



CHANGEMENT GLOBAL ET STRATEGIES
DEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS PISCICOLES
GLOBAL CHANGE AND DEMOGRAPHIC STRATEGIES OF
FISH POPULATIONS

Programme APR GICC 2005
Rapport de fin de contrat

RAPPORT SCIENTIFIQUE

Cemagref Antony UR HBAN
Hydrobiologie et Bioprocédés
Didier PONT

Parc de Tourvoie, BP44,
92163 Antony Cedex

Date : 23/01/2010

N° de contrat 0000767
Date du contrat : 27/07/2007

Coordinateur scientifique : PONT Didier, Directeur de Recherche, Cemagref

Adresse: Cemagref Antony, Unité HBAN, Hydrobiologie et Bioprocédés, Parc de Tourvoie,
BP44,
92163 Antony Cedex

Tel: 01 40 96 65 52, Fax: 01 40 96 61 99,
E-mail: didier.pont@cemagref.fr

Equipes impliquées dans le projet:

UR CEMAGREF Écosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins. Bordeaux.
UR CEMAGREF HBAN. Hydrosystèmes et Bioprocédés. Antony.
UR CEMAGREF Hydrobiologie. Aix en Provence
UMR 5558 CNRS-Université C. Bernard, Lyon. Biométrie et Biologie Evolutive. Lyon
UMR BOREA, MNHN, CNRS 7208, IRD 207, UMPC. Paris
UMR 0985 INRA-Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes. Rennes
UMR INRA-Université de Pau et des pays de l'Adour Ecologie Comportementale et Biologie
des Poissons Quartier Ibarron 64 310 Saint Pée sur Nivelle

Mots-clés : CC, cours d'eau, poissons, traits de vie, migration, plasticité, viabilité, modélisation, *Salmo salar*, *Cottus gobio*, France, Afrique de l'Ouest.

Thème de l'APR concerné: Thème IV «Biodiversité et CC»

Durée: 24 mois

Montant de l'aide obtenue auprès du GICC: **242 320 EurosTTC**

Equipes de Recherche	Fonction	e-mail	% temps
Cemagref Bordeaux EPBX Rochard Eric Lassale Géraldine	DR1 Doctorante	eric.rochard@cemagref.fr	10% 23%
Cemagref Antony HBAN Pont Didier Hette Nicolas Mazeas L. Epissard J.	DR2 Doctorant CR1 T.	didier.pont@cemagref.fr	20% 20% 5% 10%
Cemagref Aix HYAX Dumont Bernard Raymond Virginie	DR2 T	bernard.dumont@cemagref.fr	50% 50%
CNRS UMR 5558 Lyon Charles Sandrine M.L. Delignette Muller Kielbassa Jannice	MCU MCU Doctorante	scharles@biomserv.univ-lyon1.fr	30% 20% 100%
Ecole d'Ingénieur Lullier (Genève) Cattanéo Franck	MCU		5%
UMR BOREA, MNHN, CNRS 7208, IRD 207, UMPC Hugueny Bernard	CR1	hugueny@mnhn.fr	10%
INRA St Pée UMR ECOPBIOP Gaudin Philippe Beall Eddy Prévost Etienne Dumas Jacques Parade Michel Huchet Emmanuel Rives Jacques Glise Stépahne Lange Frédéric Piou Cyril	DR2 CR1 CR1 CR1 IE Technicien Technicien Technicien Technicien	gaudin@st-pee.inra.fr beall@st-pee.inra.fr eprevost@st-pee.inra.fr	10% 40% 70% 50% 17% 17% 17% 50% 30%
INRA Rennes UMR ESE Baglinière Jean Luc Roussel Jean Marc Rivot Etienne Huteau Dominique Bal Guillaume Perrier Charles	DR2 CR1 IR TR. Doctorant Doctorant	Jean-Marc.Roussel@rennes.inra.fr Jean-Luc.Bagliniere@rennes.inra.fr Etienne.Rivot@Agrocampus-ouest.fr	20% 15% 15% 15% 100 % 20 %
UExp Eco-Ecotox INRA Rennes Azam Didier Marchand Frédéric Jeannot Nicolas Tremblay Julien	I.E. AI Technicien Technicien	Didier.Azam@rennes.inra.fr Frédéric.Marchand@rennes.inra.fr	10% 10% 20% 20%

