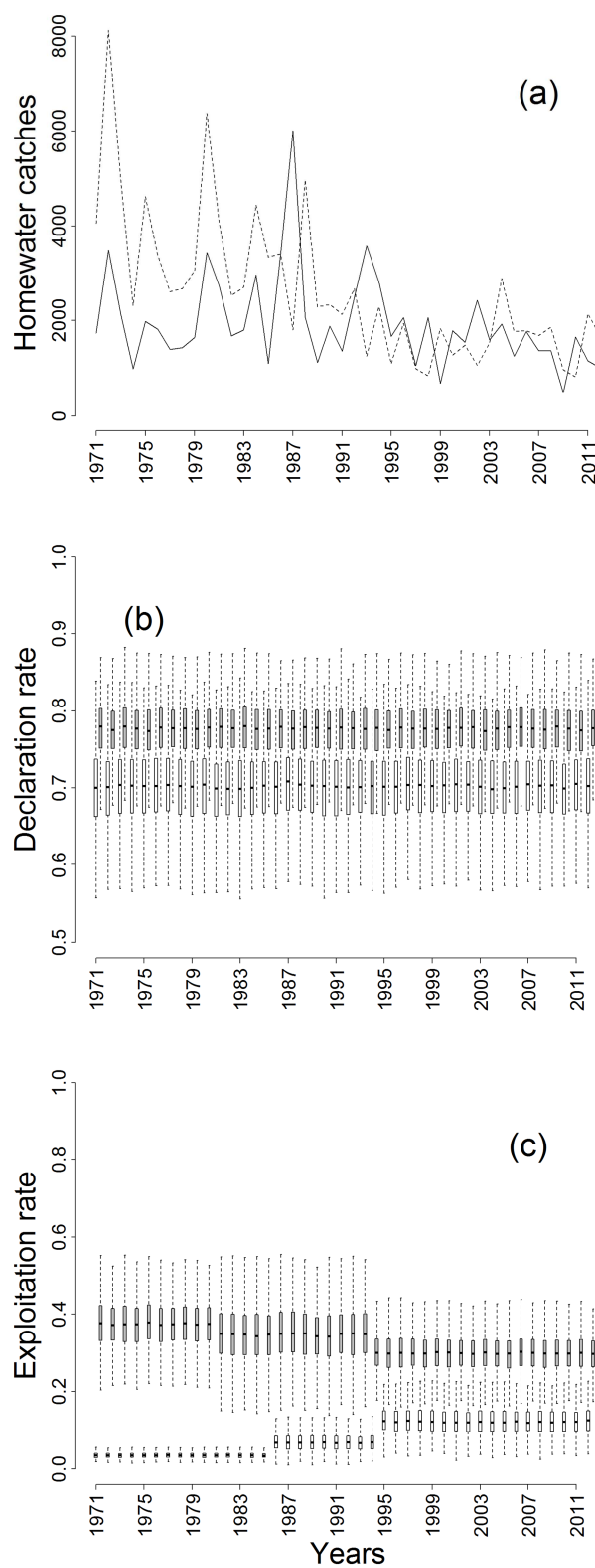


Figure 12. France : (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés : 2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

2.2. Angleterre et pays de Galles

Les captures nominales sont estimées à partir des captures des pêcheries de fileyeurs et de ligneurs et séparées en deux classes d'âge par deux méthodes (Figure 13a). Avant 1992, la composition en âge des captures a été estimée par des clés poids-âges à partir de poissons issus de programme de marquage. Depuis 1992, des clés mensuelles taille-âge sont estimées à partir d'étude menées sur la rivière Dee.

Une large proportion des poissons pris par les pêcheries anglaises vient des populations écossaises, ces captures sont déduites des captures anglaises et prises en compte dans l'analyse des données écossaises.

Bien que 96 à 98% des pêcheurs déclarent leurs activités de pêche, la sous-déclaration des captures est historiquement importante. Suite à la mise en place de licences, dans les années 1990, on estime que le pourcentage de non-déclaration est passé de ~40% (avant 1990) à ~20% (après 1990). De plus, depuis la mise en place de logbook et de systèmes de bagages des individus capturés en 2009, le taux de non-déclaration est considéré comme très faible aujourd'hui (Figure 13b).

Les taux d'exploitation font l'objet d'un suivi annuel. Pour la période de 1971 et 1997, ils étaient calculés à partir du nombre de licences et d'estimations de captures par unité d'effort. Depuis 1998, ils sont calculés à partir du nombre de jours pêchés par les différents métiers et des estimations de captures par unité d'effort (Figure 13c).

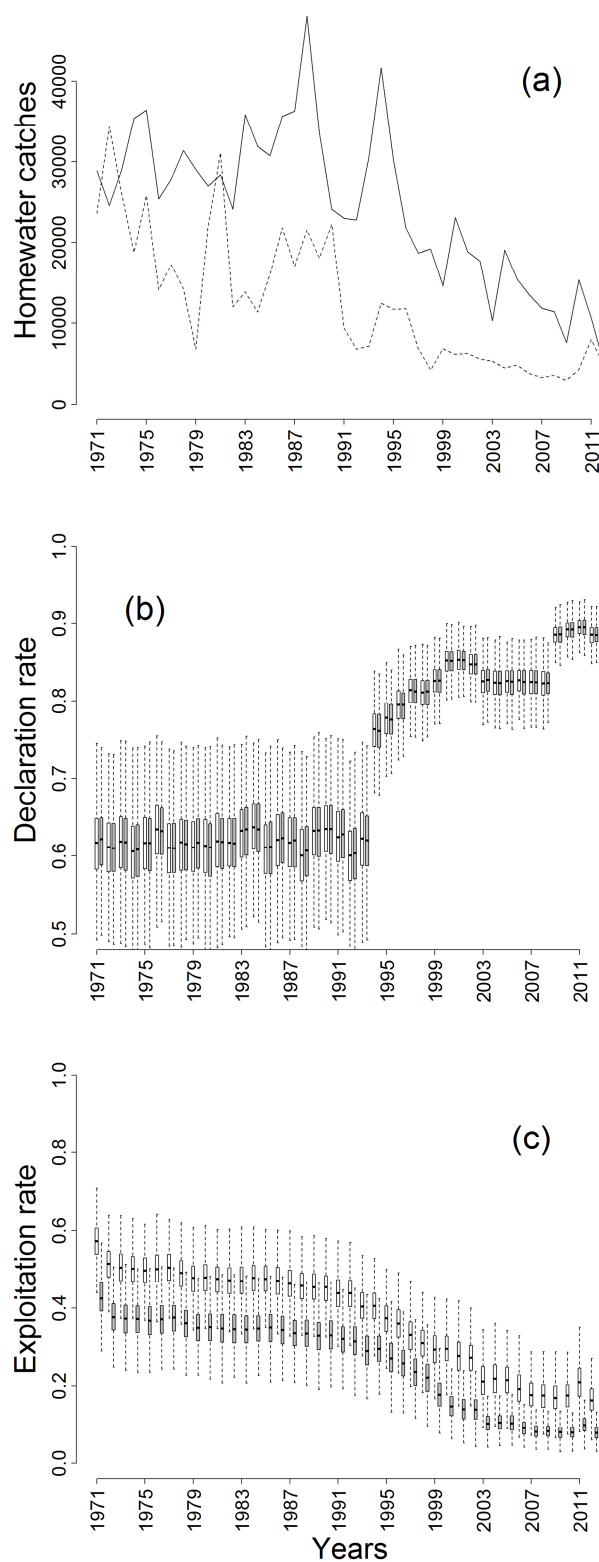


Figure 13. Angleterre et pays de Galles : (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés : 2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

2.3. Irlande

Les données de captures sont issues des déclarations annuelles de captures à l'échelle de différentes régions irlandaises (Figure 14c). La répartition en classe d'âge est basée sur des données de suivi de 1980 à 1988. En l'absence d'autre source d'information, la proportion de poissons de deux ou plusieurs hivers de mers dans les captures (versus un hiver de mer) est fixée à 10% avant les années 1980. Cette proportion est estimée à 7.5% après 1988. Depuis 2007 et la mise en place de logbook et de bagues, de nouvelles données sont disponibles et intégrées dans l'estimation de ce ratio.

Un programme de marquage passif a été mis en place sur de nombreuses rivières depuis 1980. Ce programme permet d'estimer les taux d'exploitation en fonction de la classe d'âge pour trois populations de saumons sauvages qui ont servi de référence jusqu'à la fermeture des pêcheries marines en 2006. Depuis 2006, les taux d'exploitations sont estimés à partir de poissons marqués recapturés à la ligne (Figure 14c).

Les taux de déclaration des captures ont été estimés par des expertises accumulées sur le terrain à une échelle très locale (Figure 14b).

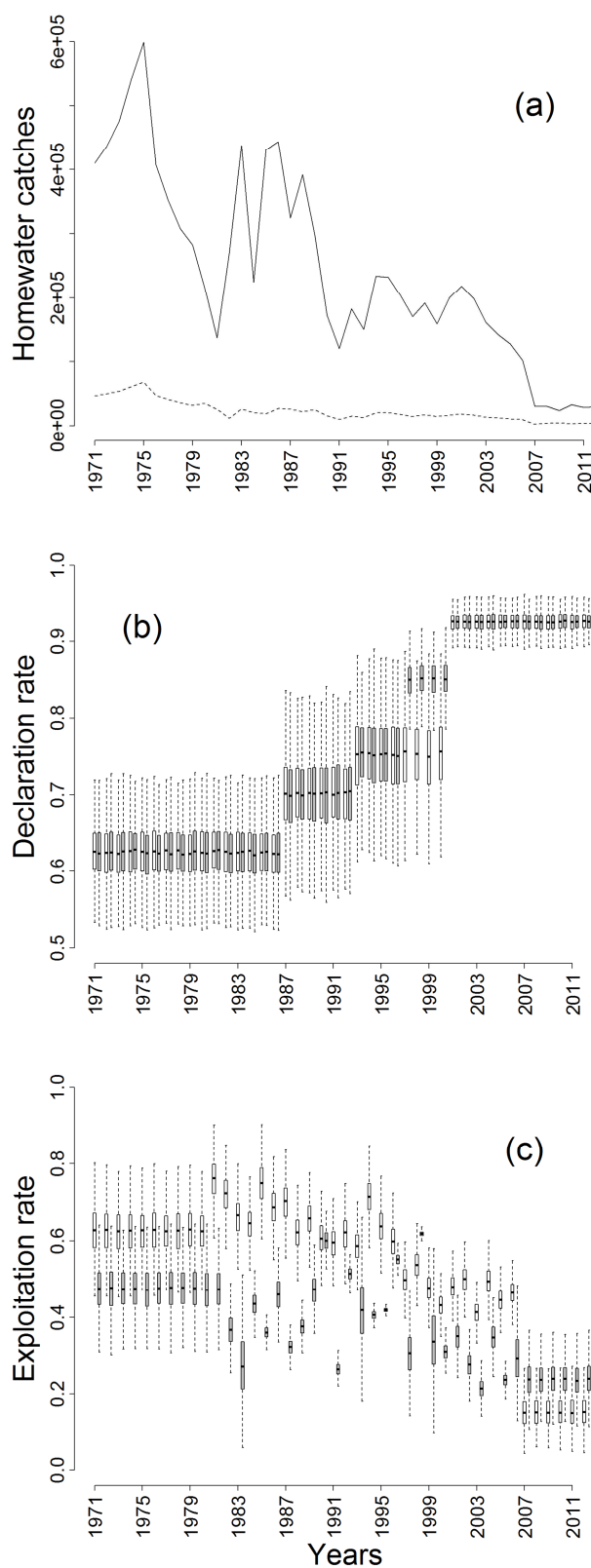


Figure 14. Irlande: (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés : 2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

2.4. Irlande du Nord (Ouest et Est)

Les données de captures sont compilées séparément pour deux zones de pêches gérées différemment : le bassin versant de la Foyle River (FO) à l'Ouest (Figure 16), et la région Est du Fishery Board (FB) (Figure 15). La proportion des différentes classes d'âge de mer dans les captures est basée sur un suivi de la population de la rivière Bush et est donc commune aux deux régions. Les séries de taux d'exploitation sont basées sur le programme de marquage sur la rivière Bush et sur des avis d'experts. Suite à la mise en place de bagages des poissons prélevés en 2001, il est considéré que le taux de déclaration a augmenté au cours de la série chronologique.

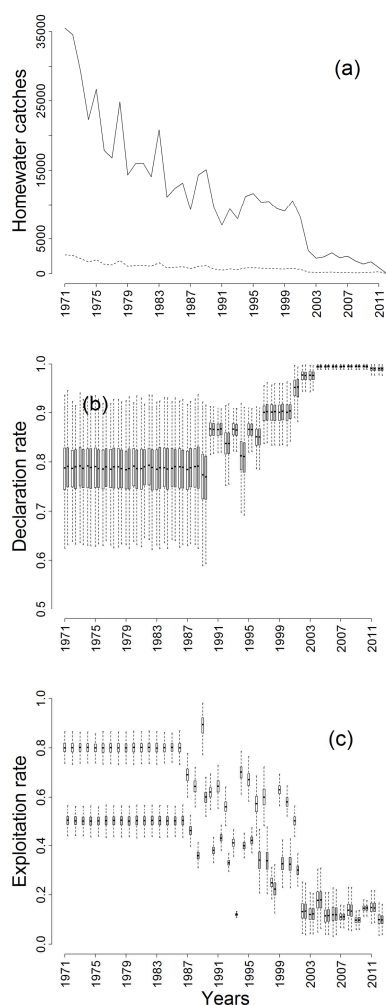


Figure 15. Irlande du nord (FB): (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés : 2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

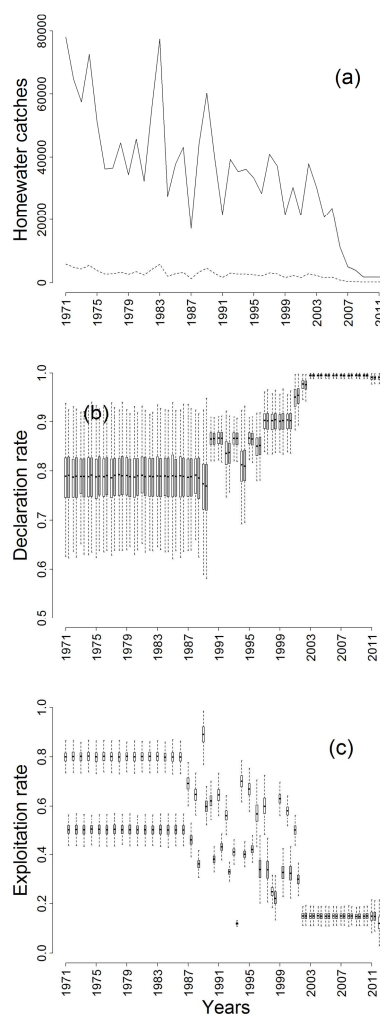


Figure 16. Irlande du nord (FO): (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés : 2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

2.5. Ecosse (Ouest et Est)

Les données de captures écossaises sont collectées à l'échelle de 11 sous-zones de gestion. Les données sont ensuite agrégées en 2 zones : l'Ecosse Ouest (Figure 17) et l'Ecosse Est (Figure 18) du fait des grandes différences de climat, de taille de rivière et de proportion d'âge de mer des adultes entre ces régions. Les captures comprennent à la fois les captures de la pêche récréative à la ligne et les des pêcheries de fileyeurs et de ligneurs professionnels.

Les taux de captures déclarées sont basés sur l'expertise des gestionnaires locaux. Les contrôles étant moins importants dans la zone ouest, il est considéré que les taux de déclaration sont moins élevés.

Les taux d'exploitation sont basés sur des estimations d'expert pour la première partie de la série temporelle (Shearer, 1992). Ils sont ensuite estimés à partir des taux d'exploitation de la rivière North Esk et des indices d'efforts de pêche des fileyeurs.

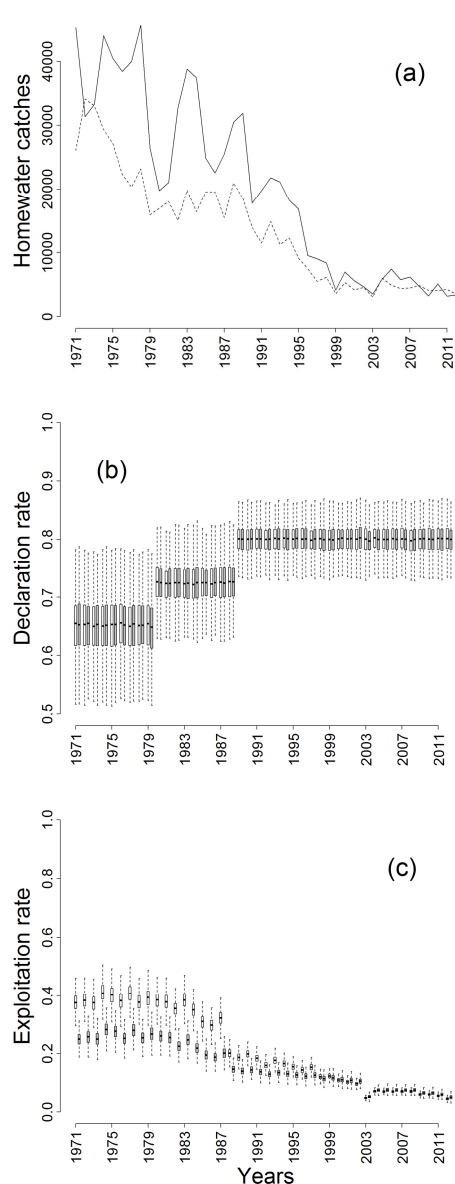


Figure 17. Ecosse de l'ouest: (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés :2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

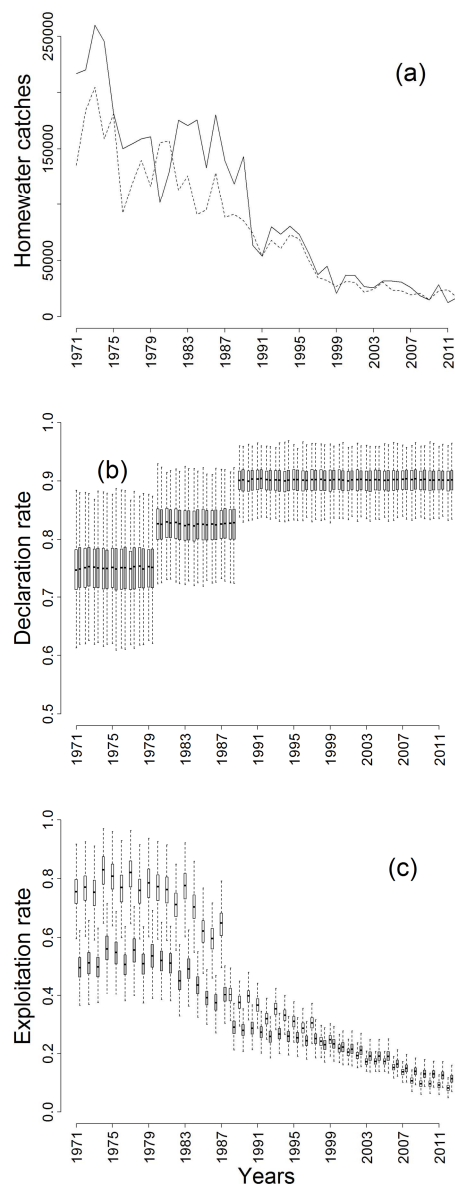


Figure 18. Ecosse de l'est: (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés :2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

2.6. Islande du sud-ouest

Les données islandaises sont divisées en deux zones. Les rivières de l'ouest et du sud constituent la première et les rivières du nord et de l'est constituent la seconde. Les populations de ces deux zones diffèrent en termes de cycle de vie. Le stock sud-ouest est associé à l'assemblage de populations de la zone sud européenne, alors que le nord-est est associé à l'assemblage de population de nord européen.

Les données de captures ne concernent que la pêche en rivière, la seule autorisée en Islande (Figure 19a). La séparation en classes d'âge de mer est basée sur une distribution bimodale taille-poids. Ce mode de classification a été confirmé par des analyses d'écaille.

Les taux de déclaration sont supposés être très élevés (Figure 19b). Cependant, avec l'augmentation du nombre de chaluts pélagiques sur les côtes islandaises, le nombre de saumons prélevés en tant que prises accessoires aurait sensiblement augmenté sans pour autant donner lieu à déclaration. Des études ADN sont en cours afin de déterminer la provenance de ces individus pêchés par la flotte pélagique et devrait être disponible courant 2014. Les taux de déclaration ont par conséquent été révisés à 90% pour les années récentes.

Les taux d'exploitation des pêcheries en rivière sont basés sur des comptages de poissons et les déclarations de capture (Figure 19c). Ils sont estimés plus importants pour les individus de plus d'un an d'hiver de mer. Depuis 1996, la pratique de pêche et de remise à l'eau s'est développé, cela a été pris en compte sur les taux d'exploitation.

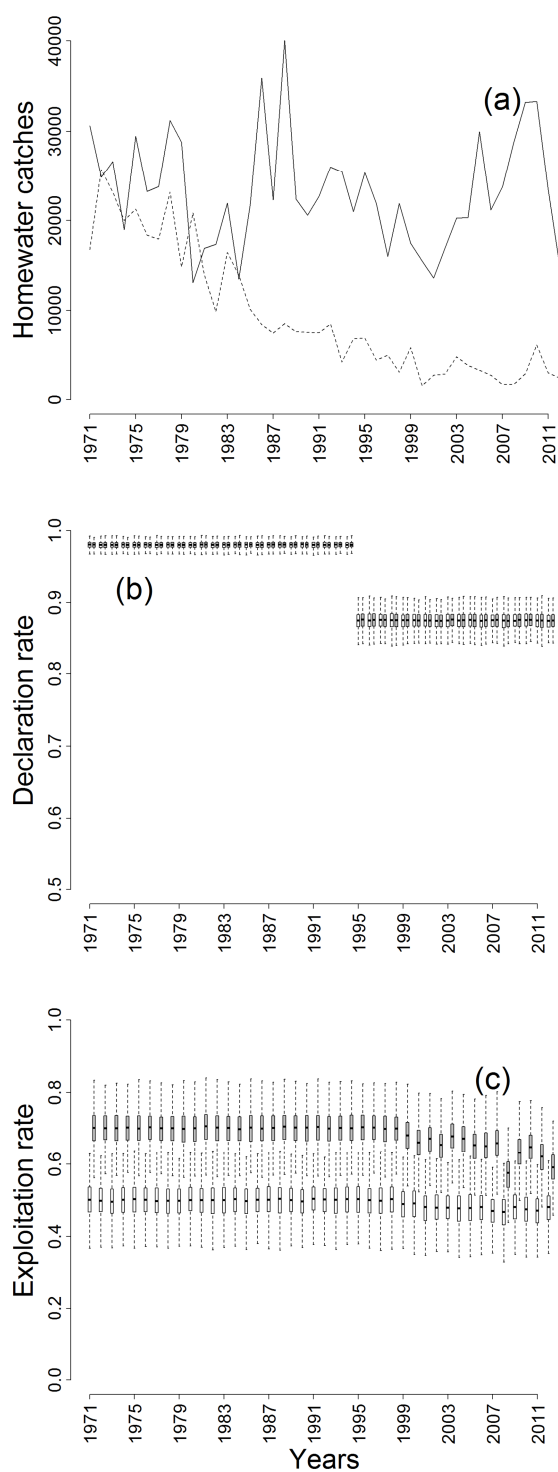


Figure 19. Islande du sud ouest: (a) Captures déclarées (trait plein : 1 hiver de mer ; pointillés : 2 hivers de mer) (b) Taux de déclaration et (c) taux d'exploitation (boxplots blancs : 1HM ; boxplots grisés :2HM). Les priors sont modélisés par des lois beta.

3. Autres informations biologiques

3.1. Phénologie des principales étapes de la phase marine du cycle de vie

Parameters	Definitions	Values							
		France	England & wales	Eastern Scotland	Western Scotland	Ireland	N.Ireland (FO)	N.Ireland (FB)	South-west Iceland
$\Delta t_{5-6,r}$ $\Delta t_{9-10,r}$	Time from January 1 st to Faroes fishery					0.5			
$\Delta t_{6-7,r}$	Time from end of Faroes fishery to returns as 1SW	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	6	6
$\Delta t_{10-11,r}$	Time from end of Faroes fishery to Greenland fishery (2SW)					8.5			
$\Delta t_{11-12,r}$	Time from end of Greenland fishery to Faroes fishery (2SW)					5			
$\Delta t_{12-13,r}$	Time from Faroes fishery to returns as 2SW	3	3	3.5	3	3	3.5	4	4

Table 2. Durée (en mois) des principales étapes de la phase marine du cycle de vie. Ces valeurs sont considérées constantes au cours de la série 1970-2013.

3.2. Fécondité et proportion des différentes classes d'âge de smolts

Parameters		Regions							
		France	England & wales	Eastern Scotland	Western Scotland	Ireland	Northern Ireland (FO)	Northern Ireland (FB)	South-west Iceland
fec_{1SW_r}	Fecundity of 1SW females	3450	3000	5000	5000	3400	3400	3400	5725
fec_{2SW_r}	Fecundity of 2SW females	6900	6500	10000	10000	7000	7650	7650	10256
pf_{1SW_r}	Prop. of Female in 1SW returns	0.45	0.45	0.40	0.40	0.60	0.60	0.60	0.56
pf_{2SW_r}	Prop. of Female in 2SW returns	0.80	0.70	0.60	0.60	0.85	0.65	0.65	0.62
$p_{1,r}$	Prop. of 1 year old smolts	0.85	0.23	0.05	0.3	0.05	0.20	0.20	0.09
$p_{2,r}$	Prop. of 2 years old smolts	0.15	0.75	0.45	0.5	0.75	0.78	0.78	0.6
$p_{3,r}$	Prop. of 3 years old smolts	0	0.02	0.45	0.3	0.20	0.02	0.02	0.3
$p_{4,r}$	Prop. of 4 years old smolts	0	0	0.05	0	0	0	0	0.01

Table 3. Valeurs des paramètres de la phase en eau douce. Elles sont issues du suivi des rivières index de chaque région.

Ces valeurs sont considérées constantes au cours de la série 1970-2013.

4. Prior sur la mortalité naturelle des adultes en mer

Le taux de mortalité naturelle en mer est un paramètre clé du modèle de dynamique de population qui ne peut pas être estimé à partir des séries de données assimilées dans le modèle. Une information *a priori* est donc nécessaire. Afin de définir une distribution *a priori* informative pour ce paramètre, trois méthodes ont été envisagées dans la littérature. Comme les individus sont difficilement observables en mer, ces méthodes s'appuient essentiellement sur des approches théoriques basées sur les caractéristiques de cycle de vie du saumon atlantique.

Ces trois méthodes décrites ci-dessous produisent des résultats consistants et conduisent à un taux mensuel de mortalité naturelle estimé à environ 3% (eq. 1) (ICES, 2002, ICES, 2014b). Ainsi, la distribution *a priori* considérée pour le paramètre M (e^{-M} correspond au taux de mortalité mensuel) dans le modèle de dynamique de population est une loi logNormale très informative autour de cette valeur (à noter que des analyses de sensibilité à cette loi *a priori* ont été réalisées – Cf. Massiot et al., 2014, Chapitre 2)

$$\log(M) \sim \text{Normale}(E = 0.03, V = 0.0001) \quad (1)$$

4.1. Estimation de la mortalité en mer en fonction de la fécondité

Dans un état d'équilibre dynamique, on peut définir la survie S intégrée sur le cycle de vie comme égale à l'inverse de la fécondité par femelle multipliée par la proportion de femelle :

$$S = (\text{proportion de femelle} \times \text{fécondité})^{-1} \quad (2)$$

Par exemple, pour une population entièrement semelpare (les individus meurent après la première reproduction) avec une fécondité de 6000 œufs par femelle et une proportion de 50% de femelle, l'équation à équilibre (eq. 2) conduit à une survie de 0.03% sur l'ensemble de son cycle, soit à un taux de survie mensuel compris entre 6 et 16%. Plus la fécondité est importante, moins la mortalité naturelle pour assurer le remplacement de la population se doit d'être élevée.

L'équation (2) apporte une information sur la survie intégrée sur l'ensemble du cycle de vie. Afin d'isoler la survie spécifique à la phase marine, il est nécessaire de connaître la survie de tous les autres stades et étapes du cycle de vie (et notamment de la survie pendant la phase juvénile en eau douce, Figure 20).

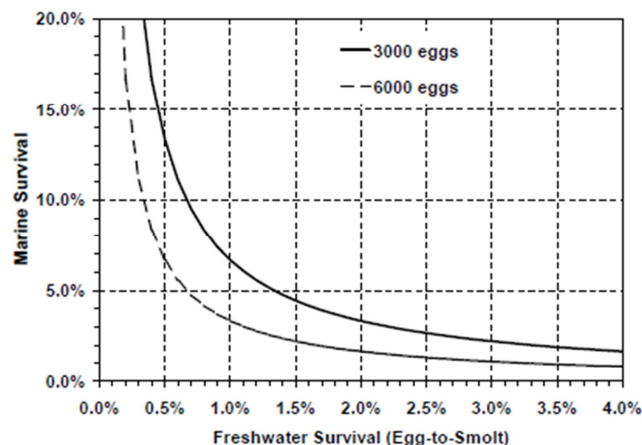


Figure 20. Isoplèthes de remplacement pour deux populations hypothétiques de saumon atlantique ayant une fécondité moyenne différente. Les valeurs de survie lors de la phase dulçaquicole (entre 0.2 et 4%) correspondent à l'ordre de grandeur des valeurs communément observées. Une valeur au-dessus de la courbe de l'isoplèthe produit une abondance plus importante alors qu'une valeur inférieure aboutit à une abondance inférieure au remplacement (ICES, 2002)

4.2. Estimation de la mortalité en mer en fonction de l'âge maximum

Une seconde méthode d'estimation de M consiste à s'appuyer sur la relation entre la mortalité naturelle annuelle ψ et l'âge maximum ($t_{\max}$) établie par Hoening (1983) à partir d'une méta-analyse réalisée sur un jeu de données comprenant l'espérance de vie et la mortalité naturelle observée pour 134 espèces dont 84 poissons (eq. 3).

$$\ln(\psi) = a + b \times \ln(t_{\max}) \quad (3)$$

Avec $a = 1,46$ et $b = -1.01$

D'après cette étude, la mortalité naturelle moyenne d'une population de saumon atlantique serait comprise entre 40% et 84% par an (soit 3% à 16% par mois).

4.3. Estimation de la mortalité en mer en fonction du poids

Une troisième méthode d'estimation de la mortalité naturelle est basée sur la méthode développée par Ricker (1996) qui propose de s'appuyer sur la corrélation négative entre la taille et la mortalité naturelle (en accord avec l'hypothèse que la mortalité est principalement due à la prédation) (eq. 4).

$$\psi = cW^{-x} \quad (4)$$

avec ψ la mortalité naturelle, W le poids, C la mortalité naturelle par unité de poids et x coefficient sans dimension.

La méthode de Ricker (1976) a été adaptée par Doubleday et al. (1979) afin d'estimer la mortalité naturelle mensuelle en mer de la population de saumon de la rivière Bush pour des intervalles spécifiques de temps en mer. Son approche a été actualisée et appliquée à la phase marine du saumon adulte de plusieurs rivières (LaHave, Miramichi, Trinité, Sandhill) (Figure 21, ICES, 2002).

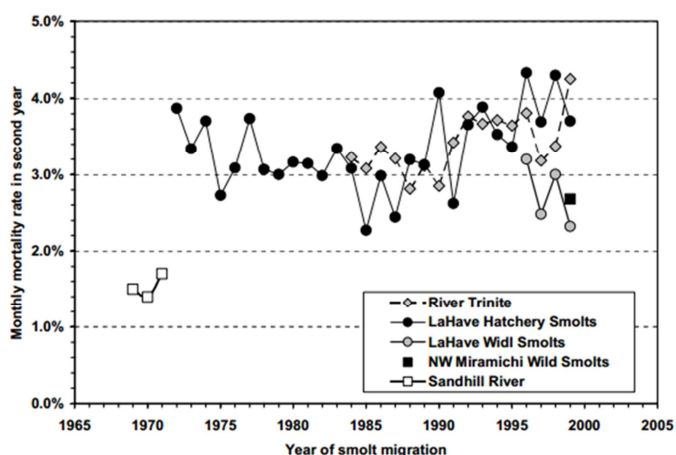


Figure 21. Mortalité naturelle (ψ) mensuelle au cours de la deuxième année en mer estimée à partir du modèle et des lois de croissance développés par Doubleday *et al.* (1979) (issue d'ICES 2002)

Chapitre 2

Modélisation hiérarchique Bayésienne du
cycle de vie du saumon atlantique à l'échelle
d'un assemblage de population :
application à l'Est Ecosse

Modélisation hiérarchique Bayésienne du cycle de vie du saumon atlantique à l'échelle d'un assemblage de population : application à l'Est Ecosse

Résumé

Ce Chapitre propose une modélisation du cycle de vie pour traduire la dynamique de population moyenne à l'échelle d'un assemblage de populations. Il montre comment les modèles hiérarchiques Bayésiens constituent un cadre méthodologique flexible permettant l'intégration de des sources d'information multiples (détaillées dans le Chapitre 1) ainsi que des connaissances biologiques et écologiques.

Le corps du Chapitre est constitué d'un article publié dans la revue *ICES Journal of Marine Science* en 2014.

Dans un contexte de déclin important des abondances de saumons adultes retournant en rivière, la phase marine du cycle de vie du saumon Atlantique n'a jamais semblé aussi critique pour la pérennité des stocks de saumons. Elle reste cependant, encore aujourd'hui, mal connue. Pendant la phase marine, les jeunes saumons entreprennent des migrations à larges échelles et se rendent sur les zones de grossissement dans les alentours des îles Féroé et du Groenland, puis une fois mature, ils retournent se reproduire dans leur rivière natale. Au cours de ces migrations, les populations subissent des forçages de sources environnementales et anthropiques. En particulier, lors de la période d'agrégation au large des zones de grossissement, en plus de pressions environnementales biotiques et abiotiques, les populations ont subi par le passé des pressions de pêches importantes. Bien que la plupart des pressions s'exerçant au cours du cycle de vie soient identifiées, leurs impacts relatifs restent difficiles à quantifier. Afin de mieux comprendre les phénomènes liés à la baisse des taux de retour en rivière, il est nécessaire de produire des outils pour améliorer notre connaissance de la dynamique marine.

Pour cela nous proposons de développer un modèle de cycle de vie à large échelle permettant d'estimer la dynamique d'assemblages de populations. Ce modèle se base sur les données agrégées à l'échelle régionale présentées dans le Chapitre 1 et les méthodes de modélisation actuellement utilisée par le groupe de travail WGNAS.

Son application à l'assemblage de populations de l'Est Ecosse a permis de mettre en évidence un déclin des abondances en mer en lien avec une baisse de la survie lors des premiers mois de la phase marine. Les résultats montrent aussi que les taux de retour des poissons séjournant deux hivers en mer ont décliné plus rapidement que ceux des poissons d'un hiver de mer. Cette baisse est analysée au regard de deux hypothèses alternatives: l'augmentation de la probabilité de maturation à la fin de la première année en mer et l'augmentation de la mortalité lors de la deuxième année en mer. Les données disponibles ne permettent cependant pas de quantifier la crédibilité relative de ces deux hypothèses.

De plus, une analyse exploratoire a montré que la prise en compte de la densité dépendance de la survie œuf-smolts dans le modèle de cycle de vie développé pour l'Ecosse Est est susceptible de changer drastiquement les estimations de la survie marine des post-smolts et donc les interprétations écologiques sur les facteurs responsables de la variabilité de cette survie marine.



Embedding stock assessment within an integrated hierarchical Bayesian life cycle modelling framework: an application to Atlantic salmon in the Northeast Atlantic

Félix Massiot-Granier^{1,2,3*}, Etienne Prévost^{2,3}, Gérald Chaput⁴, Ted Potter⁵, Gordon Smith⁶, Jonathan White⁷, Samu Mäntyniemi⁸, and Etienne Rivot¹

¹Agrocampus Ouest, UMR 0985 ESE Ecologie et Santé des Ecosystèmes, Rennes, France

²INRA, UMR 1224 ECOBIOP Aquapôle, 64310 Saint Pée-sur-Nivelle, France

³Université de Pau & Pays de l'Adour, UMR 1224 ECOBIOP, UFR Sciences et Techniques Côte Basque, 64600 Anglet, France

⁴Fisheries & Oceans Canada, Moncton, NB E1C 9B6, Canada

⁵Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science Lowestoft Laboratory, Suffolk, United Kingdom

⁶Marine Scotland Science, Inchbraoch House, South Quay, Ferryden, Montrose, Angus DD10 9SL, UK

⁷Inst Marine, Fisheries Sci Serv, Oranmore, Galway, Ireland

⁸Fisheries and Environmental Management Group (FEM), Department of Environmental Sciences, University of Helsinki, Helsinki, Finland

*Corresponding author: tel: +33 2 23 48 54 56; fax: +33 2 23 48 55 35, e-mail: fmassiot@agrocampus-ouest.fr

Massiot-Granier, F., Prévost, E., Chaput, G., Potter, T., Smith, G., White, J., Mäntyniemi, S., and Rivot, E. Embedding stock assessment within an integrated hierarchical Bayesian life cycle modelling framework: an application to Atlantic salmon in the Northeast Atlantic. – ICES Journal of Marine Science, doi:10.1093/icesjms/fst240.

Received 6 June 2013; accepted 19 December 2013.

We developed a hierarchical Bayesian integrated life cycle model for Atlantic salmon that improves on the stock assessment approach currently used by ICES and provides some interesting insights about the population dynamics of a stock assemblage. The model is applied to the salmon stocks in eastern Scotland. It assimilates a 40-year (1971–2010) time-series of data compiled by ICES, including the catches in the distant water fisheries at Faroes and West Greenland and estimates of returning fish abundance. Our model offers major improvements in terms of statistical methodology for A. salmon stock assessment. Uncertainty about inferences is readily quantified in the form of Bayesian posterior distributions for parameters and abundance at all life stages, and the model could be adapted to provide projections based on the uncertainty derived from the estimation phase. The approach offers flexibility to improve the ecological realism of the model. It allows the introduction of density dependence in the egg-to-smolt transition, which is not considered in the current ICES assessment method. The results show that this modifies the inferences on the temporal dynamics of the post-smolt marine survival. In particular, the overall decrease in the marine survival between 1971 and 2010 and the sharp decline around 1988–1990 are dampened when density dependence is considered. The return rates of smolts as two-sea-winter (2SW) fish has declined in a higher proportion than return rates as one-sea-winter (1SW) fish. Our results indicate that this can be explained either by an increase in the proportion maturing as 1SW fish or by an increase in the mortality rate at sea of 2SW fish, but the data used in our analyses do not allow the likelihood of these two hypotheses to be gauged.

Keywords: Atlantic salmon, complex of populations, hierarchical Bayesian model, integrated life cycle, mixed stock fishery, North Atlantic, pre-fishery abundance, stock assessment.

Introduction

Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) is an anadromous fish with a life cycle that includes spawning in freshwater, up to 6 years of in-river juvenile rearing, followed by a migration to sea to feeding grounds, and

typically 1–4 years of feeding before maturation and return to fresh-water for spawning (Aas *et al.*, 2011). Atlantic salmon populations are assessed and managed at several scales, from river-specific stock units (Chaput *et al.*, 1999; Prévost and Chaput, 2001; Ó Maoiléidigh

et al., 2004), to national or broader regional population complexes that combine populations supposed to share common demographic trends (Potter et al., 2004; Michielsens et al., 2008; Chaput, 2012).

Atlantic salmon that reproduce in rivers of eastern North America and Northeast Atlantic countries of Europe undertake wide-ranging migrations to common feeding grounds in the North Atlantic, where they are exposed to common marine environmental conditions (Friedland et al., 2013; Mills et al., 2013). When present at the West Greenland feeding grounds and in the vicinity of the Faroe Islands, they may be harvested in mixed stock fisheries, referred to as the distant water fisheries (Chaput, 2012; ICES, 2012). To manage those fisheries, advice is provided by the International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (ICES, 2013), based on a forecast of A. salmon abundance prior to the high seas fisheries exploitation (the Pre Fishery Abundance, i.e. post-smolt abundance on 1 January of the first winter at sea prior to any fisheries, hereafter denoted PFA). A fixed escapement strategy has been adopted with the objective of achieving the spawner requirements for the contributing stocks on both sides of the Atlantic Ocean (Crozier et al., 2003; Chaput, 2012).

Presently, ICES has developed models for population assessment at the scale of three multinational stock complexes: the Northwest stock complex (NW) aggregating stocks of Northeast America, and the southern and northern Northeast stock complexes (S.NE and N.NE, respectively), aggregating stocks of Western Europe, Iceland and Russia (Chaput, 2012; ICES, 2013). For each of the three stock complexes assessment, models similar to classical cohort analysis have been developed. The baseline sources of information are the homewater catches, which are scaled by harvest and declaration rates to estimate annual returns to homewaters. Starting from the return estimates, the abundance of the cohort is then reconstructed up to the PFA stage using data for high seas catches and a fixed natural mortality rate (Rago et al., 1993; Potter et al., 2004; Chaput, 2012). Abundance at PFA stage is disaggregated into maturing and non-maturing components, associated with the two most important sea-age classes of returns, fish that return after one (1SW) and two winters (2SW) spent at sea, respectively. Stock productivity and its evolution over time is assessed by the ratio between the PFA of each year (the recruitment variable) and the spawning stock size (spawners and eggs for NW and NE stock complexes, respectively). The latter is directly derived from the estimated returns minus the homewater catches. For each of the three stock complexes, various statistical models [including phase shift or autocorrelated random walk; (Crozier et al., 2003; Chaput et al., 2005; Chaput, 2012)] have been developed to evaluate the variability of the stock productivity over time (beginning in 1971) and to forecast abundance up to three years forward. These models are incorporated in a risk analysis framework to assess the consequences of mixed stock marine fisheries on the returns at a stock complex scale (Chaput et al., 2005; ICES, 2013).

In addition to their use for providing catch advices, results of these assessment models have been used to analyse how abundance and productivity have changed over time, and to characterize associations with ecosystem conditions throughout the North Atlantic Ocean (Beaugrand and Reid, 2012; Friedland et al., 2013; Mills et al., 2013). Both the abundance of A. salmon and the stock productivity have been declining throughout the species range. Decline in stock productivity has been attributed to a decline in marine survival (Aas et al., 2011), and recent analyses suggest a response of survival to changes in marine thermal conditions and in the lower trophic levels of the marine ecosystem of A. salmon (Beaugrand and Reid, 2012; Friedland et al., 2013; Mills et al., 2013).

Assessment models also show that the abundance of the 2SW component of returns has declined more than the 1SW component, for both the NW and the S.NE stock complexes (ICES, 2013), but the mechanisms that would produce this differential decline for the two sea-age classes have not been analysed.

The models developed to date assimilate extensive datasets and provide some fundamental concepts for quantitative assessment of A. salmon stocks at the scale of the Atlantic Ocean. However, they also suffer from methodological weaknesses and lack of flexibility that should be addressed in order to improve the A. salmon population assessments.

First, the statistical methodology could be improved. The models used by ICES do not explicitly represent the dynamic link between PFA and subsequent spawning potential, and as a result are susceptible to time-series bias (Walters, 1985; Caputti, 1988; Su and Peterman, 2012), which may in turn result in biased estimates of stock productivity.

Second, the modelling approach lacks flexibility, which precludes the assimilation of the large amount of ecological knowledge and available data on A. salmon population dynamics. The complex life cycle of A. salmon is only coarsely represented. Strong hypotheses on the demographic processes are implicitly made, and the method does not allow estimating the extent to which results depend upon these hypotheses to be assessed. In particular, the transition between the spawning potential and the post-smolt stage (PFA) uses a single productivity parameter that integrates the demographic processes of the freshwater phase (egg-to-smolt) and the first months of the post-smolt marine phase. The model implicitly assumes that any changes in the stock productivity over time are a response to changes in the marine phase, without taking into account any effect of compensation in the freshwater phase. Available knowledge and data about the density-dependent egg-to-juvenile survival (Jonsson et al., 1998; Elliott, 2001) cannot be used because the freshwater phase is not separated out. Also, the maturing and non-maturing components of the PFA are directly estimated from the returns of 1SW and 2SW fish, respectively, assuming a constant natural mortality rate at sea between PFA and returns. The implicit hypothesis is that changes in the relative proportion of the two sea-age classes in the returns result from changes in the proportion of maturing PFA and not in the mortality rate at sea, although both hypotheses are still discussed in the literature (Chaput, 2012).

To address these deficiencies, we embedded the stock assessment model developed by ICES within an integrated hierarchical Bayesian life cycle approach. Hierarchical Bayesian Models (HBMs) are an effective approach for incorporating complex demographic processes within statistical models assimilating multiple sources of noisy and incomplete data (Thomas et al., 2005; Buckland et al., 2007; Parent and Rivot, 2012). HBMs have been applied to age- and stage-structured fish population dynamic models (Rivot et al., 2004; Ruiz et al., 2009; Swain et al., 2009) and fish stock assessment (Millar and Meyer, 2000; Lewy and Nielsen, 2003; Fleischman et al., 2013; Rochette et al., 2013). They provide a fair appraisal of the uncertainty in estimates and predictions (McAllister et al., 1999; Harwood and Stokes, 2003) and have the potential to improve the biological realism of fish stock assessment models (Kuparinen et al., 2012). HBMs have already been applied to the A. salmon life cycle at the scale of single-river stocks (Rivot et al., 2004) and are currently used for stock assessment at the scale of the Baltic Sea (Michielsens et al., 2008).