Sommaire

I Introduction.....	5
II Changements climatiques et dynamique de populations de saumon Atlantique (Salmo salar).....	6
Analyse macroécologique	7
Analyse régionale et locale	11
Modifications des caractéristiques biologiques	12
Impact du réchauffement sur la reproduction (Nivelle).....	15
Température de l'eau : cas de la Nivelle.....	20
Prise en compte du CC dans l'aide à la décision	27
Références et annexes	31
III Climat et dynamique des peuplements de poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest.....	55
IV Influence des régimes thermiques sur la dynamique des populations de chabot.....	66
IV-A Structures trophiques et régimes thermiques.....	67
IV-B Modélisation température-dépendante de la dynamique de population du Chabot.....	94
Discussion – conclusion générale	128

I Introduction

Les conséquences des changements climatiques planétaires sont susceptibles d'affecter de façon significative la plupart des écosystèmes tant du point de vue de leur fonctionnement que de la biodiversité qu'ils abritent. Dans ce cadre, l'un des challenges majeurs auxquels sont actuellement confrontés les écologues est leur capacité à prédire les impacts futurs sur les populations et les communautés, et ceci dans le cadre de systèmes par ailleurs déjà fortement anthropisés (dégradation et fragmentation des habitats, introductions d'espèces). De par leur poïkilothermie, les populations piscicoles seront fortement affectées. Si dans un premier temps, l'accent a été mis sur l'évaluation des modifications potentielles des aires de distribution des espèces par des approches relevant de la modélisation statistique, il est en maintenant nécessaire de s'intéresser aux mécanismes sous-jacents, et en particulier aux implications des modifications de la température de l'eau sur le métabolisme et les comportements individuels, ainsi que sur les paramètres démographiques.

Le projet avait comme objectif d'étudier les capacités de réponses de deux modèles biologiques au CC, choisis pour leur caractère emblématique et les projets de restauration déjà engagés (saumon), et leur capacité à jouer un rôle d'espèce sentinelle d'état de la biodiversité dans les zones amont des bassins hydrographiques (chabot).

- **Le saumon (*Salmo salar*)** est une espèce migratrice amphihaline anadrome et sténotherme d'eau froide, inscrite depuis le début de la décennie 1990 sur la liste rouge des espèces menacées. Le réchauffement s'ajoute à cette situation et semble être à l'origine de modifications des stratégies d'histoire de vie qu'il convient de mieux connaître pour adapter les politiques de restauration actuellement en place. L'étude visera à identifier les déterminants biologiques et environnementaux révélateurs de modifications de stratégies de vie et de reproduction, en vue d'évaluer en milieu naturel les capacités d'adaptation à plus ou moins long terme des populations de saumons. L'ensemble de ces éléments sera ensuite intégré dans différents scénarios (changement climatique et gestion) afin de développer des outils d'aide à la décision pour la gestion des populations de saumon.

- **Le chabot (*Cottus gobio*)** est une espèce cryophile qui ne fait l'objet d'aucune manipulation par l'homme. Un accroissement thermique altère sa reproduction et modifie sa stratégie démographique. Présente dans toute l'Europe de l'Ouest et citée dans l'annexe II de la directive Habitat, elle est caractéristique des parties apicales des réseaux hydrographiques et peut être considérée comme une espèce sentinelle. Il s'agit de construire un modèle de dynamique de population spatialisé incorporant les effets du régime thermique, d'événements hydrologiques extrêmes et de l'introduction de toxiques sur les principaux traits d'histoire de vie du chabot et de déboucher sur un outil permettant une analyse de viabilité dans la perspective du changement global. En complément, nous chercherons également à mieux comprendre les interactions entre les ressources alimentaires (macro-invertébrés benthiques) et la croissance des poissons.

En complément, une approche visant à modéliser l'impact du climat sur la dynamique de populations de poissons d'eau douce d'Afrique de l'ouest a été mise en oeuvre. Elle cherchait en particulier à mettre en évidence l'influence des régimes thermiques en complément de l'influence hydrologique reconnue comme prépondérante dans les milieux intertropicaux.

II Changements climatiques et dynamique de populations de saumon Atlantique (*Salmo salar*)

Jean-Luc Baglinière¹, Etienne Rivot¹, Jean-Marc-Roussel¹, Charles Perrier¹, Guillaume Bal¹, Etienne Prévost², Eddy Beall², Cyril Piou², Géraldine Lassalle³, Eric Rochard³

(1) UMR INRA-Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de St Brieuc CS 84215 35042 Rennes cedex

(2) UMR INRA-Université de Pau et des pays de l'Adour Ecologie Comportementale et Biologie des Poissons Quartier Ibarron 64 310 Saint Pée sur Nivelle

(3) UR CEMAGREF Écosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 avenue de Verdun 33612 Cestas Cedex, France

Contexte

Le saumon (*Salmo salar*) est une espèce migratrice amphihaline anadrome et sténotherme d'eau froide (MacCrimmon *et al.* 1979, Porcher & Baglinière 2001). Il est inscrit depuis le début de la décennie 1990 sur la liste rouge des espèces menacées en France et en Europe (Porcher & Baglinière 2001). En effet, cette espèce est actuellement considérée en danger du fait i) d'une diminution de l'aire de répartition et de l'abondance des stocks et ii) d'une modification de la structure démographique des populations se traduisant par une forte diminution des saumons de plusieurs hivers de mer constatée depuis plusieurs années sur toute l'aire de distribution et plus particulièrement dans sa partie sud européenne (ICES 2003). Ce déclin des stocks de saumons et la modification de leurs composantes semble résulter de causes multiples cumulatives liées aux stress anthropiques : multiplication des barrages, dégradation de la qualité de l'eau et raréfaction des habitats favorables en rivière renforcé dans certains cas par un taux d'exploitation non adapté à la diminution des potentialités de productivité des stocks (Baglinière *et al.* 1990 ; Parrish *et al.* 1998 ; Schindler 2001). Le réchauffement s'ajoute à cette situation et semble déjà être à l'origine de modifications des stratégies d'histoire de vie en eau douce (âge d'eau douce plus faible : Baglinière *et al.* 2004) et en mer (baisse de la survie marine des gros saumons : Friedland 1998 et Friedland *et al.* 2003). Par ailleurs, le changement climatique semble à court terme susceptible de modifier et de réduire plus encore l'aire de répartition de cette espèce. Il convient alors de mieux renseigner ces modifications pour comprendre l'évolution spatio-temporelle des populations encore présentes et adapter les politiques de restauration développées.

Actuellement, le saumon ne colonise plus en France qu'une trentaine de cours d'eau localisés dans deux régions : le massif armoricain (Bretagne et Basse-Normandie) et le pays basque français. Ces cours d'eau sont localisés en limite sud de distribution de l'espèce en Europe et cette localisation fournit une bonne opportunité pour étudier la variabilité des traits d'histoire de vie dans un environnement changeant (local et global) où des conditions défavorables peuvent rapidement prévaloir.

L'âge à la smoltification est un des traits d'histoire de vie fondamentaux chez le saumon atlantique. Cet âge ou le temps de séjour en eau douce du juvénile dépend fortement du paramètre croissance et donc de la taille atteinte par le jeune saumon lors de l'automne de sa première année de vie (existence d'une bimodalité de croissance permettant d'estimer la fraction des futurs juvéniles migrants : Baglinière & Champigneulle 1986). Ainsi, le taux de croissance apparaît comme essentiel dans la modulation des traits ou tactiques d'histoire de

vie du juvénile (Hutchings & Jones 1998 ; McCormick *et al.* 1998). Ce paramètre croissance est fortement conditionné par des facteurs environnementaux comme la température de l'eau, le débit et les conditions trophiques dans le cours d'eau (Baglinière *et al.* 2004). En France, les bonnes conditions de croissance liées à un effet latitudinal se traduisent par un court temps de séjour du juvénile en eau douce (un à deux ans) avant la migration en mer (Baglinière & Porcher 1994).

Actuellement, l'instabilité des milieux aquatiques fluviaux rend les conditions de croissance très changeantes, signifiant pour le jeune saumon une modification de son temps de séjour en rivière mais également de ses potentialités de migration (maturation sexuelle précoce chez les individus mâles signifiant souvent une résidence définitive en eau douce).