The focus of this paper is on the improvements to the methodology and not to the data; the model therefore uses the same

dataset as the assessment model currently used by ICES (ICES, 2013). As an illustrative case, the model is applied to a subset of the ICES data, accounting for the salmon stocks in the eastern Scotland stock complex, the largest regional component of the S.NE stock complex assessed by ICES. We demonstrate how the flexibility of the approach has the potential to improve the population assessment. The Bayesian framework offers a consistent probabilistic rationale for estimating trends in abundance and demographics together with the associated uncertainty. As HBMs work by separating out the population dynamics (process equations) from the data assimilation (observation equations and informative priors), the different hypotheses on the population dynamics are explicit and can be assessed without changing the data assimilation scheme. We rely on this flexibility to assess the extent to which estimated trends in the abundance, and key transition rates, are sensitive to changes in some demographic hypotheses, and how this may lead to reconsidering the interpretations of demographic response to environmental forcing.

Material and methods

Outlines of the modelling approach

The hierarchical (state–space) formulation of the model accommodates both the stochasticity in the population dynamics and observation errors. The population dynamics include both demographic (between individual variability) and environmental (between-year variability of transition rates) stochasticity (Engen *et al.*, 1998).

The population dynamic (non-observed) is represented by an age- and stage-structured life cycle model, including different life histories and both natural and fishing mortalities (Figure 1). Abundance at different life stages s and years t is denoted $N_{s,t}$. Note the numeric subscripts used for the life stages s (1–14) are qualitative values to track the life stages sequentially from the egg stage ($s = 1$) to the spawning adult stages ($s = 8$ or 14, depending on sea age of spawners) (Figure 1). The number of eggs potentially spawned each year, t , denoted $N_{1,t}$, are derived from the estimates of returning females that survive the homewater fisheries. The egg-to-smolt transition is modelled without representing intermediate parr stages. $N_{2,t}$ denotes the total number of smolts produced from reproduction in year t . Smolts of age i that migrate seaward after 1 to I years spent in freshwater ($I = 4$ for eastern Scotland) are denoted $N_{3,i,t+I+1}$. Once at sea, smolt ages are pooled together, and $N_{3,t}$ denotes the total number of smolts migrating in the spring of year t . Return rates from smolts to spawners of different sea ages result from the combination of natural mortality, maturation and fishing mortality. The number of post-smolts that survive to the PFA stage (i.e. the number of post-smolts at 1 January of their first winter at sea, just prior to the Faroes fishery) is denoted $N_{4,t+1}$. Only fish that mature after one or two winters at sea are represented. Fish maturing after one sea winter (1SW) are denoted from $N_{5,t+1}$ to $N_{8,t+1}$ and fish maturing after the second sea winter at sea (2SW) are denoted from $N_{9,t+1}$ to $N_{14,t+2}$. Fishing mortality is represented as a sequence of fisheries along their migration route, including the fisheries at Faroes and West Greenland and those in homewaters. Mature 1SW fish that escape the Faroes fishery ($N_{6,t+1}$) survive their migration back to homewaters ($N_{7,t+1}$) and finally escape the homewater fishery ($N_{8,t+1}$) to spawn as 1SW fish. Non-mature 1SW fish that successively escape the Faroes fishery ($N_{10,t+1}$), the Greenland fishery ($N_{11,t+1}$), the Faroes fishery again as 2SW ($N_{12,t+2}$), survive through their migration back to homewaters ($N_{13,t+2}$) and finally escape the 2SW homewater fishery ($N_{14,t+2}$) to spawn in their natal rivers as 2SW fish.

The Bayesian framework is used to assimilate information from the data and informative prior distributions to estimate the number of fish in each age and life stage ($N_{s,t}$) and time-series of key transition rates: the smolt-to-PFA survival rate, the proportion of fish maturing after the first winter at sea, and the fishing mortalities during the Faroes and Greenland fisheries. The main data sources are the time-series (40 years; 1971–2010) of homewater catches for the two sea-age classes and the catches at sea (Faroes and Greenland fisheries), all derived from the ICES compilation. Observation errors are only considered for homewater catches. The latter are related to returns by observation equations that account for uncertainty in the capture process and in the catch reporting rates. No observation errors are considered for the distant water fisheries.

Informative prior distributions or fixed values are assigned to several parameters of the demographic or observation processes. In particular, an informative prior is used for the harvest rates of the homewater fisheries (ICES, 2013). This is a critical component in the model for estimating the abundance of returns. Also, because no direct observations are available for the smolt production at the scale of population complexes, and to avoid problems with model identifiability, parameters for egg-to-smolt survival are fixed from the literature, an informative prior is used for the average proportion of smolts in each age class, and environmental stochasticity in the egg-to-smolt transition is modelled with a very low variance.

Without changing the system described in Figure 1 or the data assimilation scheme, the modelling framework is used to explore how alternative demographic hypotheses can affect the inferences (Table 1). First, we compare the influence of assuming density-independent (H_1 ; the hypothesis tacitly followed by the ICES Group) and density-dependent (H_2) egg-to-smolt survival. As the number of eggs spawned varies in the time-series, introducing a density-dependent egg-to-smolt survival results in variations in the egg-to-smolt survival over time. This leads to different estimates of smolt numbers than when considering a constant egg-to-smolt survival, and may in turn modify inferences made on smolt-to-PFA survival rates. Second, we explore the consequences of considering two alternative hypotheses to explain the decrease in the proportion of fish returning as 2SW: (i) an increase in the proportion of post-smolts maturing after their first winter at sea (H_3) (the hypothesis currently followed by the ICES Group), or (ii) a constant proportion maturing but a decrease in the marine survival of non-maturing fish after the 1SW Faroes fishery (H_4).

In the next section, we first detail the equations for the population dynamics (Figure 1) from eggs (stage N_1) to 1SW and 2SW spawners that escape all fisheries (N_9 and N_{14} , respectively). The observation equations that form the likelihood are then provided, followed by justification of prior distributions assigned to parameters (Tables 2 and 3).

Population dynamics

A general structure for demographic stochasticity

Demographic stochasticity is modelled by means of Dirichlet–Multinomial (DM) distributions that can be interpreted as overdispersed multinomial distributions, where overdispersion captures some dependence among individuals (Mäntyniemi *et al.*, 2012) (Appendix 1). If N individuals face a random demographic transition with k outcomes with associated probability $\theta = (\theta_1, \dots, \theta_k)$, then the number of individuals in each outcome ($N_1, \dots, N_k$) is distributed as a DM distribution with an additional parameter $\eta > 0$ controlling the degree of overdispersion:

$$(N_1, \dots, N_k) \sim DM(N, \theta, \eta) \quad (1)$$

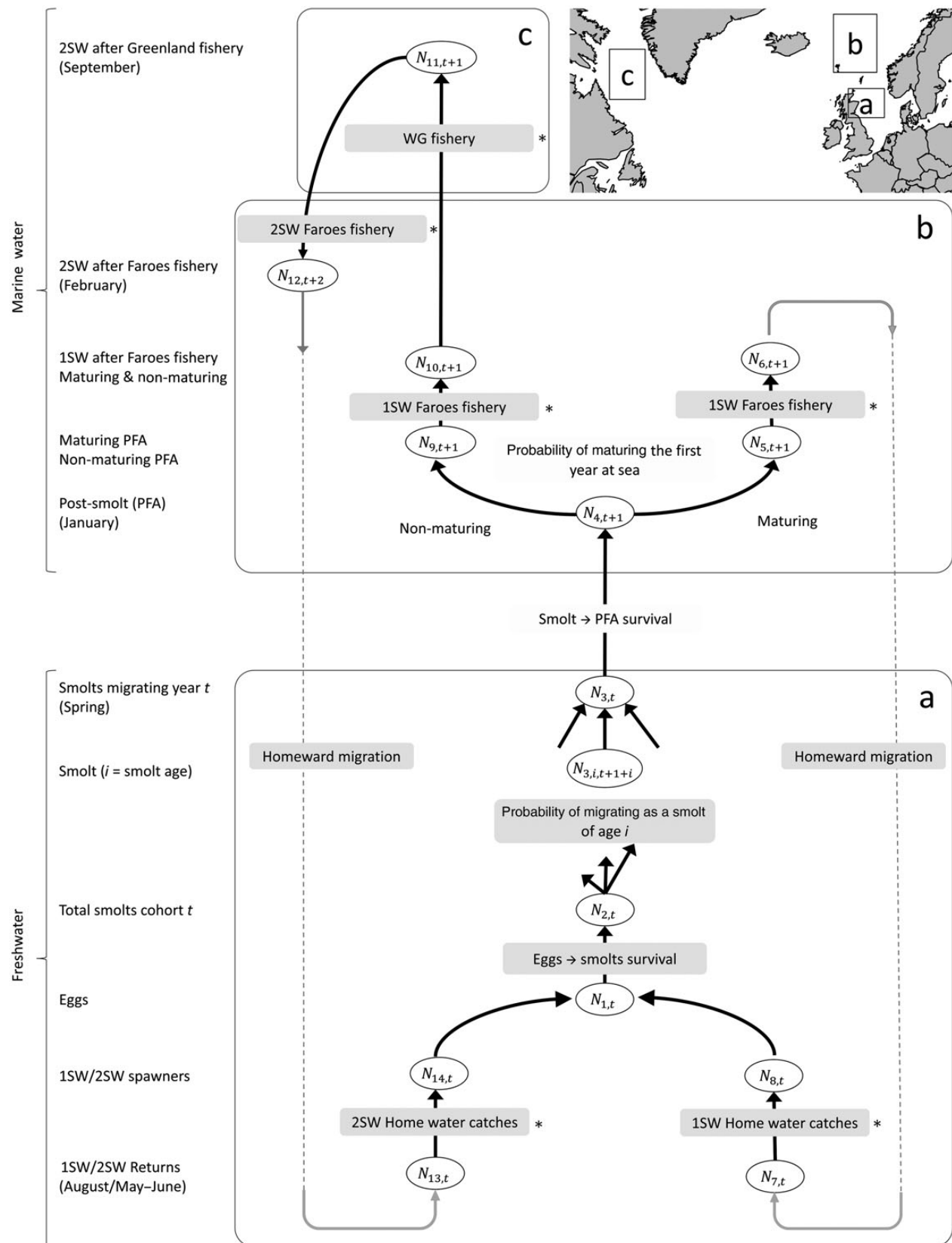


Figure 1. Structure and variables of the life cycle model. Light-shaded stages are transitions with non-informative priors, freely estimated. Dark-shaded transitions have fixed parameters or very informative prior distribution. Asterisks indicate transitions that assimilate data. Letters “a”, “b” and “c” correspond to eastern Scotland, Faroe Islands and West Greenland, respectively.

Table 1. Alternative hypotheses tested for the population dynamics.

Fresh water phase		
Egg-to-smolt survival		
H ₁	Density independent. Fixed parameters	
H ₂	Density dependent (Beverton&Holt). Fixed parameters	
Marine phase		
	Proportion PFA maturing	Natural mortality rate after PFA stage
H ₃	Variable among years Estimated (weakly informative prior)	Equal for 1SW and 2SW fish Constant in time Very tight informative prior
H ₄	Constant in time Very tight informative prior	Differ between 1SW and 2SW fish (after 1SW Faroe fishery) 1SW : Constant in time Very tight informative prior 2SW : Variable among years Estimated (weakly informative prior)

The model run with hypotheses H₁ (freshwater phase) and H₃ (marine phase) corresponds to the hypotheses in the assessment model currently used by ICES.

For instance, Appendix 1 shows how a transition involving natural and fishing mortality can be written as a DM with $k = 3$ outcomes for fish that survive, fish that die from natural mortality, and fish that die from fishing (catches). The beta-binomial is a special case of DM for $k = 2$ (e.g. fish that survive or die from natural mortality only), but to avoid multiple notations, the DM notation is kept throughout the paper, even for $k = 2$. The greater η is, the less overdispersed the DM is. When $\eta \rightarrow \infty$, the DM tends toward a multinomial distribution. No data were available to estimate η , and to avoid confusion with environmental stochasticity, η was then fixed to 10^4 so that our results are obtained with a variance of demographic transitions in practice no different from multinomial distributions (or binomial for $k = 2$).

Eggs deposition

For each year t , the number of 1SW and 2SW spawners that escape the homewater fisheries, denoted $N_{8,t}$ and $N_{14,t}$, respectively, are used to compute the total number of eggs potentially spawned, denoted $N_{1,t}$:

$$N_{1,t} = N_{8,t} \times pf_{1SW} \times fec_{1SW} + N_{14,t} \times pf_{2SW} \times fec_{2SW}, \quad (2)$$

where pf_{1SW} and pf_{2SW} are the proportions of females and fec_{1SW} and fec_{2SW} the average fecundities of 1SW and 2SW female salmon, respectively. These are considered known and constant over the time-series (Table 2).

Egg-to-smolt transition

The egg-to-smolt transition consists of two steps: first, the survival from egg to smolt per cohort, and second, the distribution of the surviving smolts according to their age at downstream migration.

Two alternative modelling hypotheses (Table 1) are tested for the egg-to-smolt survival. The first (H₁) considers a density-independent egg-to-smolt survival denoted μ_{θ_2} (Eq. 3). The second (H₂) considers the survival to be density dependent according to a Beverton–Holt relationship with parameters $(\alpha_{\theta_2}, \beta_{\theta_2})$ (Eq. 4). In both hypotheses,

environmental stochasticity is modelled by Lognormal random noise with variance $\sigma_{\theta_2}^2$.

H₁: No density dependence:

$$\log(N_{2,t}) \sim N(\log(\mu_{\theta_2} \times N_{1,t}) - \frac{\sigma_{\theta_2}^2}{2}, \sigma_{\theta_2}^2) \quad (3)$$

H₂: Density dependence:

$$\log(N_{2,t}) \sim N(\log\left(\frac{\alpha_{\theta_2} \cdot N_{1,t}}{1 + \beta_{\theta_2} \cdot N_{1,t}}\right) - \frac{\sigma_{\theta_2}^2}{2}, \sigma_{\theta_2}^2) \quad (4)$$

In the absence of observations relevant to the smolt abundance, fixed values are assigned to μ_{θ_2} , α_{θ_2} , β_{θ_2} and $\sigma_{\theta_2}^2$ to avoid problems with model identifiability (Table 2). In model configuration H₁, the average egg-to-smolt survival μ_{θ_2} is set at 0.7%, according to Hutchings and Jones (1998). When considering density-dependent survival (H₂), two sets of parameter values characterizing different intensities of density dependence are considered. The variability of the egg-to-smolt survival cannot be separated from that of the smolt-to-PFA survival. The variance $\sigma_{\theta_2}^2$ is fixed so that the CV of the between-year variability of the egg-to-smolt survival is arbitrarily set to 5%, so most of the between-year variability in the survival from egg-to-PFA is captured by the smolt-to-PFA survival.

The distribution of the total number of smolts $N_{2,t}$ in $I = 4$ smolt age classes is modelled as a DM distribution, with the probability of a smolt in the cohort t to migrating at age $i + 1$ denoted $\theta_{3,i,t}$ (with $\sum_{i=1}^4 (\theta_{3,i,t}) = 1$) and overdispersion parameter η .

$$(N_{3,1,t+2}, \dots, N_{3,4,t+5}) \sim DM(N_{2,t}, (\theta_{3,1,t}, \dots, \theta_{3,4,t}), \eta) \quad (5)$$

The $\theta_{3,1:t+5,t}$ are drawn *a priori* in a tight informative Dirichlet prior (Table 2) that allows very little between-year variability in the smolt age proportions.

Henceforth, the river-age of smolts is no longer tracked. $N_{3,t}$ denotes the total number of smolts migrating in the spring of year t .

Marine phase (before homewater fishery)

The marine phase, from smolts (stage $N_{3,t}$) to 1SW and 2SW returning adults that escape the marine fishery but before the homewater fishery ($N_{7,t+1}$ and $N_{13,t+2}$, respectively), is modelled as a sequence of three sea phases: the survival from smolts to the PFA stage, the maturation of fish at the PFA stage, and the natural and fishing mortalities during the PFA to return phase.

Below, we first give the general modelling structure for the sequence of these three phases. Equations (4)–(11) are first written in a general form with parameters that all vary with time. Such a general model, however, is overparameterized, as available data allow the estimation of two rates for each year of smolt migration: the return rate from total smolts ($N_{3,t}$) to 1SW ($N_{7,t+1}$) and 2SW fish ($N_{13,t+2}$), respectively. To avoid problems of model identifiability, some additional hypotheses must be applied by considering some parameters as known and/or constant in time and/or equal for 1SW and 2SW fish. Equations for those additional constraints corresponding to two contrasted demographic hypotheses, H₃ and H₄, (Table 1) are presented in a second step.

Smolt-to-PFA survival and proportion maturing

The survival from smolt ($N_{3,t}$) to PFA stage ($N_{4,t+1}$) and the maturation of fish at PFA stage are modelled sequentially as DM distributions with probability parameters $\theta_{4,t}$ and $\theta_{5,t}$, respectively:

Table 2. Summary of the parameters associated with the freshwater phase.

	Parameters	Definition	Value/Prior
Common parameters	fec_{1SW}, fec_{2SW}	Fecundity (egg number) of 1SW and 2SW females	5000, 10 000
	pf_{1SW}, pf_{2SW}	Proportion of females in 1SW and 2SW	0.40, 0.60
	$(\theta_{3,1,t}, \dots, \theta_{3,4,t})$	Probability of becoming smolt of age $i = 1, \dots, 4$	$\sim \text{Dirich}(\eta_s \times (p_1, p_2, p_3, p_4))$ with $(p_1, p_2, p_3, p_4) = (0.05, 0.45, 0.45, 0.05)$ and $\eta_s = 100$
Specific to H_1	μ_{θ_2} σ_{θ_2}	Constant average egg-to-smolt survival rate Standard deviation	0.7% $\sigma_{\theta_2} = \sqrt{\log(CV_{\theta_2}^2 + 1)}$ with $CV_{\theta_2} = 5\%$
Specific to H_2	α_{θ_2}	Maximum survival rate	2.2% or 9%
	β_{θ_2}	Intensity of density dependence	$2.1 \cdot 10^{-9}$ or $1.2 \cdot 10^{-8}$
	σ_{θ_2}	Standard deviation	$\sigma_{\theta_2} = \sqrt{\log(CV_{\theta_2}^2 + 1)}$ with $CV_{\theta_2} = 5\%$

Parameters specific to alternative model structure H_1 and H_2 are indicated. Parameters are fixed or drawn in very tight informative distributions (shaded).

$$(N_{4,t+1}, D_{4,t+1}) \sim DM(N_{3,t}, (\theta_{4,t}, 1 - \theta_{4,t}), \eta) \quad (6)$$

$$(N_{5,t+1}, N_{9,t+1}) \sim DM(N_{4,t+1}, (\theta_{5,t+1}, 1 - \theta_{5,t+1}), \eta), \quad (7)$$

where $D_{4,t+1}$ are the smolts that died before PFA stage (not tracked) and $N_{5,t+1}$ and $N_{9,t+1}$ are the maturing and non-maturing components of the PFA, respectively. Models for the between-year variability of $\theta_{4,t}$ and $\theta_{5,t}$ are presented in the section detailing H_3 and H_4 .

Sequential marine fisheries

After the PFA stage, salmon are exposed to sequential fisheries and simultaneously experience natural mortality. As detailed in Eq. A1.4 (Appendix 1), these transitions are modelled using DM distributions with rates depending upon fishing mortalities (F), natural mortalities (M) and durations (Δt), all specific to each age class and fishery. Fixed durations specific to each transition are those reported from ICES (2013) (Table 3).

During the 1SW Faroes fishery, maturing ($N_{5,t+1}$ to $N_{7,t+1}$) and non-maturing fish ($N_{9,t+1}$ to $N_{10,t+1}$) are assumed to have the same natural mortality rate $M_{1,t+1}$ because they face the same environmental conditions. After the 1SW Faroes fishery, the migration routes of maturing and non-maturing fish differ, and the two groups of fish are assigned different mortality rates, denoted $M_{2,t+1}$ from stages $N_{10,t+1}$ to $N_{12,t+2}$ (Greenland fishery) and $M_{2,t+2}$ from $N_{12,t+2}$ to $N_{13,t+2}$ (2SW Faroes fishery).

Fish maturing in their first year at sea ($N_{5,t+1}$) are assumed to pass through the Faroes fishery before making their way back to homewaters. Fish escaping the Faroes fishery ($N_{6,t+1}$), that die from natural mortality ($D_{6,t+1}$; not tracked) or are caught ($C_{6,t+1}$; observed), are jointly modelled through a DM distribution with rates $(\theta_{6,1:3,t+1})$ derived from parameters $M_{1,t+1}$, $F_{6,t+1}$ and duration Δt_{5-6} :

$$(N_{6,t+1}, D_{6,t+1}, C_{6,t+1}) \sim DM(N_{5,t+1}, (\theta_{6,1,t+1}, \theta_{6,2,t+1}, \theta_{6,3,t+1}), \eta) \quad (8)$$

Fish that escape the Faroes fishery and then migrate back to their homewaters have a survival probability of $\theta_{7,t+1}$, derived from the natural mortality rate $M_{1,t+1}$ and the duration Δt_{6-7} :

$$(N_{7,t+1}, D_{7,t+1}) \sim DM(N_{6,t+1}, (\theta_{7,t+1}, 1 - \theta_{7,t+1}), \eta) \quad (9)$$

Fish that mature in their second year at sea ($N_{9,t+1}$) will face successively the Faroes fishery as non-maturing 1SW fish ($N_{9,t+1}$ to $N_{10,t+1}$), the West Greenland fishery ($N_{10,t+1}$ to $N_{11,t+1}$) and then the Faroes fishery for a second time at the 2SW stage ($N_{11,t+1}$ to $N_{12,t+2}$). Escapement, natural mortality and catches for the three fisheries ($C_{10,t+1}$, $C_{11,t+1}$ and $C_{12,t+2}$, respectively, observed) are modelled sequentially with DM distributions, with rates denoted as $\theta_{10,1:3,t+1}$, $\theta_{11,1:3,t+1}$ and $\theta_{12,1:3,t+2}$, respectively. These rates are derived from natural mortality, fishing mortality and stage durations ($M_{1,t+1}$, $F_{10,t+1}$, Δt_{9-10}), ($M_{2,t+1}$, $F_{11,t+1}$, Δt_{10-11}) and ($M_{2,t+2}$, $F_{12,t+2}$, Δt_{11-12}), respectively.

$$(N_{10,t+1}, D_{10,t+1}, C_{10,t+1}) \sim DM(N_{9,t+1}, (\theta_{10,1,t+1}, \theta_{10,2,t+1}, \theta_{10,3,t+1}), \eta) \quad (10)$$

$$(N_{11,t+1}, D_{11,t+1}, C_{11,t+1}) \sim DM(N_{10,t+1}, (\theta_{11,1,t+1}, \theta_{11,2,t+1}, \theta_{11,3,t+1}), \eta) \quad (11)$$

$$(N_{12,t+2}, D_{12,t+2}, C_{12,t+2}) \sim DM(N_{11,t+1}, (\theta_{12,1,t+2}, \theta_{12,2,t+2}, \theta_{12,3,t+2}), \eta) \quad (12)$$

Those that survive ($N_{12,t+2}$) migrate back to their homewaters with a probability of surviving of $\theta_{13,t+2}$ defined by the natural mortality rate $M_{2,t+2}$ and duration Δt_{12-13} :

$$(N_{13,t+2}, D_{13,t+2}) \sim DM(N_{12,t+2}, (\theta_{13,t+2}, 1 - \theta_{13,t+2}), \eta) \quad (13)$$

H_3 : Variable proportion maturing and constant natural mortality rate after PFA stage

As in most stock assessment models, the natural and fishing mortalities cannot be separated without additional hypotheses. The proportion maturing is also confounded with the mortality differential between 1SW and 2SW fish (Chaput, 2012). Based on the

Table 3. Summary of parameters associated with the marine water phase.

	Parameters	Definition	Value/Prior
Common parameters	$\theta_{4,t}$	Smolt-to-PFA survival rate	$\text{logit}(\theta_{4,t}) \sim \text{AR}_1$
	μ_{θ_4}	Stationary mean	$\sim N(0, 1)$
	ρ_{θ_4}	Correlation	$\sim \text{Unif}(-1, 1)$
	σ_{θ_4}	Standard deviation	$\sim \text{Unif}(0, 1)$
	$F_{f,t}$	Fishing mortality of the fishery f	$\log(F_{f,t}) \sim N(-3, 1)$
	$\Delta t_{5-6 \& 9-10}$	Time from 1 January to Faroes fishery	0.5 month
	Δt_{6-7}	Time from end of Faroes fishery to returns as 1SW	7.5 months
	Δt_{10-11}	Time from end of Faroes fishery to Greenland fishery (2SW)	8.5 months
	Δt_{11-12}	Time from end of Greenland fishery to Faroes fishery (2SW)	5 months
Specific to H_3	$\theta_{5,t}$	Probability of post-smolt maturing the first year at sea	$\text{logit}(\theta_{5,t}) \sim \text{AR}_1$
	μ_{θ_5}	Stationary mean	$\sim N(0, 1)$
	ρ_{θ_5}	Correlation	$\sim \text{Unif}(-1, 1)$
	σ_{θ_5}	Standard deviation	$\sim \text{Unif}(0, 1)$
	$M_{1,t} = M_1$	Natural mortality rate (per month) for 1SW maturing fish	$\log(M_1) \sim N(\log(0.03), 10^{-4})$
Specific to H_4	$M_{2,t} = M_1$	Natural mortality rate (per month) for non-maturing fish after Faroes 1SW fishery	
	$\theta_{5,t} = \theta_5$	Probability of post-smolt maturing the first year at sea	$\text{logit}(\theta_5) \sim N(\text{logit}(0.34), 10^{-4})$
	$M_{1,t} = M_1$	Natural mortality rate (per month) for 1SW maturing fish	$\log(M_1) \sim N(\log(0.03), 10^{-4})$
	$M_{2,t}$	Natural mortality rate (per month) for non-maturing fish after Faroes 1SW fishery up to returns	$M_{2,t} = \lambda_t \times M_1$
	λ_t	Natural mortality ratio	$\log(\lambda_t) \sim \text{AR}_1$
	μ_λ	Stationary mean	$\sim N(1, 0.1)$
	ρ_λ	Correlation	$\sim \text{Unif}(-1, 1)$
	σ_{λ}	Standard deviation	$\sim \text{Unif}(0, 2)$

Parameters specific to alternative model structures H_3 and H_4 are indicated. Parameters fixed or drawn in very tight informative prior distributions are shaded.

modelling structure presented above, supplementary hypotheses are made to define two models associated with two contrasting ecological hypotheses, to explain the time variability of return rates by sea-age class.

The first hypothesis (H_3 ; Tables 1 and 3) corresponds with the approach taken in the stock assessment model used by ICES (ICES, 2013). Both the smolt-to-PFA survival ($\theta_{4,t}$) and the proportion maturing ($\theta_{5,t}$) are estimated and allowed to vary in time. Natural mortality rates after the PFA stage are assumed constant and identical for maturing and non-maturing fish ($M_{1,t} = M_{2,t} = M_1$ for all year t), with M_1 drawn in a very tight informative prior distribution. Under these premises, the temporal variability of the return rates for both 1SW and 2SW fish combined is captured by changes in the smolt-to-PFA survival, and the variability of the ratio of return rates of 2SW relative to 1SW fish is captured by changes in the proportion maturing. To eventually capture the effect of smoothed environmental fluctuations, both series of smolt-to-PFA survival ($\theta_{4,t}$) and the proportion maturing ($\theta_{5,t}$) are *a priori* modelled with a first order autoregressive process in the logit scale, with, respectively, stationary means of μ_{θ_4} and μ_{θ_5} , and stationary variances of $\sigma_{\theta_4}^2/(1 - \rho_{\theta_4})$ and $\sigma_{\theta_5}^2/(1 - \rho_{\theta_5})$, as defined in Appendix 2.

$$\text{logit}(\theta_{4,t}) \sim \text{AR}_1(\mu_{\theta_4}, \rho_{\theta_4}, \sigma_{\theta_4}^2) \quad (14)$$

$$\text{logit}(\theta_{5,t}) \sim \text{AR}_1(\mu_{\theta_5}, \rho_{\theta_5}, \sigma_{\theta_5}^2) \quad (15)$$

H_4 : Constant proportion maturing and variable mortality of 2SW fish after the 1SW Faroes fishery

The alternative hypothesis (H_4 ; Tables 1 and 3) assumes that changes in the ratio of return rates of 2SW relative to 1SW fish result from

variations in the natural mortality rate of 2SW fish after the 1SW Faroes fishery, rather than from changes in the proportion maturing. The proportion maturing is assumed constant ($\theta_{5,t} = \theta_5$ for all years t), as is the natural mortality rate of 1SW fish ($M_{1,t} = M_1$), but between-year variability of the natural mortality rates of 2SW relative to 1SW fish is accounted for through an autoregressive process on the log-ratio of mortality rates:

$$\begin{cases} M_{2,t} = \lambda_t \times M_1 \\ \log(\lambda_t) \sim \text{AR}_1(\mu_\lambda, \rho_\lambda, \sigma_{\lambda}^2) \end{cases} \quad (16)$$

To facilitate the comparison of inferences between model configurations H_3 and H_4 , the proportion maturing θ_5 in H_4 is drawn from a tight informative prior corresponding to the posterior of $\theta_{5,t=1}$ obtained with the model configuration H_3 .

Homewater (coastal and freshwater) fishery

As a final step to the life cycle (and independently from hypotheses H_3 and H_4), returning adults ($N_{7,t}, N_{13,t}$) are fished in their homewaters before entering freshwater to spawn ($N_{8,t}, N_{14,t}$). The homewater fishery is a rather punctual process, and so DM distributions are used to model escapement and catches directly from harvest rates (denoted $h_{1SW,t}$ and $h_{2SW,t}$ for 1SW and 2SW fish, respectively), assuming that no natural mortality occurs:

$$\begin{cases} (N_{8,t}, C_{8,t}) \sim \text{DM}(N_{7,t}, (h_{1SW,t}, 1 - h_{1SW,t}), \eta) \\ (N_{14,t}, C_{14,t}) \sim \text{DM}(N_{13,t}, (h_{2SW,t}, 1 - h_{2SW,t}), \eta) \end{cases} \quad (17)$$

where $C_{8,t}$ and $C_{14,t}$ are the number of fish caught by homewater fisheries derived from declared catches (see below). As a critical component of estimating the abundance of returns, informative priors are assigned to the harvest rates $h_{1SW,t}$ and $h_{2SW,t}$ (see below).

Data and observation equations

The model uses several time-series (1971–2010) of catches. Those of the distant water ($C_{6,t}$, $C_{10,t}$, $C_{11,t}$ and $C_{12,t}$) are directly derived from declared catches reported by ICES (ICES, 2013) (Appendix 3). No observation error is considered, i.e. formally, the DM distribution of Eqs. (9)–(13) and (17) define demographic stochasticity and not observational errors.

Time-series of declared homewater catches are available for 1SW and 2SW fish (ICES, 2013), and denoted $c_{1SW,t}^{dec}$ and $c_{2SW,t}^{dec}$, respectively. A binomial observation model is used to capture observation errors arising from uncertainty in the declaration of homewater catches, with informative priors for declaration rates $r_{1SW,t}$ and $r_{2SW,t}$ (Appendix 4).

$$\begin{cases} c_{1SW,t}^{dec} \sim \text{Bin}(C_{8,t}, r_{1SW,t}) \\ c_{2SW,t}^{dec} \sim \text{Bin}(C_{14,t}, r_{2SW,t}) \end{cases} \quad (18)$$

Hence, the likelihood function used to assimilate the time-series of data within the Bayesian model results from the product of Eq. (18) and DM equations (8) and (10)–(12) for the mixed stock catches.

Priors

The proportions of smolts in each age class [the $\theta_{3,1:4,t}$ in Eq. (5)] for all cohorts at time t are drawn *a priori* in independent informative Dirichlet prior distributions, with parameters $\eta_s \times (p_1, p_2, p_3, p_4)$ with $\sum_{i=1}^4 p_i = 1$ and $\eta_s = 100$ (Table 2). Empirical proportions of smolt age classes (p_1, p_2, p_3, p_4) are set according to ICES (2013) and considered fixed among cohorts. The degree of the Dirichlet distribution is arbitrarily fixed to $\eta_s = 100$, and corresponds to the precision in the estimates of the proportions that would have been learned from multinomial samples of size $\eta_s = 100$.

The natural mortality rate for 1SW fish after the PFA stage, M_1 (considered constant, and equal to the natural mortality rate of 2SW in H_3), is drawn *a priori* in a very tight Lognormal prior that corresponds to a mortality rate of 3% per month, similar to the 30% cumulated mortality per year (ICES, 2002). The sensitivity of the inferences to the prior on M_1 is assessed by comparing three runs of the model with the median of a Lognormal informative prior distribution set to 0.03 (baseline configuration), 0.01 and 0.05.

Yearly and independent informative priors based on expertise are set on the harvest rates ($h_{1SW,t}$, $h_{2SW,t}$) and declaration rates ($r_{1SW,t}$, $r_{2SW,t}$) of the homewater fisheries (Appendix 4). Those informative priors are critical to estimate abundance of returns in the two sea-age classes. The declaration rate is assumed equal for 1SW and 2SW fish, and its expected mean increases from 0.75 to 0.90 in the time-series (Appendix 4). The harvest rates decrease over the time-series from 0.80 to 0.10 for 1SW fish and from 0.50 to 0.10 for 2SW fish (Appendix 4). We assess the sensitivity of the inferences to the priors for homewater harvest rates by considering three different priors: (i) the baseline informative priors discussed above; (ii) informative priors with a linear decline of the mean between the first and last year of the time-series; (iii) informative priors with a constant expected mean equal to the mean of the first five years of the time-series.

Other parameters of the demographic process (Table 3) are given weakly informative priors as defined by Gelman (2009), i.e. they are loose enough to be updated by the data while being strong enough to exclude biologically unrealistic values.

Computational details

All computations are performed within the R platform (R Development Core Team, 2012). Bayesian posterior distributions are approximated via Monte Carlo Markov Chain (MCMC) methods through the open-source JAGS software (<http://mcmc-jags.sourceforge.net>; JAGS code provided in the *Supplementary data* (last accessed 6 June 2013)). Three independent MCMC chains with different initialization points are used. After an adapting phase of 50 000 iterations, inferences are derived from a sample of 2 000 000 iterations. One out of 100 iterations is kept to reduce the MCMC sampling autocorrelation.

To check convergence of MCMC sampling, the Gelman–Rubin test is applied to all posterior sampling (R ratio < 1.05 for all variables) as implemented in the Coda package of R (Brooks and Gelman, 1998).

The consistency between the model and the data was checked using Bayesian posterior checking procedures (Gelman et al., 2004) designed to check the ability of the model *a posteriori* to replicate homewater catches similar to those observed (detailed in Appendix 5).

Results

We first describe the results obtained with a density-independent egg-to-smolt survival (H_1) and a probability of maturing at the PFA stage that is allowed to vary over time (H_3). This combination corresponds to the hypotheses currently followed in the ICES stock assessment model. We then examine the extent to which the inferences on the time-series of abundance and key transition rates are sensitive to changes of hypotheses in both the freshwater and the marine phase. We successively examine the effects of (i) considering a density-dependent egg-to-smolt survival (H_2), and (ii) a natural mortality rate for 2SW fish that varies in time but with a constant probability of maturing at the PFA stage (H_4). Last, we report the results of the sensitivity analysis to the prior on the harvest rate of homewater catches and on the natural mortality rate M_1 .

Results in model configuration (H_1 , H_3)

Posterior checking reveals no inconsistency between the model *a posteriori* and the data. The p -values are 0.487 and 0.452 for 1SW and 2SW catches, respectively, thus showing that the model is able to replicate homewater catches very similar to the observed declared catches for both sea-age classes. Posterior checks obtained under all other configurations (H_3 and H_4) reveal no inconsistency between replicated and observed catches and are not detailed hereafter.

Estimates of the homewater returns of 1SW (N_7) and 2SW fish (N_{13}) (Figure 2) (determined primarily from the homewater catches adjusted by the informative priors for harvest and declaration rates) decreased globally over the past 40 years. The number of 1SW returning salmon in 2010 was less than half that in 1971, and returns of 2SW salmon declined from 1971 to 1996 before dropping to one-fifth of its level at the beginning of the time-series. Owing to reductions in the exploitation rate (Figure A4.1), the number of 1SW spawners (N_8) increased significantly in the 1990s and subsequently fluctuated around 125 000 salmon. The estimated abundance of 2SW spawners (N_{14}) fluctuated between 1971 and 1991, before dropping to a relatively stable low level of about 100 000 fish after 1991.

The estimated egg deposition (N_1), which accounts for fecundity and female proportion among the returning fish, fluctuated widely

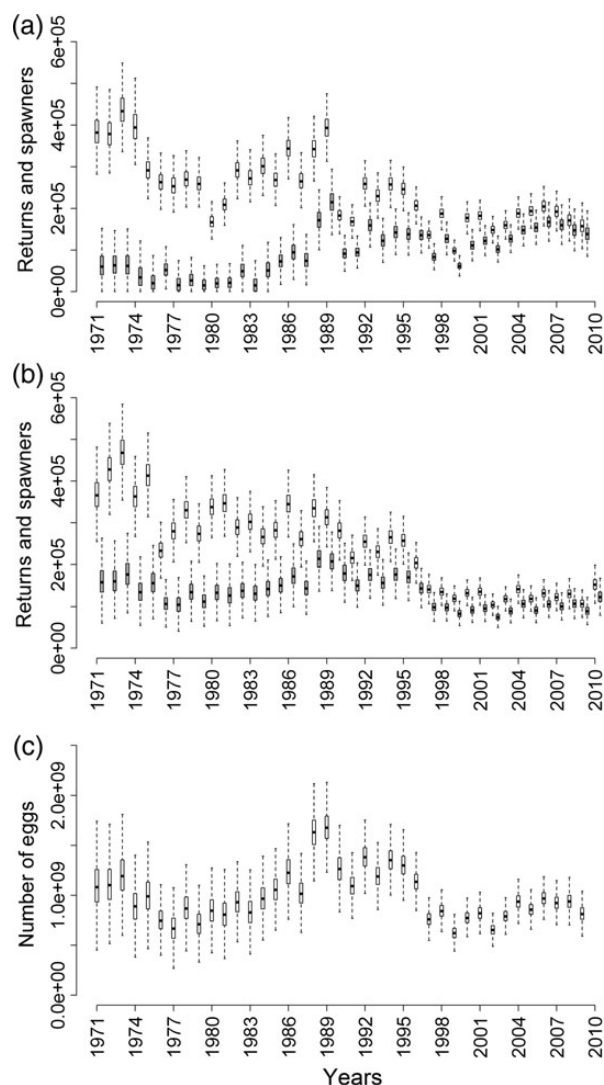


Figure 2. Time-series of marginal posterior distributions of adult returns (white boxplot) and spawners that escaped the homewater fishery (grey boxplot) as 1SW (a) and 2SW (b), and of the resulting egg deposition (c). The upper and lower limits of each box represent the first and third quartiles of posterior distributions; the horizontal bar in the middle of the boxes represents the median values.

throughout the series, reaching a maximum in 1989, but did not show any clear trends (Figure 2c).

The number of post-smolts at the end of the year, and before all fisheries (PFA, N_4) exhibited an overall decrease (Figure 3a), consistent with the observed trends in returning fish abundance. The abundance at the PFA stage reported by ICES (ICES, 2013) for the entire Scotland area (Figure 3a) between 1971 and 2010, corrected by the proportion of fish from west Scotland, is very close to the abundance estimated by our model, and the evolution over time is fully consistent with our estimates.

Estimated smolt-to-PFA survival ($\theta_{4,t}$) demonstrates a sharp decrease since the early 1990s (Figure 3b). The proportion of 1SW fish maturing after the PFA stage ($\theta_{5,t}$) fluctuates with an overall increase over the time-series (Figure 3b). The PFA of maturing 1SW fish (N_5) has decreased continuously since 1971 to <50% of the 1970s abundance in the most recent years (not shown), while non-maturing

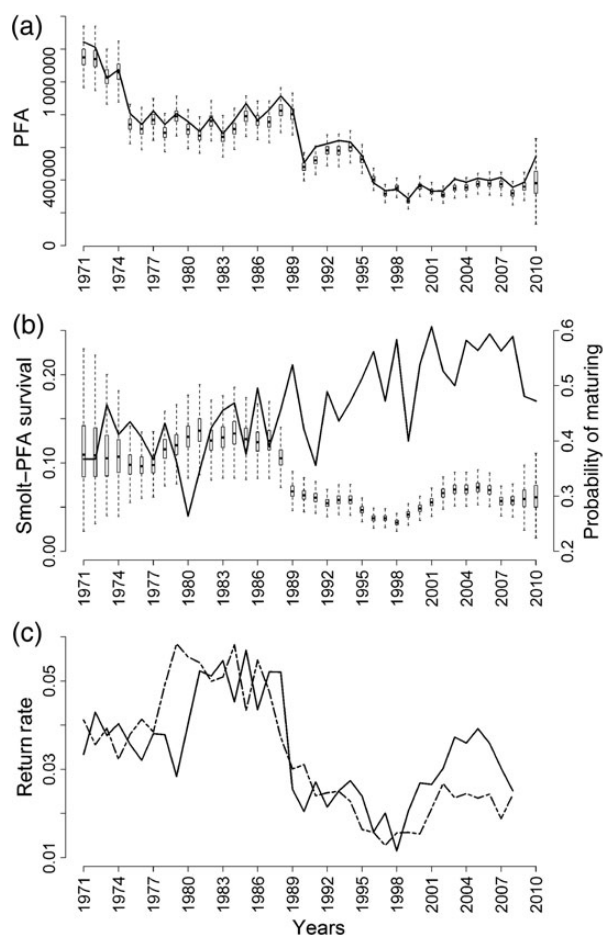


Figure 3. Time-series of marginal posterior distributions of (a) the Pre-fishery Abundance estimate derived from the model we developed for eastern Scotland (boxplot) and the Pre-fishery Abundance estimate for the whole of Scotland by the ICES model (corrected by proportions of fish from West Scotland); (b) the marine survival during the first months at sea (smolt-to-PFA) (boxplot) and the posterior medians of the probability of maturing the first year at sea (solid line); and (c) return rates of smolts as 1SW (solid line) and MSW fish (dashed line). The upper and lower limits of each box represent the first and third quartiles of posterior distributions; the horizontal bar in the middle of boxes represents the median value.

PFA (N_9) declined until the mid-1990s before stabilizing at a very low level (not shown). The joint distribution of $(\theta_{4,t}, \theta_{5,t})$ for each year t does not exhibit any particular pattern of correlation, thus indicating that the two parameters are not confounded, given the information assimilated in the model (not shown).

Estimates of fishing mortality after the PFA stage (not shown) show that the Faroes fishery exploited a small fraction of the 1SW fish (0.5% exploitation rate on average). The cumulative impact of the three high seas fisheries on the non-maturing component is much higher (25% cumulative exploitation rate on average), with highest exploitation (18%) occurring in the Greenland fishery.

The return rates from smolt to 1SW or 2SW adult before homewater exploitation (Figure 3c), which combine life history choices (probability of maturing) and mortality (M and F) during the marine phase, are very comparable between 1SW and 2SW fish until the 1990s, after which the 1SW return rate is higher. Both time-series fluctuate between 1% and 6% and follow the same general

time-trend as the smolt-to-PFA survival rate, with a sharp decline in the late 1980s.

Effect of considering density-dependent egg-to-smolt survival (H_2)

Because the egg deposition fluctuates during the time-series (Figure 2c), introducing a density-dependent (Beverton–Holt type) egg-to-smolt survival (H_2 ; Figure 4a) leads to a fluctuating egg-to-smolt survival, while it is constant in the baseline hypothesis (Figure 4b). Because the egg-to-smolt survival is higher for low egg deposition and lower for high egg deposition, considering a density-dependent egg-to-smolt survival dampens the variation of egg abundance over the time-series. This in turn affects the estimates of abundance and transition rates of older life stages: the fluctuations of smolt abundance is smoothed, which, ultimately, dampens the decline in the estimates of the smolt-to-PFA survival (Figure 4c). Increasing the density dependence in the egg-to-smolt survival tends to smooth the sharp decline in the smolt-to-PFA survival rate in the late 1980s.

Changes in egg-to-smolt survival are balanced by changes in the smolt-to-PFA survival, but do not affect any other model component after the PFA stages.

Effect of considering a constant probability of maturing at PFA stage (H_4)

The consequences of changing from the baseline hypothesis H_3 to H_4 (a constant probability of maturing at the PFA stage but a variable mortality rate of 2SW fish) are explored under the constant egg-to-smolt survival hypothesis (H_1). Estimates of abundance and transition rates from eggs to PFA are not sensitive to changing from H_3 to H_4 . Under H_3 , the estimates of the probability of maturing at PFA stage increase to fit the decreasing proportion of 2SW fish in the total returns (Figure 5a). The alternative model configuration H_4 provides another hypothesis consistent with the decline in the proportion of 2SW fish in returns. The proportion maturing is assumed constant ($\sim 34\%$) but the mortality rates of non-maturing fish after the 1SW Faroes fishery increase notably from 1991 (Figure 5b). The annual variations in the natural mortality rate of 2SW fish under H_4 show a pattern of variation very similar to that of the proportion maturing under H_3 .