Ainsi, les modifications de répartition spatiale et d'abondance, et de stratégies de vie ou de reproduction sont liées à celles des conditions environnementales elles-mêmes liées à l'impact du changement climatique (réchauffement des eaux, modification de la pluviométrie) et des activités humaines locales (à l'échelle du bassin versant) pouvant entraîner : une augmentation de la charge en nutriments et xénobiotiques et donc une modification des conditions trophiques ; une fragmentation accrue ; des régimes hydrologiques perturbés.

Objectifs généraux

L'étude proposée a pour objectif global d'aborder sous l'angle analytique et prédictif l'influence du changement climatique global et local (conditions trophiques) sur les caractéristiques biologiques et écologiques, et la dynamique des populations de saumon. Elle vise à identifier les déterminants biologiques et environnementaux révélateurs de modifications de stratégies de vie et de reproduction, en vue d'évaluer en milieu naturel les capacités d'adaptation à plus ou moins long terme des populations de saumons (modifications des traits populationnels et/ou d'histoire de vie). L'ensemble de ces éléments sera ensuite intégré dans différents scénarios (changement climatique et gestion) afin de développer des outils d'aide à la décision pour la gestion des populations de saumon.

Cette étude comporte deux axes qui abordent les pressions anthropiques et du changement climatique à diverses échelles spatio-temporelles emboîtées. Les échelles spatiales abordées vont de l'aire de répartition actuelle de l'espèce à différents cours d'eau ateliers en passant par des grandes régions biogéographiques. Les échelles temporelles vont du court / moyen terme (analyse de données et expérimentations) au long terme (analyse, projection selon des scénarios).

Le présent rapport fait état des premiers résultats obtenus dans les deux premiers axes concernant 1) l'analyse macroécologique et 2) l'analyse régionale et locale sur trois bassins versants. Dans cette dernière approche, sont intégrés les premiers résultats concernant la démarche de la prise en compte du Changement climatique dans l'aide à la décision pour la gestion des populations de saumon.

Analyse macroécologique

Objectifs

À partir d'observations historiques (*ca* 1900) et actuelles (*ca* 2000) et en prenant pour grain le bassin versant, il s'agit d'établir les liens entre la distribution du saumon atlantique à l'échelle du continent européen et les caractéristiques physiques et climatiques des bassins versants.

Dans le cas où le facteur température interviendrait pour expliquer cette distribution, il s'agit de relativiser son importance, d'analyser la courbe de réponse de l'espèce à ce facteur et d'explorer les conséquences des changements climatiques attendus sur la distribution potentielle de l'espèce.

Enfin, nous avons cherché à établir, dans quelle mesure et de quelle manière, des pressions anthropiques régionales s'ajoutent à ou remplacent la température pour expliquer la distribution actuelle observée du saumon atlantique.

Les mêmes analyses conduites sur les 27 autres espèces migratrices européennes permettent de discuter et de relativiser les risques pesant sur le saumon atlantique.

Matériel et Méthodes

Afin de prendre en compte l'ensemble de l'aire de distribution européenne de l'espèce, nous avons retenu une zone d'étude allant du Groenland à l'Iran et de l'Afrique du Nord à la Scandinavie. Une base de données, EuroDiad 2.0 (EUROpean DIAdromous fish Database, Cemagref, Cestas, France), a été construite. Elle comporte certaines caractéristiques physiques (surface du bassin versant, altitude de la source et longitude de l'embouchure) et climatiques (température à l'embouchure et pluviométrie sur l'ensemble du bassin, avec des expressions hivernales, estivales et annuelles) des 196 bassins versants européens que nous avons documentés (Fig. 1) (voir Béguyer et al., 2007 pour plus de détails sur la sélection des bassins), ainsi que la présence ou l'absence du saumon dans ces bassins *ca* 1900 et *ca* 2000. En cas de présence de l'espèce, nous avons distingué trois classes : rare, commune et abondante, en tenant compte de la régularité de la présence, de la fonctionnalité et de la dominance des populations au sein de la communauté.