Sensitivity analysis to changes in the informative priors

Posterior estimates of all model components are highly sensitive to changes in the informative priors on the harvest rates for the home-water fishery (Figure 6). Given the catches in the homewater fishery (Appendix 4), changing the prior on the harvest rates directly affects the estimates of returns, which in turn affect all life stage and transition rates in the model. The higher the prior expected mean of the harvest rates, the lower the estimates of returns (not shown) and the lower the estimates of the PFA abundance (Figure 6a). This has important consequences for the estimates of the smolt-to-PFA survival rate. At the limit, considering the harvest rate has been constant in the time-series dampens the variations in the time-series of estimated smolt-to-PFA survival rates (Figure 6b). In particular, the drop in survival rate around 1988–1990 is no longer obvious. The increasing trend in the probability of maturing after the first year at sea is also much weaker (Figure 6b).

As expected, M_1 is a scaling factor that balances the smolt-to-PFA survival rate. The lower the expected mean of the prior on M_1 , the lower the posterior estimates of the smolt-to-PFA survival (Figure 7b). Changing the prior on M_1 also affects the probability

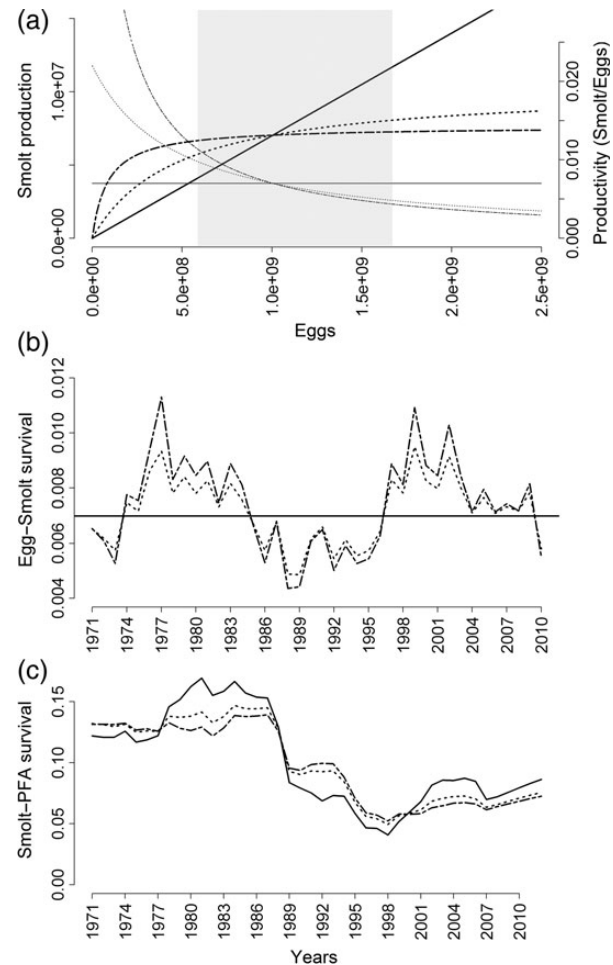


Figure 4. Analysis of sensitivity to changes in the egg-to-smolt survival function (H_1 and H_2). (a) Different egg-to-smolt survival functions tested (bold) and associated smolts/eggs ratios (thin). Solid line: average egg-to-smolt survival fixed to 0.7% (H_1); dotted and dashed – dotted lines: BH density-dependent function (H_2) with different intensity of density dependence with α equal to 2.2 and 9.0%, respectively, and β equal to 2.1×10^{-9} and 1.2×10^{-8} , respectively (Table 2). The shaded area represents the range of egg abundances estimated between 1971 and 2010. Time-series of posterior median estimates of (b) egg-to-smolt survival rate, and (c) smolt-to-PFA survival rate; line codes correspond to egg-to-smolt survival in (a).

of maturing as 1SW. A higher M_1 slightly decreases the differential of cumulated natural mortality between 1SW and 2SW fish, which leads to higher estimates of the proportion maturing (Figure 7c).

Discussion

We developed an integrated life cycle model that improves on the stock assessment approach currently used by ICES and provides new insights about the *A. salmon* population dynamics of a stock assemblage. Eastern Scotland is the largest component of the southern stock complex within the Northeast Atlantic (ICES, 2013) and, thus, is an ideal candidate to illustrate the value of applying our novel modelling approach.

Improving the statistical methodology

As a major improvement, the model is built in a Bayesian state–space framework. The population dynamics, considered as non-observed

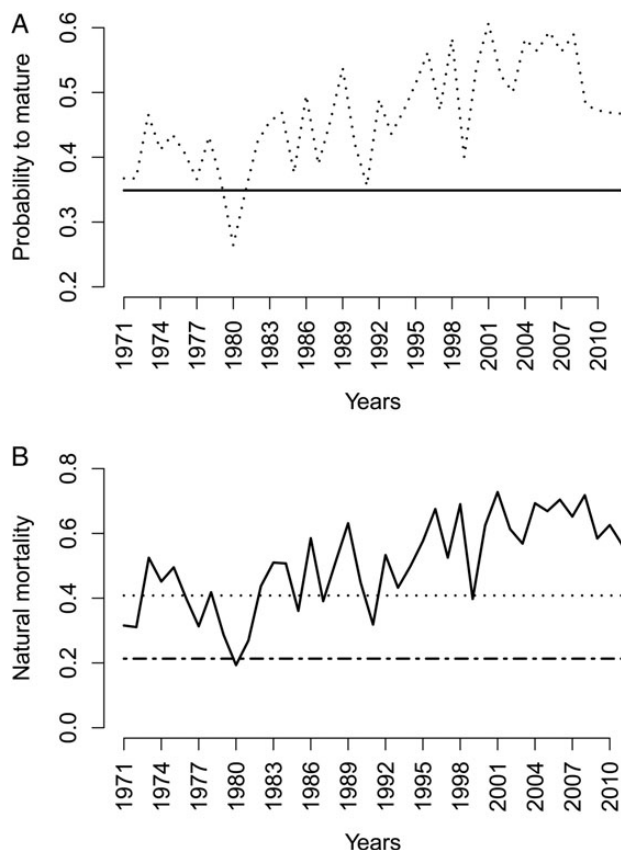


Figure 5. Sensitivity of the model configuration for the PFA-to-return phase (H_3 , H_4) under the configuration H_1 for the freshwater phase. (a) Time-series of posterior median estimates of the probability of maturing the first year at sea (dotted line: H_3 ; bold line: H_4), and (b) the integrated natural mortality faced by 1SW fish (dashed–dotted line) and the integrated natural mortality faced by 2SW fish under H_3 (dotted line) and H_4 (bold line).

processes, are explicitly modelled as a life cycle. Observation equations allow the available data to be assimilated and prior knowledge of all parameters and abundances at each life stage to be updated.

Our novel approach improves the estimates of stock productivity. The current assessment model (Chaput, 2012) relies on a stock–recruitment concept that considers a statistical relationship between spawning potential (lagged eggs) and recruitment (PFA). A critical weakness of the approach is that it does not consider the dependence between the PFA and the subsequent spawning potential, which can result in a time-series bias (Walters, 1985; Caputti, 1988; Su and Peterman, 2012) in productivity estimates. By contrast, our life cycle approach explicitly considers the correlation between the abundance in the different life stages in the time-series.

Uncertainty is readily quantified through the posterior distribution of all parameters and abundance at any life stage. The life cycle is developed in an estimation framework that could be adapted to provide stock projections based on the uncertainty derived in the estimation phase (Dorazio and Johnson, 2003) and could thus be more powerful and useful in the context of decision and risk analysis.

Owing to the Bayesian framework, the various sources of information, data and informative priors, are assimilated in a transparent way. This makes it easier to assess the influence of the informative

priors for the inferences. Our results stress that inferences critically depend upon the informative priors on the harvest rate associated with homewater fisheries. When combined with these priors, the time-series of catches for both sea ages provides the primary quantitative information to scale the abundance of returns. Changing the time trends in the priors for harvest rates drastically affects the estimates of abundance at all life stages and the smolt return rates. The natural mortality rate at sea after the PFA stage (M_1) is also a key prior affecting all quantities estimated by the model. This is a scaling parameter for the abundance: a higher mean of the prior on M_1 increases estimated PFA abundance but does not affect trends in time-series of estimated parameters. Management advice regarding high sea fisheries, however, depends upon a prior hypothesis on this parameter, as increasing M_1 would diminish the impact of high sea catches on the returns.

Improving the ecological realism of the assessment model

Embedding the model within a hierarchical integrated approach explicitly separates out the equations for the population dynamics and the observations. This offers flexibility to improve the ecological realism of the model as different hypotheses regarding the population dynamics can be assessed without changing the data assimilation scheme. With the aim of facilitating the comparison with the current ICES approach, we first ran the model with the same information (data and demographic hypotheses) as implicitly or explicitly applied in the current ICES stock assessment approach with: (H_1) no density dependence in the freshwater phase; and (H_3) between-year variations in the smolt-to-PFA survival and probability of maturing as 1SW fish, though with the natural mortality rate after the PFA stage constant in time and equal for 1SW and 2SW fish. We show how the flexibility of the approach offers the possibility of challenging alternative demographic hypotheses, and we stress how changing the demographic hypothesis can affect inferences and interpretations of the trends.

A critical improvement in the ecological realism of the life cycle model is the separation of the freshwater and the marine phases. This allows the introduction of density dependence in the freshwater phase (H_2). There is ample evidence from river-specific studies that egg deposition is an important variable conditioning juvenile abundance and that recruitment in freshwater is most appropriately modelled as a density-dependent function (Gibson, 1993; Kennedy and Crozier, 1993; Chaput *et al.*, 1998; Jonsson *et al.*, 1998; Elliott, 2001). Considering egg-to-smolt survival as density dependent introduced non-linearity into the dynamics and notably modified the temporal dynamics of marine survival. Fluctuations in the numbers of eggs spawned over time induced fluctuations in the egg-to-smolt survival rate that dampened the variations of egg abundance. This in turn affected the inferences made on the time-series of smolt-to-PFA survival by comparison with those obtained with a constant egg-to-smolt survival. Interestingly, our results stress that the sharp decline in smolt-to-PFA survival around 1988–1990 appears robust to the modelling hypothesis for the freshwater dynamics, although it is dampened when density dependence is considered, meaning that part of the between-year variability of natural mortality could be attributed to density dependence in the stock–recruitment process.

The approach also offers the possibility of exploring alternative hypotheses for the marine phase between smolt and return as adult fish.

The smolts return rates are modelled based on three key processes: the smolt-to-PFA survival (the first months at sea after smolt

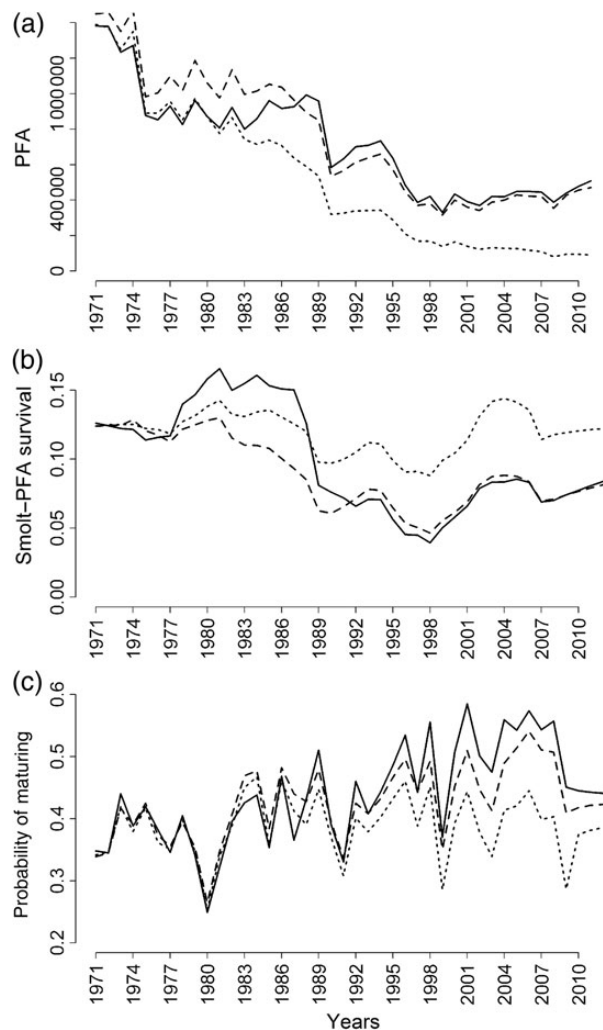


Figure 6. Sensitivity analysis to changes in the informative prior on the harvest rate of homewater fisheries. Time-series of posterior median estimates of (a) abundance of PFA stage, (b) the smolt-to-PFA survival rate, and (c) the probability of maturing. Three scenarios are explored; the baseline scenario with priors used by ICES (see Appendix 4) (bold line), a linear decline of the harvest rate between the first and the last year of the time-series (dashed line), and a constant harvest rate equal to the mean of the five first years (dotted line).

migration), the maturation at PFA stage, and the PFA-to-return transition (for mature or non-mature fish). Combined with hypotheses for the egg-to-smolt transition, the data assimilated in the current approach allow the estimation of the return rates from smolt to 1SW and 2SW adults. The return rates exhibited an overall decreasing trend over the time-series of between 1.5% and 5.0%, with a sharp decline around the years 1988–1990. However, the magnitude of the fluctuations in time may be overestimated: although not represented in our model, environmental variability also occurs during the freshwater phase. The range of the estimated smolt-to-adult return rates were consistent with those obtained from returns of tagged smolts on index rivers. For the Southern NE stock complex, return rates of 1SW fish ranged between 3 and 12% and for 2SW fish between 1 and 3%, and the available time-series, covering a broad spatial scale, exhibited a decreasing trend over the 1980–2010 period (ICES, 2010). The decline in the return rates is consistent

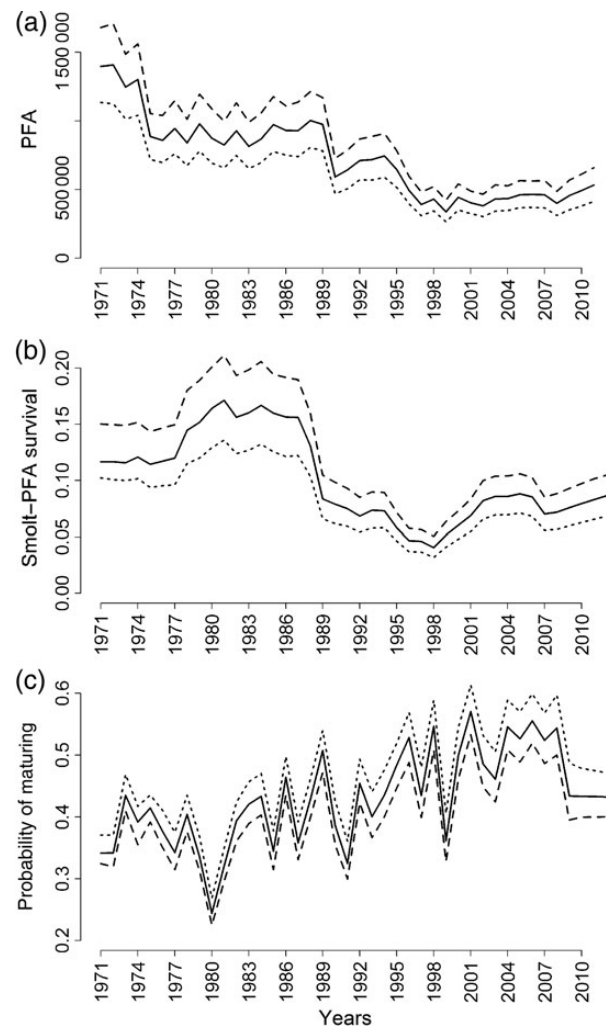


Figure 7. Sensitivity analysis to changes in the informative prior on the natural mortality. Time-series of posterior median estimates of (a) abundance of PFA stage, (b) the smolt-to-PFA survival rate and (c) the probability of maturing the first year at sea. Three scenarios are explored: the baseline (bold line) with the expected mean of the prior distribution on M_1 equal to 0.03; and two others with the expected mean equal to 0.01 (dotted line) and 0.05 (dashed line).

with a large body of literature that lends support to the hypothesis that mortality has increased in the marine phase, associated with recent changes in the Northeast Atlantic ecosystem. Potential drivers include changes in the availability of prey affecting growth and survival (Friedland et al., 2000; Beamish and Mahnken, 2001; Peyronnet et al., 2007, 2008). This would be connected with large scale modification in the distribution and phenology of plankton species in the Northeast Atlantic as a bottom-up response associated with ocean warming (Beaugrand and Reid, 2003; Richardson and Schoeman, 2004; Todd et al., 2012). The sharp decline in return rates identified around 1988–1990 in all the model structures examined, corresponds to the shift in plankton communities in the eastern Atlantic ocean described by Beaugrand and Reid (2003).

To avoid problems with model identification, additional hypotheses were made on the natural mortality rate after the PFA stage; this made it possible to estimate the relative roles of the

smolt-to-PFA and the PFA-to-return phases in the mortality at sea, and to gauge the importance of high seas mixed stock fishing mortalities.

Because the natural mortality at sea after the PFA stage for 1SW fish (M_1) is roughly fixed in all model configurations (drawn in very tight informative prior), most of the between-year variability is captured in the smolt-to-PFA survival, which varies between 3 and 15% with an overall decline over the time-series. The sharp decline in return rates manifests itself as a similar decline in the smolt-to-PFA survival during the 1988–1990 period. However, the range of values (3–15%) critically depends on the hypothetical value of M_1 .

Our results also suggest that there has been a greater decline in the return rate of 2SW fish compared with 1SW fish, at least in the last two decades. This pattern has already been described in Scotland (Youngson *et al.*, 2002; Heddell-Cowie, 2005) and Wales (Aprahamian *et al.*, 2008). In the model configuration that reproduces the hypothesis currently made by ICES, the decreasing smolt-to-PFA mortality rate, common to both life history groups, is offset by an increasing probability of maturing, which brings back relatively more smolts as 1SW versus 2SW fish. But as highlighted by Chaput (2012), without considering additional data, there is confusion between the proportion maturing as 1SW fish and the differential survival between fish maturing as 1SW fish and 2SW fish. To investigate this, we ran a model with the alternative assumption of a constant proportion maturing as 1SW, offset by an increasing trend for the natural mortality rate of 2SW fish after the 1SW Faroes fishery.

Evaluating the support for these alternative (and not mutually exclusive) hypotheses is not possible with the data used in the current exercise. This is a critical issue, however, that future research should address. The alternative hypotheses may have important implications for the management of high seas fisheries. Indeed, considering a higher mortality rate for 2SW fish after the PFA stage would reduce the expected impact of catch regulations for the distant water fisheries aimed at preserving future 2SW fish. Alternative hypotheses also correspond to different ecological mechanisms. An increase in the natural mortality of 2SW fish relative to 1SW fish could be a response to environmental changes that would only affect 2SW fish during their migration to and from West Greenland, without affecting 1SW fish that return after their sojourn around the Faroe Islands. We did not find any evidence in the literature of such a change specific to the migration route. An increase in the proportion of maturing fish could also be interpreted as an adaptive response to changes in the environment (Summers, 1995; Friedland and Haas, 1996; Blanchet and Dubut, 2012). Age at first maturity is known to be environmentally plastic and mediated by growth in fish, and salmonids make no exception to this widespread process (Marshall *et al.*, 1998; Thorpe *et al.*, 1998; Mangel and Sattertwate, 2008). An alternative explanation is that the increase in the proportion maturing as 1SW fish could be an evolutionary response, induced by the historic selective exploitation of older and bigger fish (Thorpe, 2007).

Directions for future improvements

The approach presented provides a framework for structuring further research and data collection. Only a few sources of data besides time-series of homewater and high sea catches are assimilated in the model. Inferences are based on a number of informative priors and a suite of modelling hypotheses, of which the adequacy

can hardly be appraised quantitatively. Embedding the assessment approach within an integrated hierarchical Bayesian modelling framework offers multiple possibilities of extending the model by incorporating additional sources of data. This may result in a reduced dependency of the inferences on strong modelling assumptions and informative priors. This can provide improvement in the ecological realism of the assessment model, and can help learning more about the drivers of salmon abundance in the Atlantic Ocean.

One of the most exciting prospects is taking fuller advantage of the data available on the dynamics of the freshwater phase of *A. salmon*. Time-series of egg-to-smolt data available from a set of monitored rivers (Prévost *et al.*, 2003; ICES, 2013) could be incorporated into the model, to provide information on density-dependent egg-to-smolt survival rates and on smolt age compositions, and could also help evaluate the hypothesis of non-stationarity in the parameters of the freshwater phase during the time-series. As shown in our results, because inferences regarding trends in the marine phase depend upon the freshwater phase parameters, assimilating more data about the egg-to-smolt transition would critically improve the approach. Smolt tagging and recapture data available for several monitored rivers (Miller *et al.*, 2012; Sheehan *et al.*, 2012; ICES, 2013) could also be incorporated into the model to improve the estimates of return rates.

The model presented here also lays the foundation for integrated life cycle modelling at the broader ocean scale. A future research direction would be to consider a hierarchical model to jointly analyse the dynamics of all the regions comprising the S.NE stock complex as defined by ICES (France, Ireland, UK England & Wales, UK Scotland, UK Northern Ireland and South West Iceland). A multi-region model would be a useful tool for assessing the effect of management measures on the distant-water mixed-stock fisheries. Following an approach similar to the one developed by Mills *et al.* (2013) for the North American stock complex, a multi-regional model would also enhance our capacity to detect common trends and to assess the relative effects of environmental factors influencing populations at various spatial scales, such as marine conditions on oceanic foraging areas for mixed stocks or more local environmental factors influencing specific stock components during the first month of life at sea (Friedland *et al.*, 2000; Sharma *et al.*, 2013).

Supplementary data

Supplementary data are available at *ICES Journal of Marine Science* online.

Acknowledgements

This study was made possible by the work of the numerous people who collect and compile the data used by the ICES Working Group on North Atlantic Salmon. We thank Atso Romakkaniemi and Henni Pulkkinen for profitable discussions about harmonizing the Baltic and the Northern Atlantic salmon stock assessment models. The comments of three anonymous reviewers and of the Associate Editor greatly improved the manuscript.

Funding

The research leading to these results has received funding from the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013) under grant agreement No. 244706/ECOKNOWS project. However, the paper does not necessarily reflect EC views and in no way anticipates the Commission's future policy in the area.

References

- Aas, O., Einum, S., Klemetsen, A., and Skurdal, J. 2011. Atlantic Salmon Ecology. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Aprahamian, M. W., Davidson, I. C., and Cove, R. J. 2008. Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia*, 602: 61–78.
- Baranov, F. I. 1918. On the question of the biological basis of fisheries. Proceedings of the Institute for Scientific Ichthyological Investigations, 1: 81–128. *In Russian*. (Translation by W. E. Ricker, and N. Artin, Indiana University, 1945. 15 pp.)
- Baranov, F. I. 1925. On the question of the dynamics of the fishing industry. *In Russian*. (Translation by W. E. Ricker, and N. Artin, Indiana University, 1945. 15 pp.)
- Beamish, R. J., and Mahnken, C. 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change. *Progress in Oceanography*, 49: 423–437.
- Beaugrand, G., and Reid, P. C. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology*, 9: 801–817.
- Beaugrand, G., and Reid, P. C. 2012. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1549–1562.
- Blanchet, S., and Dubut, V. 2012. 'Back to the future': how archaeological remains can describe salmon adaptation to climate change. *Molecular Ecology*, 21: 2311–2314.
- Brooks, S. P., and Gelman, A. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 7: 434–455.
- Buckland, S. T., Newmann, K. B., Fernández, C., Thomas, L., and Harwood, J. 2007. Embedding population dynamics models in inference. *Statistical Science*, 22: 44–58.
- Caputti, N. 1988. Factors affecting the time-series bias in stock recruitment relationships and the interaction between time-series and measurement errors bias. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 178–184.
- Chaput, G. 2012. Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1538–1548.
- Chaput, G., Allard, J., Caron, F., Dempson, J. B., Mullins, C. C., and O'Connell, M. F. 1998. River-specific target spawning requirements for Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on a generalized smolt production model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 246–261.
- Chaput, G., Legault, C. M., Reddin, D. G., Caron, F., and 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.
- Chaput, G., Moore, D., Hayward, J., Shaesgreen, J., and Bube, B. 1999. Stock status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Miramichi river, 1998. Canadian Stock Assessment Research Document, 99/49. Department of Fisheries and Ocean, Ottawa.
- Crozier, W. W., Potter, E. C. E., Prévost, E., Schön, P.-J., and Maoiléidigh, O. 2003. SALMODEL – a coordinated approach towards the development of a scientific basis for management of wild Atlantic salmon in the North-east Atlantic. Report of Concerted Action (SALMODEL).
- Dorazio, R. M., and Johnson, F. A. 2003. Bayesian inference and decision theory – a framework for decision making in natural resource management. *Ecological Applications*, 13: 556–563.
- Elliott, J. 2001. The relative role of density in the stock–recruitment relationship of salmonids. *In* Stock, Recruitment, and Reference Point. Assessment and Management of Atlantic Salmon, pp. 25–55. Ed. by E. Prévost, and G. Chaput. INRA editions, Paris.
- Engen, S., Bakke, O., and Islam, A. 1998. Demographic and environmental stochasticity – concepts and definitions. *Biometrics*, 54: 840–846.
- Fleischman, S. J., Catalano, M. J., Clark, R. A., and Bernard, D. R. 2013. An age-structured state–space stock–recruit model for Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70: 401–414.
- Friedland, K. D., and Haas, R. E. 1996. Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 48: 1–15.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P., Dunkley, D. A., and 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., Shank, B. V., Todd, C. D., McGinnity, P., and Nye, J. A. 2013. Differential response of continental stock complexes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the Atlantic Multidecadal Oscillation. *Journal of Marine Systems*, in press. doi:10.1016/j.jmarsys.2013.03.003.
- Gelman, A. 2009. Bayes, Jeffreys, prior distributions and the philosophy of statistics. *Statistical Science*, 24: 176–178.
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H., and Rubin, D. B. 2004. Bayesian Data Analysis, 2nd edn. Texts in Statistical Science. Chapman & Hall. 668 pp.
- Gibson, R. 1993. The Atlantic salmon in freshwater: spawning, rearing and production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 3: 39–73.
- Harwood, J., and Stokes, K. 2003. Coping with uncertainty in ecological advice: lessons from fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 617–622.
- 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.
- Hutchings, J. A., and Jones, M. E. B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 22–47.
- ICES. 2002. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 2002. ICES Document CM 2002/ACFM: 14.
- ICES. 2010. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 2010. ICES Document CM 2010/ACOM: 09.
- ICES. 2012. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 2012. ICES Document CM 2012/ACOM: 09.
- ICES. 2013. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 2013. ICES Document CM 2013/ACOM: 09.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L. P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*, 67: 751–762.
- Kennedy, G. J. A., and Crozier, W. W. 1993. Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) production and prediction. *In* Production of Juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar*, in Natural Waters. Ed. by R. J. Gibson, and R. E. Cutting. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 118: 179–187.
- Kuparinen, A., Alho, J. S., Olin, M., and Lehtonen, H. 2012. Estimation of northern pike population sizes via mark–recapture monitoring. *Fisheries Management and Ecology*, 19: 323–332.
- Lewy, P., and Nielsen, A. 2003. Modelling stochastic fish stock dynamics using Markov chain Monte Carlo. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 743–752.
- Mangel, M., and Sattertwate, W. H. 2008. Combining proximate and ultimate approaches to understand life history variation in salmonids with application to fisheries, conservation, and aquaculture. *Bulletin of Marine Science*, 83: 107–130.
- Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Dannewitz, J., Palm, S., Pakarinen, T., Pulkkinen, H., Gårdmark, A., et al. 2012. Both predation and feeding opportunities may explain changes in survival of Baltic salmon post-smolts. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1574–1579.
- Marshall, E. A., Quinn, T. P., Roff, D. A., Hutchings, J. A., Metcalfe, N. B., Bakke, T. A., Saunders, R. L., et al. 1998. A framework for understanding Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(Suppl. 1): 48–58.
- McAllister, M. K., Starr, P. J., Restrepo, V. R., and Kirkwood, G. P. 1999. Formulating quantitative methods to evaluate fishery-management

- systems: what fishery processes should be modelled and what trade-offs should be made? *ICES Journal of Marine Science*, 56: 900–916.
- Michielsens, C. G. J., McAllister, M. K., Kuikka, S., Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Pakarinen, T., Karlsson, L., *et al.* 2008. Combining multiple Bayesian data analyses in a sequential framework for quantitative fisheries stock assessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 962–974.
- Millar, R. B., and Meyer, R. 2000. Bayesian state–space modelling of age-structured data: fitting a model is just the beginning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 43–50.
- Miller, A. S., Sheehan, T. F., Renkawitz, M. D., Meister, A. L., and Miller, T. J. 2012. Revisiting the marine migration of US Atlantic salmon using historical Carlin tag data. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1609–1615.
- Mills, K. E., Pershing, A. J., Sheehan, T. F., and Mountain, D. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Global Change Biology*, 19: 3046–3061.
- Ó Maoileidigh, N., McGinnity, P., Prévost, E., Potter, E. C. E., Gargan, P., Crozier, W. W., Mills, P., *et al.* 2004. Application of pre-fishery abundance modelling and Bayesian hierarchical stock and recruitment analysis to the provision of precautionary catch advice for Irish salmon (*Salmo salar* L.) fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 1370–1378.
- Parent, E., and Rivot, E. 2012. Introduction to Hierarchical Bayesian Modeling for Ecological Data. Applied Environmental Statistics. Chapman & Hall/CRC. 427 pp.
- Peyronnet, A., Friedland, K. D., Maoileidigh, N. Ó, Manning, M., and 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.
- Peyronnet, A., Friedland, K. D., and Ó Maoileidigh, N. 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.
- Potter, E. C. E., Crozier, W. W., Schön, P.-J., Nicholson, M. D., Maxwell, D. L., Prévost, E., Erkinaro, J., *et al.* 2004. Estimating and forecasting pre-fishery abundance of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northeast Atlantic for the management of mixed-stock fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 1359–1369.
- Prévost, E., and Chaput, G. (Eds) 2001. Stock, Recruitment and Reference Points Assessment and Management of Atlantic Salmon. INRA Editions, Paris. 223 pp.
- Prévost, E., Parent, E., Crozier, W., Davidson, I., Dumas, J., Gudbergsson, G., Hindar, K., *et al.* 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.
- Rago, P. J., Meerburg, D. J., Reddin, D. G., Chaput, G., Marshall, T. L., Dempson, B., and Caron, F. 1993. A continental run reconstruction model for the non-maturing component of North American Atlantic salmon: analysis of fisheries in Greenland and Newfoundland–Labrador, 1974–1991. *ICES Document CM 1993/M: 26*. 33 pp.
- Richardson, A. J., and Schoeman, D. S. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, 305: 1609–1612.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., and Baglinière, 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.
- Rochette, S., Le Pape, O., Vigneau, J., and Rivot, E. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecological Applications*, 23: 1659–1676.
- Ruiz, J., González-Quirós, R., Prieto, L., and Navarro, G. 2009. A Bayesian model for anchovy (*Engraulis encrasicolus*): the combined forcing of man and environment. *Fisheries Oceanography*, 18: 62–76.
- Sharma, R., Vélez-Espino, L. A., Wertheimer, A. C., Mantua, N., and Francis, R. C. 2013. Relating spatial and temporal scales of climate and ocean variability to survival of Pacific Northwest Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Fisheries Oceanography*, 22: 14–31.
- Sheehan, T. F., Reddin, D. G., Chaput, G., and Renkawitz, M. D. 2012. SALSEA North America: a pelagic ecosystem survey targeting Atlantic salmon in the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1580–1588.
- Su, Z., and Peterman, R. M. 2012. Performance of a Bayesian state-space model of semelparous species for stock-recruitment data subject to measurement error. *Ecological Modelling*, 224: 76–89.
- 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: 147–156.
- Swain, D. P., Jonsen, I. D., Simon, J. E., and Myers, R. A. 2009. Assessing threats to species at risk using stage-structured state–space models: mortality trends in skate populations. *Ecological Applications*, 19: 1347–1364.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Newman, K. B., and Harwood, J. 2005. A unified framework for modelling wildlife population dynamics. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, 47: 19–34.
- 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, M., and Huntingford, F. A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonids life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology*, 12: 581–599.
- Todd, C. D., Friedland, K. D., MacLean, J. C., Whyte, B. D., Russell, I. C., Lonergan, M. E., and Morrissey, M. B. 2012. Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1686–1698.
- Walters, C. J. 1985. Bias in the estimation of functional relationships from time-series data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 147–149.
- Youngson, A. F., MacLean, J. C., and 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.

Appendix 1: Dirichlet – multinomial distribution

Demographic transitions are modelled using Dirichlet–multinomial (DM) distributions that capture demographic stochasticity. The DM distribution can be interpreted as an overdispersed Multinomial distribution.

If N individuals face any demographic transition with k possible outcomes ($i = 1, \dots, k$) with associated probability $\mu_{1:k} = (\mu_1, \dots, \mu_k)$ with $\sum_{i=1}^k \mu_i = 1$, then, given the hypothesis that all individuals are mutually independent and with the same probabilities $\mu_{1:k}$, the numbers of individuals in each outcome ($N_1, \dots, N_k$) are distributed as a Multinomial distribution, with the variance–covariance structure in Eq. (A1.1). If $k = 2$, then the Multinomial in Eq. (A1.1) is replaced with a binomial.

$$(N_1, \dots, N_k) \sim M(N, \mu_{1:k})$$

$$\begin{cases} E(N_i) = N \mu_i \\ V(N_i) = N \mu_i(1 - \mu_i) \\ \text{cov}(N_i, N_j) = -N \mu_i \mu_j \end{cases} \quad (\text{A1.1})$$

A DM distribution is the distribution of $(N_1, \dots, N_k)$ that results from the convolution of the Multinomial in Eq. (A1.1) with a

Dirichlet distribution for $(\mu_1, \dots, \mu_k)$ (if $k = 2$, the Dirichlet is a beta and the DM is a beta-binomial distribution). The more dispersed the Dirichlet distribution, the more dispersed the DM. Parameters of the Dirichlet distribution for $(\mu_1, \dots, \mu_k)$ are denoted $(\alpha_1, \dots, \alpha_k)$. A useful way to parameterize a Dirichlet distribution consists of introducing $\eta = \sum_{i=1}^k \alpha_i$, the degree of the Dirichlet distribution, as shown in Eq. (A1.2). η controls the dispersion of the distribution. The larger η , the less dispersed the distribution is.

$$(\mu_1, \dots, \mu_k) \sim (\alpha_1, \dots, \alpha_k)$$

with $\alpha_i = \eta \theta_i$, $\sum_{i=1}^k \theta_i = 1$ and $\eta = \sum_{i=1}^k \alpha_i$

$$\begin{cases} E(\mu_i) = \theta_i \\ V(\mu_i) = \theta_i(1 - \theta_i) \frac{1}{\eta + 1} \\ \text{cov}(\mu_i, \mu_j) = -\theta_i \theta_j \frac{1}{\eta + 1} \end{cases}$$

Then, if $\mu_{1:k} = (\mu_1, \dots, \mu_k)$ are distributed as a Dirichlet in Eq. (A1.2), and if $(N_1, \dots, N_k)$ given $\mu_{1:k}$ are distributed as a Multinomial in Eq. (A1.1), then the marginal distribution of $(N_1, \dots, N_k)$ is DM with parameters $\theta_{1:k} = (\theta_1, \dots, \theta_k)$ and η (Eq. (A1.3)).

$$(N_1, \dots, N_k) \sim DM(N, (\theta_1, \dots, \theta_k), \eta)$$

$$\begin{cases} E(N_i) = N \theta_i \\ V(N_i) = N \theta_i(1 - \theta_i) \frac{N + \eta}{\eta + 1} \\ \text{cov}(N_i, N_j) = -N \theta_i \theta_j \frac{N + \eta}{\eta + 1} \end{cases} \quad (\text{A1.3})$$

The overdispersion factor of the DM distribution (by reference with the variance–covariance of a Multinomial distribution) is $(N + \eta)/(1 + \eta)$. The higher η , the lower the variance of the DM. At the limit when $\eta \rightarrow \infty$, this overdispersion factor $\rightarrow$ and the DM distribution converges to a Multinomial distribution.

Let us now show how a DM distribution can be applied to a demographic transition, where natural and fishing mortality occurs simultaneously. Let us define a number of fish N_t entering a fishery where fish die from natural mortality M , and fishing mortality F , both occurring simultaneously during a duration Δt . Then, the surviving fish $N_{t+\Delta t}$, the fish that die from natural mortality $D_{t+\Delta t}$, and catches $C_{t+\Delta t}$ can be modelled through a DM distribution:

$$(N_{t+\Delta t}, D_{t+\Delta t}, C_{t+\Delta t}) \sim DM(N_t, (\theta_1, \theta_2, \theta_3), \eta) \quad (\text{A1.4})$$

with

$$\begin{cases} \theta_1 = e^{-(F+M)\Delta t} \\ \theta_2 = \frac{M}{F+M} (1 - e^{-(F+M)\Delta t}) \\ \theta_3 = \frac{F}{F+M} (1 - e^{-(F+M)\Delta t}) \end{cases}$$

θ_1 , θ_2 and θ_3 represent the probability that a fish will survive, die naturally or be caught, respectively, defined by a Baranov equation (Baranov, 1918, 1925).

If only natural mortality occurs (no fishing), Eq. (A1.4) then collapses to:

$$(N_{t+\Delta t}, D_{t+\Delta t}) \sim DM(N_t, (\theta_1, \theta_2), \eta) \quad (\text{A1.5})$$

$$\text{with } \begin{cases} \theta_1 = e^{-M\Delta t} \\ \theta_2 = (1 - e^{-M\Delta t}) \end{cases},$$

which is also a beta-binomial distribution for the survival, with θ_1 (respectively, $\theta_2 = 1 - \theta_1$) the probability of surviving (of dying, respectively). The transition can be alternatively parameterized directly with $(\theta_1, 1 - \theta_1)$ instead of $(M, \Delta t)$.

Appendix 2: First order autoregressive process

Time-series of several parameters are modelled *a priori* as a first-order autoregressive process to capture smoothed fluctuations in environmental variability. Let us define δ_t a parameter defined for any t on the time-series $t = 1, \dots, n$. The prior distribution on δ_t can be defined by the recursive equation (A2.1):

$$\text{for } t = 1, \dots, n-1, \delta_{t+1} = \mu_\delta + \rho_\delta(\delta_t - \mu_\delta) + i\delta_t, \quad (\text{A2.1})$$

with the innovations defined as independent random term $i\delta_t \sim N(0, \sigma_{i\delta}^2)$, and ρ_δ the coefficient of correlation with $|\rho_\delta| < 1$. Equation (A2.1) defines a first order autoregressive process (AR_1) with a Normal asymptotic distribution with expected mean μ_δ and variance $\sigma_\delta^2 = \sigma_{i\delta}^2 / (1 - \rho_\delta)$. To initialize the recursive equation (A2.1), the first term can be drawn *a priori* in the stationary distribution:

$$\delta_{t=1} \sim N(\mu_\delta, \sigma_\delta^2) \quad (\text{A2.2})$$

Equations (A2.1) and (A2.2) define the prior distribution for the time-series $\delta_{t=1:n}$ that follows an AR_1 parameterized by the asymptotic expected mean μ_δ , the coefficient of correlation ρ_δ , and the variance of innovations $\sigma_{i\delta}^2$:

$$\delta_t \sim AR_1(\mu_\delta, \rho_\delta, \sigma_{i\delta}^2) \quad (\text{A2.3})$$

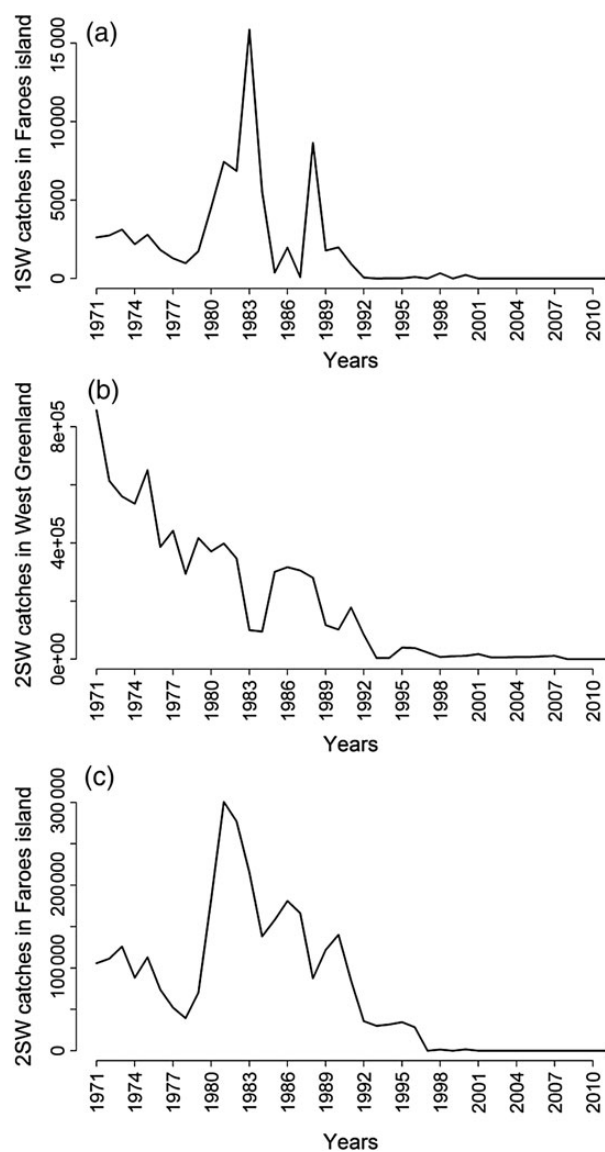
If the parameter of interest is constrained between 0 and 1 (i.e. a maturation probability or a survival probability), then the AR_1 can be parameterized in the logit-scale. In the case of a parameter constrained to be >0 , the AR_1 can be parameterized in the log scale.

Appendix 3: Faroes and Greenland distant water fishery

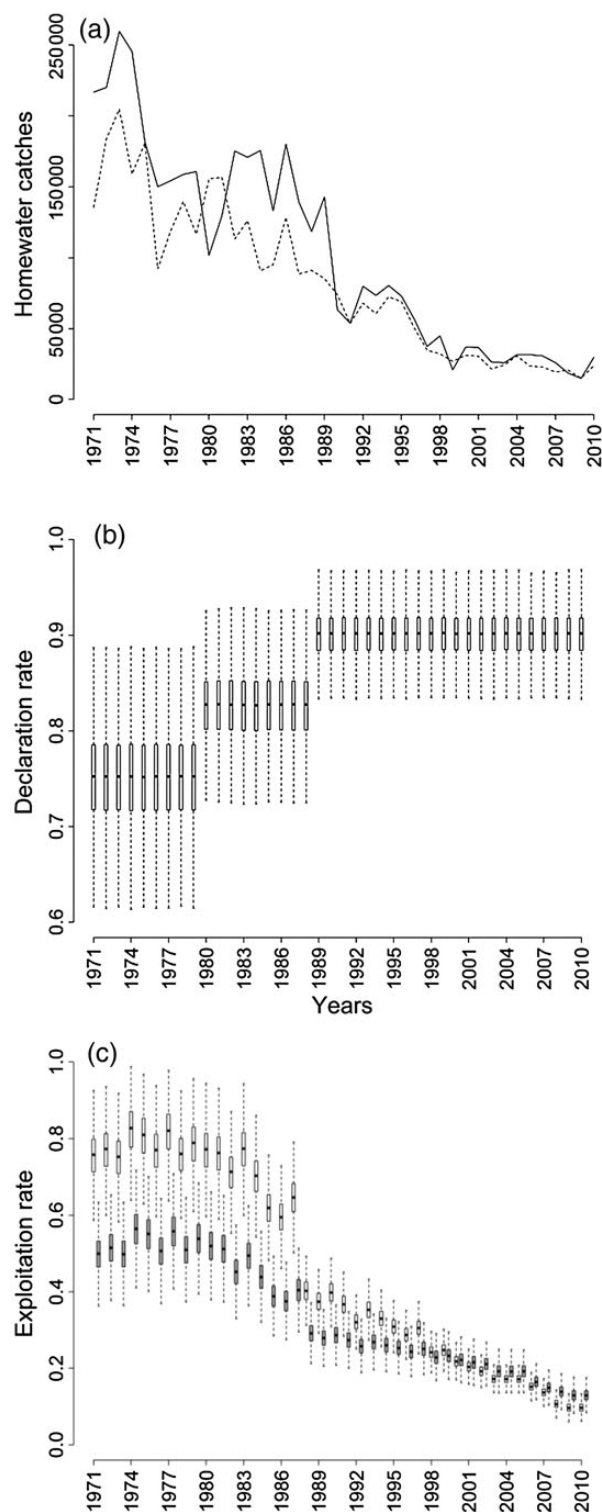
Time-series of catches of Faroes and West Greenland fisheries ($C_{6,t}$, $C_{10,t}$, $C_{11,t}$ and $C_{12,t}$) are directly derived from ICES (2010) and no observation errors are considered (Table A3.1). The number of fish caught and declared in the Faroes, which are available by sea ages ($C_{F1,t}^{dec}$ and $C_{F2,t}^{dec}$), are corrected to account for the proportion of discarded catches, the proportion of wild fish in catches, the proportion of mature fish (for 1SW) and the proportion of these catches attributed to eastern Scotland. Catches declared in the western Greenland fishery ($C_{WG2,t}^{dec}$) are corrected to account for the proportion of catches from European stocks and the proportion from eastern Scotland (Figure A3.1). No correction for the declaration rate is needed as estimates of reported catches have already been added to the declared catches (for years 1993–2007).

Table A3.1. Data used to compute the number of fish caught in the mixed stock fisheries at Faroes and West Greenland.

Parameters	Definitions	Values
$C_{F1,t}^{dec}$	Declared 1SW catches in Faroes fishery	Time-series
$C_{F2,t}^{dec}$	Declared 2SW catches in Faroes fishery	Time-series
$C_{WG2,t}^{dec}$	Declared catches in West Greenland fishery	Time-series
	Proportion of fish from Scotland in 1SW maturing fish Faroes catches	0.20
	Proportion of fish from Scotland in 1SW non-maturing fish Faroes catches	0.192
	Proportion of maturing fish in 1SW Faroes catches	0.78
	Proportion of unreported catch rate in Faroes fishery	0.10
	Proportion of wild fish in Faroes fishery	Time-series
	Proportion of fish from NE in West Greenland catches	Time-series
	Proportion of fish from Scotland within catches of Northern European fish	0.645

**Figure A3.1** Time-series of total catches of (a) 1SW salmon in the Faroes ($C_{F1,t}^{dec}$), (b) non-maturing fish in West Greenland ($C_{WG2,t}^{dec}$), and (c) 2SW fish in the Faroe ($C_{F2,t}^{dec}$).**Appendix 4: Homewater catches**

Time-series of declared homewater catches ($C_{1SW,t}^{dec}$ and $C_{2SW,t}^{dec}$) are directly derived from ICES (2010) (Figure A4.1a). Informative priors based on expertise are set for the harvest and the declaration rates of homewater fisheries. The informative prior on declaration

**Figure A4.1** Time-series of (a) declared homewater catches of 1SW and 2SW (plain line and dotted line, respectively) and associated (b) exploitation rate (same for both sea ages), and (c) declaration rate for 1SW (white and grey boxplots, respectively).

rates (Figure A4.1b) are based on best judgement estimates made by local river/fisheries managers in some eastern areas of the country (ICES, 2002). Unreported catches are argued to be greater in the west of Scotland than in the east owing to less surveillance of the reporting of salmon catches and to the smaller size and greater number of rivers in the west. Informative priors on exploitation rates (Figure A4.1c) are best estimates derived using reported effort and estimate of standard fishing effort units based on net fishery surveys (ICES, 2002).

Appendix 5: Posterior checking

The consistency between the model and the data is checked using Bayesian posterior checking procedures (Gelman et al., 2004). For each series of homewater catches, the chi-square statistic is computed as a summary measure of the discrepancy over the whole

time-series (Eq. (A5.1)).

$$\chi^2(C_{s,t}^{dec}, (h_{s,t}, r_{s,t})) = \sum_{t=1}^n \frac{(C_{s,t}^{dec} - E(C_{s,t}^{dec} | h_{s,t}, r_{s,t}))^2}{\text{Var}(C_{s,t}^{dec} | h_{s,t}, r_{s,t})}, \quad (\text{A5.1})$$

where n is the number of observations in the homewater catch series and s the sea-age class. For each set of parameters drawn in their joint posterior distribution, the realized discrepancy χ_{obs}^2 computed with the observed values of declared catches $C_{s,t}^{dec}$ is compared with the predicted discrepancy χ_{pred}^2 computed with the posterior predictive replicates of $C_{s,t}^{dec}$. If the data and the model are consistent, observed data should be similar to replicated data simulated *a posteriori* by the model. The Bayesian p -value is the probability that $\chi_{pred}^2 > \chi_{obs}^2$ estimated from a sample of $(h_{s,t}, r_{s,t})$ values drawn in their joint posterior distribution. Very high (> 0.95) or very low (< 0.05) p -values provide serious warning about the possible inconsistencies between the data and the model *a posteriori* (Gelman et al., 2004).

Handling editor: Shijie Zhou

Chapitre 3

Quantifier la synchronie dans la dynamique
de population à l'échelle de l'assemblage sud
européen :

Une approche hiérarchique multi-échelle

Quantifier la synchronie dans la dynamique de population à l'échelle de l'assemblage sud européen : Une approche hiérarchique multi-échelle

1. Résumé

Ce Chapitre propose une extension hiérarchique du modèle présenté au Chapitre 2 afin d'explorer la cohérence des variations des traits de vie à large échelle spatiale, et ainsi tester l'hypothèse d'une réponse commune des populations de saumon à des changements écosystémiques touchant la phase marine du cycle de vie. Le modèle développé dans ce Chapitre étend l'approche développée au Chapitre 2 à l'ensemble des huit pays/régions de l'assemblage sud-européen et propose une modélisation conjointe de la dynamique de ces huit composantes. Les résultats de ce modèle multi-régional mettent en évidence une forte synchronie dans les variations des paramètres de mortalité des post-smolts et dans l'âge de maturation. La variabilité synchrone entre les huit composantes représente environ 50% de la variabilité inter-annuelle totale. Les résultats sont en accord avec l'hypothèse d'une influence forte des conditions trophiques et/ou environnementales lors de la phase marine dans les variations de la dynamique des populations. L'approche établit des fondements pour une modélisation qui permettrait à terme d'analyser l'influence des facteurs environnementaux sur la dynamique des populations, dans une hiérarchie d'échelle d'espace et de temps.

Ce Chapitre est articulé autour d'un manuscrit en préparation.

A hierarchical bayesian life cycle modelling approach to assess synchrony in the dynamics of distant populations

Félix Massiot-Granier ^{1,2,3*}, Etienne Prévost ^{2,3}, Gérald Chaput ⁴, Ted Potter ⁵, Gordon Smith ⁶, Jonathan White ⁷, Etienne Rivot ¹

¹ Agrocampus Ouest, UMR 0985 ESE Ecologie et Santé des Ecosystèmes, Rennes, France

² INRA, UMR ECOBIOP Station d'hydrobiologie, Saint Pée s/Nivelle, France

³ Univ Pau & Pays Adour, UMR 1224 Ecobiop, UFR Sciences et Techniques Côte Basque, Anglet, France

⁴ Fisheries and Oceans, Moncton, Canada

⁵ Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science Lowestoft Laboratory, Suffolk, United Kingdom

⁶ Marine Scotland Science, Inchbraoch House, South Quay, Ferryden, Montrose, Angus DD10 9SL, United Kingdom

⁷ Marine Institute, Galway, Ireland

* Email : fmassiot@agrocampus-ouest.fr

2. Abstract

The approach described in this paper is designed to estimate trends in demographic traits and abundances at several scales. It enables to study demography of Atlantic salmon population complexes at the scale of the Eastern North Atlantic Ocean while accounting for specificities of each complex. The model captures the joint dynamics of all the population complexes considered by ICES for stock assessment in the South Eastern-North Atlantic Ocean. We applied the method to the 8 Atlantic salmon populations of E-NAO to (i) determine whether the population dynamics have changed over time; (ii) determine the spatial coherence of marine mortality and maturing proportion; and (iii) interpret the scale of population dynamics changes where they exist. We propose different modeling structures, from the simplest to more complex, separating out signals at different temporal (e.g. year, decades) and spatial scales (e.g. regional or global) in demographic traits. We have shown that marine survival, an essential parameter that governs returning rate, has fluctuated markedly through time with a clear shift in 1990. Maturing probability after decades of increase is now slightly decreasing, indicating some fundamental changes in stock biology or in their environment. The results also show that key population dynamic parameters and abundances are quite synchronous among the stocks and reinforce the hypothesis of an adaptation to large scale environmental forcing.

3. Introduction

Multi-scale approaches of population dynamics have received considerable attention in recent years (Koenig, 1999). Small scales studies on single population are generally associated with well controlled sampling and allow for analyzing fine scale demographic process (e.g. between individual heterogeneity of life history traits). But they are prone to high stochasticity due to small population size, to local environmental factors and large scale ecosystemic changes (Ranta *et al.*, 1998; Kuehn *et al.*, 2008; Rogers and Schindler, 2011; Cheung *et al.*, 2013). Analyzing simultaneously the dynamics of multiple populations may increase the capacity to identify major patterns in their demographics. It allows quantifying the geographic range of synchrony between different populations, and it permits to separate out the effect of factors impacting populations at a local scale from the effect of factors that are susceptible to impact several populations simultaneously (Haydon and Steen, 1997; Ranta *et al.*, 1997; Bjornstad *et al.*, 1999a; Grosbois *et al.*, 2009; Lahoz-Monfort *et al.*, 2013).

These broad scale approaches generally require to adapt the model complexity to the available data. Large body of literature has addressed the mechanisms of multi-population dynamics through the analysis of time series of abundance (or abundance indices) that are often the only available data on multiple populations (Bjornstad *et al.*, 1999a; Lundberg *et al.*, 2000; Liebhold *et al.*, 2004). Interpreting the variations in abundance at different life stages and at the multi-population scale through the eyes of temporal variation in demographic parameters can provide better insights into the processes driving the population dynamics than direct analysis of abundance (Grosbois *et al.*, 2009).

Studies that have investigated temporal variations in demographic parameters at the multi-population scale are scarce so far. Indeed, this raises methodological challenges. Demographic parameters are typically non-observable variables, and deriving inferences on these parameters at the multi-population scale require flexible methods to merge complex life cycle including dependencies among parameters in a hierarchy of scales with multiple sources of data. Because of the difficulty of maintaining concurrent field studies for obtaining information at multiple local scales (Schwarz and Seber, 1999), suitable statistical methods are needed to deal with data of different types, quality, format and sources. Large and multi-scale approaches generally imply to cope with incomplete data sets, with missing years among data series, partial data not covering all life stages of the species and/or only focusing on few populations among many. The lack of proper statistical

techniques to detect and analyse multi-population traits patterns with such heterogeneous and large datasets has been a limiting factor (Koenig, 1999).

The recent statistical ecology literature has stressed Hierarchical Models (HM) as an effective approach for incorporating complex demographic processes within statistical models assimilating multiple sources of noisy and incomplete data (Rivot *et al.*, 2004; Clark, 2005; Cressie *et al.*, 2009). When considered in the Bayesian framework, they provide inferences together with a fair appraisal of the uncertainty around parameter estimates and predictions (Thomas *et al.*, 2005; Buckland *et al.*, 2007; Parent and Rivot, 2012). HMs have the potential to improve our understanding of the population dynamics while separating out several sources of stochasticity and various effects in a hierarchy of scales. A few papers have recently used hierarchical models to analyze the scales of variations in demographic traits such as the survival of puffins (Grosbois *et al.*, 2009), the productivity of exploited pacific salmon (Peterman and Dorner, 2012) or cod populations (Minto *et al.*, 2013).

Integrated life cycle models are key tools for an ecosystem approach to fish population dynamics and stock assessment. They make possible to analyse ecological processes underlying the spatio-temporal variability of different life stages, together with the integration of multiple interacting sources of environmental and anthropogenic stressors in a hierarchy of spatial and temporal scales along the life cycle (Ruiz *et al.*, 2009; Blackwood *et al.*, 2011; Maunder and Deriso, 2011; Petitgas *et al.*, 2013; Rochette *et al.*, 2013). In this paper, a hierarchical integrated life cycle model is built to analyze the geographical scale of synchrony among Atlantic salmon populations at the scale of the North East Atlantic Ocean. Atlantic salmon is a migratory species affected by multiple stressors acting at several stages along its life cycle in a hierarchy of spatial scales. Salmon that reproduce in rivers of eastern North America and Northeast Atlantic countries of Europe undertake wide-ranging migrations to common feeding grounds in the North Atlantic, where they face common marine environmental conditions susceptible to simultaneously impact all populations (Friedland *et al.*, 2013; Mills *et al.*, 2013). Recent analyses suggest a response of growth and survival to changes in thermal conditions and in lower trophic levels of the marine ecosystem (Beaugrand and Reid, 2012; Friedland *et al.*, 2013; Miller *et al.*, 2014). The population dynamics is also under the influence of environmental factors acting at more local scales. For instance, the reproduction and juvenile phase in freshwater may depend upon local climate or habitat (Kennedy and Crozier, 1993; Bardonnet and Bagliniere, 2000; Prévost *et al.*, 2003; Bal *et al.*, 2011). The early marine phase is also critical and depends upon estuarine or coastal marine conditions at a regional scale (Friedland *et al.*, 2003; Condrón *et al.*, 2005; Aas *et al.*, 2011). Direct anthropic pressures such as harvesting also affect populations at various life cycle stages and scales. When present at West Greenland and in the

vicinity of the Faroe Islands, salmon may be harvested in distant fisheries (Chaput, 2012) susceptible to simultaneously impact several populations. But some coastal or homewater fisheries may heavily impact populations locally too (Potter *et al.*, 2003; Ó Maoiléidigh *et al.*, 2004).

Numerous models have been constructed at various scales to analyze A. salmon population dynamics. Rivot *et al.*, (2004) developed an integrated life cycle model for a single population at the scale of a watershed (Rivot *et al.*, 2004). Results from this model showed that local sampling and/or environmental stochasticity was very high and could mask fingerprints of large ecosystemic variations. Also, approaches at the scale of single population do not permit to capture the effect of the fishing mortality at sea as no data on marine catches from distant marine fisheries are available at this scale.

At a broader geographical scale, surveys on a network of index rivers from both the European and the North American coast have been used to assess large scale gradient of some key parameters such as the productivity during the freshwater phase and to derive management reference points (e.g. the spawning escapement target) for river based management (Chaput *et al.*, 1998; Prévost and Chaput, 2001; Prévost *et al.*, 2003; Ó Maoiléidigh *et al.*, 2004). In particular, Prévost *et al.* (2003) have shown that the latitude of the river mouth can be used as a proxy for large scale climatic conditions and level of anthropic pressure to capture part of the spatial variability of the productivity of A. salmon rivers.

The distant marine fisheries at Greenland and Faroes were of sufficient concern that ICES (the international Council for the exploration of the sea) has been mandated to develop population dynamics models (the so called Pre Fishery Abundance models, or PFA models) used to assess marine productivity and to forecast the influence of harvest on mixed stocks on the return of spawners on both side of the North Atlantic Ocean (Ó Maoiléidigh *et al.*, 2004; Potter *et al.*, 2004; Chaput, 2012). Because less than 25% of the rivers in the North Atlantic are assessed (Crozier *et al.*, 2003), these models have been developed considering complexes of populations at a national or regional scale for both the East and the West coasts of the Atlantic Ocean. These broad scale PFA models are also used to appraise the common effects of marine factors on multiple population complexes.

Beside their use to provide advices on quotas for marine distant fisheries (ICES, 2014b), outputs of these models have been interpreted to assess the synchrony among the variations of groups of populations aggregated at the country/regional scale, and to correlate those variations with proxys of marine environment. For instance, Mills *et al.* (2013) have shown that the long term time series of marine survival (1970-2012) estimated for the six population complexes in North America exhibit consistent decreasing trends since 1970. Their results suggest that poor trophic conditions, likely due

to climate-driven environmental factors, and warmer ocean temperatures constrain the marine survival of North American A. salmon populations

Such results stress the interest of assessing A. salmon population dynamics at a broad geographical scale. However, as already reviewed by Massiot-Granier et al. (2014), PFA models rely on stock–recruitment approach and do not explicitly represent the population dynamics as a life cycle model. The structure of dependence between the different life stages through time is not taken into account. This preclude the understanding of the effects of common marine factors over successive generations while hindering the assimilation of the large amount of ecological knowledge and available data on A. salmon population dynamics, and hampering a proper propagation of all sources of uncertainties through the life cycle

In the present approach, we present a broad-scale life cycle approach designed to quantify the level of synchrony in the variation of some key demographic transition rates among large groups of populations in the Eastern North Atlantic Ocean (E-NAO). The approach hierarchically extends the integrated Bayesian life cycle model developed by Massiot-Granier et al. (2014) to all A. salmon populations in the South East Atlantic Ocean (from France to Iceland) aggregated in 8 regional groups. The model is designed to address the following questions: (i) Do the different groups of populations exhibit common patterns in abundance despite they reproduce in distant rivers? (ii) What is the relative contribution of direct fisheries mortality and changes in key demographic parameters to these patterns of variation? (iii) Are the variations in demographic parameters synchronous among the different groups of distant populations?

4. Materials and Methods

4.1. A multi-component life cycle model

Massiot-Granier et al. (2014) developed an integrated life cycle model for a single regional group of populations. Initially adapted to Eastern Scotland, the largest stock components in the South Eastern North Atlantic, it is herein extended as a multi-component model. It captures the dynamics of eight groups of populations of different size associated to eight regions. This spatial partitioning of the model is constrained by the scale at which the data are aggregated by the ICES WGNAS (the Working Group on North Atlantic Salmon) for A salmon stock assessment in the South E-NAO. The

following eight regions are considered: France, UK-England and Wales, UK-Northern Ireland West (Foyle bassin), UK-Northern Ireland East, Ireland, Scotland West, Scotland East and Southern Iceland.

For each of the eight regions denoted $r = 1, \dots, 8$, an age and stage-based life cycle model identical to the one detailed in Massiot-Granier et al. (2014) is formulated (see the detailed life cycle at Figure 1 in Massiot-Granier et al. 2014). This single region model is built in a state-space form to separate out the stochasticity in the demographic process from the random errors in its observation. The life cycle model tracks abundances at various stages. The number of eggs potentially spawned each year is derived from the estimates of returning females that survive the homewater fisheries. The egg-to-smolt transition is modeled without representing intermediate juvenile stages. Smolts of age i migrate seaward after 1 to l years spent in freshwater (maximum smolt age $l=2$ to 4 depending on the region). Once at sea, smolt ages are pooled together. Return rate from smolt to spawner at a given sea-age result from the combination of natural mortality, maturation and fishing mortality rates. Post-smolts that survive to the PFA stage (i.e., at January 1st of their first winter at sea, just prior to the Faroes fishery) mature after their first (1SW) or their second winter at sea (2SW). Fishing mortality is represented through a sequence of fisheries along the salmon migration route, i.e. the fisheries at Faroes and West Greenland and those in homewaters. Mature 1SW fish that escape the Faroes fishery, survive their migration back to homewaters and finally escape the homewater fishery to spawn as 1SW fish. Non-mature 1SW fish that successively escape the Faroes fishery, the Greenland fishery, the Faroes fishery again as 2SW, survive through their migration back to homewaters and finally escape the 2SW homewater fishery to spawn in their natal rivers as 2SW fish.

Most of the parameters in the life cycle are specific to each region (Table 1), and are allowed to vary in time ($t=1, \dots, 42$ years). These time-varying parameters are the proportion of smolt ages (denoted $\theta_{3,i,r,t}$ as in Massiot-Granier et al. 2014), the survival of post-smolts during the first months at sea ($\theta_{4,r,t}$), the proportion of fish that mature after the first winter spent at sea ($\theta_{5,r,t}$) and all fishing mortalities ($F_{f,r,t}$) for the different distant water marine fisheries f . The egg-to-smolt survival rate (θ_2) and the natural mortality rate after the post-smolt stage (M) are considered constant over regions and time.

	Parameters	Definition	Value/Prior
Fresh water phase	Variable among regions		
	fec_{1SW_r}, fec_{2SW_r}	Fecundity (egg number) of 1SW and 2SW females	Table A3.1
	pf_{1SW_r}, pf_{2SW_r}	Proportion of females in 1SW and 2SW	Table A3.1
	$(\theta_{3,1,t,r}, \dots, \theta_{3,4,t,r})$	Probability to become smolt of age $i = 1, \dots, 4$	$\sim Dirich(\eta_s \times (p_{1,r}, p_{2,r}, p_{3,r}, p_{4,r}))$ with $(p_{1,r}, p_{2,r}, p_{3,r}, p_{4,r}) =$ regional specific value and $\eta_s = 100$
	Constant among regions		
	μ_{θ_2}	Constant average egg-to-smolt survival rate	0.7%
Marine water phase	σ_{θ_2}	Std. deviation of eggs-to-smolt survival	$\sigma_{\theta_2} = \sqrt{\log(CV_{\theta_2}^2 + 1)}$ with $CV_{\theta_2} = 5\%$
	Variable among regions		
	$\theta_{4,t,r}$	Smolt-to-PFA survival rate	Cf. Table 2
	$\theta_{5,t,r}$	Probability of post-smolt to mature the first year at sea	Cf. Table 2
	$F_{f,t,r}$	Fishing mortality of the fishery f	$\log(F_{f,t}) \sim N(-3, 1)$
	$\Delta t_{5-6 \& 9-10,r}$	Time from January 1 st to Faroes fishery	Sup.Mat. 3
	$\Delta t_{6-7,r}$	Time from end of Faroes fishery to returns as 1SW	Sup.Mat. 3
	$\Delta t_{10-11,r}$	Time from end of Faroes fishery to Greenland fishery (2SW)	Sup.Mat. 3
	$\Delta t_{11-12,r}$	Time from end of Greenland fishery to Faroes fishery (2SW)	Sup.Mat. 3
	$\Delta t_{12-13,r}$	Time from Faroes fishery to returns as 2SW	Sup.Mat. 3
	Constant among regions		
	M	Natural mortality rate (per month)	$\log(M)$ $\sim N(\log(0.03), 10^{-4})$

Table 1. Summary of parameters. A fuller description is given in Massiot-Granier et al. (2014). Parameters fixed or given very tight informative prior distributions are shaded.

The data assimilation scheme detailed for Scotland East in Massiot-Granier et al. (2014) is replicated for all regions, but with region-specific series of data (data are detailed in Sup. Mat.) and region-specific informative priors on some key parameters (Table 1). The series of data are all derived from ICES WGNAS compilation. The main data sources are the region-specific time series (43 years; 1971-2013) of catches at sea (Faroes and Greenland fisheries) derived from total catches at sea and region-specific composition of the catches (Sup. Mat. 1) and the region-specific time series of homewater catches for the two sea-age classes (i.e. 1SW and 2SW; Sup. Mat. 2, Sup. Mat. 3). Observation errors are only considered for homewater catches. They are related to returns by observation equations which account for uncertainty in the capture process and in the catch reporting rates. No observation errors are considered for the distant water fisheries at Faroes or Greenland.

Informative prior distributions or fixed values are assigned to several parameters of the demographic or observation processes (Table 1 and Sup. Mat. 1). In particular, region-specific informative priors (derived from expertise) are used for the harvest rates and declaration rates of the homewater fisheries (ICES, 2014, Sup. Mat. 2). This is a critical component in the model to estimate the abundance of returns in each region. Following Massiot-Granier et al. (2014), region-specific informative priors are set for the proportion of smolts ages (Table 1 and Sup. Mat. 4, Table A4.1). Also, because no direct observations are available for the smolt production at this aggregated regional scale, and to avoid problems with model identifiability (see the detailed discussion in Massiot-Granier et al. 2014), parameters for egg-to-smolt survival are fixed from the literature and considered homogeneous across regions, and environmental stochasticity in the egg-to-smolt transition is modeled with a very low variance (Table 1).

4.2. A hierarchical model to analyze synchrony between regions

For every region, combining the information brought by the available data with prior assumptions would permit to estimate the time series of the number of fish in each life stage and of key transition rates: the post-smolt survival rate, the proportion of fish maturing after the first winter at sea and the fishing mortalities in the Faroes and Greenland fisheries (Figure 1).

Instead of modelling the life cycle independently for the 8 regions, a hierarchical model is built to jointly analyze the dynamics of the 8 regions and to capture the covariation over time of the regions. The hierarchical structures only concern the marine survival rate ($\theta_{4,r,t}$) and the probability to

mature ($\theta_{5,r,t}$). They are designed to facilitate the analysis of the similarities and of the synchrony in the temporal variations of those two key transition rates.

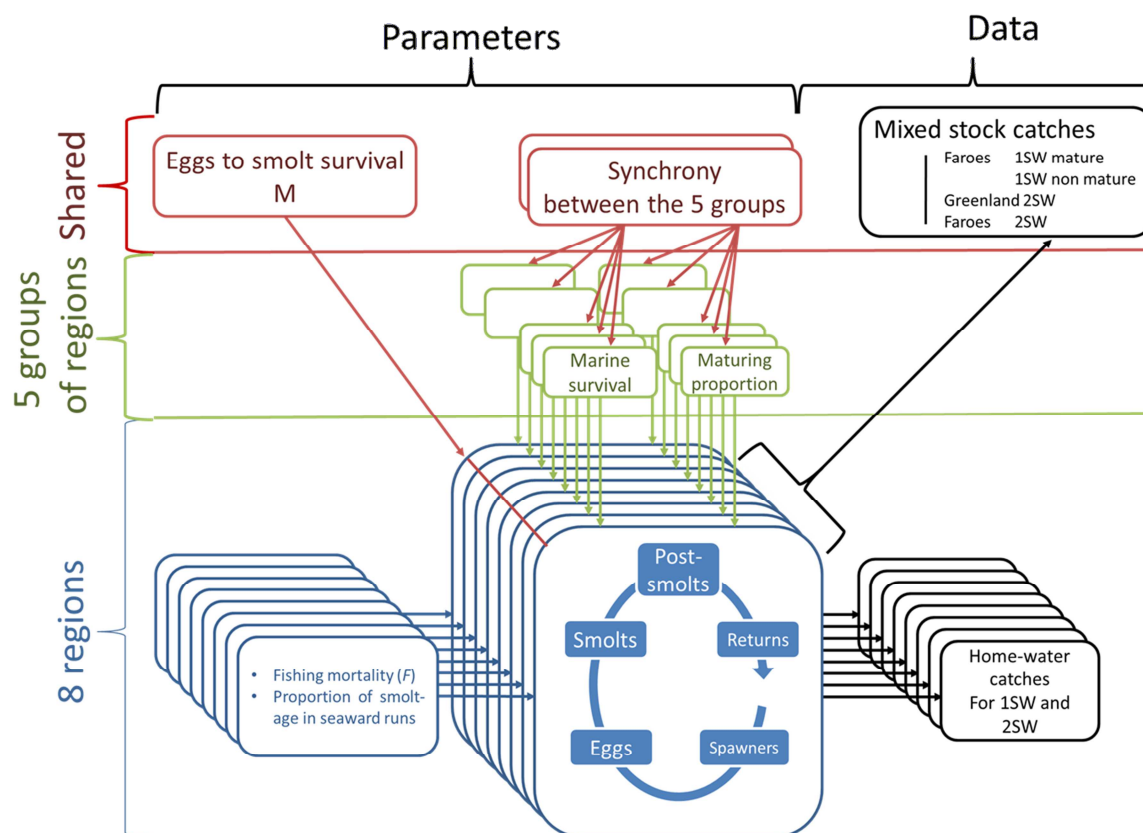


Figure 1. Scheme of the structure of the multi-regional extension of the integrated life cycle model.

The grouping into eight regions correspond to the level at which the data are aggregated and made available to the ICES A. Salmon working group. The split of Ireland and Scotland into respectively three and two groups is mainly due underlying regional/national management constraints. Preliminary results (not shown) revealed similar estimates of parameters for the three Irish regions on one hand, and the two Scottish regions on the other hand. For the sake of simplicity, the eight time series of $\theta_{4,r,t}$ and $\theta_{5,r,t}$ into five groups by pooling together Ireland, UK-Northern Ireland West and East and Scotland East and West. The resulting five national groups, i.e. France, England and Wales, Ireland, Scotland and Southern Iceland, are geographically more balanced while still consistent with the national scale used in stock assessment by ICES for A. Salmon.

From this aggregation into five national groups, three alternative model structures (Table 2, Sup. Mat. 5) were then proposed to analyze the level of synchrony in the time series of $\theta_{4,r,t}$ and $\theta_{5,r,t}$.

Following the same approach than in Massiot-Granier et al. (2014), random terms are incorporated within the time series of parameters in the logit scale. First order autoregressive models (with coefficient of auto-correlation ρ and asymptotic mean μ as noted in Massiot-Granier et al. 2014) are introduced in all models to capture the serial dependency among years. The three models differ in the structural form proposed *a priori* to model the covariance among regions.

The model M1 considers the time series of marine survival and maturing probability are mutually independent between the 5 regions (Table 2).

In the model M2, the yearly random residuals around the region-specific auto-regressive trends are modelled using a multivariate Normal distribution with a non-diagonal covariance matrix Σ , that represents the covariation in short term random variations between the 5 regions (Ripa and Lundberg, 2000; Minto *et al.*, 2013). Note that the model M1 can be obtained from M2 by fixing *a priori* the covariance terms in Σ to 0. In model M2, the level of the covariance matrix Σ can be used to calculate the matrix of pairwise correlations which is easier to interpret (eq. 5).

$$K = \sqrt{\text{diag}(\Sigma)}^{-1} \cdot \Sigma \cdot \sqrt{\text{diag}(\Sigma)}^{-1} \quad (5)$$

The model M3 proposes an alternative structure for the covariance among regions. The parameter for each year (in the logit scale) is modelled as the sum of a random term common to all regions (γ_t) and a region-specific term ($\delta_r + \varepsilon_{r,t}$). The year-to-year variation is then explicitly partitioned between a synchronous and an asynchronous components (Rockwell *et al.*, 1993; Grosbois *et al.*, 2009; Lahoz-Monfort *et al.*, 2011, 2013). The level of synchrony can be quantified by synchrony indices ICC_r (eq. 6) that quantifies for each region the fraction of the between-year variance accounted for by a global-scale component. Large ICC_r for all regions indicates a high level of synchrony among regions. It has to be noted that this partition in two components imposes *a priori* that all pairwise correlations are positive.

$$ICC_r = \frac{\text{var}(\gamma)}{\text{var}(\gamma) + \text{var}(\varepsilon_r)} \quad (6)$$

General structure

$$\text{logit}(\theta_{s,r,t}) = \alpha_{s,r,t} + \varepsilon_{s,r,t}$$

$$\varepsilon_{s,1:R,t} \sim N(0, \Sigma_S)$$

- for $S = 4$ with $\theta_{4,t,r}$ the post smolt-survival
and $S = 5$ with $\theta_{5,t,r}$ the probability to mature after the 1st winter at sea
- for $r = 1, \dots, R$ for the regions considered ($R=5$)

Specific model formulation

M1

Parameters autocorrelated in
time (AR1) with independent
residual variations among
regions

$$\alpha_{s,r,t} = \mu_{s,r} + \rho_{s,r}(\alpha_{s,r,t-1} - \mu_{s,r})$$

$$\Sigma_S$$

$$= \text{diag}(\sigma_{s,1}, \dots, \sigma_{s,R})$$

M2

Parameters autocorrelated in
time (AR1) with correlated
residual variations among
regions

$$\alpha_{s,r,t} = \mu_{s,r} + \rho_{s,r}(\alpha_{s,r,t-1} - \mu_{s,r})$$

$$\Sigma_S = \begin{pmatrix} \sigma_{s,1}^2 & \dots & \sigma_{s,i,j}^2 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{s,j,i}^2 & \dots & \sigma_{s,R}^2 \end{pmatrix}$$

with $\sigma_{s,i,j}^2$ the
covariance between
region i and j

M3

Year variation partitioned into
a shared and a region-specific
component

$$\alpha_{s,r,t} = \gamma_{s,t} + \delta_{s,r}$$

$$\gamma_{s,t} = \mu_{\gamma_s} + \rho_{\gamma_s}(\gamma_{s,t-1} - \mu_{\gamma_s}) + \omega_{s,t}$$

$$\omega_{s,t} \sim N(0, \sigma_{\gamma,S}^2) \quad \sum_r \delta_{s,r} = 0$$

$$\Sigma_S$$

$$= \text{diag}(\sigma_{s,1}, \dots, \sigma_{s,R})$$

Table 2. Summary of the three model structures concerning both marine survival ($\theta_{4,t,r}$) and maturing proportion ($\theta_{5,t,r}$) simultaneously. M1 considers independent time-series among regions. M2 models the random effect using a multivariate Normal distribution with a non-diagonal covariance matrix that captures the covariance among regions. M3 is an alternative model structure where the year-to-year variation is explicitly partitioned into a synchronous and an asynchronous component. Prior on all parameters are listed in Sup. Mat Table A4.1.

4.3. Model comparison

The three alternative models M1, M2, M3 were compared by means of the deviance information criterion (DIC; Spiegelhalter *et al.*, 2002, 2014) and mean square errors criteria derived from cross-validation tests.

Cross validation tests were used to assess the predictive performance of the three models. The last three years of data for the declared homewater catches were removed from the data set used to fit the model. The model thus fitted was then used to forecast the returns and homewater catches for the three last years. The posterior predictive of the declared homewater catches (denoted $\tilde{C}_{t,r,a}$) were then compared to the data. The forecasting performance was measured by the RMSE calculated over a MCMC sample of size S :

$$RMSE = \sum_{a=1}^2 \sum_{r=1}^8 \sum_{t=2009}^{2012} \sqrt{\sum_{S=1}^S \frac{(\log(\tilde{C}_{t,r,a}^S) - \log(C_{t,r,a}))^2}{S}} \quad (3)$$

Where S the number of samples, t the year, r the region and a the sea-age class (1 or 2 winters at sea).

4.4. Chronological cluster

A chronological clustering method (Legendre *et al.*, 1985; Mills *et al.*, 2013) was applied to assess the existence of different phases in the time series of the post-smolts abundance, of the marine survival of post-smolts and of the probability to mature after the first winter at sea. The method was applied to time series of point estimates (posterior medians) of those parameters. The chronological clustering procedure was implemented using the CONISS method (Grimm, 1987) within the 'chclust' function in the R package 'rioja' (Juggins, 2013).

4.5. MCMC for Bayesian estimation

All computations were performed within the R platform (R Development Core Team, 2012). Bayesian posterior distributions were approximated via Monte Carlo Markov Chain sampling through the JAGS software (<http://mcmc-jags.sourceforge.net>; JAGS code of the model provided in supplementary materials). Three independent MCMC chains with different initialization points were used. After an adapting phase of 500,000 iterations, inferences were derived from a sample of 2,000,000 iterations. One out of 100 iterations was kept to reduce the MCMC sampling

autocorrelation. Convergence of MCMC sampling was checked by the Gelman-Rubin test (R ratio < 1.05 for all variables) as implemented in the Coda package of R (Brooks and Gelman, 1998).

5. Results

5.1. Patterns in times series of abundance and key demographic parameters

Each model provide time series of estimates of the abundance at all life stages and of harvest rates of marine fisheries (Faroes and Greenland) for the 8 regions, the level at which the data are available. But, as described in the method section, only 5 times series of post-smolts marine survival rate and probability to mature after the first year at sea are estimated from each model.

All models provide similar time series of marginal estimates of abundance and parameters, both in terms of point estimates (posterior medians) and of posterior uncertainty. This is not surprising since the 3 models allow for time variations in all parameters and only differ by the *a priori* structure of covariation among regions for the post-smolt marine survival and the proportion maturing. Below we detail the estimates obtained from model M3.

Abundance

The time series of the estimated total abundance (summed over the 8 regions) of post-smolts at sea just before any fishery (the so called Pre Fishery Abundance; Figure 2) declined continuously in the North East Atlantic Ocean (Figure 2) by a factor of five from the early 1970s to 2012.

The estimated abundance of *A. salmon* differs widely among the 8 regions. Abundance is widely dominated by Eastern and Western Scotland and Ireland that represent on average 78.1% of the post-smolt abundance in the North East Atlantic Ocean (Figure 2). But despite this heterogeneity in size, proportions of the different regions are roughly constant over time. Standardized time series of abundance all show similar patterns of decline across 7 regions out of the 8 regions considered. The exception is South West Iceland which PFA goes up since 2001 after 30 years of decrease.

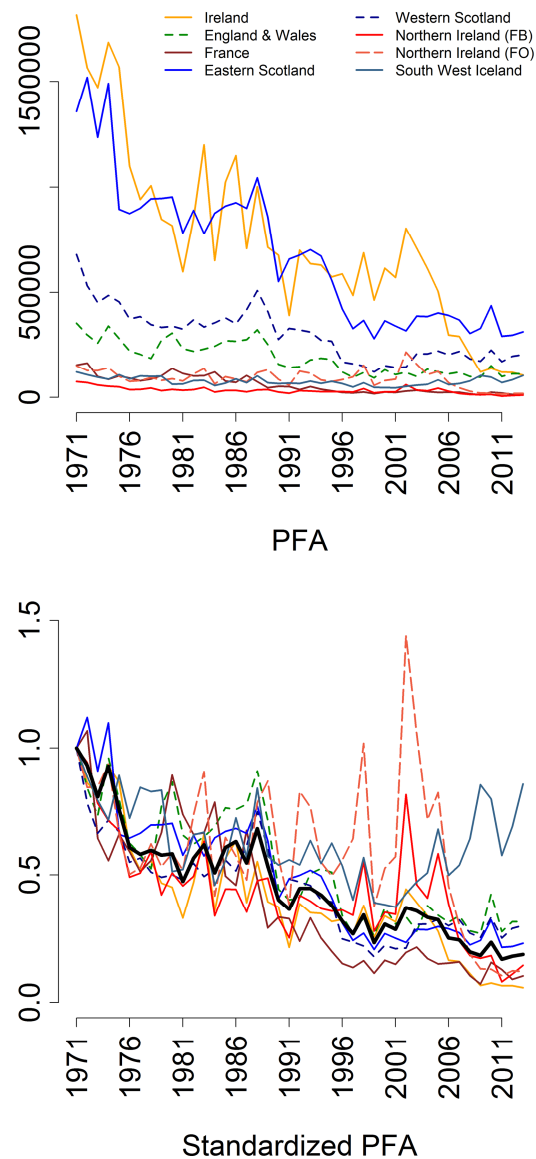


Figure 2. Abundance (a) and abundance relative to the first year (b) of Atlantic salmon population stocks in 8 regions of southern North East Atlantic. Black line represents total abundance summed over the 8 regions.

Harvest rates of distant mixed stock fisheries

Atlantic salmon stocks have been intensively exploited by Faroes and Greenland mixed stock fisheries up to 1992 (Figure 3). Due to management measures, harvest of A. salmon in these fisheries has been dramatically reduced since then. 1SW fish are only harvested in the Faroes fishery although it targeted mostly on larger fish. As a result, fishing mortality of 1SW fish has always been quite low, while 2SW fish suffered much more intensive exploitation until the 1990s

Post-smolts survival

The Irish populations seem to have experienced higher and more variable marine survival. Post-smolts survival exhibits an overall a higher level in the eighties than later on in the time series (Figures 4 and 5). Along the time series Atlantic salmon have experienced marine survival comprised between 5% to 15%, exception made for the Irish stock which experienced extreme marine survival up to a maximum of 38% and a minimum of 2%.

A notable decrease occurred at the transition between the 1980s and the 1990s (Figures 4 and 5) in all regions. This shift is also reflected in the pre fishery abundance series (Figures 2).

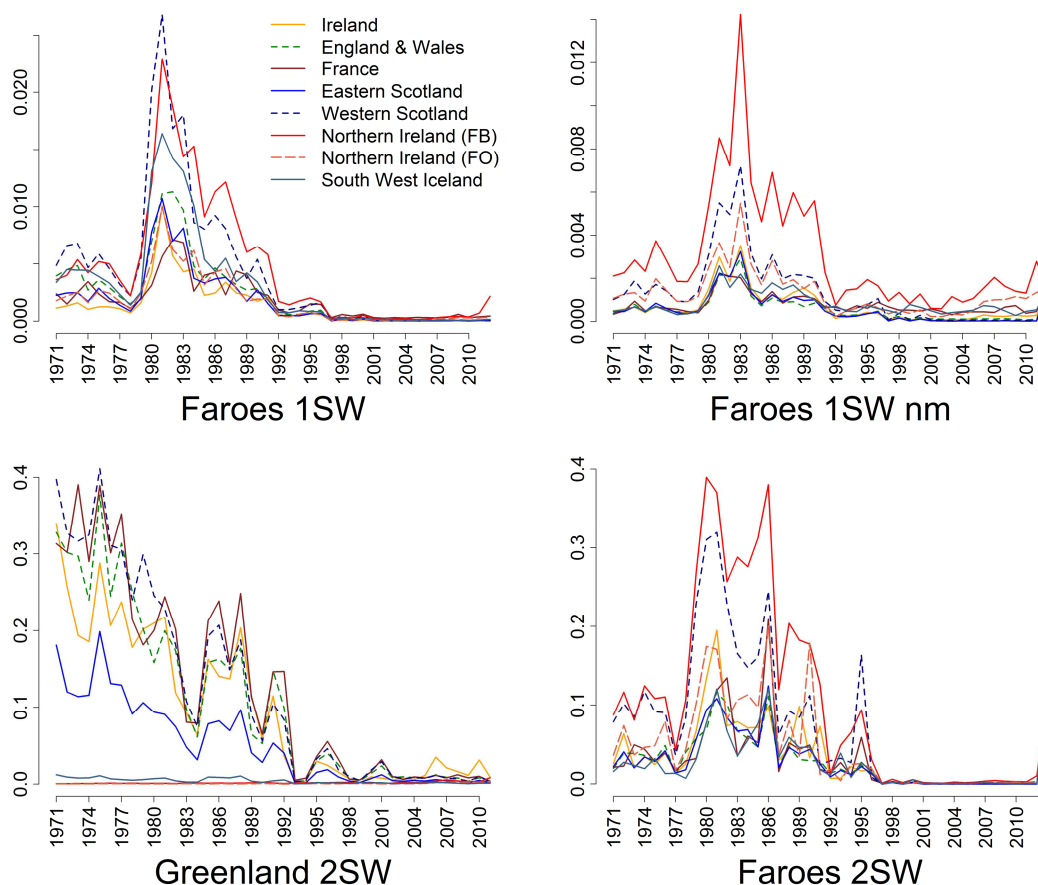


Figure 3. Harvest rate of High seas fisheries on (a) maturing 1SW fish, (b) non maturing 1SW fish, (c) 2SW fish, all three in the Faroes area, and (d) 2SW fish in Greenland for the 8 regions of southern North East Atlantic. Harvest rate is calculated as the ratio of the catch to abundance before the start of the fishery.

Probability to mature after the first winter spent at sea

The 5 groups of populations have different probability to mature after the first winter at sea (Figures 4 and 5). Scotland and England have the lowest average probability to mature at sea (average 0.49 and 0.58 respectively). while France, Iceland and above all Ireland exhibit higher probability to mature at sea (average 0.72, 0.79 and 0.86 respectively).

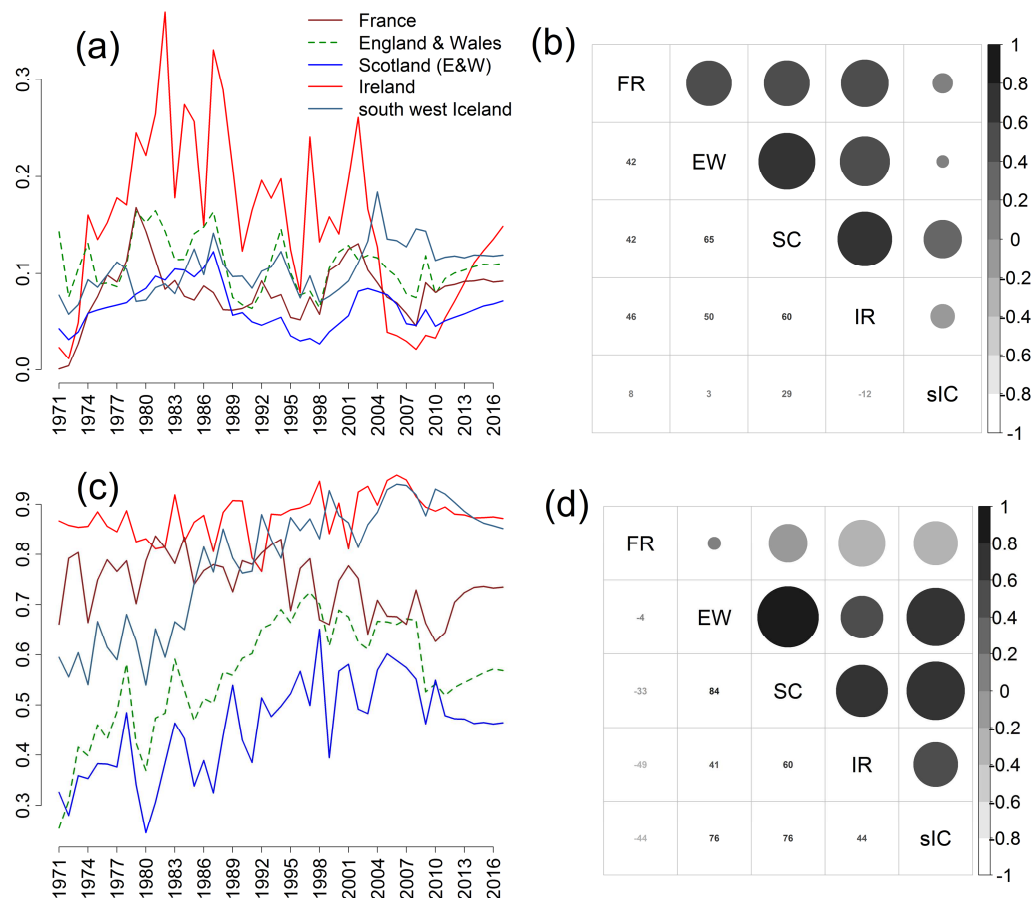


Figure 4. Model M2 time series of estimated (posterior median) marine survival (a) and maturing proportion (c) for the 5 regions: France, England & Wales, Scotland, Ireland and South West Iceland. Pairwise correlation between regions of maturing proportion (b) and marine survival (d).

The patterns variations over time seem less consistent among regions than for the post-smolts marine survival. Irish maturing probability seems to have remained stable at a very high level. Maturing probability in England and Wales, Scotland and South West Iceland which increased during

two decades tends to stabilize or to decrease the past 15 years. After being steady at a high level until the mid 1990s, the maturing probability has a more pronounced pattern of decrease in France since then, and it dropped to the level of the English populations after 1995.