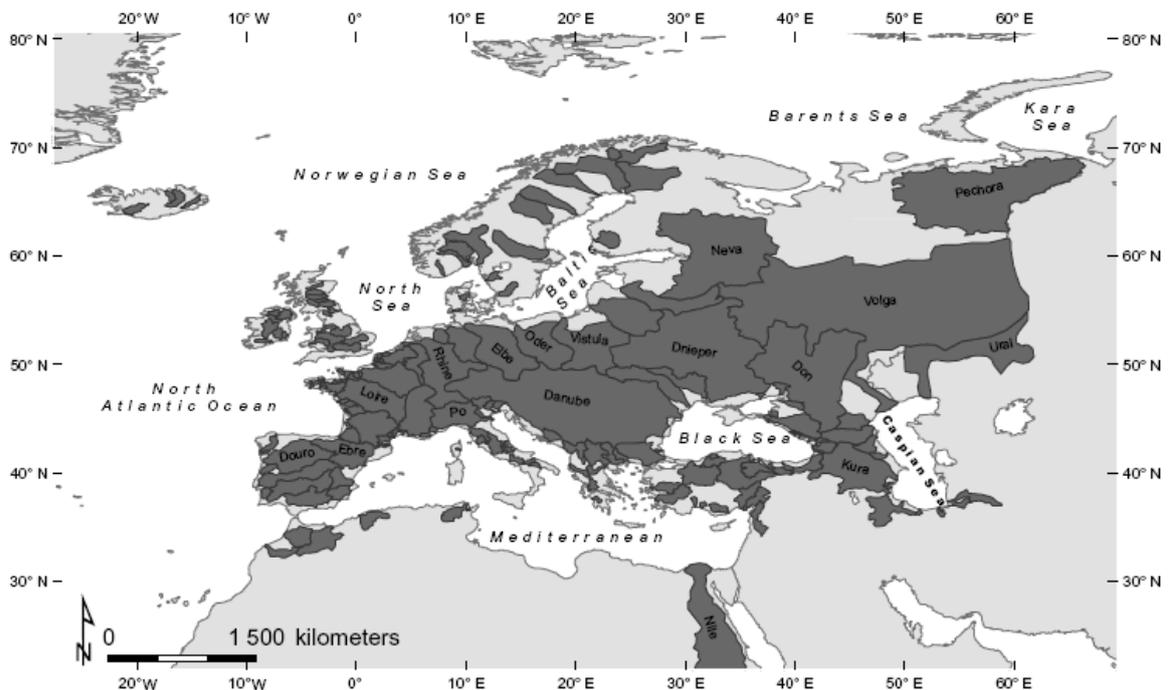


Figure 1. En gris foncé bordé de noir, les 196 bassins versants sélectionnés sur l'ensemble de l'Europe, de l'Afrique du Nord et du Moyen-Orient.

La base de données construite à cette occasion (EuroDiad 2.0) est disponible librement sur le site web du réseau international diadfish (www.diadfish.org).

Dans un premier temps, nous avons établi un modèle permettant d'expliquer la présence ou l'absence du saumon dans un bassin versant européen donné en 1900¹, en ne considérant que certaines caractéristiques physiques ou climatiques des bassins versants. Les données physiques ont été obtenues auprès de diverses sources et bases de données. Les données climatiques proviennent de la base CRU TS 2.1 (Mitchell & Jones, 2005) et correspondent à des moyennes sur la période 1901-1910. Nous avons retenu la famille des Modèles Additifs Généralisés (GAMs) (Hastie & Tibshirani, 1990) et l'implémentation a été réalisée à l'aide du logiciel R version 2.5.1. Parmi tous les modèles possibles utilisant au maximum trois variables explicatives, nous avons retenu celui avec le plus faible AIC² (Burnham & Anderson, 2002). La validation a été effectuée en utilisant un jeu d'apprentissage (75% du jeu de départ) et un jeu de validation (25% du jeu de départ). La qualité des modèles obtenus a été mesurée par différentes métriques (% de bien classées, indice de Kappa, pourcentage de déviance expliquée).

Ce modèle, établi à partir des observations 1900, a ensuite été projeté dans des conditions climatiques susceptibles d'être rencontrées en 2100. Les données climatiques sont issues de la base TYN SC 2.03 et proviennent de l'exploitation du modèle couplé océan-atmosphère HadCM₃ (Mitchell et al., 2004), sur la période 2070-2099. Nous avons retenu un des scénarios climatiques les plus pessimistes (A2), mais qui correspond assez bien à la tendance observée ces dernières années. On cherche, ainsi, à identifier la « favorabilité » climatique de chaque bassin pour le saumon atlantique, dans le contexte du changement climatique.

À la même échelle spatiale et temporelle (*ca* 1900), nous avons cherché à affiner la relation, en construisant un modèle prenant en compte l'abondance de l'espèce (quatre classes : absente, rare, commune et abondante). Pour cela, nous avons retenu un modèle de régression logistique ordinaire (*Proportional Odds Model*) (Harrell, 2001). De la même façon que décrite précédemment, parmi l'ensemble des modèles comprenant au maximum 3 facteurs explicatifs, sans interaction et avec des polynômes au maximum d'ordre 2, nous avons retenu celui qui réduisait le plus la déviance. La validation du modèle a été faite par ré-échantillonnage (1000 essais). Les métriques d'évaluation retenues sont le D_{xy} de Somers (Somers, 1962) et le coefficient de détermination de Nagelkerke (R_N²) (Nagelkerke, 1991).

Résultats

Modèle de présence – absence

Les facteurs retenus pour expliquer la distribution observée du saumon atlantique *ca* 1900 sont la température moyenne annuelle de l'air à l'embouchure du bassin (°C ; TempAnn), la longitude à l'embouchure du bassin (° ; Long) et la surface du bassin versant (km² ; Surf) :

$$\text{Formule} = \text{Salmo_salar} \sim s(\text{Long}, 2) + s(\text{Surf}, 2) + \text{TempAnn}$$

Sur le jeu d'apprentissage, le modèle présente les caractéristiques suivantes : un Kappa de 0.94, un AUC de 0.99 et un pourcentage de déviance expliquée égal à 88%. Pour le jeu de validation, on obtient un Kappa de 0.88 et un AUC de 0.98. Ceci en fait un très bon modèle.

La projection de ce modèle dans le contexte retenu, avec notre scénario climatique 2100, met en évidence une diminution drastique du nombre de bassins versants

¹ On se situe avant la première phase de réchauffement climatique qui a débuté en 1910 et avant la période principale de construction des grands aménagements hydrauliques dans la plupart des pays européens. On n'est pas pour autant dans un environnement pristine (Hoffmann, 1996 ; Larchey, 2001 ; Hoffmann, 2005).

² Akaike Information Criterion.

climatiquement favorables pour le saumon atlantique (Fig. 2). Plus spécifiquement, l'espèce conserverait une zone centrale climatiquement favorable mais perdrait ses implantations les plus méridionales ainsi qu'une partie des affluents au sud de la Baltique. Aucun bassin versant ne deviendrait favorable pour cette espèce. En conclusion, du point de vue climatique, le saumon devrait voir son aire de distribution se contracter.