Chronological clustering

Chronological clustering analyses revealed two distinct periods in Atlantic salmon abundance. The main change in post-smolt abundance occurred between 1990 and 1991, and a secondary shift occurred between 2006 and 2007 (Figure 6c). Marine survival and maturing proportion have similar main shift in the early 90's. This suggests this period has been critical for Atlantic salmon populations across the North East Atlantic (Figure 6a-b).

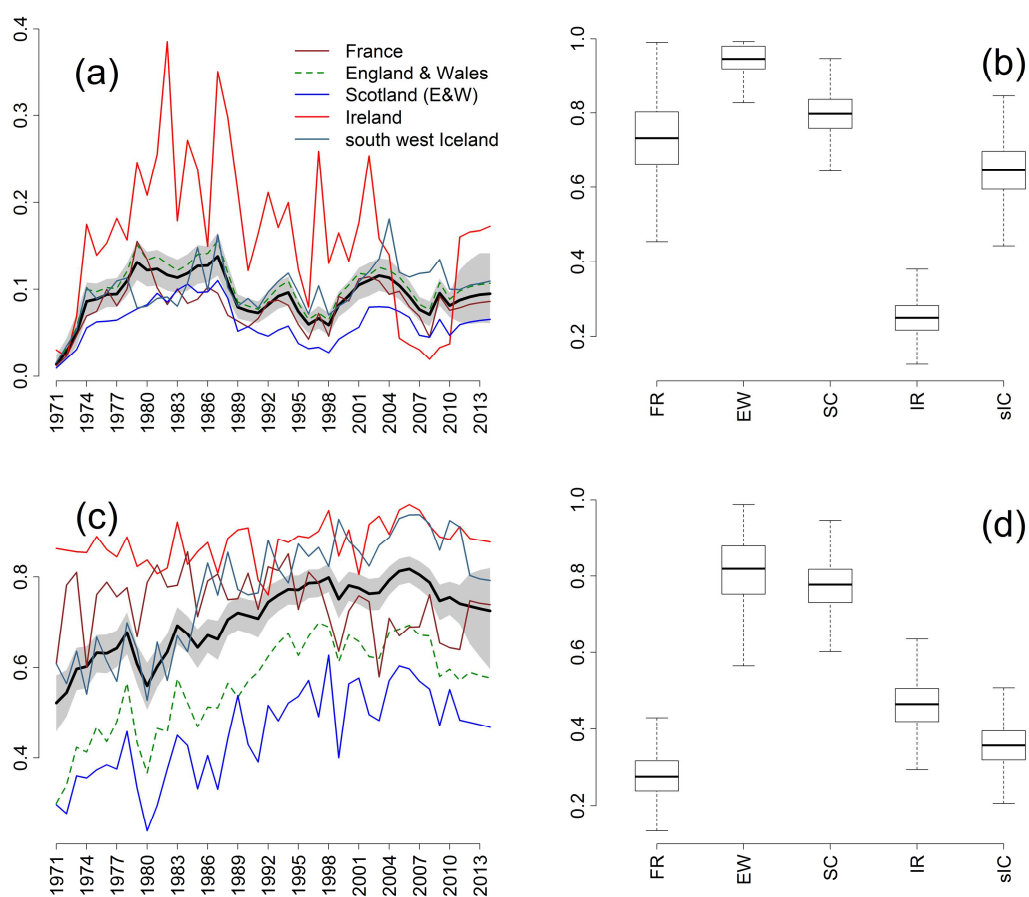


Figure 5. Model M3 time series of estimate (posterior medians) of marine survival (a) and maturing proportion (c) for the 5 regions: France, England & Wales, Scotland, Ireland and South west Iceland estimated with M3. Black line represents the shared parameter $\gamma_{s,t}$ (posterior medians with 5% and 95% quantiles (shaded area)). Synchrony indices ICC_r measure the proportion of the year-to-year variance captured by the global trend for marine survival (b) and maturing proportion (d).

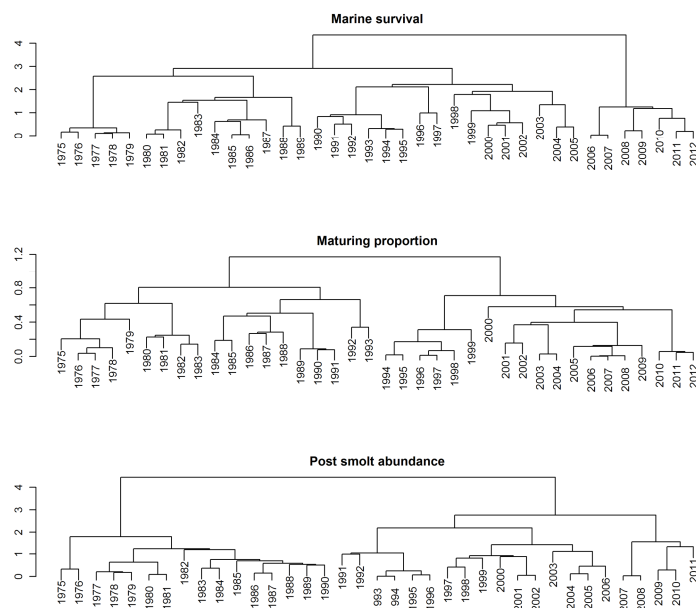


Figure 6. Chronological clustering of (a) marine survival, (b) maturing proportion and (c) Post-smolts abundance (based on results of model M3).

5.2. Modelling the covariance among regions

Model selection and diagnosis

Models M2 and M3 with covariations between series outperform model M1 (independent time series) both in terms of Deviance Information Criteria and of predictive performance measured from the cross validation (Table 3). This is consistent with the synchrony of patterns of temporal variations in abundance, post-smolts survival and probability to mature previously identified (Figures 2, 4 and 5). The posterior distributions of 1SW and 2SW returning fish obtained with the complete dataset are always fully included within the posterior predictive distributions obtained with the incomplete data sets lacking the last three years. This indicates no inconsistency between the short term forecast of returns and their subsequent estimates (Figure 7).

Model M2 and M3 have two alternative structures *a priori* to model the covariation among regions. The model M2 captures the covariance by a Multivariate Normal with a non-diagonal matrix in the random terms. The model M3 explicitly partitions the year-to-year variability between a synchronous and an asynchronous component. Results show that the model M2 slightly outperforms model M3 in terms of DIC and predictive performance.

<i>Model name</i>	DIC	DEV	pD	RMSE
M1 - Parameters varying in time (AR1) and independent among regions	39212	23796	7707	89.84
M2 - Parameters varying in time (AR1) and dependent among regions	38448	23768	7340	88.10
M3 - Year-to-year variation partitioned into a shared and a region specific component	38861	23786	7537	88.47

Table 3. Summary of model fits. DIC is computed as the sum of the posterior mean of the deviance (DEV) plus 2 x pD.

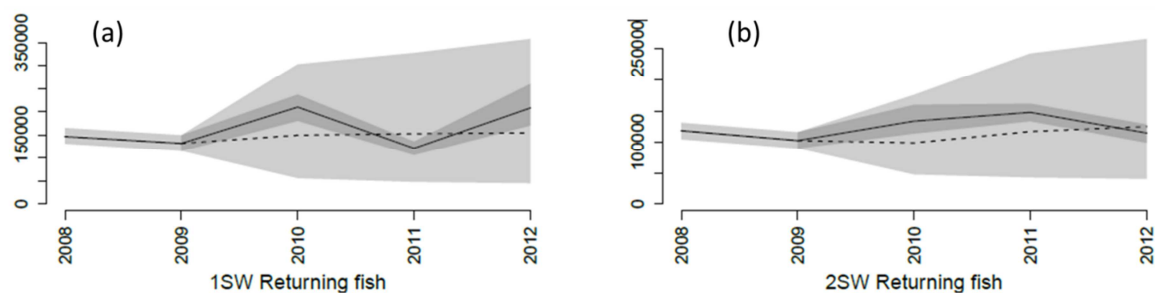


Figure 7. Posterior estimates (solid lines and dark grey area) and forecasts (dotted line and light grey area) of 1SW and 2SW returning fish from England and Wales obtained with model M3. Lines indicate the median. Shaded areas represent the 90% Bayesian credibility intervals.

Model M2

The pairwise correlations between the time series of marine survival across regions are positive (Figure 4). Marine survivals of France, England & Wales Scotland and Ireland display strong correlations, whereas Southwest Iceland seemed more independent, its highest correlations occurring with its nearest geographical region, i.e. Scotland.

Maturing probability displays a somewhat different correlation structure. Strong positive correlations between regions are revealed (Figure 4) apart from the France that show negative

correlations with all other regions. Populations from England and Wales, Scotland and Southeast Iceland demonstrate the strongest correlations.

Model M3

Estimates of the common trend of the post-smolts marine survival seems to match with the trends estimated for all regions, except Ireland that exhibits a much higher year-to-year variability (Figure 5). Synchrony indices ICC are quite high for all regions, except for Ireland. This is consistent with the pairwise positive correlations directly quantified from the model M2.

Time series of the probability of maturing show less synchrony among regions, but the common trend captures an average increasing pattern from 1972 to the early 2000's followed by a decrease in the ten recent years. This common trend is well reflected in England and Wales and Scotland. The very low ICC for France and Iceland are explained by different time trends than for the other regions. The proportion maturing in France has remained stable over most of the initial period of overall increase. In contrast, the initial increase was much more pronounced in Iceland than overall.

6. Discussion

6.1. A multi-regional life cycle modelling approach

Our work is a multi-regional extension of the approach developed by Massiot-Granier et al. (2014) at the scale of Eastern Scotland. It is a significant contribution to the Atlantic salmon assessment method used by ICES (ICES WGNAS, 2014). First, the population dynamics is explicitly modelled as a life cycle. The assessment model (Chaput, 2012) currently used by ICES relies on a stock–recruitment concept that considers a statistical relationship between spawning potential (lagged eggs) and recruitment (PFA), but ignores the dependence between the PFA and the subsequent spawning potential. This can result in a time-series bias (Walters, 1985; Caputti, 1988; Su and Peterman, 2012) in stock productivity estimates. Our model is also built in a Bayesian state–space framework allowing the assimilation of the various sources of information, data and informative priors, in a more transparent way. Uncertainty is readily quantified through the posterior distribution of all parameters and abundance at any life stage. The life cycle is further facilitates the provision of probabilistic forecasts of abundance and of key parameters while integrating the uncertainty derived from the estimation phase (Dorazio and Johnson, 2003).

A limit of our approach is in the quality of the data series assimilated in the model. We based the large scale analysis on aggregated data and expert knowledge compiled by ICES WGNAS at the scale of each of the 8 regions (ICES, 2014b). Our results are strongly conditioned by the assumptions implicitly made in the data and in the model. Massiot-Granier et al. (2014) addressed the sensitivity to different data sources and population dynamic hypotheses. Results revealed highly sensitive to the informative priors on the harvest rates of homewater fisheries, and to changes in structural hypothesis such as the introduction of density dependence in the eggs-to-smolts survival or the introduction of time-varying natural mortality rate after the post-smolts stage. Our HBM approach paves the way to assimilate additional sources of data in the model, such as scientific surveys of juvenile output and adults returns available on many index rivers (Crozier *et al.*, 2003). But scaling up the data from index rivers to the region level represents a huge conceptual and technical challenge that was beyond the scope of this paper.

6.2. A hierarchical model to quantify the spatial coherence in the temporal variation of key demographic parameters

The wide ranging migrations inherent to the Atlantic salmon life cycle reinforces the need for multi-scale approaches accounting for multiple stressors acting at several stages in a hierarchy of spatial scales. Large scale approaches are complementary to analyses based on single river populations (Chaput *et al.*, 1999; Ó Maoiléidigh *et al.*, 2004; Rivot *et al.*, 2004). Approaches conducted at a smaller spatial scale are best suited to analyze in detail the mechanisms governing demographic variations. But they may also be subject to high stochasticity due to variations of local factors that may cover potential fingerprints of large ecosystemic changes (Ranta *et al.*, 1998; Kuehn *et al.*, 2008; Rogers and Schindler, 2011; Cheung *et al.*, 2013). They do not permit either to disentangle the effects of natural mortality and fishing mortality at sea, as data on marine catches are not available at the scale of single river populations.

Our HBM approach allows for quantifying the spatial coherence in the dynamics of post-smolts marine survival and maturing probability among distant groups of populations. We tested three different model structures and the two models (M2 and M3) that *a priori* integrate the covariation among regions show better fit to the data and better predictive performance than the model that considers independent time-varying parameters (M1). Overall, our results show a clear temporal synchrony between the regions considered in our analyses and the spatial correlations tend to be stronger between spatially closer regions (e.g. England & Wales and Scotland). We further show that

the common temporal patterns are different for marine survival and the maturing probability. The former has fluctuated through time with a drop in the early 1990s, while the latter is now slightly decreasing after almost three decades of increase.

Our approach differs from other methods used to quantify synchrony such as Principal Component Analysis (Beaugrand and Reid, 2012) or Dynamic Factor Analysis (Mills *et al.*, 2013; Baudron *et al.*, 2014). They are rather based on classical data analysis that works on time series of estimated parameters without accounting for the uncertainty about those estimates (Beaugrand and Reid, 2012; Friedland *et al.*, 2013; Mills *et al.*, 2013). One advantage of the Hierarchical Bayesian models M2 and M3 compared to other classical methods is that we can investigate the uncertainty about important parameters which summarize the covariation among the regions, and propagate this uncertainty in forecasts.

The two modelling approaches in M2 and M3 provide slightly different and complementary insights to quantify the synchrony.

In the model M2, the covariation (synchrony) among the regions is modelled via a multivariate Normal distribution for the random effects with a non-diagonal covariance matrix. The pairwise correlations between the time series are readily extracted from the parameters.

In M3, the year-to-year variation is explicitly partitioned between a synchronous and an asynchronous component. Bayesian analysis based on the model M3 can be viewed as a meta-analysis for combining results from different regions. The model M3 permits to construct a consensus signal (the synchronous component) with each region contributing to the consensus signal according to its own variability and uncertainty. The level of synchrony can be quantified by synchrony indices ICC_T that quantifies for each region the fraction of the between-year variance accounted for by the consensus signal.

The model M3 slightly under-performs the model M2. This might results from the structure of M3 that imposes that all pairwise correlations are positive *a priori*, where the model M2 makes no such *a priori* assumptions on the sign of the correlation. This assumption appears unwarranted *a posteriori* in one case: the probability of maturing for France appears to evolve through time according to a pattern somewhat opposite to the other regions (Figure 4c). However, model M2 could facilitate the introduction of covariates acting at various scales to explain the variability in the synchronous (global scale) and the asynchronous (regional scale) components of the key demographic parameters (Rockwell *et al.*, 1993; Grosbois *et al.*, 2009; Lahoz-Monfort *et al.*, 2011, 2013).

6.3. A response to large scale environmental factor during the marine phase

Synchronous variations among distant populations of the same species are generally attributed to three (non exclusive) primary mechanisms (Liebhold *et al.*, 2004): (a) dispersal among populations, reducing the size of relatively large populations and increasing relatively small ones; (b) congruent dependence of population dynamics on a synchronous exogenous random factor such as environmental variables, a phenomenon known as the “Moran effect”; (c) trophic interactions with populations of other species that are themselves spatially synchronous or more mobile.

A. salmon are known for their precise homing behavior (Aas *et al.* 2011). Although they can also stray over rather long distance (Altukhov and Salmenkova, 1994; Thorpe, 1994), observed dispersion rate are unlikely to explain such a synchrony in abundance and demographic traits observed at the scale of our 5 regions.

Our results rather suggest a common response of populations to an exogeneous environmental factor or to trophic interactions. Coherence in population dynamic can either be due to local environmental changes affecting all populations when they are gathered in a delimited area or to a global environmental change affecting all populations at global scale.

Factors acting during the freshwater phase of the life cycle are susceptible to impact populations, but are unlikely to synchronize distant populations. Indeed, productivity of A. salmon rivers is widely monitored (Crozier *et al.*, 2003; Prévost *et al.*, 2003), and there is no evidence in the literature for such large scale decline and synchronous variations in the freshwater productivity (Griffiths *et al.*, 2014). Moreover, the variability in the duration of the river phase makes more unlikely the observed synchronization by factors acting on the freshwater phase of the yearly abundance of post-smolt of several distant populations with different smolt-ages.

The coherence of the declines in abundance and in marine survival rather supports the hypothesis of a response of populations to factors acting during the marine phase of the life cycle. Large scale ecosystemic changes in the marine environment could affect fish during their first month at sea over large areas while migrating to feeding grounds. More localised factors could also play a role when fish gather on common feeding grounds. Our results are consistent with previous studies on trends in A. salmon productivity hypothesizing an environmental forcing affecting the early marine life of post-smolts on a broad spatial scale (Condrón *et al.*, 2005; Beaugrand and Reid, 2012; Friedland *et al.*, 2013). The shift in abundance and in marine productivity of Atlantic salmon in 1990s

suggested by our results is consistent with Beaugrand and al. (2003) who correlated synchronous shifts in A. salmon abundance with shifts in marine survival of Atlantic salmon in the 1990s suggested by our results is consistent with Beaugrand and al. (2003) who correlated synchronous shifts in A. salmon abundance with shifts in the temperature and in the structure of zooplankton communities in 90s in the northern Atlantic Ocean.

Studies on A. salmon in North America also demonstrate synchrony in marine productivity among groups of populations reproducing in distant regions (Mills, 2013). Friedland et al. (2013) and Mills et al. (2013) suggest a direct or indirect influence of the contemporary Ocean warming. Results by Mills also support the hypothesis of a *bottom-up* control of salmon population, with a response of salmon to change in prey availability (Capelin) that could have been driven by changes in zooplankton community in response to variations in climate and physical marine conditions. Studies concerning Pacific salmon productivity provide similar results. For instance, Sharma *et al.* (2013) emphasise that post-smolt recruitment of many distant populations can be controlled by marine conditions (e.g. SST anomalies) with only negligible influence of environmental variables impacting each population at a local scale.

Our approach also provides insights into the changes in the proportion of fish that mature after the first winter at sea. As discussed in details in Massiot-Granier et al. (2014), inferences about the maturing proportion strongly depend upon the modelling hypotheses and should therefore be interpreted with caution. Indeed, trends in proportion maturing are estimated under the hypothesis of a constant natural mortality of non-maturing fish during their second year at sea. In this paper, we therefore assume that marine survival mainly changes during the first months of the post-smolt migration (Friedland *et al.*, 2003; Todd *et al.*, 2012) and impact similarly maturing and non-maturing fish.

Average maturing proportion differs among regions; while England and Wales and Scotland stocks have balanced maturing proportion, most of the fish mature after 1 year at sea in other regions. These phenotypic differences can be due to genetic differences and/or different environmental forcing. Beyond these average differences, maturing proportions of all regions increased, except for France. This common phenotypic change could be an adaptive response to changes in the environment (Summers, 1995; Friedland *et al.*, 1996; Blanchet and Dubut, 2012). Indeed, age at first maturity is known to be environmentally plastic and mediated by growth in fish (Marschall *et al.*, 1998; Thorpe *et al.*, 1998; Mangel and Sattertwate, 2008). An alternative and non-exclusive explanation is that the increase in the probability of maturing as 1SW reveals an evolutionary response, induced by the historic selective exploitation of bigger and late maturing fish

(Thorpe, 2007). The French populations demonstrate a different trend than the other populations. The fact that populations at the limit of the distribution range behave differently could ultimately be a sign of modification of the distribution range of the species. Over the last 10 years, other A. salmon populations in UK and Scotland exhibit slight decreasing trend in proportion maturing than the one observed in France during the 1990s, suggesting that the other populations further North might also experience a decrease of maturing probability in the future. In that prospect, marine environmental variable that have a latitudinal gradient could be analysed as proxys for forcing variables.

6.4. Perspectives for future research

The multiregional model enhances our ability to detect common trends and to disentangle signals at different scales. It could also permit to assess the relative effects of environmental factors influencing populations at various spatial scales, such as marine conditions on oceanic foraging areas for mixed stocks or more local environmental factors influencing specific stock components during the first months of life at sea (Friedland *et al.*, 2000; Sharma *et al.*, 2013). River specific changes in habitat quality are less likely to impact Atlantic salmon population so widely. However, large scale atmospherically environmental changes acting on river conditions over broad regions might merit attention (Mills *et al.*, 2013).

Our modelling approach also paves the way to assimilate other sources of data on A. salmon population dynamics and demographics. Smolt tagging and recapture data available for several monitored rivers (Crozier *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2012; ICES, 2013a) would improve the estimates of return rates. Recent advances in tagging technology could contribute to a better understanding of the migration route and to the identification of key environmental forcing during the marine phase (Miller *et al.*, 2012; Sheehan *et al.*, 2012).

Another exciting prospect is taking fuller advantage of the data available on the dynamics of the freshwater phase of A. salmon. Time-series of egg-to-smolt data available from a set of monitored rivers (Prévost *et al.*, 2003; ICES, 2013a) could be incorporated into the model, to provide information on density-dependent egg-to-smolt survival rates and on smolt age compositions, and could also help evaluate the hypothesis of non-stationarity in the parameters of the freshwater phase during the time-series.

Our current approach is limited to the populations of the south of the European distribution area of A. salmon. It could be readily expanded to the stocks of Northern Europe and the North America populations. Friedland *et al.* (2013) analysed demographic traits at the scale of population complexes

in both North America and Europe, and highlighted the coherence in the dynamics of post-smolts recruitment between North American and European populations and the correlation with the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO). However, the mechanisms determining the link between AMO-related thermal variation and abundance appear to differ fundamentally for the two groups of stocks. Whereas ocean climate variability during the first months of marine life of post-smolts in spring appears to be important to the survival of North American stocks, summer climate variation appears to be central to recruitment variation for European stocks. Applying our approach to each population complex could contribute to a better understanding of the response of A. salmon populations to large scale ecosystemic changes.

7. Acknowledgments

This study was made possible by the work of the numerous people who collect and compile the data used by the ICES Working Group on North Atlantic Salmon. The research leading to these results has received funding from the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013) under grant agreement No. 244706/ECOKNOWS project. However, the paper does not necessarily reflect EC views and in no way anticipates the Commission's future policy in the area.

8. References

- Aas, O., Einum, S., Klemetsen, A., and Skurdal, J. 2011. Atlantic salmon ecology. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Altukhov, Y. P., and Salmenkova, E. A. 1994. Straying intensity and genetic differentiation in salmon populations. *Aquaculture and Fisheries Management*, 25 (Suppl. 2): 99–120.
- Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piou, C., and Baglinière, 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.
- Bardonnet, A., and Bagliniere, J. L. 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57: 497-506.
- Baudron, A. R., Needle, C. L., Rijnsdorp, A. D., and Tara Marshall, C. 2014. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. *Global change biology*, 20: 1023–1031.
- Beaugrand, G., and Reid, P. C. 2012. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 69: 1549–1562.
- Bennett, K. D. 1996. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist*, 132: 155–170.
- Bjornstad, O. N., Fromentin, J. M., Stenseth, N. C., and Gjosaeter, J. 1999. Cycles and Trends in Cod Populations. *Ecology*, 96: 5066–5071.
- Blackwood, J. C., Hastings, A., and Mumby, P. J. 2011. A model-based approach to determine the long-term effects of multiple interacting stressors on coral reefs. *Ecological Applications*, 21: 2722–2733.
- Blanchet, S., and Dubut, V. 2012. ‘Back to the future’: How archaeological remains can describe salmon adaptation to climate change. *Molecular Ecology*, 21: 2311–2314.
- Brooks, S. P., and Gelman, A. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 7: 434–455.
- Buckland, S. T., Newmann, K. B., Fernández, C., Thomas, L., and Harwood, J. 2007. Embedding population dynamics models in inference. *Statistical Science*, 22: 44–58.

- Caputti, N. 1988. Factors affecting the time series bias in stock recruitment relationships and the interaction between time series and measurement errors bias. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 178-184.: 45:–178–184.
- Chaput, G., Allard, J., Caron, F., Dempson, J. B., Mullins, C. C., and O’Connell, M. F. 1998. River-specific target spawning requirements for Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on a generalized smolt production model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 246–261.
- Chaput, G., Moore, D., Hayward, J., Shaesgreen, J., and Bubee, B. 1999. Stock satus of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Miramichi river, 1998. Canadian Stock Assessment Research Document, 99/49. Ottawa: Department of Fisheries and Ocean.
- Chaput, G. 2012. Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1538–1548.
- Cheung, W. W., Watson, R., and Pauly, D. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, 497: 365–368.
- Clark, J. S. 2005. Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters*, 8: 2–14.
- Condrón, A., DeConto, R., Bradley, R. S., and Juanes, F. 2005. Multidecadal North Atlantic climate variability and its effect on North American salmon abundance. *Geophysical Research Letters*, 32: L23703.
- Cressie, N., Calder, C. A., Clark, J. S., Ver Hoeff, J. M., and Wikle, C. K. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strenghts and limitations of hierarchical statistical modelling. *Ecological Applications*, 19(3): 553–570.
- Crozier, W. W., Potter, E. C. E., Prévost, E., Schön, P.-J., and Maoiléidigh, O. 2003. SALMODEL - A coordinated approach towards the development of a scientific basis for management of wild Atlantic salmon in the North-East Atlantic. Report of Concerted Action (SALMODEL).
- Dorazio, R. M., and Johnson, F. A. 2003. Bayesian Inference and Decision Theory - A Framework for Decision Making in Natural Resource Management. *Ecological Applications*, 13: 556–563.
- Friedland, K. D., Hass, R. E., and Sheehan, T. F. 1996. Post-smolts growth, maturation and survival of two stocks of Atlantic salmon. *Fishery Bulletin*, 94: 654-663.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P., Dunkley, D. A., and 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., Reddin, D. G., and Castonguay, M. 2003. Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 60: 343–355.
- Friedland, K. D., Shank, B. V., Todd, C. D., McGinnity, P., and Nye, J. A. 2013. Differential response of continental stock complexes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the Atlantic Multidecadal Oscillation. *Journal of Marine Systems*.
- Griffiths, J. R., Schindler, D. E., Ruggerone, G. T., and Bumgarner, J. D. 2014. Climate variation is filtered differently among lakes to influence growth of juvenile sockeye salmon in an Alaskan watershed. *Oikos*, 123: 687–698.
- Grimm, E. 1987. Coniss - a Fortran-77 Program for Stratigraphically Constrained Cluster-Analysis by the Method of Incremental Sum of Squares. *Computers & Geosciences*, 13: 13–35.
- Grosbois, V., Harris, M. P., Anker-Nilssen, T., McCleery, R. H., Shaw, D. N., Morgan, B. J. T., and Gimenez, O. 2009. Modeling survival at multi-population scales using mark–recapture data. *Ecology*, 90: 2922–2932.
- Haydon, D., and Steen, H. 1997. The effects of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 264: 1375–1381.
- ICES. 2013. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2013. ICES Document CM, ICES CM 2013/ACOM:09. ICES, Copenhagen, Denmark.
- ICES. 2014. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2014. ICES Document CM, ICES CM 2014/ACOM:09. ICES, Copenhagen, Denmark.
- Juggins, S. 2013. rioja: Analysis of Quaternary Science Data. <http://cran.r-project.org/web/packages/rioja/index.html> (Accessed 9 June 2014).
- Kennedy, G. J. A., and Crozier, W. W. 1993. Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) production and prediction. In *Production of juvenile Atlantic salmon, Salmo salar, in natural waters*. Edited by R.J. Gibson and R.E. Cutting. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 118: 179–187. 118:–179–187.
- Koenig, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 22–26.

- Kuehn, I., Böhning-Gaese, K., Cramer, W., and Klotz, S. 2008. Macroecology meets global change research. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 3–4.
- Lahoz-Monfort, J. J., Morgan, B. J. T., Harris, M. P., Wanless, S., and Freeman, S. N. 2011. A capture-recapture model for exploring multi-species synchrony in survival. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 116–124.
- Lahoz-Monfort, J. J., Morgan, B. J. T., Harris, M. P., Daunt, F., Wanless, S., and Freeman, S. N. 2013. Breeding together: modeling synchrony in productivity in a seabird community. *Ecology*, 94: 3–10.
- Legendre, P., Dallot, S., and Legendre, L. 1985. Succession of Species Within a Community - Chronological Clustering, with Applications to Marine and Fresh-Water Zooplankton. *American Naturalist*, 125: 257–288.
- Liebholt, A., Koenig, W. D., and Bjornstad, O. N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35: 467–490.
- Lundberg, P., Ranta, E., Ripa, J., and Kaitala, V. 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 460–464.
- Mangel, M., and Sattertwate, W. H. 2008. Combining Proximate and Ultimate Approaches to Understand Life History Variation in Salmonids with Application to Fisheries, Conservation, and Aquaculture. *Bulletin of Marine Science*, 83: 107–130.
- Marschall, E. A., Quinn, T. P., Roff, D. A. H. J. A., and et, al. 1998. A framework for understanding Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(Suppl. 1): 48–58.
- Maunder, M. N., and Deriso, R. B. 2011. A state–space multistage life cycle model to evaluate population impacts in the presence of density dependence: illustrated with application to delta smelt (*Hyposmesus transpacificus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 68: 1285–1306.
- Miller, A. S., Sheehan, T. F., Renkawitz, M. D., Meister, A. L., and Miller, T. J. 2012. Revisiting the marine migration of US Atlantic salmon using historical Carlin tag data. *Ices Journal of Marine Science*, 69: 1609–1615.
- Miller, A. S., Miller, T. J., Mills, K. E., and Sheehan, T. F. 2014. Retrospective analysis of Atlantic salmon (*Salmo salar*) marine growth and condition in the northwest Atlantic based on tag-recovery data. *Fisheries Oceanography*, 23: 103–115.

- Mills, K. E., Pershing, A. J., Sheehan, T. F., and Mountain, D. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Global Change Biology*, 19: 3046–3061.
- Minto, C., Mills Flemming, J., Britten, G. L., and Worm, B. 2013. Productivity dynamics of Atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71: 203–216.
- Ó Maoiléidigh, N., McGinnity, P., Prévost, E., Potter, E. C. ., Gargan, P., Crozier, W. W., Mills, P., et al. 2004. Application of pre-fishery abundance modelling and Bayesian hierarchical stock and recruitment analysis to the provision of precautionary catch advice for Irish salmon (*Salmo salar* L.) fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 1370–1378.
- Parent, E., and Rivot, E. 2012. Introduction to Hierarchical Bayesian Modeling for Ecological Data. *Applied Environmental Statistics*. Chapman & Hall/CRC. 427 pp.
- Peterman, R. M., and Dorner, B. 2012. A widespread decrease in productivity of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations in western North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 69: 1255–1260.
- Petitgas, P., Rijnsdorp, A. D., Dickey-Collas, M., Engelhard, G. H., Peck, M. A., Pinnegar, J. K., Drinkwater, K., et al. 2013. Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fisheries Oceanography*, 22: 121–139.
- Potter, E. C. E., MacLean, J. C., Wyatt, R. J., and Campbell, R. N. B. 2003. Managing the exploitation of migratory salmonids. *Fisheries Research*, 62: 127–142.
- Potter, E. C. E., Crozier, W. W., Schön, P.-J., Nicholson, M. D., Maxwell, D. L., Prévost, E., Erkinaro, J., et al. 2004. Estimating and forecasting pre-fishery abundance of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northeast Atlantic for the management of mixed-stock fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 1359–1369.
- Prévost, E., and Chaput, G. 2001. Stock, recruitment and reference points Assessment and management of Atlantic salmon. Prévost E. et Chaput, G. (Editors), INRA Editions, Paris. 223 pp.
- Prévost, E., Parent, E., Crozier, W., Davidson, I., Dumas, J., Gudbergsson, G., Hindar, K., et al. 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.

- Ranta, E., Kaitala, V., Lindstrom, J., and Helle, E. 1997. The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos*, 78: 136–142.
- Ranta, E., Kaitala, V., and Lundberg, P. 1998. Population Variability in Space and Time: The Dynamics of Synchronous Population Fluctuations. *Oikos*, 83: 376.
- Ripa, J., and Lundberg, P. 2000. The route to extinction in variable environment. *Oikos*, 90: 89-96.: 90:–89–96.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., and Baglinière, 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.
- Rochette, S., Le Pape, O., Vigneau, J., and Rivot, E. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecological Applications*, 23: 1659–1676.
- Rockwell, R., Cooch, E., Thompson, C., and Cooke, F. 1993. Age and Reproductive Success in Female Lesser Snow Geese - Experience, Senescence and the Cost of Philopatry. *Journal of Animal Ecology*, 62: 323–333.
- Rogers, L. A., and Schindler, D. E. 2011. Scale and the detection of climatic influences on the productivity of salmon populations. *Global Change Biology*, 17: 2546–2558.
- Ruiz, J., González-Quirós, R., Prieto, L., and Navarro, G. 2009. A Bayesian model for anchovy (*Engraulis encrasicolus*): the combined forcing of man and environment. *Fisheries Oceanography*, 18: 62–76.
- Schwarz, C. J., and Seber, G. a. F. 1999. Estimating animal abundance: Review III. *Statistical Science*, 14: 427–456.
- Sharma, R., Vélez-Espino, L. A., Wertheimer, A. C., Mantua, N., and Francis, R. C. 2013. Relating spatial and temporal scales of climate and ocean variability to survival of Pacific Northwest Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Fisheries Oceanography*, 22: 14–31.
- Sheehan, T. F., Reddin, D. G., Chaput, G., and Renkawitz, M. D. 2012. SALSEA North America: a pelagic ecosystem survey targeting Atlantic salmon in the Northwest Atlantic. *Ices Journal of Marine Science*, 69: 1580–1588.

- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., and Van, der L. A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Statist. Soc. B. (Journal of the Royal Statistical Society, B)*, 64, Part 3, pp 1 - 34.
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., and van der Linde, A. 2014. The deviance information criterion: 12 years on. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 76: 485–493.
- Su, Z., and Peterman, R. M. 2012. Performance of a Bayesian state-space model of semelparous species for stock-recruitment data subject to measurement error. *Ecological Modelling*, 224: 76–89.
- 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: 147–156.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Newman, K. B., and Harwood, J. 2005. A unified framework for modelling wildlife population dynamics. *Australian and New Zeland Journal of Statistics*, 47(1): 19–34.
- Thorpe, J. E. 1994. Significance of straying in salmonids and implications for ranching. *Aquaculture and Fisheries Management*, 25 (Suppl. 2): 183–190.
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, M., and Huntingford, F. A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonids life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology*, 12: 581–599.
- Thorpe, J. E. 2007. Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities. *Marine Ecology Progress Series*, 335: 285–288.
- Todd, C. D., Friedland, K. D., MacLean, J. C., Whyte, B. D., Russell, I. C., Lonergan, M. E., and Morrissey, M. B. 2012. Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1686–1698.
- Walters, C. J. 1985. Bias in the estimation of functional relationships from time series data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 147–149.

9. Supplementary Materials

9.1. Distant water mixed stock fisheries

Time-series of catches of Faroes and West Greenland fisheries ($C_{6,t,r}$, $C_{10,t,r}$, $C_{11,t,r}$ and $C_{12,t,r}$ to expand the notations of Massiot-Granier et al. 2014 with an additional indice r for the 8 regions) are directly derived from ICES (2010) and no observation errors are considered.

The number of fish caught and declared in the Faroes, which are available by sea ages ($C_{F1,t}^{dec}$ and $C_{F2,t}^{dec}$; Figure A1.1), are corrected to account for the proportion of discarded catches (Figure A1.2), the proportion of wild fish in catches (Figure A1.3), the proportion of mature fish (for 1SW) (Table A1.1) and the proportion of these catches attributed to each region (Table A1.1).

Catches declared in the western Greenland fishery ($C_{WG2,t}^{dec}$; Figure A1.1) are corrected to account for the proportion of catches from European stocks (Table A1.1; Figure A1.4) and the proportion of catches attributed to each region (Table A1.1). No correction for the declaration rate is needed as estimates of reported catches have already been added to the declared catches (for years 1993–2007).

Parameters	Definitions	Values							
$C_{F1,t}^{dec}$	Declared catches in 1SW Faroes fishery	Time series – no uncertainties Figure A1.1							
$C_{F2,t}^{dec}$	Declared catches in 2SW Faroes fishery	Time series – no uncertainties Figure A1.1							
$C_{WG2,t}^{dec}$	Declared catches in west Greenland fishery	Time series – no uncertainties Figure A1.1							
		France	England & wales	Eastern Scotland	Western Scotland	Ireland	Northern Ireland (FO)	Northern Ireland (FB)	South-west Iceland
Faroes fishery	Proportion of fish from different regions in Faroes catches – 1SW fish	0.018	0.044	0.195	0.195	0.173	0.046	0.046	0.025
	Proportion. of fish from different regions in Faroes catches – 2SW fish	0.05	0.034	0.337	0.337	0.043	0.014	0.014	0.007
	Prop. of maturing fish in 1SW Faroes catches	Constant in time ~ Unif(0.73,0.78)							
	Proportion of unreported 1SW and 2SW catches in Faroes fishery	Time series – Uncertainty Figure A1.2							
	Proportion of wild fish in Faroes fishery	Time series – No uncertainty Figure A1.3							
Greenland fishery	Proportion of fish from E-NAO in west Greenland catches	Time series – No uncertainty Figure A1.4							
	Proportion of fish from different regions in 2SW Greenland fishery	0.027	0.149	0.322	0.322	0.147	0	0	0.001

Table A1.1. Data used to compute the number of fish caught in the distant water marine mixed stock fisheries at Faroes and West Greenland.

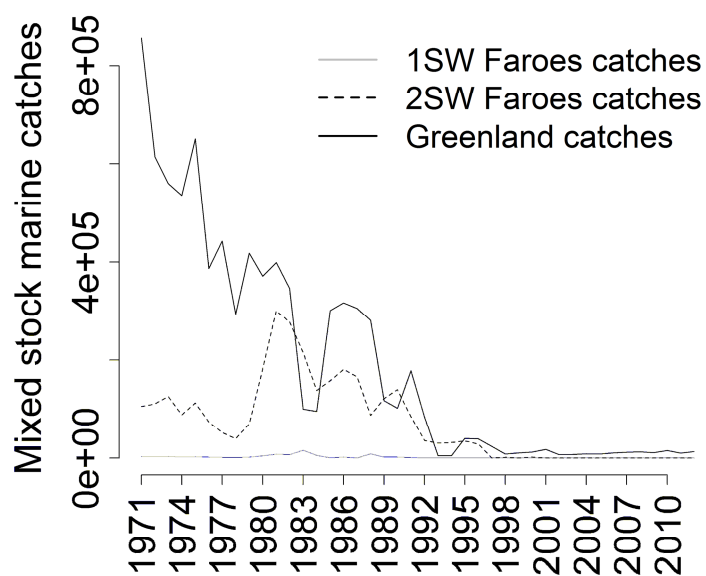


Figure A1.1. Nominal catches in the distant water mixed stock fisheries at Faroes and west Greenland.

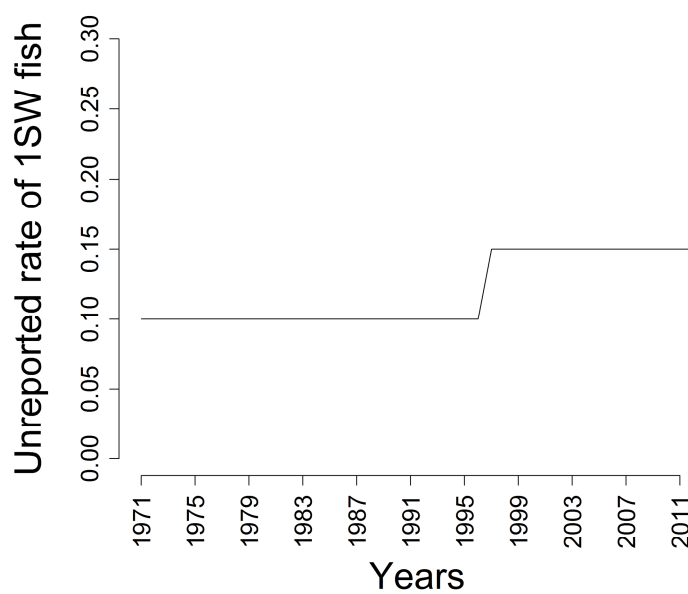


Figure A1.2. Proportion of unreported 1SW catches in Faroes fishery (drawn in beta distribution (not represented))

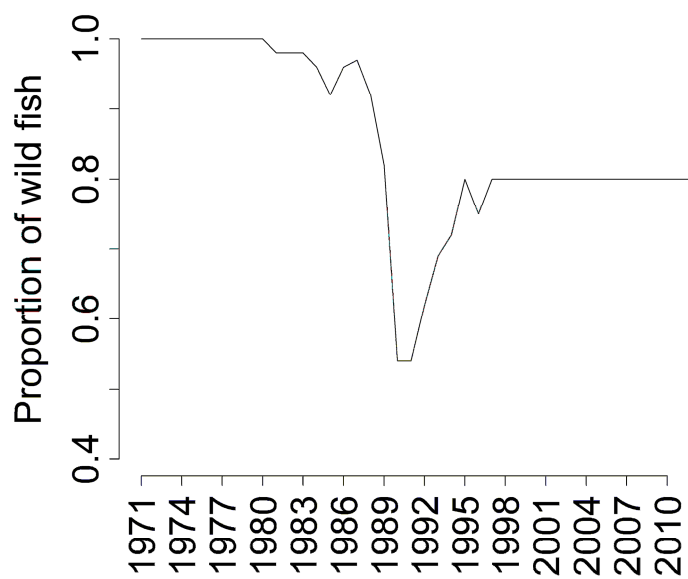


Figure A1.3. Proportion of wild fish in catches of 1SW fish at Faroes fishery.

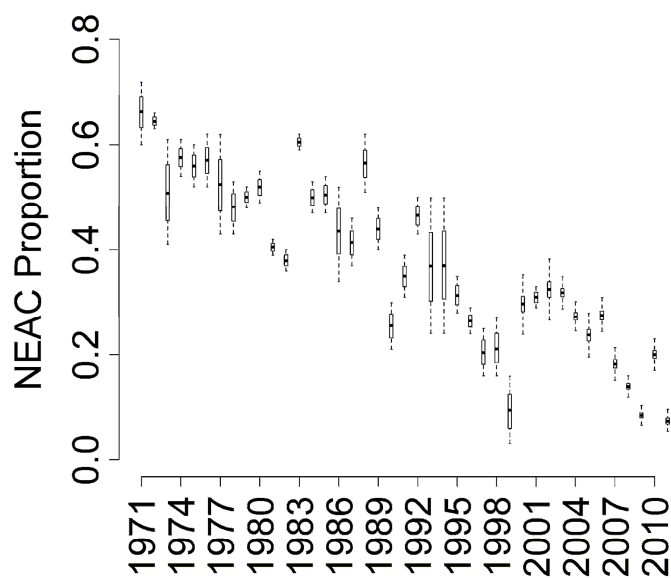


Figure A1.4. Proportion of fish from North East Atlantic in catches of 2SW fish at the west Greenland fishery (drawn in a Beta distribution).

9.2. Homewater catches

Time-series of declared homewater catches for the 8 regions considered in the model ($C_{1SW,t,r}^{dec}$ and $C_{2SW,t,r}^{dec}$) are directly derived from ICES (2014) (see Figure A2.1 for a synthetic view, and Figure A2.2 to Figure A2.9 for a detailed view of each region specific time series).

Informative priors based on expertise are set for the declaration rates and the harvest rates of homewater fisheries (see a synthetic view at Figure A2.1 and a detailed view per region at Figure A2.2 to A2.9). The informative prior on declaration rates are based on best judgment estimates made by local river/fisheries managers in some eastern areas of the country (ICES, 2002). Informative priors on exploitation rates are best estimates derived using reported effort and estimate of standard fishing effort units when available (e.g. based on based on net fishery surveys in Eastern Scotland).

Exploitation rates have drastically decreased since 1970 (mostly due to management measures) for almost all regions except France and Iceland where harvest rates stayed constant or slightly increased (1SW, France).

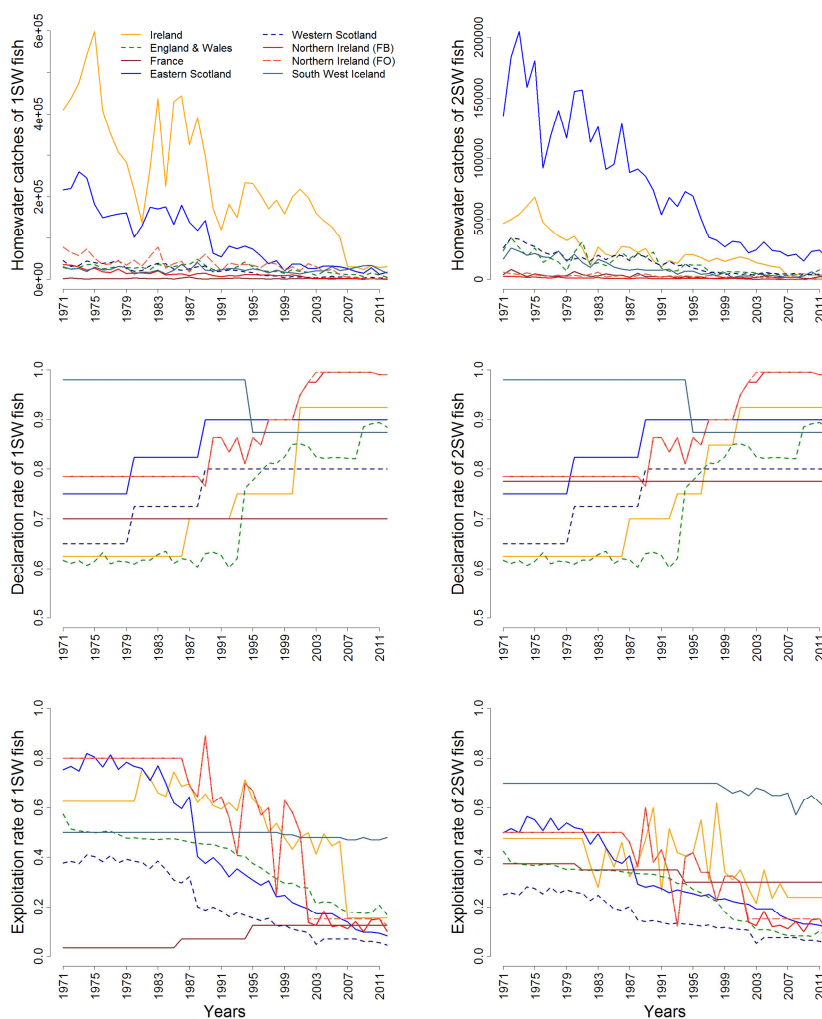


Figure A2.1. Declared homewater catches of 1SW (a) and 2SW fish (b) for the 8 regions considered in the model. Median of the prior distribution for the declaration rates of (c) 1SW fish and (d) 2SW fish. Median of the prior distribution for the harvest rates (e) 1SW fish and (f) 2SW fish.

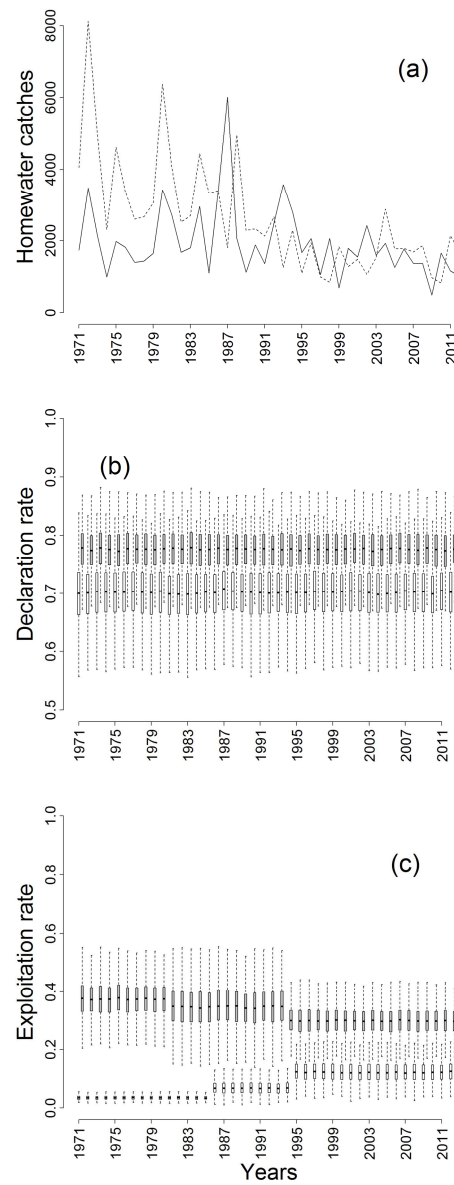


Figure A2.2. France. (a) Homewater catches (plain line: 1SW; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

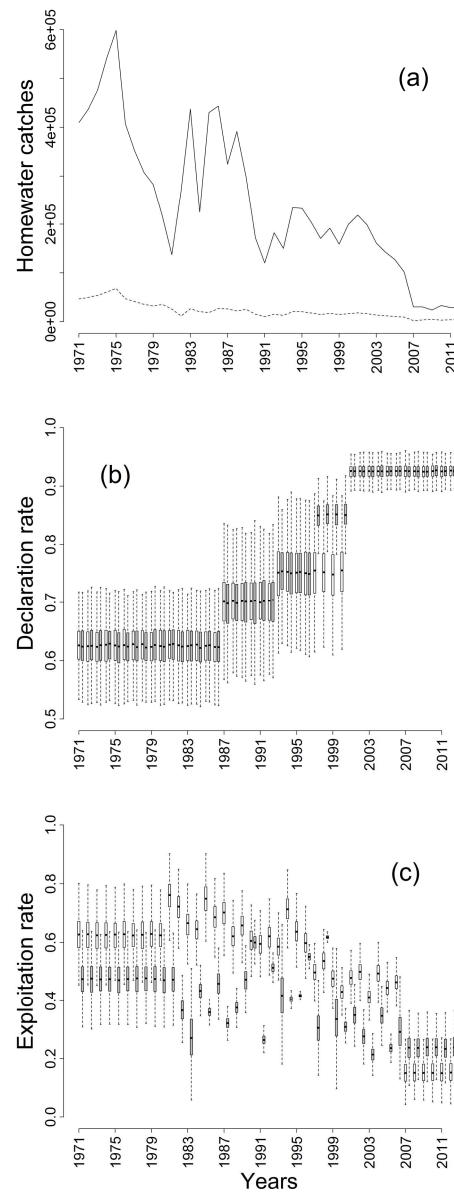


Figure A2.3. Ireland. (a) Homewater catches (plain line: 1SW ; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

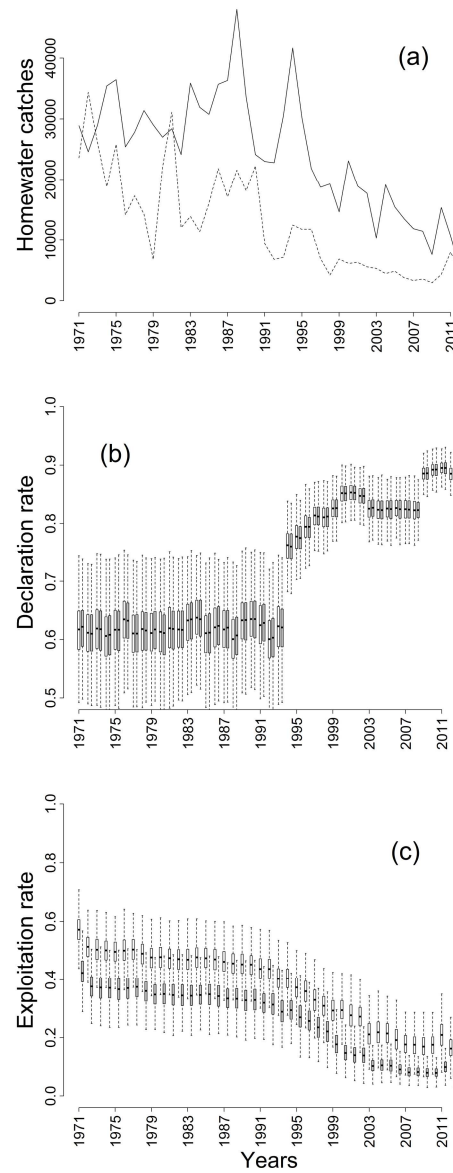


Figure A2.4. England & Wales. (a) Homewater catches (plain line : 1SW ; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

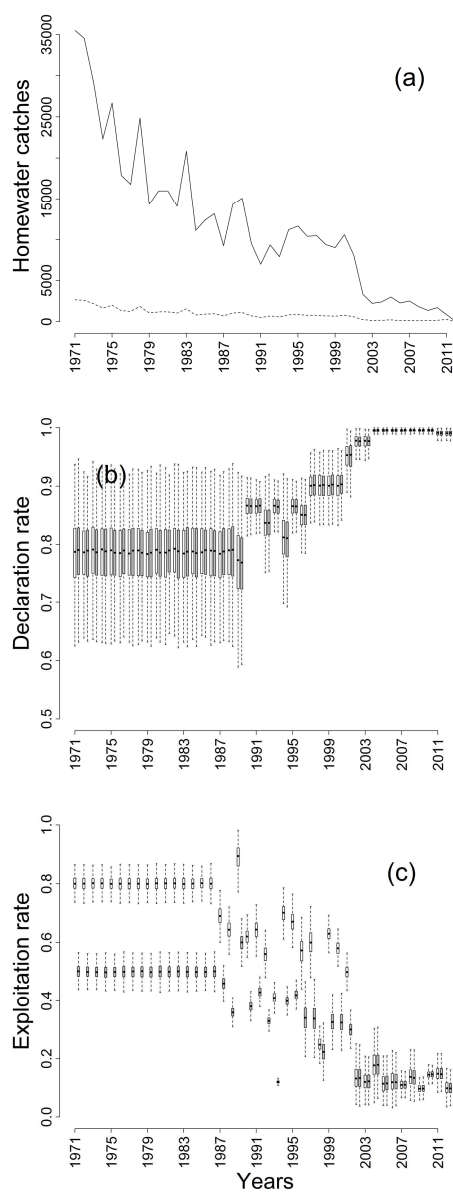


Figure A2.5. Northern Ireland (FB). (a) Homewater catches (plain line : 1SW ; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

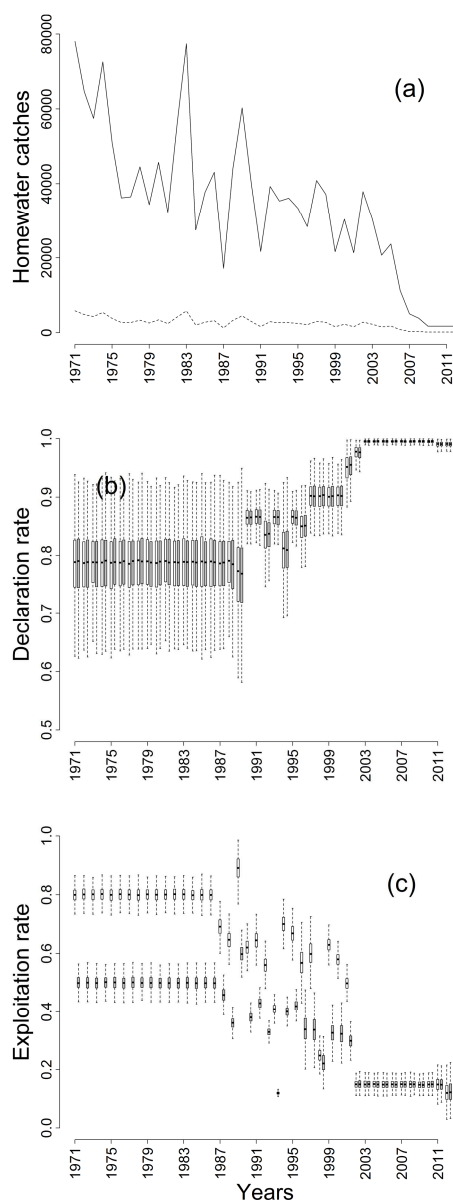


Figure A2.6. Northern Ireland (FO). (a) Homewater catches (plain line: 1SW ; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

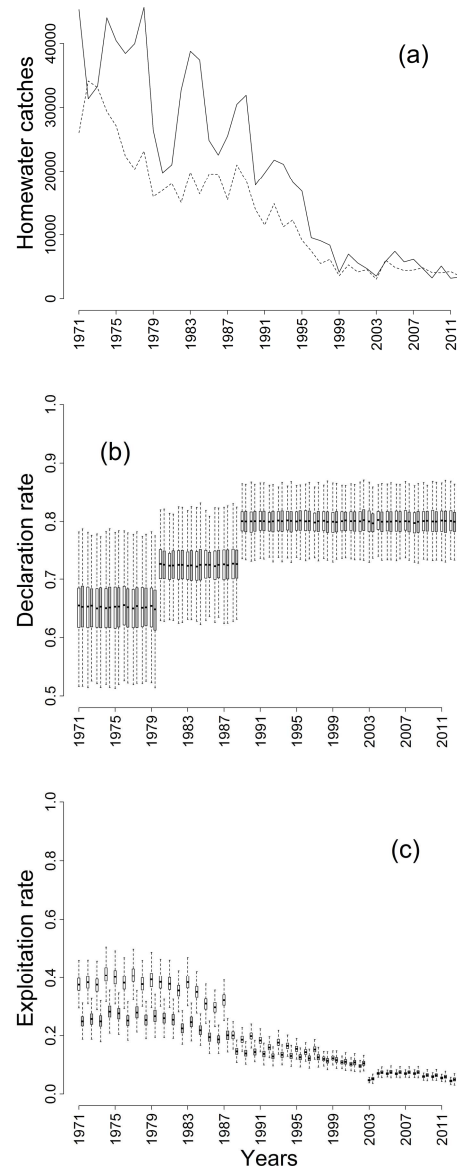


Figure A2.7. Western Scotland. (a) Homewater catches (plain line: 1SW ; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

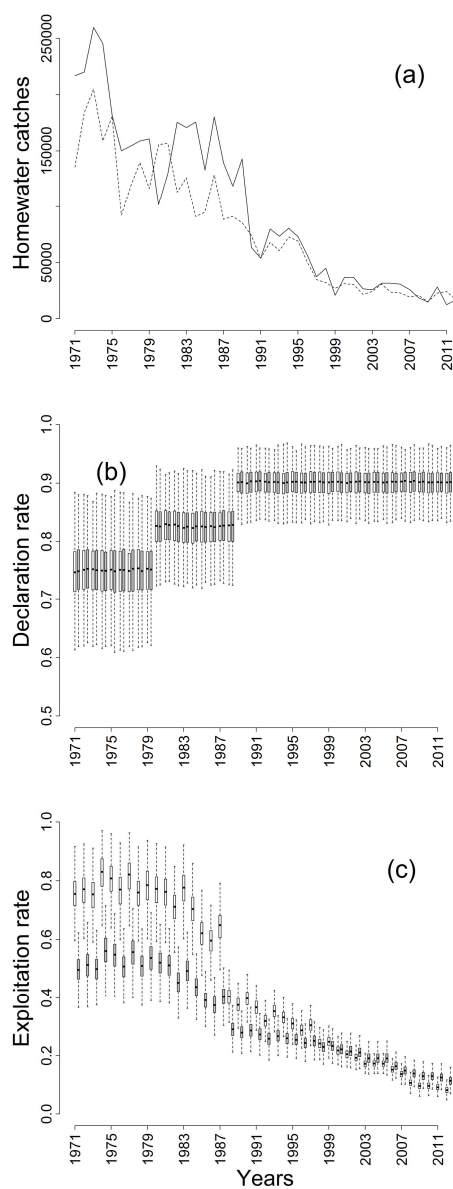


Figure A2.8. Eastern Scotland. (a) Homewater catches (plain line: 1SW ; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

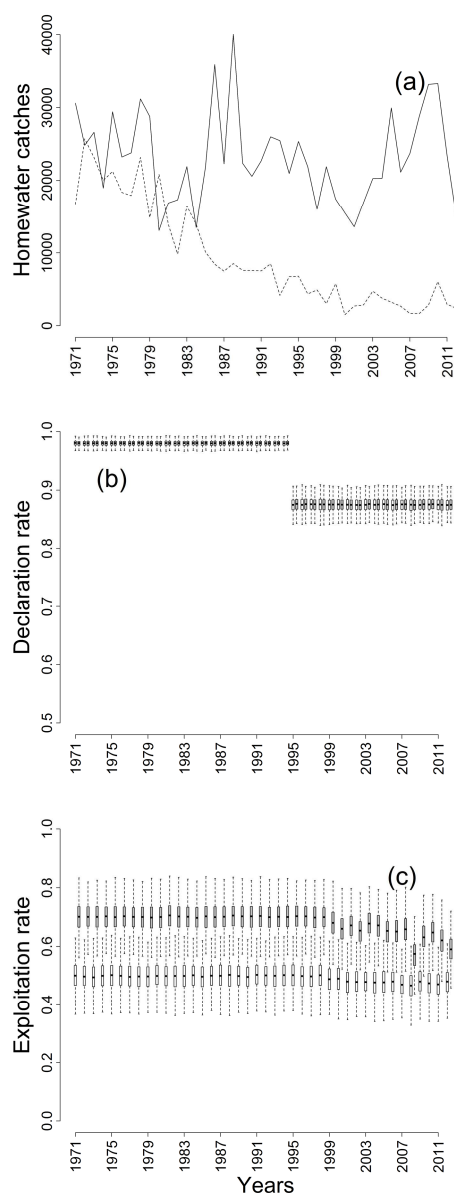


Figure A2.9. South west Iceland. (a) Homewater catches (plain line: 1SW ; dotted line : 2SW) ; (b) declarations rate and (c) harvest rates (white boxplots : 1SW ; grey boxplots: 2SW). Prior knowledge (and uncertainty) on declaration rates and harvest rates is modelled by beta distributions with parameters varying in time.

9.3. Time (in month) between the successive fisheries and returns to homewater

NEAC stocks recruit to the Faroes fishery during their first sea winter and so the date of recruitment (and thus the PFA date) is calculated at January 1st. In deriving PFA from the estimates of fish numbers returning to homewaters, it is necessary to take account of natural mortality between the date that the fish recruit to the particular fishery of interest and the midpoint of the timing of the respective national fisheries. The median return date for 1SW and MSW fish for each country/region are provided in the table below. Thus there is about a six to nine month period between the PFA date and the median time of return to homewaters for maturing 1SW fish and 17 to 18 months for non-maturing fish.

Parameters	Definitions	Values							
		France	England & wales	Eastern Scotland	Western Scotland	Ireland	Northern Ireland (FO)	Northern Ireland (FB)	South-west Iceland
$\Delta t_{5-6 \text{ \& } 9-10,r}$	Time from January 1 st to Faroes fishery					0.5			
$\Delta t_{6-7,r}$	Time from end of Faroes fishery to returns as 1SW	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5	6	6
$\Delta t_{10-11,r}$	Time from end of Faroes fishery to Greenland fishery (2SW)					8.5			
$\Delta t_{11-12,r}$	Time from end of Greenland fishery to Faroes fishery (2SW)					5			
$\Delta t_{12-13,r}$	Time from Faroes fishery to returns as 2SW	3	3	3.5	3	3	3.5	4	4

Table A3.1. Time (in months) between the successive fisheries and returns to homewater.

9.4. Values for fixed parameters used for the freshwater phase

Parameters		Regions							
		France	England & wales	Eastern Scotland	Western Scotland	Ireland	Northern Ireland (FO)	Northern Ireland (FB)	South-west Iceland
fec_{1SW_r}	Fecundity of 1SW females	3450	3000	5000	5000	3400	3400	3400	5725
fec_{2SW_r}	Fecundity of 2SW females	6900	6500	10000	10000	7000	7650	7650	10256
pf_{1SW_r}	Prop. of Female in 1SW returns	0.45	0.45	0.40	0.40	0.60	0.60	0.60	0.56
pf_{2SW_r}	Prop. of Female in 2SW returns	0.80	0.70	0.60	0.60	0.85	0.65	0.65	0.62
$p_{1,r}$	Prop. of 1 year old smolts	0.85	0.23	0.05	0.3	0.05	0.20	0.20	0.09
$p_{2,r}$	Prop. of 2 years old smolts	0.15	0.75	0.45	0.5	0.75	0.78	0.78	0.6
$p_{3,r}$	Prop. of 3 years old smolts	0	0.02	0.45	0.3	0.20	0.02	0.02	0.3
$p_{4,r}$	Prop. of 4 years old smolts	0	0	0.05	0	0	0	0	0.01

Table A4.1. Values for fixed parameters used for the freshwater phase. Values are specific for each of the 8 regions in the model.

9.5. Prior for the parameters governing the hierarchical structures

For s=4 (marine survival) and 5 (proportion maturing)			
M1	$\mu_{s,r}$	Stationary mean	$\sim N(0,1)$
	$\rho_{s,r}$	First order correlation	$\sim Unif(-1,1)$
	$\alpha_{s,r,t=1}$	Prior for the first year	$\sim N(0,1000)$
	$\sigma_{s,r}$	Standard deviation of the innovations	$\sim Unif(0,1)$
M2	$\mu_{s,r}$	Stationary mean	$\sim N(0,1)$
	$\rho_{s,r}$	First order correlation	$\sim Unif(-1,1)$
	$\alpha_{s,r,t=1}$	Prior for the first year	$\sim N(0,1000)$
	Σ_S	Variance-covariance matrix of the residual variations	$\Sigma_S^{-1} \sim \text{Wish}(\Omega, 5)$ with Ω the identity matrix
M3	Synchronous		
	μ_{γ_s}	Stationary mean	$\sim N(0,1)$
	ρ_{γ_s}	First order correlation	$\sim Unif(-1,1)$
	σ_{γ_s}	Standard deviation of the residual variations	$\sim Unif(0,1)$
	$\gamma_{s,t=1}$	Prior for the first year	$\sim N(0, V = 1000)$
	Asynchronous		
	$\delta_{s,r}$	Regional term	$\sim N(0,1)$ $\sum_R \delta_{s,r} = 0$
	$\sigma_{r,t}$	Standard deviation of asynchronous variability	$\sim Unif(0,1)$

Table A.5.1. Prior distributions used for the parameters of the hierarchical structure on the marine survival rates (s=4 for $\theta_{4,t,r}$) and the probability to mature after the first year at sea (s=5 for $\theta_{5,t,r}$). M1 considers independent time-series among regions. M2 models the residual random variations using a multivariate Normal distribution with a non-diagonal covariance matrix that captures the covariance among regions. M3 is an alternative model structure where the year-to-year variation is explicitly partitioned into a synchronous and an asynchronous components.

Chapitre 4

Vers une meilleure assimilation des
connaissances biologiques et écologiques
disponibles : effet de la prise en compte de la
densité-dépendance dans la survie de la
phase juvénile

Vers une meilleure assimilation des connaissances biologiques et écologiques disponibles : effet de la prise en compte de la densité-dépendance dans la survie de la phase juvénile

1. Résumé

L'article du Chapitre 2 illustre les conséquences de la prise en compte de la densité dépendance pendant la phase juvénile du cycle de vie en s'appuyant sur l'exemple du modèle de cycle de vie construit à l'échelle de l'assemblage de populations de l'Est Ecosse. Le Chapitre 3 propose une extension multi-régional du modèle développé au chapitre 2, mais ne considère pas l'influence de la densité dépendance dans la survie de la phase juvénile.

Ce Chapitre, complète et étend le modèle multi-régional en introduisant les données et en proposant une esquisse d'une méthode pour introduire la densité dépendance dans la survie œuf-smolt. Nous explorons une voie d'intégration d'informations nouvelles concernant la densité-dépendance dans la survie de la phase dulçaquicole du cycle de vie (œuf-smolt) en s'appuyant sur les données acquises par le suivi scientifique des populations de saumons sur une vingtaine de rivières réparties dans toute l'aire de répartition. En se basant sur le travail de Bret *et al.* (2012) qui a établi l'existence d'un gradient latitudinal dans la variation inter-rivières du taux de survie maximum entre l'œuf et le smolt, une méthode est proposée pour prendre en compte, dans le modèle multi-échelle, la variabilité inter-régionale de la survie œuf-smolt et l'existence de densité-dépendance dans cette survie. Les résultats montrent que prendre en compte la densité dépendance dans la survie des juvéniles pendant la phase dulçaquicole du cycle de vie modifie fortement les estimations de la survie pendant la phase marine et accentue la chute de la survie en mer au début des années 1990. Cela renforce aussi la corrélation négative entre la survie des post-smolts pendant les premiers mois de leur phase marine et la probabilité de maturer dès la première année en mer.

2. Introduction

Au sein du modèle de cycle de vie développé dans le Chapitre 3, la survie entre les œufs et les smolts est considérée comme densité-indépendante et homogène entre toutes les régions. La survie œuf-smolts est définie *a priori* par une distribution informative dont l'espérance est fixée à 7%. Cette valeur est basée sur une méta-analyse assez ancienne de la survie moyenne observée dans différents cours d'eau faisant l'objet d'un suivi scientifique répartis dans l'aire de distribution du saumon (Hutchings et Jones, 1998).

Cependant, à l'échelle de la rivière, il est largement admis que les populations de saumons sont régulées par des phénomènes de densité dépendance lors de la phase juvénile en eau douce (Jonsson *et al.*, 1998; Elliott, 2001; Milner *et al.*, 2003). La densité dépendance est souvent représentée de façon empirique par des relations de type compensatoires (survie décroissante de façon hyperbolique avec l'augmentation de la dépose d'œuf – relation de type Beverton-Holt (Beverton et Holt, 1957) ou sur-compensatoire (survie décroissante de façon exponentielle avec l'augmentation de la dépose d'œuf – relation de type Ricker ; Ricker, 1975).

Des études empiriques ont mis en évidence une meilleure adéquation des modèles de type compensatoires pour modéliser la densité-dépendance dans la survie entre les œufs et les smolts chez le saumon atlantique (Pulkkinen et Mantyniemi (2013) et Michielsens et McAllister (2004)). En se fondant sur des arguments plus théoriques au plan écologique, Walters et Martell (2004) recommandent également l'utilisation de relation compensatoire plutôt que sur-compensatoire. Une relation compensatoire de type Beverton et Holt a donc été privilégiée dans le cadre de notre étude.

L'analyse exploratoire menée dans le Chapitre 2 a montré que la prise en compte de la densité dépendance de la survie œuf-smolts dans le modèle de cycle de vie développé pour l'Ecosse Est est susceptible de changer drastiquement les estimations de la survie marine des post-smolts et donc les interprétations écologiques sur les facteurs responsables de la variabilité de cette survie marine.

Dans ce Chapitre, nous proposons une première exploration des effets de l'intégration de la densité-dépendance de la survie en eau douce dans le modèle multi-régional en valorisant les informations issues d'une méta-analyse de la survie œuf-smolts.

3. Matériels et Méthodes

L'analyse se base dans le cadre de la méta-analyse de la survie œuf-smolt effectuée lors du stage de master de Victor Bret (Bret *et al.*, 2012). Le travail de Bret (2012) s'appuie sur des séries d'estimation de la dépose d'œuf et de la production de smolts issues du suivi scientifique d'une vingtaine de cours d'eau répartis sur toute l'aire de répartition du saumon (Europe, Islande et Amérique du Nord).

On peut extraire trois éléments clés des résultats obtenus par Bret (2012) :

(1) la survie moyenne œuf-smolt est très variable entre les régions (Table 4), ce qui n'est pas représenté dans le modèle du Chapitre 3 ;

(2) la survie est densité-dépendante, les paramètres d'une relation de survie de type compensatoire étant très variables entre cours d'eau ;

(3) il est possible de généraliser le pattern de variabilité régionale par une relation entre la survie maximum (la pente à l'origine d'une relation de type Beverton-Holt) et la latitude de l'embouchure du cours d'eau (Figure 22).

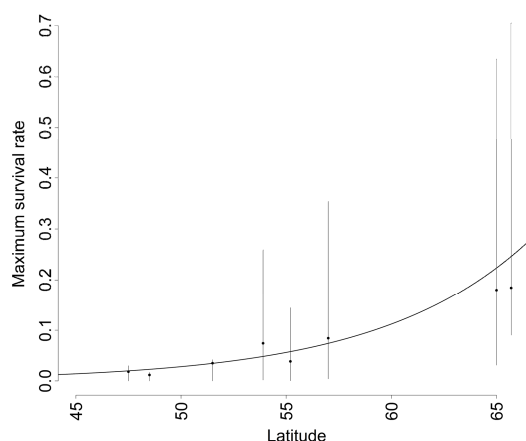


Figure 22. Taux de survie maximum estimé pour une survie œuf-smolt densité dépendante de type Beverton-Holt pour les populations européennes de saumon atlantique en fonction de la latitude. Les boxplots correspondent aux estimations des taux de survie maximum des rivières Scorff (Morbihan, France), Oir (Manche, France), Burrishoole (Irlande), Bush (Irlande du Nord), North Esk (Ecosse), Elidaar (Islande) et Vesturdalsa (Islande) (repris de Bret *et al.* (2012)).

	France	Angleterre et pays de Galles	Irlande	Irlande du Nord (FO)	Irlande du Nord (FCB)	Ecosse ouest	Ecosse est	Islande
Latitude	47.5°	52.9	53.4	54.6	54.6	56.7	56.7	64.9
Taux de survie maximum (α_r)	2.0%	4.2%	4,5%	5,3%	5,3%	7,1%	7.1%	22.2%
Survie moyenne estimée sur les rivières index ($\overline{\theta_{2,r}}$)	4.9‰	6.1‰	8.7‰	8.6‰	8.6‰	10,2‰	10,2‰	31.3‰
Intensité de la densité- dépendance (β_r)	$3.5 \cdot 10^{-8}$	$2.5 \cdot 10^{-8}$	$7.0 \cdot 10^{-9}$	$6.1 \cdot 10^{-9}$	$1.8 \cdot 10^{-7}$	$9.2 \cdot 10^{-9}$	$4.8 \cdot 10^{-9}$	$6.0 \cdot 10^{-8}$

Table 4. Taux de survie moyen œuf-smolt estimé à partir du suivi des rivières index et paramètres des relation de Beverton-Holt introduite dans le modèle multi-régional (Taux de survie maximum et intensité de la densité dépendance). Le taux de survie maximum dépend de la latitude moyenne de chaque région.

Nous nous sommes appuyés sur ces résultats pour explorer, d'une part, l'influence de la variabilité inter-régionale de la survie œuf-smolt et, d'autre part, l'influence de la densité-dépendance dans la survie œuf-smolts sur les estimations de la survie en mer des post-smolts issus du modèle multi-régional développé au Chapitre 3. Le modèle multi-régional considéré est celui correspondant à la configuration hiérarchique M3 (Cf. manuscrit du Chapitre 3, Table 2).

Dans un premier temps, la variabilité inter-régionale de la survie œuf-smolt est introduite sans considérer la densité-dépendance. La valeur moyenne de 7‰ est remplacée par les valeurs moyennes spécifiques à chacune des régions issues de Bret (2012) (Table 1) qui s'échelonnent entre 4.9‰ pour la France et 31.3‰ pour l'Islande.

Dans un deuxième temps, une relation de densité-dépendance compensatoire (Beverton-Holt) est introduite, avec des paramètres spécifiques à chaque région (Figure 23, eq. 7) :

$$\theta_{2,r}(N_{1,r}) = \frac{\alpha_r}{1 + \beta_r \times N_{1,r}} \quad (7)$$

où en reprenant notations du Chapitre 2, $\theta_{2,r}(N_{1,r})$ désigne la survie œuf-smolts spécifique à chaque région r , qui dépend de la dépose d'œufs $N_{1,r}$, α_r est la survie maximum et β_r un paramètre traduisant l'intensité de la densité-dépendance. La survie maximum α_r a été déduite de la relation avec la latitude issue de Bret (2012) (Figure 22) en utilisant la latitude moyenne de chaque région, sous l'hypothèse que la survie maximale estimée à partir des rivières index est représentative de la survie maximale à l'échelle de la région. Le paramètre β_r est déduit en faisant l'hypothèse que la survie moyenne observée dans les rivières index de la région (Table 1 ; $\overline{\theta_{2,r}}$) correspondent à la survie obtenue pour les déposes d'œufs moyennes estimées à l'échelle de la région à partir du modèle multi-régional ($\overline{N_{1,r}}$) (eq. 8) :

$$\beta_r = \frac{\alpha_r - \overline{\theta_{2,r}}}{\overline{\theta_{2,r}} \times \overline{N_{1,r}}} \quad (8)$$

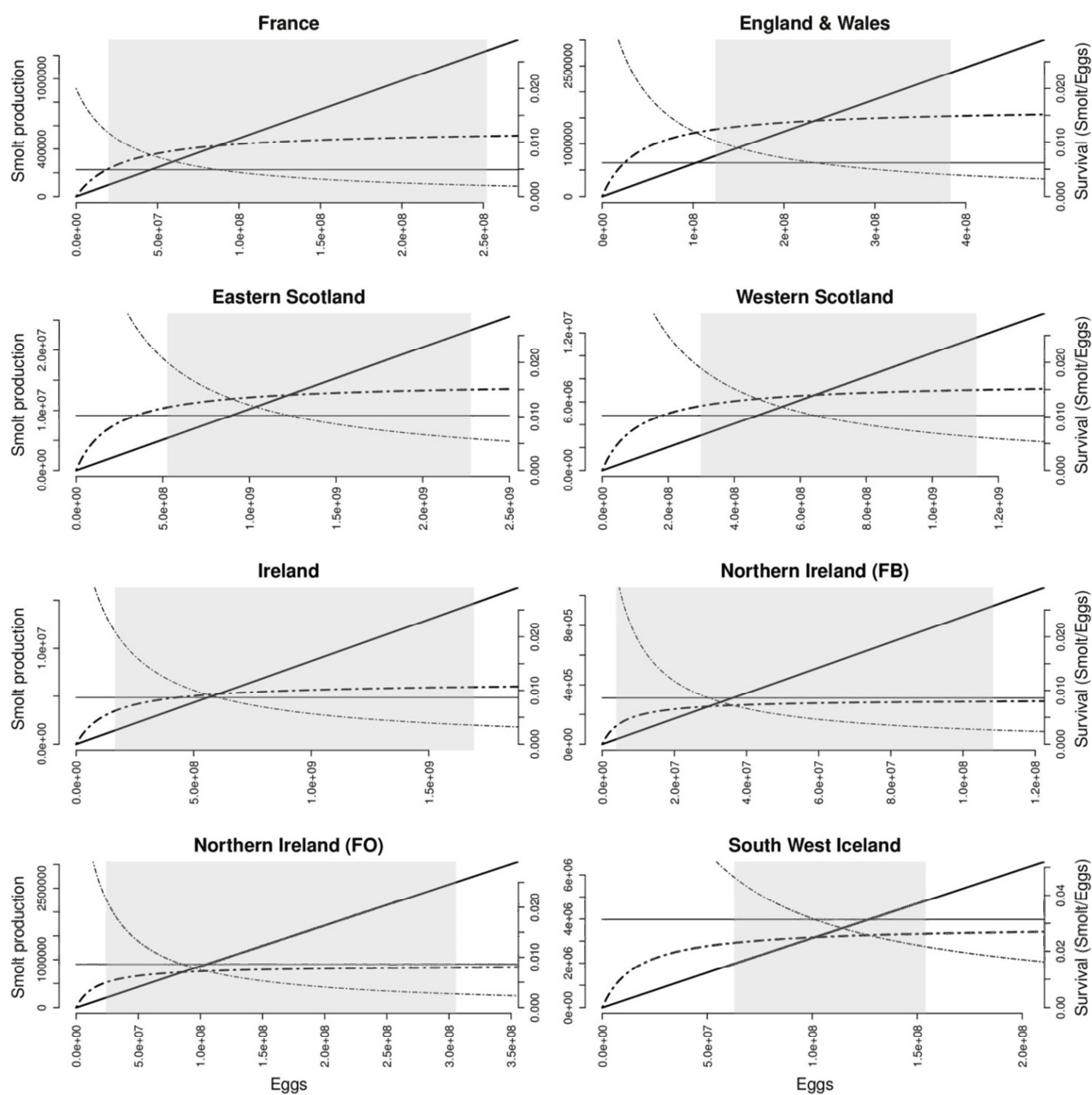


Figure 23. Survie œuf-smolts (traits fins) et production de smolts en fonction de la dépose d'œufs (traits gras) pour les 8 régions du modèle multi-régional. Traits pleins : survie densité-indépendante (traits fins) et production de smolts (traits gras) ; Traits pointillés : survie densité-dépendante compensatoire (traits fins) et production de smolts (traits gras). La zone grisée représente les valeurs minimales et maximales d'œufs estimées par région par le modèle du Chapitre 3.

4. Résultats

Comme détaillé dans le Chapitre 2, les estimations d'abondance des post-smolts et de la probabilité de devenir mature après un an en mer ne sont pas sensibles à la valeur de la survie moyenne œuf-smolts fixée dans le modèle, ni à l'introduction de la densité dépendance dans la survie œuf-smolt.

En revanche, les changements de paramètres et de structure de la survie œuf-smolts affectent fortement les estimations de la survie lors des premiers mois en mer.

Introduire des survies moyennes densité indépendantes mais spécifiques à chaque région ne modifie pas les tendances estimées pour la survie en mer par rapport aux résultats du modèle dans lequel la survie est considérée comme homogène entre régions. Ce changement influe cependant sur les valeurs moyennes régionales (Figure 3b). Les régions françaises, irlandaises et anglaises montrent des taux de survie en mer proches d'environ 15% qui suivent une tendance commune. Les deux régions les plus au nord ont des survies beaucoup plus faibles (moins de 10%). Ces résultats suggèrent que la survie marine serait négativement corrélée à la latitude.

Intégrer la densité-dépendance dans la survie œuf-smolts accentue la baisse de survie en mer estimée entre 1970 et 2012 (Figure 3c). Entre la fin des années 1980 et la fin des années 1990, la survie marine des post-smolts diminue drastiquement pour toutes les régions (exception faite de l'Irlande).

Aussi, introduire la densité dépendance dans la survie œuf-smolts fait apparaître de façon plus nette un pattern de corrélation négative entre les variations inter-annuelles de la survie et de la probabilité de maturation la première année (Figure 4) pour les populations d'Irlande, d'Ecosse et de l'Angleterre et du pays de Galles.

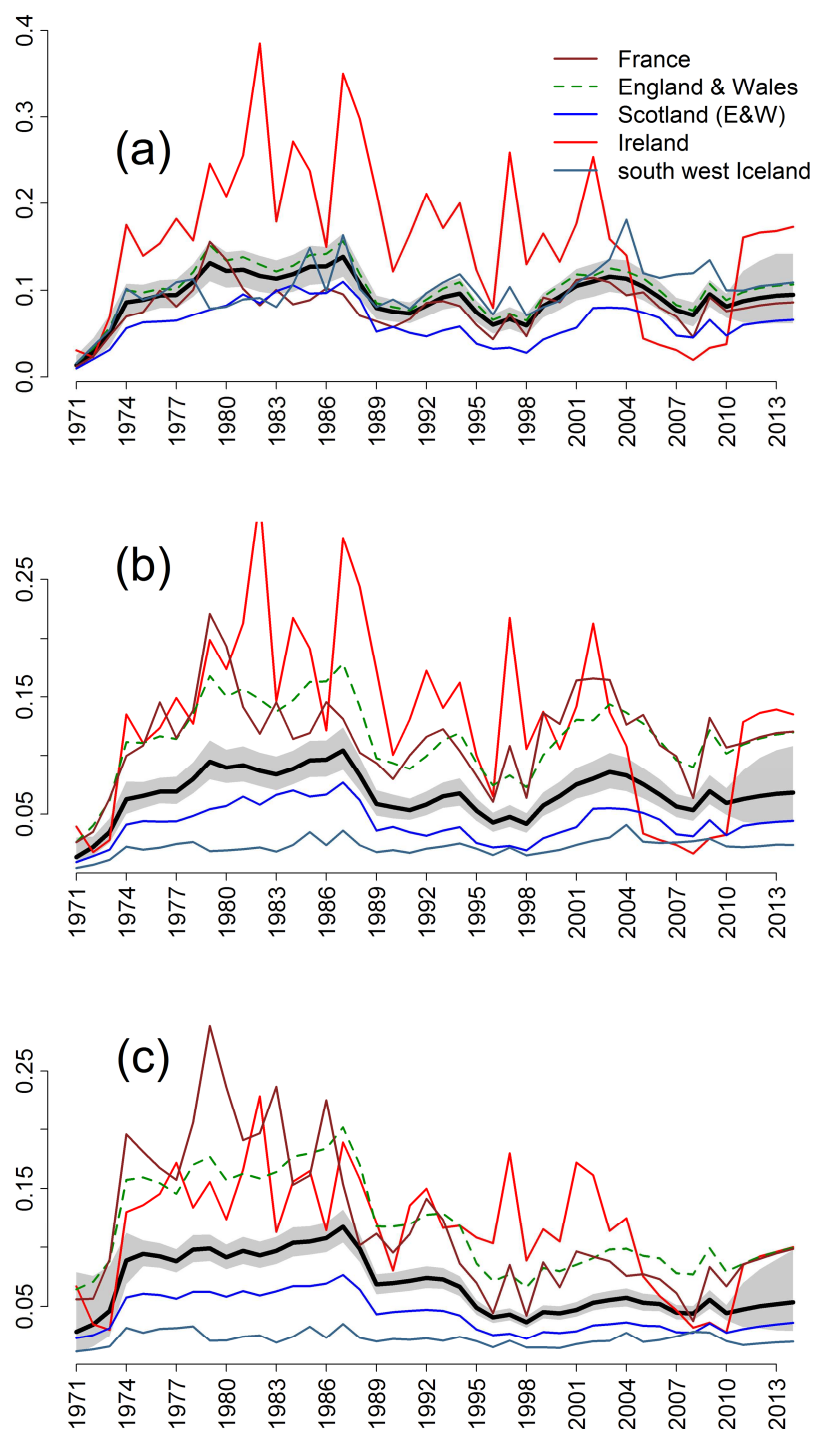


Figure 24. Estimations de la survie marine des post-smolts obtenues dans trois configurations différentes du modèle multi-régional : (a) en considérant une survie œuf-smolts densité-indépendante fixée à 7‰ pour toutes les régions ; (b) en considérant une survie œuf-smolts densité-indépendante fixée à une valeur spécifique à chaque région (Table 1); (c) en considérant une survie densité-dépendante compensatoire aux paramètres spécifiques à chaque région (Table 1).

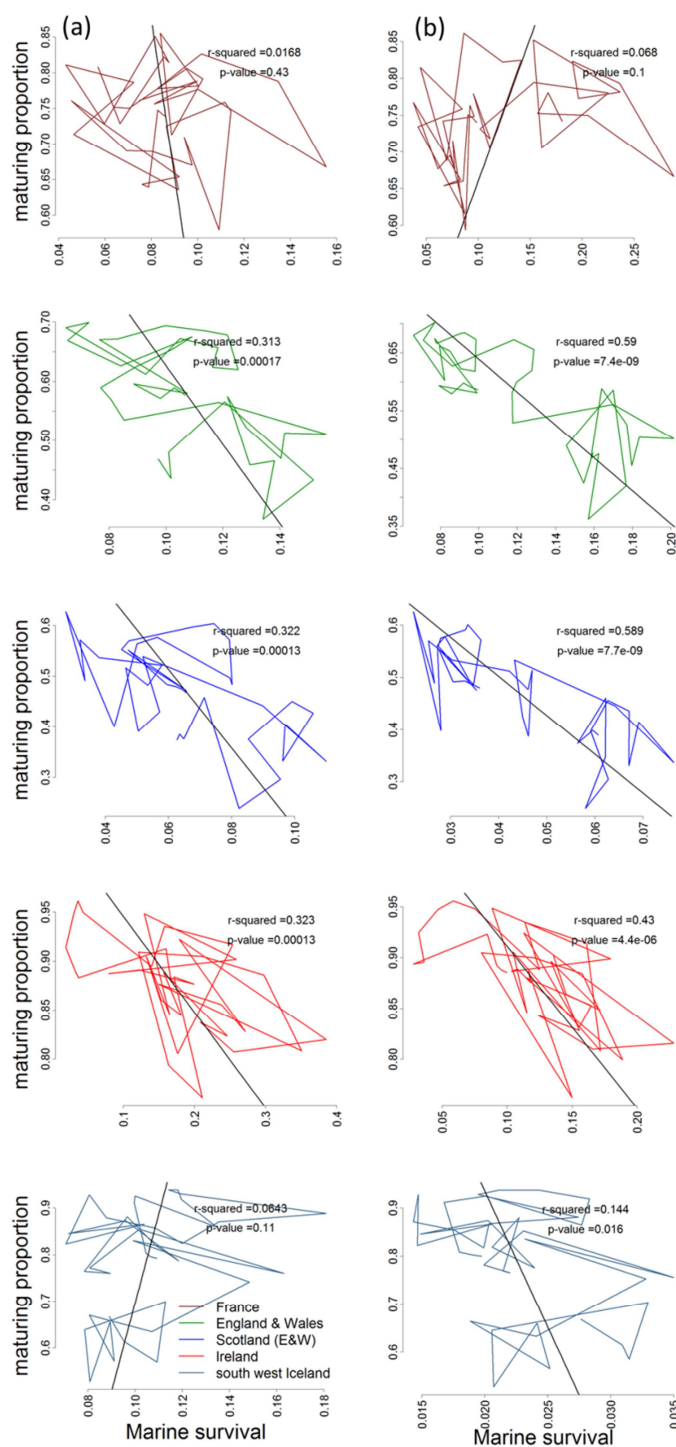


Figure 25. Relations entre la survie marine des post-smolts et la probabilité de maturation dès la première année passées en mer obtenues sous différentes configurations du modèle : (a) en considérant une survie œuf-smolts densité-indépendante fixée à 7‰ pour toutes les régions ;(b) en considérant une survie densité-dépendante compensatoire aux paramètres spécifiques à chaque région (Table 1).

Discussion générale et perspectives

Discussion générale et perspectives

Cette dernière partie propose dans un premier temps, une synthèse des résultats obtenus pendant la thèse en insistant sur les avancées méthodologiques et les apports de l'approche « large échelle » en termes de compréhension des facteurs de forçage de la dynamique des populations du saumon atlantique. Ce Chapitre est clos par une discussion des limites de ce travail et un ensemble de proposition de perspectives de recherches et d'applications des résultats dans une optique de gestion.

Synthèse des questions et de la démarche de recherche

Les travaux engagés dans cette thèse se situent dans un contexte de chute de l'abondance des populations de saumon atlantique au cours des 40 dernières années en lien avec une baisse des taux de retours des saumons adultes en rivière (Crozier *et al.*, 2003; Peyronnet *et al.*, 2007; Chaput, 2012). De telles modifications de la dynamique de population constatées à l'échelle des assemblages de populations nord-américains et européens ont fait l'objet d'études suggérant un rôle important des conditions environnementales marines (Friedland *et al.*, 2013; Mills *et al.*, 2013).