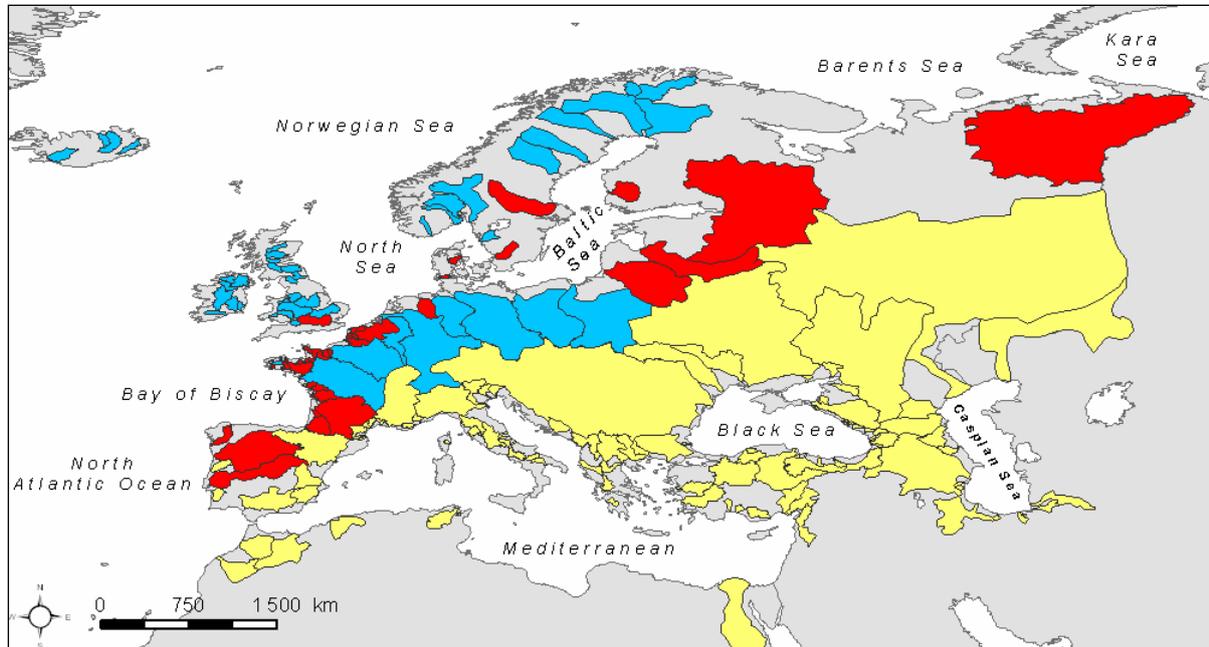


Figure 2. En jaune, les bassins versants sans saumon en 1900 et pour lesquels le modèle présence-absence ne prévoit pas de changement avec notre scénario 2100. En rouge, les bassins où l'espèce était présente en 1900 et que notre scénario 2100 prédit comme non favorables à l'espèce. En bleu, les bassins où l'espèce était présente en 1900 et que notre scénario 2100 prédit comme favorables à l'espèce.

Modèle à classes d'abondance

Les facteurs retenus sont, cette fois, la surface du bassin versant (km² ; Surf), l'altitude à la source (m ; Elv) et la température moyenne estivale de l'air (°C ; TempSum) :

$$\text{Formule} = \text{pol}(\text{Surf}, 2) + \text{Elv} + \text{pol}(\text{TempSum}, 2)$$

Lors de l'apprentissage, le modèle présente les caractéristiques suivantes : D_{xy} : 0.94, R_N^2 : 0.86, pourcentage de déviance expliquée : 69. Lors de la validation, réalisée par ré-échantillonnage, le modèle présente les caractéristiques suivantes : D_{xy} : 0.93 et R_N^2 : 0.84.

Parmi les vingt-deux espèces pour lesquelles nous avons construit ce type de modèle, celui établi pour le saumon est, de part ses caractéristiques intrinsèques, un des meilleurs. La projection obtenue à partir de ce dernier modèle pour notre scénario climatique 2100 (Fig.3) présente plus de nuances dans l'évolution de l'aire de distribution climatiquement favorable pour le saumon que la projection obtenue à partir du modèle présence-absence (Fig. 2). Les tendances générales sont conservées (perte de bassins favorables sur le sud de l'aire de distribution et sur le sud de la Baltique), même si pour certains bassins, les résultats peuvent, au premier abord, apparaître divergents.