Néanmoins, aucune de ces études qui s'inscrivent dans le courant de la macro-écologie n'est basée sur une modélisation du cycle de vie représentant explicitement la dynamique du renouvellement des populations en articulant les phases dulçaquicoles et marines du cycle de vie.

Les recherches menées dans cette thèse s'inscrivent dans le cadre du projet de recherche européen FP7-ECOKNOWS et sont en lien avec les travaux du groupe de travail pour le saumon de l'Atlantique nord (ICES WGNAS). Elles poursuivaient un double objectif : 1) améliorer les fondements méthodologiques du modèle d'évaluation construit à l'échelle des grands assemblages de populations pour l'aide à la décision pour la gestion de l'exploitation en mer et utilisé par le groupe de travail du CIEM (WGNAS); 2) s'appuyer sur une modélisation de la dynamique des populations à large échelle spatiale pour quantifier les variations des traits de vie de la phase marine du saumon, dans la perspective de tester l'hypothèse d'une empreinte de grands changements écosystémiques.

Pour répondre à ce double objectif, nous nous sommes appuyés sur une approche de modélisation progressive.

Dans un premier temps, nous avons développé un modèle de cycle de vie régional moyen pour traduire la dynamique résultante d'un assemblage de populations, dans un cadre méthodologique facilitant l'intégration de connaissances biologiques et écologiques. Ce modèle fait l'objet de l'article (Massiot-Granier *et al.*, 2014) qui forme le corps du Chapitre 2. L'application de ce modèle à l'Ecosse Est a permis de mettre en évidence un déclin des abondances en mer en lien avec une baisse de la survie lors des premiers mois de la phase marine. Les résultats montrent aussi que les taux de retour des poissons séjournant deux hivers en mer ont décliné plus rapidement que ceux des poissons d'un hiver de mer. Cette baisse est analysée au regard de deux hypothèses alternatives: l'augmentation de la probabilité de maturation à la fin de la première année en mer et l'augmentation de la mortalité lors de la deuxième année en mer. Les données disponibles ne permettent pas de quantifier la crédibilité relative de ces deux hypothèses.

Dans un deuxième temps, l'approche a été élargie à l'ensemble des populations de saumon de l'assemblage de populations se reproduisant dans la partie sud de la façade ouest-européenne, afin d'explorer la cohérence des variations des traits de vie à large échelle, et ainsi tester l'hypothèse d'une réponse commune des populations de saumon à des changements écosystémiques touchant la phase marine du cycle de vie. Le modèle développé dans le Chapitre 3 étend l'approche développée au Chapitre 2 à l'ensemble des 8 pays/régions de l'assemblage sud-européen et propose une modélisation conjointe de la dynamique de ces huit composantes. Les résultats de ce modèle multi-régional mettent en évidence une forte synchronie dans les variations des paramètres de mortalité des post-smolts et dans l'âge de maturation. La variabilité synchrone entre les huit composantes représente environ 50% de la variabilité inter-annuelle totale. Les résultats sont en accord avec l'hypothèse du rôle important des conditions trophiques et/ou environnementales lors de la phase marine dans les variations de la dynamique des populations. L'approche établit des fondements utiles pour une modélisation qui permettrait à terme d'analyser l'influence des facteurs environnementaux sur la dynamique des populations, dans une hiérarchie d'échelle d'espace et de temps.

Enfin, dans le Chapitre 4, nous avons exploré une voie d'intégration d'informations nouvelles concernant la densité-dépendance dans la survie de la phase dulçaquicole du cycle de vie (œuf-smolt) en s'appuyant sur les données acquises par le suivi scientifique des populations de saumons sur une vingtaine de rivières réparties dans toute l'aire de répartition. En s'appuyant sur le travail de Bret *et al.* (2012) qui a établi l'existence d'un gradient latitudinal dans la variation inter-rivières du taux de survie maximum entre l'œuf et le smolt, une méthode est proposée pour prendre en compte dans le modèle multi-échelle la variabilité inter-régionale de la survie œuf-smolt et l'existence de

densité-dépendance dans cette survie. Les résultats montrent que prendre en compte la densité dépendance dans la survie des juvéniles pendant la phase dulçaquicole du cycle de vie modifie fortement les estimations de la survie pendant la phase marine en accentuant la chute de la survie en mer au début des années 1990. Cela renforce aussi la corrélation négative entre la survie des post-smolts pendant les premiers mois de leur phase marine et la probabilité de maturer dès la première année en mer.

La progression au cours de ces différentes phases de modélisation a permis d'apporter des résultats qualitatifs et quantitatifs sur la structure de la variabilité démographique au cours du cycle de vie du saumon atlantique dans une hiérarchie d'échelles spatiales.

Dans la suite de la discussion, nous revenons sur les acquis méthodologiques et écologiques et de cette thèse et traçons quelques perspectives de développement futur.

Contributions méthodologiques

Une modélisation intégrée du cycle de vie: plus d'écologie dans un modèle d'aide à la décision pour la gestion

Les limites de l'approche PFA

Notre approche s'appuie sur le travail passé du groupe de travail du CIEM pour l'évaluation de l'état des stocks de saumon à l'échelle de son aire de répartition Atlantique-nord (Rago *et al.*, 1993; Potter *et al.*, 2004; Chaput, 2012). Les modèles qui sous-tendent ces approches d'évaluation des stocks, aussi appelés modèles PFA pour « Pre Fishery Abundance » ont été développés dans les années 1990 afin d'évaluer l'abondance des saumons en mer avant les premières pêcheries opérant sur les zone de grossissement aux larges des îles Féroé et du Groenland. Ils visent à quantifier l'impact de ces pêcheries opérant sur des mélanges de populations sur les retours d'adultes dans les cours d'eau de différents pays/région d'origine.

Ces modèles sont basés sur la reconstruction des abondances en mer (non observables) à partir des données de captures et d'hypothèses fortes sur la valeur de la mortalité naturelle. Ils fonctionnent sur la base d'équation de dynamique de population récursives analogues dans le principe à celles utilisées dans les méthodes dites d'Analyses de Populations Virtuelles (VPA ; Quinn and Deriso, 1999) : connaissant la mortalité naturelle et les captures entre deux pas de temps t et

$t+1$, il est possible de reconstruire l'abondance en mer (non observable) au pas de temps t à partir de l'estimation de l'abondance au temps $t+1$.

Cependant, ils ne s'appuient pas sur l'état de l'art actuel en matière de modélisation de la dynamique des populations de poissons exploités qui mobilisent actuellement de façon intensive les approches de modèles dynamiques à espace d'état (*state-space models* ; McAllister et Ianelli, 1997; Schnute et Richards, 1998; Meyer et Millar, 1999; Millar et Meyer, 2000). Les modèles PFA ne modélisent pas la dynamique sous la forme d'un cycle de vie et sont peu adaptés à la quantification des incertitudes qui encadrent les estimations et les projections déduites des modèles.

Une approche de modélisation hiérarchique Bayésienne pour une modélisation intégrée du cycle de vie

L'approche privilégiée au cours de cette thèse diffère conceptuellement de l'approche qui sous-tend les modèles PFA. Les modèles PFA sont entièrement structurés autour des séries de données disponibles, la complexité du modèle démographique étant nivelée par le bas (par rapport à la richesse des connaissances biologiques et écologiques disponibles sur le saumon) pour s'adapter aux séries de données disponibles. L'approche développée dans la thèse diffère par sa philosophie. Elle consiste à bâtir d'abord un modèle pour la démographie et la dynamique de population en s'appuyant sur les processus démographiques connus, puis à chercher à apprendre sur ces processus démographiques en assimilant l'information apportée par les données disponibles, via de l'inférence statistique, mais aussi en intégrant d'autres informations provenant de connaissances d'experts ou de la littérature.

Cette démarche s'appuie sur le cadre des modèles hiérarchiques Bayésiens. Ils ont l'avantage de séparer explicitement l'intégration des données des processus écologiques d'intérêt ultime. Ainsi ils permettent de représenter les hypothèses *a priori* sur le fonctionnement du système au travers d'une modélisation des processus démographiques ($p(Z|\theta)$; Figure 26) et de l'intégration de distribution *a priori* sur les paramètres ($p(\theta)$). Dans la mesure où les variables d'état du système (Z) et les paramètres (θ) ainsi que les relations démographiques ($p(Z|\theta)$) sont explicitement séparés des données (Y), la structure *a priori* peut être développée relativement indépendamment des données. Le modèle d'observation $p(Y|Z, \theta)$ permet alors d'intégrer des sources de données multiples et variées.

L'approche que nous avons développée partage l'objectif d'aide à la gestion du modèle PFA, et utilise les mêmes données, mais propose d'aller plus loin dans la description de l'écologie du saumon, en détaillant les étapes clés de son cycle de vie. Le modèle permet de dissocier les signaux

synchrones des signaux asynchrones au sein de plusieurs assemblages de populations. Elle facilite l'identification des échelles de forçages qui s'exercent sur la dynamique des populations de saumon.

Doit-on toujours adapter la complexité d'un modèle à la richesse des données disponibles ?

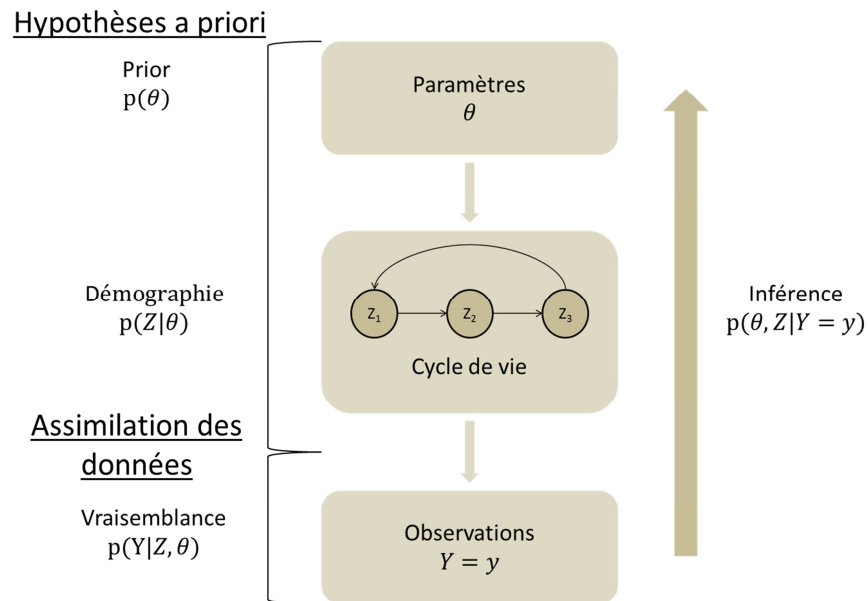


Figure 26. Schéma général de la structure d'un modèle hiérarchique

Au cours de cette thèse, nous nous sommes donc directement confrontés à la question de savoir si la complexité d'un modèle doit toujours être adaptée à la richesse des données.

Si l'intérêt de cette approche de modélisation intégrée des cycles de vie par les méthodes de modélisation hiérarchiques (et notamment Bayésiennes) est clairement défendu dans cette thèse, ses limites apparaissent aussi largement. Elles sont pour l'essentiel liées à la disponibilité en données.

S'appuyer sur les connaissances et l'expertise préalablement accumulées pour proposer un modèle de dynamique de population peut conduire à des modèles trop complexes et sur-paramétrés au regard des données disponibles pour en ajuster les paramètres. C'est par la confrontation du modèle représentant l'état de notre connaissance *a priori* du système aux données, que le processus de simplification du modèle s'engage pour aboutir à un modèle dont il est possible d'estimer tous les paramètres.

A défaut de données permettant de quantifier la crédibilité relative de différentes hypothèses concernant les processus démographiques, le champ des possibles en termes de structure du modèle ($P(Z|\theta)$; Figure 26) a été restreint. Ainsi dans notre approche, nous avons été conduits à introduire des lois *a priori* très informatives sur certains paramètres comme le taux de mortalité naturel mensuel M ou les paramètres de la survie œuf-smolt. Les paramètres relatifs à la phase dulçaquicole ont été aussi considérés comme constants au cours du temps, l'essentiel de la variabilité inter-annuelle est capturée par les grandeurs de la phase marine. Les deux hypothèses alternatives conduisant à une diminution du taux de retour des smolts plus importante pour les poissons de plusieurs hivers de mer que pour les poissons d'un hiver de mer ont dû également être testées séparément (Chapitre 2) : augmentation de la probabilité de maturation dès la première année en mer, ou augmentation de la mortalité après la première année en mer.

Vers une meilleure compréhension de la phase marine

Les travaux présentés au cours de cette thèse s'inscrivent dans un contexte de baisse de l'abondance des retours d'adultes dans les cours d'eau pour la reproduction. Depuis 1971, elle a chuté de 75% à l'échelle de l'assemblage de populations sud-européen.

L'approche de modélisation du cycle de vie permet d'extraire un signal intégré à partir des séries de données et apporte une contribution à la compréhension de la dynamique des populations de saumon atlantique et de ses facteurs de forçage.

Le modèle prend en compte les captures en estuaire ou en rivière qui ciblent les adultes de retour en rivière pour la reproduction. Bien qu'encore relativement élevés, les taux d'exploitation de ces pêcheries locales ont globalement baissé. Ainsi, malgré la baisse de l'abondance des retours, la forte diminution des prélèvements de ces pêcheries en estuaire ou en rivière a permis de stabiliser le nombre de reproducteurs d'un hiver de mer au cours de ces 30 dernières années. Cependant, on observe toujours une baisse du nombre de reproducteurs de plusieurs hivers de mer.

Le modèle permet de séparer les effets des captures en mer des variations de la mortalité naturelle en mer. Durant la période des années 70 aux années 90, les populations ont été la cible de prélèvements en mer sur les zones de grossissement. Ces pêcheries qui opèrent sur des mélanges de populations ciblaient particulièrement les individus de deux hivers de mer. Leurs quotas ont régulièrement baissé pour aboutir finalement dans les années 1990 à une fermeture de la pêche dans la région des Féroé et exploitation résiduelle à l'Ouest du Groenland. Au début des années

1970, les taux d'exploitation de ces deux pêcheries ont représenté jusqu'à 40% des individus de deux hivers de mer. Depuis le milieu des années 1990, ils ont décliné jusqu'à des taux très faibles

Ainsi les pêcheries en haute mer ont pu avoir un impact direct fort sur les taux de retour jusqu'à la fin des années 1980, cependant elles ne peuvent expliquer la baisse actuelle du nombre de poissons de retour dans les cours d'eau pour la reproduction après leur séjour en mer.

Sous réserve d'hypothèses assez fortes, notamment l'absence de variations interannuelles dans les paramètres de la phase dulçaquicole du cycle de vie, les résultats suggèrent une non stationnarité de la mortalité naturelle des post-smolts et de la probabilité de maturation dès la première année en mer au cours des 40 dernières années. Ces variations des traits de vie de la phase marine montrent une synchronie entre les différentes régions.

Les tendances estimées vont dans le sens d'une baisse du taux de retour des smolts, plus marquée pour les poissons maturant après plusieurs hivers de mer que pour les poissons maturant dès la première année passée en mer.

La survie marine des post-smolts après avoir subi plusieurs shifts dans les années 1990 semble s'être stabilisée pour l'ensemble des régions étudiées au cours des 10 dernières années.

Combinés, ces patterns suggèrent une réponse des populations à des changements de l'environnement (biotique ou abiotique) intervenant pendant la phase marine et susceptible de synchroniser des populations se reproduisant dans les rivières distantes mais partageant les mêmes fenêtres spatio-temporelles sur les zones de grossissement en mer.

L'hypothèse selon laquelle ces patterns de non stationnarité seraient la manifestation d'une décroissance de la survie pendant la phase juvénile en rivière ne peut pas être exclue mais reste peu probable. A notre connaissance, la littérature ne décrit pas de décroissance de la production de smolts à l'échelle régionale. De plus, les différentes régions sont caractérisées par des proportions très variables d'âge de smolts lors de la dévalaison. Par exemple, alors que les smolts d'un an représentent 85% des individus migrant en mer en France, ils ne représentent que 30% en Ecosse-ouest. Il en résulte un décalage des cohortes lors de leur arrivée en mer qui rend peu probable une synchronie entre les régions sous l'influence de la variabilité de la productivité de la phase juvénile du cycle.

L'introduction de la densité-dépendance dans la survie œuf-smolt modifie les inférences sur les paramètres de la phase marine. Cela conduit à considérer que la production de smolts est plus stable qu'un modèle dans lequel la survie œuf-smolt est indépendante de la densité et par voie de conséquence accentue la forte baisse des taux de retours observée au début des années 1990. Toute

la variabilité temporelle dans l'abondance des retours se retrouve alors dans la variabilité de la survie marine.

La baisse plus marquée des taux de retour des poissons de plusieurs hivers de mer par rapport à ceux des poissons d'un hiver de mer est relativement synchrone entre les régions.

Elle est la manifestation la plus récente de changements significatifs au cours des 100 dernières années dans la composition en âge des retours, marqués par une alternance de phases dominées par les individus de plusieurs hivers de mer et d'autres par les poissons d'un hiver de mer (George, 1984; Summers, 1995; Heddell-Cowie, 2005; Blanchet et Dubut, 2012). Le pattern observé depuis les années 70 peut être interprété au regard de deux hypothèses alternatives : i) une augmentation de la probabilité de maturation dès la première année en mer ; ii) une augmentation de la mortalité naturelle des poissons séjournant plusieurs années en mer avant leur retour. Ces deux hypothèses, en plus d'être non-exclusives, ne peuvent être séparées avec les données disponibles (Chapitre 2). L'hypothèse d'une augmentation de la probabilité de maturation, qui a été favorisée par le groupe de travail ICES WGNAS, est cohérent avec deux causes potentielles, bien établies par les données et connaissances disponibles, et non exclusives.

Si on suppose que l'âge de migration est déterminé génétiquement, une mortalité par pêche plus importante sur les individus de deux hivers de mer pourrait avoir entraîné une sélection préférentielle des génotypes associés aux individus mûrissant après seulement un an en mer.

Un autre mécanisme est la plasticité phénotypique, en lien avec la croissance, et en réponse à un forçage environnemental. Plusieurs études semblent en accord avec l'hypothèse d'une réponse plastique de la maturation aux conditions trophiques rencontrées par les saumons pendant leur première année passée en mer (Jonsson et Jonsson, 2004). Selon Nicieza et Brana (1993) et Jonsson et Jonsson (2007), des conditions environnementales favorables permettant une croissance forte et régulière pendant la première année conduiraient à retarder la maturation sexuelle, maximisant ainsi la fécondité et la *fitness*. A l'inverse, des conditions plus contraignantes pourraient accélérer la maturation. Ces résultats sont en adéquation avec la corrélation négative entre la survie et la probabilité de mûrir mise en évidence dans le Chapitre 4. Ils suggèrent que des conditions trophiques défavorables rencontrées pendant les premiers mois de la phase marine pourraient entraîner une baisse de la survie simultanée avec une augmentation de la probabilité de mûrir dès la première année en mer.

Limites et perspectives

Limites

Des données portant une information limitée

Notre approche de modélisation a consisté à développer un modèle de cycle de vie à large échelle basé sur notre connaissance des processus gouvernant sa dynamique, puis à développer une démarche d'inférence pour assimiler l'information portée par les séries de données.

Les séries données assimilées dans les modèles développées dans cette thèse sont à la fois riches du fait de l'étendue de leur couverture temporelle et géographique, et pauvres relativement aux processus démographiques qu'elles renseignent car elles sont issues du suivi de pêcheries (peu de données scientifiques indépendantes).

Elles ne permettent pas de quantifier la crédibilité relative de différentes hypothèses relatives au processus démographiques en jeu. Par exemple, les variations inter-annuelles de la probabilité de murer dès la première année en mer et de la mortalité en mer lors de la deuxième année ne sont pas séparables au sens statistique.

Ainsi, notre approche illustre qu'un outil de modélisation si flexible soit-il ne se substitue pas à des données peu-informatives. Mais cette expérience de modélisation montre aussi qu'une méthodologie de modélisation avancée (la démarche de modélisation hiérarchique Bayésienne) offrant la possibilité d'intégrer des sources d'observation multiples et variées met bien en lumière les limites des données disponibles et génère des questions qui peuvent stimuler l'acquisition de nouvelles données.

Au sein du groupe de travail ICES WGNAS, le présent travail a contribué à recentrer la discussion sur la qualité des données utilisées dans les modèles d'avis pour la gestion du saumon et a participé à la réflexion sur l'enrichissement éventuel des données assimilées dans le modèle.

Les séries de données actuellement utilisées (présentées en détail au Chapitre 1) peuvent être améliorées. Par exemple, les proportions des différentes classes d'âge des smolts, les proportions de femelles dans les retours et leur fécondité sont autant de paramètres spécifiques à chaque région mais considérés comme constants dans le temps. Or on sait par le suivi des rivières Index que ces paramètres varient d'une année sur l'autre et des données scientifiques existantes pourraient être mobilisées pour prendre en compte cette variabilité.

L'acquisition de nouvelles sources de données permettrait de lever certaines indéterminations. A titre d'exemple, l'article du Chapitre 2 et le complément du Chapitre 4 montrent l'importance que revêt l'utilisation de données concernant la dynamique de la phase dulçaquicole du cycle de vie (prise en compte de la densité-dépendance dans la survie œuf-smolt). A ce titre, des données scientifiques issues du suivi de populations dans certains cours d'eau mériteraient d'être valorisées.

Une dynamique à une échelle trop agrégée ?

Cet exercice de modélisation soulève des questions de changement d'échelle dans les modèles, en rapport avec des enjeux qui portent à la fois sur des questions de modélisation de la démographie et de disponibilité en données.

L'échelle naturelle de modélisation de la dynamique de population du saumon atlantique est le cours d'eau qui porte la phase de reproduction et la phase juvénile. Dans le cadre d'un objectif de gestion durable, cette échelle peut permettre d'assurer le renouvellement de chacune des populations par mise en place de plan de gestion spécifique à chaque rivière en intégrant les spécificités locales de chacune des rivières.

Dans la pratique, on estime à plus de 2000 le nombre de rivières à saumon atlantique sur son aire de distribution et donc à au moins autant de populations (sous l'hypothèse d'un comportement de *homing*). Des données de suivi des populations sont disponibles sur moins de 10% de ces rivières (crozier et al., 2003). Ainsi, en raison des contraintes liées à la disponibilité des données et à l'échelle à laquelle se posent les questions de gestion des pêcheries en mer qui opèrent sur des assemblages de populations regroupées sur les zones de grossissement marines, le modèle est construit à l'échelle spatiale très agrégée d'assemblages de populations régionaux ou nationaux.

La stratégie adoptée pour la modélisation à cette échelle consiste au préalable à agréger les données à l'échelle des pays/régions, puis à assimiler ces données dans un modèle démographique traduisant d'emblée la dynamique d'une population moyenne agrégée à cette échelle spatiale (Figure 27a). Cette agrégation préalable des données est complétée par la fixation ou la définition de priors très informatifs pour un ensemble de paramètres traduisant des caractéristiques ou traits de vie moyens à l'échelle des pays/régions.

Sans remettre en cause cette approche de modélisation de la dynamique moyenne d'un agrégat de populations, un travail pourrait être mené pour affiner la qualité des séries de données assimilées dans le modèle en modélisant explicitement la façon dont les informations disponibles à l'échelle de chaque cours d'eau peuvent être agrégées afin de construire des séries de « données » à cette même échelle spatiale agrégée (Figure 27a). Ce travail, s'il est sans doute déjà en partie réalisé par les

experts de chaque pays, n'a pour autant jamais été formalisé explicitement dans un cadre statistique rigoureux. Cela représente un travail important qui nécessite de développer 8 sous-modèles spécifiques pour les observations qui sous-tendent la construction des séries agrégées de chacune des régions. Mais cela permettrait de mieux représenter l'hétérogénéité des données entre les différents cours d'eau qui composent chaque assemblage régional/national, et de mieux quantifier les incertitudes liées à l'extrapolation à chaque assemblage de populations.

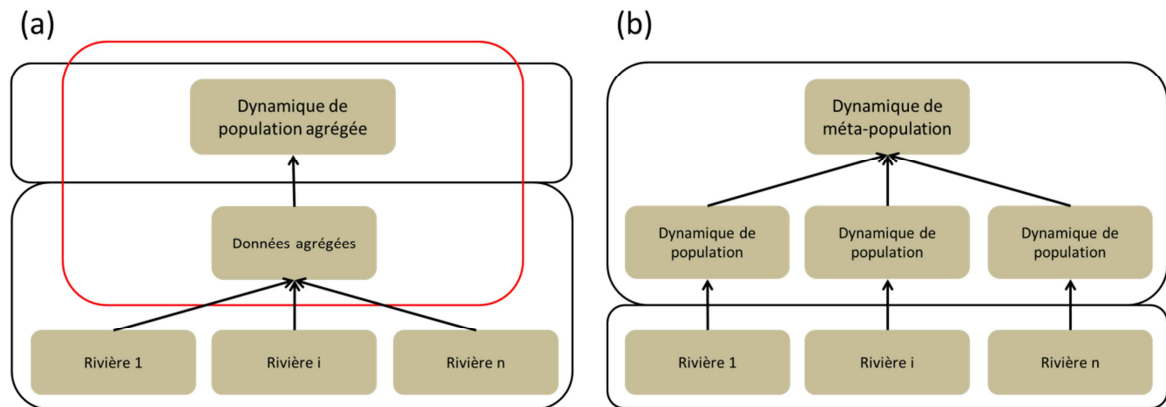


Figure 27. Deux stratégies pour le changement d'échelle du cours d'eau vers l'assemblage de populations: (a) par l'agrégation explicite des données des rivières au sein du modèle d'observation ; (b) par la représentation explicite de la dynamique de chacune des rivières. La méthodologie développée dans cette thèse est indiquée en rouge. Le sens des flèches représente le flux de l'information dans le modèle.

Plus fondamentalement, la démographie et la dynamique de population pourraient être représentées à l'échelle de chaque cours d'eau. Ainsi, la dynamique de la méta-population à l'échelle régionale ou nationale serait une propriété émergente de l'agrégation des dynamiques de tous les cours d'eau composant chaque assemblage de populations (Figure 27b). Cette démarche permettrait de représenter la variabilité inter-rivière de la dynamique et de la démographie, ainsi que d'analyser les conséquences de cette variabilité à des échelles plus intégrées.

Ce type de méthode a été choisi pour l'évaluation des populations de saumon atlantique de la mer Baltique (Michielsens *et al.*, 2008; ICES, 2014a). Cette approche permet d'intégrer chaque source d'information issue du suivi scientifique des populations de façon explicite. Mais le cas de la Baltique est particulier et propice à cette approche car l'assemblage de populations de saumon de cette zone repose sur seulement 15 cours d'eau.

Dans les cas des assemblages de populations en Atlantique, le changement d'échelle du cours d'eau jusqu'à l'assemblage de populations au niveau régional/national est plus complexe car le

nombre de cours d'eau colonisés par le saumon est beaucoup plus important. Des données de suivi de populations sont disponibles sur seulement une petite partie de ces cours d'eau. Même si des méthodes hiérarchiques peuvent permettre de transférer l'information entre les cours d'eau (Prévost *et al.*, 2003; Michielsens et McAllister, 2004; Pulkkinen et Mantyniemi, 2013), l'extrapolation à un grand nombre de cours d'eau dépourvus de données peut conduire à de très larges incertitudes. Par ailleurs, des questions fondamentales de modélisation se posent dans l'agrégation de la dynamique de plusieurs populations. Par exemple, sous l'hypothèse d'une survie entre l'oeuf et le smolt densité-dépendante, avec des paramètres spécifiques à chaque rivière, quelle est la relation résultante de l'agrégation d'un grand nombre de rivière ? Etant donné le caractère non linéaire des relations de survie densité-dépendantes, la dynamique agrégée ne peut pas être déduite de loi simples (par exemple, la somme de plusieurs relations de Beverton-Holt n'est pas une relation de Beverton-Holt).

Limites techniques de temps de calcul

Qu'elle se fasse au niveau de la modélisation des processus d'observation (Figure 27a) ou au niveau de la modélisation de la démographie (Figure 27b), la désagrégation à l'échelle de chaque cours d'eau soulève aussi des questions de faisabilité technique.

En particulier, les temps de calculs nécessaires à l'estimation Bayésienne des paramètres de tels modèles par des méthodes de simulations de Monte Carlo par Chaînes de Markov (MCMC) risquent d'être prohibitifs. Par exemple, le modèle qui comporte la dynamique et l'intégration des données explicites des 15 rivières composant le stock de saumon atlantique de la mer Baltique nécessite plusieurs semaines de simulations pour converger (Michielsens et McAllister, 2004; ICES, 2014a).

A notre échelle de travail, il serait nécessaire d'intégrer la dynamique de plusieurs centaines de rivières ce qui rendrait l'approche impraticable sans amélioration des moyens de calcul.

Des progrès techniques pour diminuer les temps de calculs peuvent être attendus. Au cours de cette thèse, plusieurs techniques ont d'ailleurs été mises en pratique, notamment pour optimiser le codage des modèles (langage BUGS ou JAGS) : réduire le nombre de nœuds déterministes, calcul parallèle de différentes chaînes MCMC. Néanmoins, malgré ces optimisations, pour le modèle multi-régional présenté dans le Chapitre 3, il faut encore compter approximativement trois jours de simulations MCMC pour obtenir une bonne approximation des distributions *a posteriori*. Une telle durée nécessaire pour les calculs rend encore incompatible son utilisation dans le cadre d'un groupe de travail devant analyser les données et fournir les avis en moins d'une semaine. Au-delà du challenge conceptuel du changement d'échelle, on comprend alors qu'à défaut de progrès

considérables dans les algorithmes de simulation pour l'estimation des distributions *a posteriori*, l'expansion du modèle jusqu'à l'intégration explicite de la dynamique de chaque rivière constitue aujourd'hui une voie inutilisable dans la pratique à des fins d'aide à la décision pour la gestion.

Perspectives

Extension à l'ensemble des populations de l'Atlantique Nord

Sans remettre en cause la structure du modèle, l'extension de l'approche aux autres assemblages de populations de l'aire de distribution du saumon atlantique (l'assemblage de populations nord-américaines et l'assemblage nord-européen) apparaît comme une perspective intéressante et réaliste à court terme.

Les modèles PFA développés pour les assemblages de populations nord-américain et nord-européen ont une structure spatiale analogue au modèle développé pour l'assemblage sud-européen. Six régions/pays sont considérées pour l'assemblage nord-américain et cinq pour l'assemblage nord-européen (Figure 27). À l'image des travaux initiés par Friedland et al. (2013), l'analyse de la synchronie entre les régions au sein de ces trois grands assemblages, mais aussi entre les trois assemblages pourrait permettre de progresser encore dans la compréhension des facteurs de forçage de la phase marine et des échelles associées. L'extension de cette nouvelle approche de modélisation à l'ensemble des assemblages de l'aire de répartition est actuellement discutée au sein du groupe de travail ICES WGNAS.

L'extension de l'approche aux assemblages nord-américain et nord-européen pourrait demander des modifications mineures de la structure du modèle. En effet, alors que dans les assemblages nord-américain et sud-européen la dynamique en mer est constituée quasi exclusivement de deux histoires de vie marines (dans une grande majorité, les poissons deviennent matures la première ou la deuxième année en mer), les histoires de vie sont plus nombreuses pour les populations nord-européennes où les poissons mûrent traditionnellement plus tardivement. Par ailleurs, les séries de données utilisées pour l'assemblage nord-européen devront être complétées pour couvrir la même période temporelle que pour les autres assemblages. En effet, les données permettant l'estimation des retours d'adultes en Norvège (captures en eau douce et taux d'exploitation associés) sont pour l'instant manquantes pour la période précédant 1990, ce qui empêche toute analyse comparative avant cette date.

Améliorer la prise en compte des processus démographiques

Les pistes d'amélioration de la représentation des processus démographiques dans le modèle sont nombreuses. Dans la suite, nous développerons des idées relatives à trois d'entre elles : (1) la prise en compte des facteurs de forçage externes pendant la phase marine ; (2) la modélisation des phénomènes de densité-dépendance pendant la phase juvénile en eau douce ; (3) la prise en compte de la variabilité des histoires de vie entre les sexes.

Analyser les facteurs de forçage pendant la phase marine dans une hiérarchie d'échelles

Une forte synchronie dans la variabilité inter-annuelle des paramètres de la phase marine au cours de ces 40 dernières années a été mise en évidence, marquée par une baisse de la survie marine et une augmentation de la proportion d'individus maturant lors de la première année. Ces évolutions se traduisent par un raccourcissement du cycle de vie et une baisse des taux de retours en rivière à large échelle. La structure hiérarchique du modèle permet d'identifier des différences inter-régionales; par exemple, les populations françaises ont vu leur taux de retour d'individus maturant après deux hivers en mer augmenter depuis le milieu des années 1990.

Une perspective de ce travail consisterait à mieux valoriser les connaissances écologiques relatives aux facteurs de pression grâce à l'approche développée qui permet de séparer les différentes échelles spatiales (globale vs régionale) dans les séries de paramètres estimés. Le modèle offre la possibilité d'explorer les corrélations entre les composantes synchrone et asynchrone et des facteurs environnementaux à ces différentes échelles, en intégrant des covariables explicatives distinguant les influences globales et locales (Grosbois *et al.*, 2009; Lahoz-Monfort *et al.*, 2011).

Le modèle permettrait aussi de tester l'influence de variables locales susceptibles d'impacter certaines populations ou groupes de populations de façon spécifique. Une des pistes serait de s'intéresser aux conditions marines (SST, salinité, disponibilité en proies) susceptibles de conditionner la survie des post-smolts dans les premières semaines ou mois de leur phase marine. L'analyse d'Otero *et al.* (2014), qui aborde la variabilité inter-régionale des phénologies de migration des smolts, nous permettrait de déterminer les fenêtres spatio-temporelles sur lesquelles se concentrer pour la recherche de corrélations.

Concernant les facteurs de forçage susceptibles de synchroniser les populations, la littérature (Friedland *et al.* 2013 ; Mills *et al.* 2013) fait état de corrélations entre des indices de productivité de la phase marine du saumon atlantique et des proxys de conditions environnementales telles que l'Indice d'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) ou l'oscillation multi-décennale de l'Atlantique (AMO),

mais aussi de corrélations avec des variables biotiques comme la nature des communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques et la taille moyenne des capelan (*Mallotus villosus*), une des proies du saumon atlantique. Le NAO est associé à diverses conditions environnementales d'Atlantique nord comme la température de l'air et de l'eau ainsi que les courants marins et l'étendue des glaces en mer. Il est particulièrement corrélé aux températures de l'océan Atlantique lors de la période hivernale. L'AMO représente la variabilité de la température de surface de la mer (SST) en nord-Atlantique. Cet indice est régulé par la variation de l'intensité de la circulation thermohaline en Atlantique nord. Les auteurs suggèrent un mécanisme de cascade d'effets de type *bottom-up*, les variations dans les conditions environnementales marines modifiant la structure des communautés planctoniques, ce qui aurait un impact sur l'abondance des petits pélagiques comme le capelan pour enfin impacter les conditions de survie et de croissance des saumons. Ainsi l'intégration de ces différentes covariables pour expliquer une part de la variabilité inter-annuelle de la composante synchrone de la survie et/ou de la probabilité de maturation apparaît comme une perspective intéressante.

Intégration des données de survie en eau douce

Les connaissances et les données accumulées la survie pendant la phase juvénile dulçaquicole du cycle sont nombreuses et méritent d'être intégrées dans le modèle.

Des séries temporelles permettant de relier la dépose d'œufs annuelle à la production de smolts dans la cohorte correspondante sont disponibles sur une petite trentaine de cours d'eau réparties sur l'aire de répartition (dont une bonne partie a été regroupée lors du stage de Master de Victor Bret ; Bret *et al.*, 2012). Ces données peuvent être analysées pour estimer la part relative de la survie densité indépendante et densité dépendante dans la survie œuf-smolt ainsi que sa variabilité inter-rivières. Le Chapitre 4 présente seulement une esquisse de méthode qui pourrait être employée pour assimiler ces données et laisse entrevoir les conséquences majeures en termes d'interprétation des tendances dans les paramètres de la phase marine. Un travail important reste à faire pour l'intégration de données à l'échelle de rivières dans une approche intégrée au niveau de larges assemblages de populations.

Etablir la connexion entre l'analyse des données disponibles à l'échelle des rivières et des modèles de population à une échelle agrégée comme ceux proposés dans cette thèse constitue un défi ambitieux, qui soulève de nombreuses questions relatives au changement d'échelle : comment extrapoler les estimations des paramètres de survie œuf-smolts à des rivières pour lesquelles aucune observation directe de cette phase juvénile n'est disponible ? Comment agréger une dynamique de

survie non linéaire densité-dépendante à l'échelle d'un cours d'eau à l'échelle d'un assemblage de cours d'eau ?

Intégrer la variabilité des histoires de vie en fonction du sexe

Une autre perspective riche de développements consiste en l'amélioration de la représentation de la variabilité des stratégies de vie en fonction du sexe des individus. Dans l'approche actuelle (ainsi que dans d'autres travaux plus anciens de modélisation intégrée du cycle de vie, comme dans Rivot et al. (2004) par exemple), les stratégies de vie des mâles et des femelles sont confondues, seul est pris en compte un rapport des sexes spécifique à chaque classe d'âge dans les retours. Or, les histoires de vie peuvent être très différentes pour les mâles et les femelles. Par exemple, les mâles peuvent adopter une stratégie résidente en eau douce et connaître la maturation sans migration anadrome (Myers, 1984; Berglund, 1991; Whalen et Parrish, 1999; Baglinière *et al.*, 2005). Cette maturation précoce peut retarder la smoltification et a un impact fort sur la survie des juvéniles, conduisant ainsi à des rapports de sexes déséquilibrés en faveur des femelles dans les flux de smolts. Aussi, pour les stratégies anadromes, la probabilité de connaître la maturation sexuelle après une seule année en mer est plus faible pour les femelles que pour les mâles.

Ainsi, la prise en compte explicite de la différence des stratégies (anadromes/résidentes) et tactiques de vie (e.g. âge à la smoltification ; âge de mer avant la maturation) entre mâles et femelles est susceptible de modifier la dynamique de population. Cette distinction entre mâles et femelles a d'autant plus d'intérêt au regard de nos résultats. En effet, les analyses suggèrent une modification de l'âge de maturation en mer sous forçage environnemental. Il est vraisemblable que de telles modifications des traits d'histoires de vie ne soient différentes entre les deux sexes. En effet, si les femelles connaissent la maturation sexuelle en moyenne plus tardivement que les mâles, il est possible qu'en cas de conditions défavorables en mer, les mâles soient les plus à même d'accélérer leur maturation.

Références

Références

- Aas, O., Einum, S., Klemetsen, A., and Skurdal, J. 2011. Atlantic salmon ecology. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Altukhov, Y. P., and Salmenkova, E. A. 1994. Straying intensity and genetic differentiation in salmon populations. *Aquaculture and Fisheries Management*, 25 (Suppl. 2): 99–120.
- Aprahamian, M. W., Davidson, I. C., and Cove, R. J. 2008. Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia*, 602: 61–78.
- Baglinière, J.-L., Marchand, F., and 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: Journal du Conseil*, 62: 695–707.
- Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piou, C., and Baglinière, 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., Green, R. E., and Jenkins, M. 2003. Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 326–330.
- Bardonnnet, A., and Bagliniere, J. L. 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57: 497-506.
- Baudron, A. R., Needle, C. L., Rijnsdorp, A. D., and Tara Marshall, C. 2014. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. *Global change biology*, 20: 1023–1031.
- Beaugrand, G., and Reid, P. C. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology*, 9: 801–817.
- Beaugrand, G., and Reid, P. C. 2012. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 69: 1549–1562.
- Berglund, I. 1991. Growth and early sexual maturation in Baltic salmon (*Salmo salar*) parr. *Can. J. Zool.*, 70: 205-211: 205–211.

- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Springer Science & Business Media. 552 pp.
- Bjornstad, O. N., Fromentin, J. M., Stenseth, N. C., and Gjosaeter, J. 1999a. Cycles and Trends in Cod Populations. *Ecology*, 96: 5066–5071.
- Bjornstad, O. N., Ims, R. A., and Lambin, X. 1999b. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 427–432.
- Blackwood, J. C., Hastings, A., and Mumby, P. J. 2011. A model-based approach to determine the long-term effects of multiple interacting stressors on coral reefs. *Ecological Applications*, 21: 2722–2733.
- Blanchet, S., and Dubut, V. 2012. ‘Back to the future’: How archaeological remains can describe salmon adaptation to climate change. *Molecular Ecology*, 21: 2311–2314.
- Bonhommeau, S., Chassot, E., and Rivot, E. 2008. Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography*, 17: 32–44.
- Brander, K. M. 2007. Global fish production and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 19709–19714.
- Bret, V., Massiot-Granier, F., Rivot, E., Prévost, E., Smith, G., White, J., and Chaput, G. 2012. Contribution to the modeling of Atlantic salmon (*Salmo salar*) population dynamics at the scale of stock complexes: A Bayesian meta-analysis of freshwater survival.
- Brooks, S. P., and Gelman, A. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 7: 434–455.
- Brooks, S. P. 2003. Bayesian computation : a statistical revolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., A*, 361: 2681–2697.
- Buckland, S. T., Newman, K. B., Thomas, L., and Koesters, N. B. 2004. State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecological Modelling*, 171: 157–175.
- Buckland, S. T., Newmann, K. B., Fernández, C., Thomas, L., and Harwood, J. 2007. Embedding population dynamics models in inference. *Statistical Science*, 22: 44–58.
- Cairns, D. K. 2002. Extreme Salmo: the Risk-Prone Life History of Marine-Phase Atlantic Salmon and its Implications for Natural Mortality.

- Caputti, N. 1988. Factors affecting the time series bias in stock recruitment relationships and the interaction between time series and measurement errors bias. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 178-184.: 45:–178–184.
- Carson, H. S., Cook, G. S., López-Duarte, P. C., and Levin, L. A. 2011. Evaluating the importance of demographic connectivity in a marine metapopulation. *Ecology*, 92: 1972–1984.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models Construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates Inc. Publishers. 722 p pp.
- Chaput, G., Allard, J., Caron, F., Dempson, J. B., Mullins, C. C., and O’Connell, M. F. 1998. River-specific target spawning requirements for Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on a generalized smolt production model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 246–261.
- Chaput, G., Moore, D., Hayward, J., Shaesgreen, J., and Bube, B. 1999. Stock status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Miramichi river, 1998. Canadian Stock Assessment Research Document, 99/49. Ottawa: Department of Fisheries and Ocean.
- Chaput, G., Legault, C. M., Reddin, D. G., Caron, F., and 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.
- Chaput, G. 2012. Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1538–1548.
- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., and Pauly, D. 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology*, 16: 24–35.
- Cheung, W. W. L., Dunne, J., Sarmiento, J. L., and Pauly, D. 2011. Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 1008–1018.
- Cheung, W. W., Watson, R., and Pauly, D. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, 497: 365–368.
- Christensen, V., Guénette, S., Heymans, J. J., Walters, C. J., Watson, R., Zeller, D., and Pauly, D. 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries*, 4: 1–24.
- Clark, J. S. 2005. Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters*, 8: 2–14.

- Clark, J. S., Carpenter, S. R., Barber, M., Collins, S., Dobson, A., Foley, J. A., Lodge, D. M., et al. 2001. Ecological Forecasts: An Emerging Imperative. *Science*, 293: 657–660.
- Condrón, A., DeConto, R., Bradley, R. S., and Juanes, F. 2005. Multidecadal North Atlantic climate variability and its effect on North American salmon abundance. *Geophysical Research Letters*, 32: L23703.
- Cressie, N., Calder, C. A., Clark, J. S., Ver Hoeff, J. M., and Wikle, C. K. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strenghts and limitations of hierarchical statistical modelling. *Ecological Applications*, 19(3): 553–570.
- Crozier, W. W., Potter, E. C. E., Prévost, E., Schön, P.-J., and Maoiléidigh, O. 2003. SALMODEL - A coordinated approach towards the development of a scientific basis for management of wild Atlantic salmon in the North-East Atlantic. Report of Concerted Action (SALMODEL).
- Cury, P. M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J. M., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N. C., et al. 2008. Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in ecology & evolution*, 23: 338–346.
- Cushing, D. H. 1995. Population Production and Regulation in the Sea: A Fisheries Perspective. Cambridge University Press. 374 pp.
- Dadswell, M. J., Spares, A. D., Reader, J. M., and Stokesbury, M. J. W. 2010. The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: the ‘Merry-Go-Round’ hypothesis. *Journal of Fish Biology*, 77: 435–467.
- Dahlberg, M. 1979. Review of Survival Rates of Fish Eggs and Larvae in Relation to Impact Assessments. *Marine Fisheries Review*, 41: 1–12.
- De Roos, A. M., McCauley, E., and Wilson, W. G. 1998. Pattern formation and the spatial scale of interaction between predators and their prey. *Theoretical population biology*, 53: 108–130.
- Dorazio, R. M., and Johnson, F. A. 2003. Bayesian Inference and Decision Theory - A Framework for Decision Making in Natural Resource Management. *Ecological Applications*, 13: 556–563.
- Dortel, E., Massiot-Granier, F., Rivot, E., Million, J., Hallier, J.-P., Morize, E., Munaron, J.-M., et al. 2013. Accounting for Age Uncertainty in Growth Modeling, the Case Study of Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*) of the Indian Ocean. *PLoS ONE*, 8: e60886.
- Doubleday, W. G., Ritter, J. A., and Vickers, K. U. 1979. Natural mortality rate estimates for north atlantic salmon in the sea. *ICES CM 1979/M:26*: 15.

- Elliott, J. 2001. The Relative Role of Density in the Stock-Recruitment Relationship of Salmonids. In Stock, Recruitment, and Reference Point. Assessment and Management of Atlantic Salmon., pp. 25–55. Ed. by E. Prevost and G. Chaput. INRA editions, Paris.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., and Holling, C. S. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35: 557–581.
- Friedland, K. D., Hass, R. E., and Sheehan, T. F. 1996. Post-smolts growth, maturation and survival of two stocks of Atlantic salmon. Fishery Bulletin, 94: 654-663.
- 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., Hansen, L. P., Dunkley, D. A., and 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., Reddin, D. G., and Castonguay, M. 2003. Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 60: 343 –355.
- Friedland, K. D., Shank, B. V., Todd, C. D., McGinnity, P., and Nye, J. A. 2013. Differential response of continental stock complexes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the Atlantic Multidecadal Oscillation. Journal of Marine Systems.
- Fromentin, J. M., Gjosaeter, J., Bjornstad, O. N., and Stenseth, N. C. 2000. Biological processes and environmental factors regulating the dynamics of the Norwegian Skagerrak cod populations since 1919. Ices Journal of Marine Science, 57: 330–338.
- Gallego, A., North, E., and Petitgas, P. 2007. Introduction: status and future of modelling physical-biological interactions during the early life of fishes. Mar Ecol Prog Ser, 347: 121–126.
- Garcia, S., and FAO. 2003. The ecosystem approach to fisheries : issues, terminology, principles, insitutional foundations, implementation and outlook. Food and Agriculture Organisation of the United Nations, FAO, Rome.
- Gascuel, D., Chassot, E., Biseau, A., and Forest, A. 2008. Dynamique des populations et gestion des stocks halieutiques. Agrocampus-Ouest/ENVAM.

- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H., and Rubin, D. B. 2004. Bayesian Data Analysis. Second edition. Col. Texts in Statistical Science. Chapman & Hall. 668 pp.
- George, A. F. 1984. Scottish salmon and grilse return-migration variations over 200 years. Proceedings of the Institute of Fisheries Management 15th Annual Study Course, Stirling University. Institute of Fisheries Management.
- Gibson, R. 1993. The Atlantic Salmon in Fresh-Water - Spawning, Rearing and Production. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 3: 39–73.
- Griffiths, J. R., Schindler, D. E., Ruggerone, G. T., and Bumgarner, J. D. 2014. Climate variation is filtered differently among lakes to influence growth of juvenile sockeye salmon in an Alaskan watershed. Oikos, 123: 687–698.
- Grimm, E. 1987. Coniss - a Fortran-77 Program for Stratigraphically Constrained Cluster-Analysis by the Method of Incremental Sum of Squares. Computers & Geosciences, 13: 13–35.
- Grosbois, V., Harris, M. P., Anker-Nilssen, T., McCleery, R. H., Shaw, D. N., Morgan, B. J. T., and Gimenez, O. 2009. Modeling survival at multi-population scales using mark–recapture data. Ecology, 90: 2922–2932.
- Handeland, S. O., Arnesen, A. M., Stefansson, S. O., and others. 2003. Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (< i> Salmo salar</i>) of wild and farmed strains. Aquaculture, 220: 367–384.
- Hansen, L. P., Reddin, D. G., and Lund, R. A. 1997. The incidence of reared Atlantic salmon (Salmo salar L.) of fish farm origin at West Greenland. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 54: 152–155.
- Hansen, L. P., Jacobsen, J. A., and Lund, R. A. 1999. The incidence of escaped farmed Atlantic salmon, Salmo salar L., in the Faroese fishery and estimates of catches of wild salmon. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 56: 200–206.
- Harwood, J., and Stokes, K. 2003. Coping with uncertainty in ecological advice: lessons from fisheries. Trends in Ecology & Evolution, 18: 617–622.
- Haydon, D., and Steen, H. 1997. The effects of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 264: 1375–1381.

- 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.
- Hinrichsen, H.-H., Dickey-Collas, M., Huret, M., Peck, M. A., and Vikebø, F. B. 2011. Evaluating the suitability of coupled biophysical models for fishery management. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 1478–1487.
- Holmes, E. E., Lewis, M. A., Banks, J. E., and Veit, R. R. 1994. Partial Differential Equations in Ecology: Spatial Interactions and Population Dynamics. *Ecology*, 75: 17.
- Hsieh, C., Reiss, C. S., Hunter, J. R., Beddington, J. R., May, R. M., and Sugihara, G. 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, 443: 859–862.
- Hudson, P.J., and Cattadori, I.M. 1999. The Moran effect: a cause of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 1–2.
- Hutchings, J. A., and Jones, M. E. B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 22–47.
- Hutchings, J. A. 2000. Collapse and recovery of marine fishes. *Nature*, 406: 882–885.
- ICES. 2002. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2002. ICES Document CM, ICES CM 2002/ACFM:14. ICES, Copenhagen, Denmark.
- ICES. 2009. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2009. ICES Document CM, ICES CM 2009/ACOM:06. ICES, Copenhagen, Denmark.
- ICES. 2010. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2010. ICES Document CM, ICES CM 2010/ACOM:09. ICES, Copenhagen, Denmark.
- ICES. 2013. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2013a. ICES Document CM, ICES CM 2013/ACOM:09. ICES, Copenhagen, Denmark.
- ICES. 2014. Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST). 2014a. ICES Document CM, ICES CM 2013/ACOM:09. ICES.
- ICES. 2014. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2014b. ICES Document CM, ICES CM 2014/ACOM:09. ICES, Copenhagen, Denmark.
- Jennings, S., and Rice, J. 2011. Towards an ecosystem approach to fisheries in Europe: a perspective on existing progress and future directions. *Fish and Fisheries*, 12: 125–137.
- Jones, F., and Harden, R. 1968. Fish migration. Edward Arnold. 348 pp.

- Jones, J., Doran, P. J., and Holmes, R. T. 2003. CLIMATE AND FOOD SYNCHRONIZE REGIONAL FOREST BIRD ABUNDANCES. *Ecology*, 84: 3024–3032.
- Jones, M. C., Dye, S. R., Pinnegar, J. K., Warren, R., and Cheung, W. W. L. 2012. Modelling commercial fish distributions: Prediction and assessment using different approaches. *Ecological Modelling*, 225: 133–145.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 2004a. Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61: 2369–2383.
- Jonsson, B., and 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, N., Hansen, L., and 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.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L. P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*, 67: 751–762.
- Jonsson, N., and 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., and Jonsson, B. 2007. Sea growth, smolt age and age at sexual maturation in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 71: 245–252.
- Juggins, S. 2013. rioja: Analysis of Quaternary Science Data. <http://cran.r-project.org/web/packages/rioja/index.html> (Accessed 9 June 2014).
- Kaitala, V., Ranta, E., and Lundberg, P. 2001. Self-organized dynamics in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268: 1655–1660.
- Kendall, B. E., Bjornstad, O. N., Bascompte, J., Keitt, T. H., and Fagan, W. F. 2000. Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *American Naturalist*, 155: 628–636.
- Kennedy, G. J. A., and Crozier, W. W. 1993. Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) production and prediction. In *Production of juvenile Atlantic salmon, Salmo salar, in natural waters*. Edited by R.J. Gibson and R.E. Cutting. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 118: 179–187

- Kéry, M. 2010. Introduction to WinBUGS for ecologists Bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses.
- Kéry, M., and Schaub, M. 2011. Bayesian Population Analysis using WinBUGS a hierarchical perspective.
- King, T. L., Kalinowski, S. T., Schill, W. B., Spidle, A. P., and Lubinski, B. A. 2001. Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a range-wide perspective from microsatellite DNA variation. *Molecular Ecology*, 10: 807–821.
- Koenig, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 22–26.
- Koenig, W. D. 2001. Synchrony and periodicity of eruptions by boreal birds. *The Condor*, 103: 725–735.
- Kuehn, I., Böhning-Gaese, K., Cramer, W., and Klotz, S. 2008. Macroecology meets global change research. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 3–4.
- L'Abbée-Lund, J. H., Vollestd, L. A., and Beldring, S. 2004. Spatial and temporal variation in the grilse proportion of Atlantic salmon in norwegian rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133: 743–761.: 133:–743–761.–.
- Lahoz-Monfort, J. J., Morgan, B. J. T., Harris, M. P., Wanless, S., and Freeman, S. N. 2011. A capture-recapture model for exploring multi-species synchrony in survival. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 116–124.
- Lahoz-Monfort, J. J., Morgan, B. J. T., Harris, M. P., Daunt, F., Wanless, S., and Freeman, S. N. 2013. Breeding together: modeling synchrony in productivity in a seabird community. *Ecology*, 94: 3–10.
- Lassalle, G., and 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.
- Laurec, A., and Le Guen, J. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1. Concepts et méthodes.
- Legendre, P., Dallot, S., and Legendre, L. 1985. Succession of Species Within a Community - Chronological Clustering, with Applications to Marine and Fresh-Water Zooplankton. *American Naturalist*, 125: 257–288.

- Liebholt, A., Koenig, W. D., and Bjornstad, O. N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35: 467–490.
- Limburg, K. E., and Waldman, J. R. 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *Bioscience*, 59: 955–965.
- Lotka, A. J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins Company. 495 pp.
- Ludwig, D., Hilborn, R., and Walters, C. J. 1993. Uncertainty, resources exploitation and conservation : lessons from history. *Science*, 260: 17–36.
- Ludwig, D., Mangel, M., and Haddad, B. 2001. Ecology, Conservation, and Public Policy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 481–517.
- Lundberg, P., Ranta, E., Ripa, J., and Kaitala, V. 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 460–464.
- Lundqvist, H., McKinnell, S., Fångstam, H., and Berglund, I. 1994. The effect of time, size and sex on recapture rates and yield after river releases of *Salmo salar* smolts. *Aquaculture*, 121: 245–257.
- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N., and Spiegelhalter, D. 2000. WinBUGS - A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing*, 10(4): 325–337.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A., and Best, N. 2009. The BUGS project: Evolution, critique and future direction. *Statistics in medicine*, 28: 3049–3067.
- Mangel, M., and Sattertwate, W. H. 2008. Combining Proximate and Ultimate Approaches to Understand Life History Variation in Salmonids with Application to Fisheries, Conservation, and Aquaculture. *Bulletin of Marine Science*, 83: 107–130.
- Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Dannewitz, J., Palm, S., Pakarinen, T., Pulkkinen, H., Gårdmark, A., et al. 2012. Both predation and feeding opportunities may explain changes in survival of Baltic salmon post-smolts. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1574–1579.
- Marschall, E. A., Quinn, T. P., Roff, D. A. H. J. A., and et, al. 1998. A framework for understanding Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(Suppl. 1): 48–58.
- Massiot-Granier, F., Prévost, E., Chaput, G., Potter, T., Smith, G., White, J., Mäntyniemi, S., et al. 2014. Embedding stock assessment within an integrated hierarchical Bayesian life cycle

- modelling framework: an application to Atlantic salmon in the Northeast Atlantic. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil: fst240.
- Maunder, M. N., and Deriso, R. B. 2011. A state–space multistage life cycle model to evaluate population impacts in the presence of density dependence: illustrated with application to delta smelt (*Hyposmesus transpacificus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 68: 1285–1306.
- McAllister, M., and Ianelli, J. N. 1997. Bayesian Stock Assessment Using Catch-at-Age Data and the Sampling Importance Resampling Algorithm. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 54: 284–300.
- Meyer, R., and Millar, R. B. 1999. BUGS in bayesian stock assessments. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 56: 1078–1086.
- Michielsens, C. G. ., and McAllister, M. K. 2004. A Bayesian Hierarchical Analysis of Stock -Recruit Data : Quantifying Structural Parameter Uncertainty. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 61: 1032–1047.
- Michielsens, C. G. J., McAllister, M. K., Kuikka, S., Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Pakarinen, T., Karlsson, L., et al. 2008. Combining multiple bayesian data analyses in a sequential framework for quantitative fisheries stock assessment. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 65: 962–974.
- Millar, R. B., and Meyer, R. 2000. Bayesian state-space modeling of age-structured data: fitting a model is just the beginning. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57: 43–50.
- Miller, A. S., Sheehan, T. F., Renkawitz, M. D., Meister, A. L., and Miller, T. J. 2012. Revisiting the marine migration of US Atlantic salmon using historical Carlin tag data. Ices Journal of Marine Science, 69: 1609–1615.
- Miller, A. S., Miller, T. J., Mills, K. E., and Sheehan, T. F. 2014. Retrospective analysis of Atlantic salmon (*Salmo salar*) marine growth and condition in the northwest Atlantic based on tag-recovery data. Fisheries Oceanography, 23: 103–115.
- Miller, T. J. 2007. Contribution of individual-based coupled physical–biological models to understanding recruitment in marine fish populations. Marine Ecology Progress Series, 347: 127–138.
- Mills, D. 1989. Ecology and Management of Atlantic salmon. Chapman and Hall, London - New-York. 351 pp. pp.

- Mills, K. E., Pershing, A. J., Sheehan, T. F., and Mountain, D. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Global Change Biology*, 19: 3046–3061.
- Milner, N. J., Elliott, J. M., Armstrong, J. D., Gardiner, R., Welton, J. S., and Ladle, M. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research*, 62: 111–125.
- Minto, C., Mills Flemming, J., Britten, G. L., and Worm, B. 2013. Productivity dynamics of Atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71: 203–216.
- Myers, R. A. 1984. Demographic consequences of precocious maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41: 1349–1353.
- Nicieza, A. G., and 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.
- Ó Maoiléidigh, N., McGinnity, P., Prévost, E., Potter, E. C. ., Gargan, P., Crozier, W. W., Mills, P., et al. 2004a. Application of pre-fishery abundance modelling and Bayesian hierarchical stock and recruitment analysis to the provision of precautionary catch advice for Irish salmon (*Salmo salar* L.) fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 1370–1378.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J. H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G. O., Jonsson, B., Dempson, B., et al. 2014. Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Global Change Biology*, 20: 61–75.
- Parent, E., and Rivot, E. 2012. Introduction to Hierarchical Bayesian Modeling for Ecological Data. *Applied Environmental Statistics*. Chapman & Hall/CRC. 427 pp.
- Parrish, D. L., Behnke, R. J., Gephard, S. R., McCormick, S. D., and Reeves, G. H. 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*salmo salar*) ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55(Suppl 1): 281-287.
- Pauly, D., Watson, R., and Alder, J. 2005. Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 5–12.
- Pearson, R. G., and Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.

- Pepin, P. 1991. Effect of Temperature and Size on Development, Mortality, and Survival Rates of the Pelagic Early Life-History Stages of Marine Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 503–518.
- Peterman, R. M., and Dorner, B. 2012. A widespread decrease in productivity of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations in western North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 69: 1255–1260.
- Petitgas, P., Rijnsdorp, A. D., Dickey-Collas, M., Engelhard, G. H., Peck, M. A., Pinnegar, J. K., Drinkwater, K., et al. 2013a. Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fisheries Oceanography*, 22: 121–139.
- Peyronnet, A., Friedland, K. D., O'Maoleidigh, N., Manning N., and 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.
- Peyronnet, A., Friedland, K. D., and Ó Maoileidigh, N. 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.
- Pikitch, E. K., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., Dayton, P., et al. 2004. Ecosystem-Based Fishery Management. *Science*, 305: 346–347.
- Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling.
- Pörtner, H. O., and Peck, M. A. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x>.
- Potter, E. C. E.. 2001. Past and present use of reference points for Atlantic salmon. In *Stock, recruitment, and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon*. Prévost, E. and Chaput, G. (Editors). INRA Editions, Paris., pp. 195-219.
- Potter, E. C. E., MacLean, J. C., Wyatt, R. J., and Campbell, R. N. B. 2003. Managing the exploitation of migratory salmonids. *Fisheries Research*, 62: 127–142.
- Potter, E. C. E., Crozier, W. W., Schön, P.-J., Nicholson, M. D., Maxwell, D. L., Prévost, E., Erkinaro, J., et al. 2004. Estimating and forecasting pre-fishery abundance of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northeast Atlantic for the management of mixed-stock fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 1359–1369.

- Prévost, E., and Chaput, G. 2001. Stock, recruitment and reference points Assessment and management of Atlantic salmon. Prévost E. et Chaput, G. (Editors), INRA Editions, Paris. 223 pp.
- Prévost, E., Parent, E., Crozier, W., Davidson, I., Dumas, J., Gudbergsson, G., Hindar, K., et al. 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.
- Prévost, E., and Porcher, J. P. 1996. Méthodologie d'élaboration des Totaux Autorisés de Capture (TAC) pour le Saumon atlantique (*Salmo salar* L) dans le Massif Armoricaire Propositions et recommandations scientifiques. Document du GRISAM. Evaluation et gestion des stocks de poissons migrateurs,.
- Pulkkinen, H., and Mantyniemi, S. 2013. Maximum survival of eggs as the key parameter of stock-recruit meta-analysis: accounting for parameter and structural uncertainty. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70: 527–533.
- Quinn, I. J. J., and Deriso, R. B. 1999. Quantitative fish dynamics. Biological resource management series. 542 pp pp.
- Rago, P. J., Meeburg, D. J., Reddin, D. G., Chaput, G., Marshall, T. L., Dempson, B., and Caron, F. 1993a. A continental run reconstruction model for the non-maturing component of North American Atlantic salmon: analysis of fisheries in Greenland and Newfoundland-Labrador, 1974–1991. *ICES Document CM 1993/M*: 26.
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindstrom, J., and Helle, E. 1997. The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos*, 78: 136–142.
- Ranta, E., Kaitala, V., and Lundberg, P. 1998. Population Variability in Space and Time: The Dynamics of Synchronous Population Fluctuations. *Oikos*, 83: 376.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, Bull. No. 191.: Bull.–No. 191.
- Ripa, J., and Lundberg, P. 2000. The route to extinction in variable environment. *Oikos*, 90: 89-96.: 90:–89–96.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., and Baglinière, 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.

- Rivot, E. 2013. Contribution des Modèles Hiérarchiques Bayésiens à l'Ecologie Statistique pour l'Halieutique.
- Robert, C. P. 1996. Méthodes de Monte Carlo par Chaînes de Markov. Economica, Paris.
- Rochette, S., Huret, M., Rivot, E., and Le Pape, O. 2012. Coupling hydrodynamic and individual-based models to simulate long-term larval supply to coastal nursery areas. *Fisheries Oceanography*, 21: 229–242.
- Rochette, S., Le Pape, O., Vigneau, J., and Rivot, E. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecological Applications*, 23: 1659–1676.
- Rockwell, R., Cooch, E., Thompson, C., and Cooke, F. 1993. Age and Reproductive Success in Female Lesser Snow Geese - Experience, Senescence and the Cost of Philopatry. *Journal of Animal Ecology*, 62: 323–333.
- Roff, D. A. 2001. *Evolution Of Life Histories: Theory and Analysis*. Springer. 548 pp.
- Rogers, L. A., and Schindler, D. E. 2011. Scale and the detection of climatic influences on the productivity of salmon populations. *Global Change Biology*, 17: 2546–2558.
- Ruiz, J., González-Quirós, R., Prieto, L., and Navarro, G. 2009. A Bayesian model for anchovy (*Engraulis encrasicolus*): the combined forcing of man and environment. *Fisheries Oceanography*, 18: 62–76.
- Saura, M., Moran, P., Brotherstone, S., Caballero, A., Alvarez, J., and 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.
- Schnute, J. T., and Richards, L. J. 1998. Analytical models for fishery reference points. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 515–528.
- Schwarz, C. J., and Seber, G. a. F. 1999. Estimating animal abundance: Review III. *Statistical Science*, 14: 427–456.
- Sharma, R., Vélez-Espino, L. A., Wertheimer, A. C., Mantua, N., and Francis, R. C. 2013. Relating spatial and temporal scales of climate and ocean variability to survival of Pacific Northwest Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Fisheries Oceanography*, 22: 14–31.
- Shearer, W. M. 1992. *The Atlantic salmon Natural history, exploitation, and future management*. Fishing News Books, Osney Mead, Oxford, England. 244 pp pp.

- Sheehan, T. F., Reddin, D. G., Chaput, G., and Renkawitz, M. D. 2012. SALSEA North America: a pelagic ecosystem survey targeting Atlantic salmon in the Northwest Atlantic. *Ices Journal of Marine Science*, 69: 1580–1588.
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., and Van, der L. A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Statist. Soc. B. (Journal of the Royal Statistical Society, B)*, 64, Part 3, pp 1 - 34.
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., and van der Linde, A. 2014. The deviance information criterion: 12 years on. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 76: 485–493.
- Stelzenmüller, V., Schulze, T., Fock, H., and Berkenhagen, J. 2011. Integrated modelling tools to support risk-based decision-making in marine spatial management. *Mar Ecol Prog Ser*, 441: 197–212.
- Su, Z., and Peterman, R. M. 2012. Performance of a Bayesian state-space model of semelparous species for stock-recruitment data subject to measurement error. *Ecological Modelling*, 224: 76–89.
- 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: 147–156.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Newman, K. B., and Harwood, J. 2005. A unified framework for modelling wildlife population dynamics. *Australian and New Zeland Journal of Statistics*, 47(1): 19–34.
- Thorpe, J. E. 1994. Significance of straying in salmonids and implications for ranching. *Aquaculture and Fisheries Management*, 25 (Suppl. 2): 183–190.
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, M., and Huntingford, F. A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonids life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology*, 12: 581–599.
- Thorpe, J. E. 2007. Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities. *Marine Ecology Progress Series*, 335: 285–288.
- Todd, C. D., Friedland, K. D., MacLean, J. C., Whyte, B. D., Russell, I. C., Lonergan, M. E., and Morrissey, M. B. 2012. Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1686–1698.

- Ulrich, C., Boje, J., Cardinale, M., Gatti, P., LeBras, Q., Andersen, M., Hemmer-Hansen, J., et al. 2013. Variability and connectivity of plaice populations from the Eastern North Sea to the Western Baltic Sea, and implications for assessment and management. *Journal of Sea Research*, 84: 40–48.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., and Melillo, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277: 494–499.
- Volterra, vito. 1926. Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically.
- Walters, C. J. 1985. Bias in the estimation of functional relationships from time series data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 147–149.
- Walters, C. J., and Martell, S. J. D. 2004. Fisheries ecology and management. *Col. Science-Biology*. 399 pp.
- Werner, F. E., Quinlan, J. A., Blanton, B. O., and Luettich, R. A. 1997. The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. *Journal of Sea Research*, 37: 195–212.
- Whalen, K. G., and Parrish, D. 1999. Effect of maturation on parr growth and smolt recruitment of Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 79-86.: 56:–79–86.
- Williams, J. G., Smith, S. G., Fryer, J. K., Scheuerell, M. D., Muir, W. D., Flagg, T. A., Zabel, R. W., et al. 2014. Influence of ocean and freshwater conditions on Columbia River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* adult return rates. *Fisheries Oceanography*, 23: 210–224.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., et al. 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science*, 314: 787–790.
- Ying, Y., Chen, Y., Lin, L., and Gao, T. 2011. Risks of ignoring fish population spatial structure in fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 68: 2101–2120.

Annexes

Annexes

Code JAGS: Modèle M3

Data block

```
data{

# N: number of regions
for (z in 1:N){
  # eta = A parameter that regulates correlation between individuals
  # (regulates the over-dispersion with regards to a Binomial / Multinomial)
  eta[z] <- (1/corr[z])- 1
```

Calculation of Marine mixed stock catches

```
p.m.F1[z]<-(p.m.F1.min[z]+p.m.F1.max[z])/2
for (i in 1:n[z]){
  CF1.m[i,z]<-p.m.F1[z]*(CF1.dec[i,z]+discard1SW[i,z])
  CF1.nm[i,z]<-(1-p.m.F1[z]*(CF1.dec[i,z]+discard1SW[i,z])
  CF1.m.True[i,z]<-round(CF1.m[i,z]*FA.prop1SWmatSC[z]*ppc[z]*p.wF[i,z])
  discard1SW[i,z] <- 0.8 * ((CF1.dec[i,z] + CF2.dec[i,z])*Unrep.CF1[i,z]/(1-Unrep.CF1[i,z]))
  Unrep.CF1[i,z]<-alpha.unrep.F1[i,z]/(alpha.unrep.F1[i,z]+beta.unrep.F1[i,z])
  CG2.True[i,z] <- round(CG2.dec[i,z]*p.NEAC.G[i,z]*WG.propNEAC_SC[z]*ppc[z])
  CF2.True[i,z] <- round(CF2.dec[i,z]*FA.prop1SWnmatSC[z]*p.wF[i,z]*ppc[z])
  CF1.nm.True[i,z] <- round(CF1.nm[i,z]*FA.prop1SWnmatSC[z]*p.wF[i,z]*ppc[z])
  Beta[i,z] <- GSampleNAC[i,z]/(GSampleNAC[i,z]+GSampleNEAC[i,z])
  Unif[i,z] <- (GPropNACMin[i,z]+GPropNACMax[i,z])/2
  p.NEAC.G[i,z] <- step(1-p.NEAC.G.method[i,z])*(1-Beta[i,z])
    + (1-step(1-p.NEAC.G.method[i,z]))*(1-Unif[i,z])
```

Pseudo-observed number of smolts

```
for (j in 1:nSm[z]){
  N.Obs[i,j,z] <- p.smolt[i,j,z]*N.Sample[z]
}}}} # end data block
```

Model

```

model{
for (z in 1:N){

  Fresh water phase
  # Returns to Eggs

for(i in 1:n[z]){

  ## Priors on declaration and exploitation rates
  Exp1SW[i,z] ~ dbeta(alpha_1SW[i,z],beta_1SW[i,z])
  ExpMSW[i,z] ~ dbeta(alpha_MSW[i,z],beta_MSW[i,z])
  Unrep1SW[i,z] ~ dbeta(alpha_unrep1SW[i,z],beta_unrep1SW[i,z])
  UnrepMSW[i,z] ~ dbeta(alpha_unrepMSW[i,z],beta_unrepMSW[i,z])
  Rep1SW[i,z] <- 1-Unrep1SW[i,z]
  RepMSW[i,z] <- 1-UnrepMSW[i,z]

  ## Beta-Bin for harvest rate of homewater catches
  eta_star_catch1SW[i,z] <- max(N7[i,z]*(eta[z]+1)/(N7[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
  alpha.C1SW[i,z] <- Exp1SW[i,z]*eta_star_catch1SW[i,z]+ eps[z]
  beta.C1SW[i,z] <- (1-Exp1SW[i,z])*eta_star_catch1SW[i,z]+ eps[z]
  h.1SW[i,z] ~ dbeta(alpha.C1SW[i,z],beta.C1SW[i,z])

  eta_star_catchMSW[i,z] <- max(N7[i,z]*(eta[z]+1)/(N7[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
  alpha.CMSW[i,z] <- ExpMSW[i,z]*eta_star_catchMSW[i,z]+ eps[z]
  beta.CMSW[i,z] <- (1-ExpMSW[i,z])*eta_star_catchMSW[i,z]+ eps[z]
  h.MSW[i,z] ~ dbeta(alpha.CMSW[i,z],beta.CMSW[i,z])

  catch1SW.true[i,z] <- N7[i,z]*h.1SW[i,z]
  catchMSW.true[i,z] <- N13[i,z]*h.MSW[i,z]

  # Approx Normal for declaration rate
  mu.catch1SW[i,z] <- Rep1SW[i,z]*catch1SW.true[i,z]
  mu.catchMSW[i,z] <- RepMSW[i,z]*catchMSW.true[i,z]
  Prec1SW[i,z] <- 1/(mu.catch1SW[i,z]*(1-Rep1SW[i,z])*Rep1SW[i,z])
  PrecMSW[i,z] <- 1/(mu.catchMSW[i,z]*(1-RepMSW[i,z])*RepMSW[i,z])

  catch1SW[i,z] ~ dnorm(mu.catch1SW[i,z],Prec1SW[i,z])
  catchMSW[i,z] ~ dnorm(mu.catchMSW[i,z],PrecMSW[i,z])
}
}

```

```

## Spawners
Sp1[i,z] <- max(N7[i,z] - catch1SW.true[i,z] - EW_NE.scot1SW[i,z],1)
Sp2[i,z] <- max(N13[i,z] - catchMSW.true[i,z] - EW_NE.scotMSW[i,z],1)
}

## Eggs (N1) to smolts (N3)
## N2 = total recruit for cohort i
CV.surv[z] <- 0.05
sigma2.surv[z] <- log(CV.surv[z]*CV.surv[z]+1)
tau.surv[z] <- 1/sigma2.surv[z]

for(i in 1:n[z]){
  log.N2.m[i,z] <- log(N1[i,z]*surv.eggs.smolts[z]) - 0.5/tau.surv[z]
  N2[i,z] ~ dlnorm(log.N2.m[i,z],tau.surv[z])
}

## Initialisation of first states
for( i in 1:nSm[z]){
  logN3[1,i,z]~dunif(7,19)
  log(N3[1,i,z])<-logN3[1,i,z]
}
for (k in 1:nSm[z]){
  for (kk in k:nSm[z]){
    logN3[k+1,kk,z]~dunif(7,19)
    log(N3[k+1,kk,z])<-logN3[k+1,kk,z]
  }}

## Smolt with Dirich-MultiN
## Informative prior on the proportion of smolt ages
for( j in 1:nSm[z]){
  theta1[i,1:nSm[z],z] ~ ddirich(a[i,1:nSm[z],z])
  for (j in 1:nSm[z]){
    a[i,j,z] <- mu[i,j,z] * eta_star[i,z]+ eps[z]
  }
  eta_star[i,z] <- N2[i,z] * (eta[z]+1) / (eta[z] + N2[i,z]) - 1

  for (k in 1:nSm[z]){

```

```

N3[i+k+1,k,z]<-theta1[i,k,z]*N2[i,z]
}}

# Monitoring smolts per cohorts

for (i in 1:(n[z])){
  for (k in 1:nSm[z]){
    N3.bis[i,k,z]<-N3[i+k-1,k,z]
  }}

for (i in 1:n[z]){
  for (k in 1:nSm[z]){
    alpha.smolt[i,k,z] <- N3.bis[i,k,z]/sum(N3.bis[i,,z])
  }
}

Marine phase

# Sum of smolts age classes per year of smolts migration
for( i in 1 : n[z] ){
  Sum.N3[i,z] <- sum(N3[i,,z])
}

# Prior for marine survival M3

mu.alpha.S ~ dnorm(0,0.1)
rho.alpha.S ~ dunif(-1,1)
sigma.alpha.S ~ dunif(0,20)
tau.alpha.S <- 1/pow(sigma.alpha.S,2)
alpha.S[1] ~ dnorm(0,0.01)

#Common term AR1

for (l in 1:(n[1]+1)){
  alpha.S[i+1] ~ dnorm(mu.alpha.S + (alpha.S[i]-mu.alpha.S)*rho.alpha.S,tau.alpha.S)
}

# region specific term

for (z in 1:N){
  mu.beta.S[z] ~ dnorm(0,0.1)
  rho.beta.S[z] ~ dunif(-1,1)

  sigma.beta.S[z] ~ dunif(0,20)
  tau.beta.S[z] <- 1/pow(sigma.beta.S[z],2)
  sigma.general.S[z] ~ dunif(0,10)

```

```

    tau.general.S[z] <- 1/pow(sigma.general.S[z],2)
  } # end z

                                # A priori clustering from 8 --> 5 blocks

beta.S[1] ~ dnorm(0,0.01)
beta.S[2] ~ dnorm(0,0.01)
beta.S[3] ~ dnorm(0,0.01)
beta.S[4] ~ dnorm(0,0.01)
beta.S[5] <-beta.S[4]
beta.S[6] <-beta.S[1]
beta.S[7] <-beta.S[1]
beta.S[8] <- -1*(beta.S[1]+beta.S[2]+beta.S[3]+beta.S[4])

                                # Survival = Common trend + region-specific trend

for (z in 1:N){
  for( i in 1:(n[z]+2)){
    logit.S.est[i,z] ~ dnorm(alpha.S[i] + beta.S[z],tau.general.S[z])
  }}
for(i in 1:(n[1]+2)){
  logit(S.est[i,1]) <- logit.S.est[i,1]
  logit(S.est[i,2]) <- logit.S.est[i,2]
  logit(S.est[i,3]) <- logit.S.est[i,3]
  logit(S.est[i,4]) <- logit.S.est[i,4]
  logit(S.est[i,5]) <- logit.S.est[i,4]
  logit(S.est[i,6]) <- logit.S.est[i,1]
  logit(S.est[i,7]) <- logit.S.est[i,1]
  logit(S.est[i,8]) <- logit.S.est[i,8]
}

                                # Prior for maturation rate M3

mu.alpha.T ~ dnorm(0,10)
rho.alpha.T ~ dunif(-1,1)
sigma.alpha.T ~ dunif(0,1)
tau.alpha.T <- 1/pow(sigma.alpha.T,2)
alpha.T[1] ~ dnorm(0,0.01)

```



```

for (z in 1:N){
  sigma.general.T[z] ~ dunif(0,10)
  tau.general.T[z] <- 1/pow(sigma.general.T[z],2)
} # end z

# A priori clustering from 8 --> 5 blocks

beta.T[1] ~ dnorm(0,0.01)
beta.T[2] ~ dnorm(0,0.01)
beta.T[3] ~ dnorm(0,0.01)
beta.T[4] ~ dnorm(0,0.01)
beta.T[5] <-beta.T[4]
beta.T[6] <-beta.T[1]
beta.T[7] <-beta.T[1]
beta.T[8] <- -1*(beta.T[1]+beta.T[2]+beta.T[3]+beta.T[4])

# Common trend + region-specific trend

for (z in 1:8){
  for( i in 1:(n[z]+2)){
    logit.theta2[i,z] ~ dnorm(alpha.T[i] + beta.T[z],tau.general.T[z])
  }
}

for(i in 1:(n[1]+2)){
  logit(theta2[i,1]) <- logit.theta2[i,1]
  logit(theta2[i,2]) <- logit.theta2[i,2]
  logit(theta2[i,3]) <- logit.theta2[i,3]
  logit(theta2[i,4]) <- logit.theta2[i,4]
  logit(theta2[i,5]) <- logit.theta2[i,4]
  logit(theta2[i,6]) <- logit.theta2[i,1]
  logit(theta2[i,7]) <- logit.theta2[i,1]
  logit(theta2[i,8]) <- logit.theta2[i,8]
}

# Marine survival and Maturation: sequential beta-Binomial distributions

for (z in 1:N){
  for( i in 1 : n[z]){
    eta_star_Sum.N3[i,z] <- max(Sum.N3[i,z]*(eta[z]+1)/(Sum.N3[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
    alpha.S.est[i,z] <- S.est[i,z]*eta_star_Sum.N3[i,z]+ eps[z]
    beta.S.est[i,z] <- (1-S.est[i,z])*eta_star_Sum.N3[i,z]+ eps[z]
  }
}

```

```

p.S.est[i,z] ~ dbeta(alpha.S.est[i,z],beta.S.est[i,z])
}

logN4[z] ~ dunif(7,19)
log(N4[1,z]) <- logN4[z]

for( i in 1 : n[z] ){
  N4[i+1,z] ~ dlnorm(log(p.S.est[i,z]*Sum.N3[i,z])-(0.5/prec),prec)
}
for(i in 1:(n[z]-1)){
  eta_star_post.smolt[i,z] <- max(N4[i,z]*(eta[z]+1)/(N4[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
  alpha.theta2[i,z] <- theta2[i,z]*eta_star_post.smolt[i,z]+ eps[z]
  beta.theta2[i,z] <- (1-theta2[i,z])*eta_star_post.smolt[i,z]+ eps[z]
  p.theta2[i,z] ~ dbeta(alpha.theta2[i,z],beta.theta2[i,z])
}

                                # Maturing post-smolts
for(i in 1:(n[z]-1)){
  N5[i,z] ~ dlnorm(log(p.theta2[i,z]*N4[i,z])-0.5/prec.dummy,prec.dummy)
}

logN5[z]~dunif(7,19)
log(N5[n[z],z])<-logN5[z]

logN9[z]~dunif(7,19)
log(N9[n[z],z])<-logN9[z]

                                ## Non-Maturing post-smolts
for(i in 1:(n[z]-1)){
  N9[i,z] <- (1-p.theta2[i,z])*N4[i,z]
}}

                                ## Tight informative prior on the natural mortality
E.log.M1 <- log(E.M.mw) - 0.5/tau.log.M1
M1 ~ dlnorm(E.log.M1,tau.log.M1)

```

```

#Faroes catches on 1SW maturing fish

for (z in 1:N){
  for(i in 1:n[z]){
    delta1.m[i,z] ~ dlnorm(-3,1)
    H.CF1.m[i,z]<-(1-exp(-(delta1.m[i,z]+M1)*deltat2[z]))*delta1.m[i,z]/(delta1.m[i,z]+M1)
    S.m[i,z] <- exp(-(delta1.m[i,z]+M1)*deltat2[z])

    eta_star_N5[i,z] <- max(N5[i,z]*(eta[z]+1)/(N5[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
    alpha.S.m[i,z] <- S.m[i,z]*eta_star_N5[i,z]+ eps[z]
    beta.S.m[i,z] <- (1-S.m[i,z])*eta_star_N5[i,z]+ eps[z]
    p.S.m[i,z] ~ dbeta(alpha.S.m[i,z],beta.S.m[i,z])

    N6[i,z] <- p.S.m[i,z]*N5[i,z]
    CF1.m.True[i,z] ~ dbetabin((delta1.m[i,z]/(delta1.m[i,z]+M1[i]))*eta[z]+0.1,(1-
(delta1.m[i,z]/(delta1.m[i,z]+M1[i]))*eta[z]+0.1,round(N5[i,z]-N6[i,z]))
  }
}

```

```

#Faroe catches on 1SW non maturing fish

for(i in 1:n[z]){
  delta1.nm[i,z] ~ dlnorm(-4,1)
  H.CF1.nm[i,z] <- (1-exp(-(delta1.nm[i,z]+M1)*deltat2[z]))*delta1.nm[i,z]/(delta1.nm[i,z]+M1)
  S.nm[i,z] <- exp(-(delta1.nm[i,z]+M1)*deltat2[z])

  eta_star_N9[i,z]<-max(N9[i,z]*(eta[z]+1)/(N9[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
  alpha.S.nm[i,z] <- S.nm[i,z]*eta_star_N9[i,z]+ eps[z]
  beta.S.nm[i,z] <- (1-S.nm[i,z])*eta_star_N9[i,z]+ eps[z]
  p.S.nm[i,z] ~ dbeta(alpha.S.nm[i,z],beta.S.nm[i,z])

  N10[i,z] <- p.S.nm[i,z]*N9[i,z]
  CF1.nm.True[i,z] ~ dbetabin((delta1.nm[i,z]/(delta1.nm[i,z]+M1))*eta[z]+0.1,(1-
(delta1.nm[i,z]/(delta1.nm[i,z]+M1))*eta[z]+0.1,round(N9[i,z]-N9.1[i,z]))
}

```

```

# West Greenland 2SW catches

for(i in 1:n[z]){
  delta2[i,z]~dlnorm(-3,1)
  H.CG2[i,z]<-(1-exp(-(delta2[i,z]+M2[i,z])*deltat4[z]))*delta2[i,z]/(delta2[i,z]+M2[i,z])
  S.CG2[i,z]<-exp(-(delta2[i,z]+M2[i,z])*deltat4[z])

  eta_star_N10[i,z]<-max(N10[i,z]*(eta[z]+1)/(N10[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
  alpha.S.CG2[i,z] <- S.CG2[i,z]* eta_star_N10[i,z]+ eps[z]
  beta.S.CG2[i,z] <- (1-S.CG2[i,z])*eta_star_N10[i,z]+ eps[z]
  p.S.CG2[i,z] ~ dbeta(alpha.S.CG2[i,z],beta.S.CG2[i,z])

  N11[i,z] <- p.S.CG2[i,z]*N10[i,z]
  CG2.True[i,z]~dbetabin((delta2[i,z]/(delta2[i,z]+M2[i,z]))*eta[z]+0.1,(1-
(delta2[i,z]/(delta2[i,z]+M2[i,z]))*eta[z]+0.1,round(N10[i,z]-N10[i,z]))
}

# Faroes 2SW catches

for(i in 1:(n[z]+1)){
  delta3[i,z] ~ dlnorm(-3,1)
  H.CF2[i,z] <- (1-exp(-(delta3[i,z]+M1)*deltat5[z]))*delta3[i,z]/(delta3[i,z]+M1)
  S.CF2[i,z] <- exp(-(delta3[i,z]+M1)*deltat5[z])
}

for(i in 1:n[z]){
  eta_star_N11[i,z] <- max(N11[i,z]*(eta[z]+1)/(N11[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
}

for(i in 1:n[z]){
  alpha.S.CF2[i,z] <- S.CF2[i,z]*eta_star_N11[i,z]+ eps[z]
  beta.S.CF2[i,z] <- (1-S.CF2[i,z])*eta_star_N1[i,z]+ eps[z]
  p.S.CF2[i,z] ~ dbeta(alpha.S.CF2[i,z],beta.S.CF2[i,z])
}

logN12[z] ~ dunif(7,19)
log(N12[1,z]) <- logN12[z]
for(i in 1:n[z]){
  N12[i+1,z] <- p.S.CF2[i,z]*N11[i,z]
}

for(i in 2:n[z]){

```

```

CF2.True[i,z] ~ dbetabin((delta3[i,z]/(delta3[i,z]+M1))*eta[z]+0.1,(1-
(delta3[i,z]/(delta3[i,z]+M1)))*eta[z]+0.1,round(N9.2[i-1,z]-N9.3[i,z]))
}

# Returns as 1SW Fish

for(i in 1:n[z]){
  S.N6[i,z]<-exp(-(M1)*deltat3[z])
  eta_star_N6[i,z]<-max(N6[i,z]*(eta[z]+1)/(N6[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
  alpha.S.N6[i,z] <- S.N6[i,z]* eta_star_N6[i,z]+ eps[z]
  beta.S.N6[i,z] <- (1-S.N6[i,z])*eta_star_N6[i,z]+ eps[z]
  p.S.N6[i,z] ~ dbeta(alpha.S.N6[i,z],beta.S.N6[i,z])
  N7[i,z] <- p.S.N6[i,z]*N6[i,z]

  # Returns as 2SW Fish

  S.N12[i,z]<-exp(-(M1)*deltat6[z])
  eta_star_N12[i,z]<-max(N12[i,z]*(eta[z]+1)/(N12[i,z]+eta[z])-1,0.00001)
  alpha.S.N12[i,z] <- S.N12[i,z]* eta_star_N12[i,z]+ eps[z]
  beta.S.N12[i,z] <- (1-S.N12[i,z])*eta_star_N12[i,z]+ eps[z]
  p.S.N12[i,z] ~ dbeta(alpha.S.N12[i,z],beta.S.N12[i,z])
  N13[i,z] <- p.S.N12[i,z]*N12[i,z]
}
}
} # End model

```

Code JAGS: Modèle M2

```

# Prior for marine survival M3

tau.S[1:5,1:5] ~ dwish(omega[1:5,1:5],ddl)
for (z in 1:5){
  mu.S[z] ~ dnorm(0,0.1)
  rho.S[z] ~ dunif(-1,1)
  logit.S.est2[1,z] ~ dnorm(0,0.01)
}
for (i in 1:(n[1]+5)){
  logit.S.est2[i+1,1:5] ~ dmnorm(mu.S[1:5] + (logit.S.est2[i,1:5]-mu.S[1:5])*rho.S[1:5],tau.S[1:5,1:5])
}
for(i in 1:(n[1]+5)){
  logit.S.est[i,1] <- logit.S.est2[i,1]
  logit.S.est[i,2] <- logit.S.est2[i,2]
  logit.S.est[i,3] <- logit.S.est2[i,3]
  logit.S.est[i,4] <- logit.S.est2[i,4]
  logit.S.est[i,5] <- logit.S.est2[i,4] # Western Scotland grouped with Eastern Scotland
  logit.S.est[i,6] <- logit.S.est2[i,1] # Northern Ireland (FO and FB) grouped with Ireland
  logit.S.est[i,7] <- logit.S.est2[i,1]
  logit.S.est[i,8] <- logit.S.est2[i,5]
}
for (z in 1:8){
  for (i in 1:(n[z]+5)){
    logit(S.est[i,z]) <- logit.S.est[i,z]
  }
}

# Prior for maturation rate M3

tau.T[1:5,1:5] ~ dwish(omega[1:5,1:5],ddl)
for (z in 1:5){
  mu.T[z] ~ dnorm(0,0.1)
  rho.T[z] ~ dunif(-1,1)
  logit.theta22[1,z] ~ dnorm(0,0.01)
}
for (i in 1:(n[1]+5)){

```

```

    logit.theta22[i+1,1:5] ~ dmnorm(mu.T[1:5] + (logit.theta22[i,1:5]-
mu.T[1:5])*rho.T[1:5],tau.T[1:5,1:5])
}
for(i in 1:(n[1]+5)){
  logit.theta2[i,1] <- logit.theta22[i,1]
  logit.theta2[i,2] <- logit.theta22[i,2]
  logit.theta2[i,3] <- logit.theta22[i,3]
  logit.theta2[i,4] <- logit.theta22[i,4]
  logit.theta2[i,5] <- logit.theta22[i,4] # Western Scotland grouped with Eastern Scotland
  logit.theta2[i,6] <- logit.theta22[i,1] # Northern Ireland (FO and FB) grouped with Ireland
  logit.theta2[i,7] <- logit.theta22[i,1]
  logit.theta2[i,8] <- logit.theta22[i,5]
}
for (z in 1:8){
  for (i in 1:(n[z]+5)){
    logit(theta2[i,z]) <- logit.theta2[i,z]
  }}

```