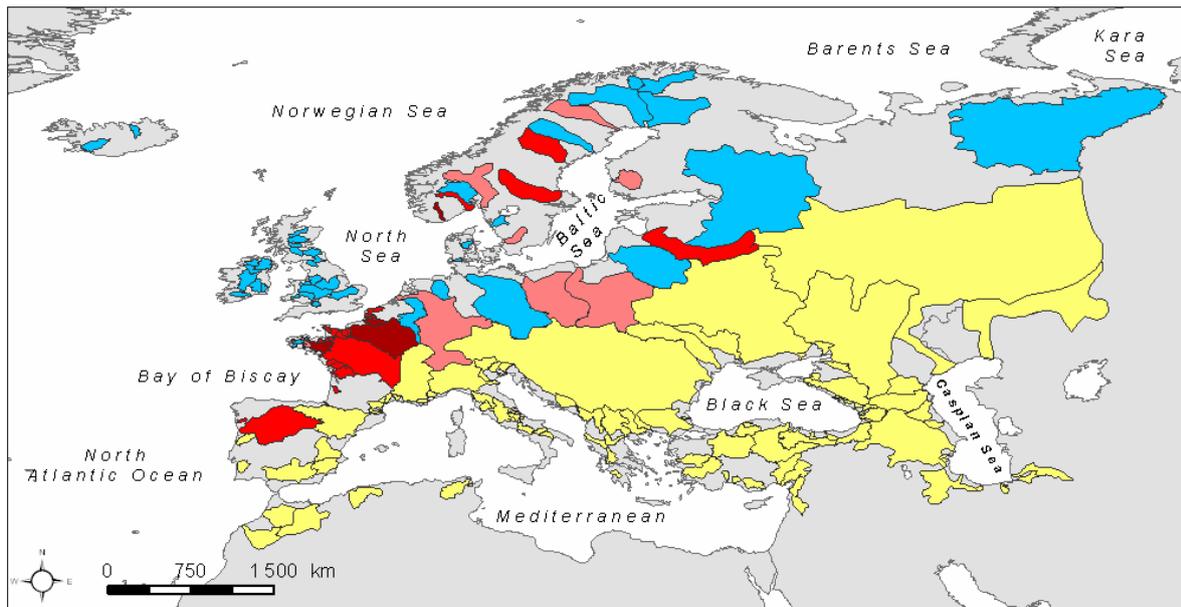


Figure 1 : En jaune, les bassins versant sans saumon en 1900 et pour lesquels le modèle à classe ne prévoit pas de changement avec notre scénario 2100. En rouge, les bassins où l'espèce était présente en 1900 et que notre scénario 2100 prédit comme non favorables à l'espèce. En marron, les bassins où l'espèce était « abondante » ou « commune » en 1900 et où selon notre scénario 2100, elle pourrait devenir « rare ». En rose, les bassins où l'espèce était « abondante » en 1900 et où selon notre scénario 2100, elle pourrait devenir « commune ». En bleu, les bassins où l'espèce était « abondante » en 1900 et où selon notre scénario 2100, elle pourrait demeurer « abondante ».

Analyse régionale et locale

Contexte et objectifs

L'approche régionale a été réalisée sur l'ensemble des rivières du Massif armoricain, région où se concentre l'essentiel des cours d'eau français colonisés naturellement par le saumon en raison d'un très faible taux d'équipement de grands barrages (essentiellement barrages de moulin de petite taille) (Thibault 1994). Cette région comme les autres a connu une diminution de l'abondance de ses populations, mais elle reste actuellement celle où plus de 80 % des captures de saumon en zone fluviale sont réalisées en France (Porcher 1999). De plus, les cours d'eau de cette région ont connu des modifications de la structure physique et agronomique de leurs bassins versants liées à des changements dans les pratiques culturales et leur niveau d'intensité. Il en a résulté de fortes perturbations des différents compartiments biotiques exerçant à la fois des effets directs (toxicité) et indirect (qualités de l'eau et habitat). Cette approche régionale est couplée ou complétée par une approche locale réalisée sur trois sites ateliers : la Nivelle (Pays basque), l'Oir, un affluent de la Sélune (Basse-Normandie), et le Scorff (Bretagne). Ces trois cours d'eau appartiennent à l'ORE Petits Fleuves Côtiers et sont bien instrumentés et leurs populations bénéficient d'un suivi très précis par les équipes INRA de Saint Pée sur Nivelle (UMR ECOBIOP) et de Rennes (UMR ESE, U3E) depuis 20 à 30 ans selon les caractéristiques étudiées. Des enregistrements de la température de l'eau, de l'air et des débits sur des périodes plus ou moins continues selon les stations (jusqu'à 25 ans) sont également disponibles.

L'objectif de ce deuxième volet est triple : (1) caractériser et quantifier les changements dans la structure des populations de saumon du Massif Armoricain en liaison

avec l'influence du changement climatique global, (2) identifier et analyser les modifications des stratégies de vie ou de reproduction. Ces deux aspects seront abordés en liaison avec le facteur thermique (approche comparative / méta analyse) mais également le facteur trophique (augmentation notamment du taux de nitrates et (3) intégrer ces changements dans les modèles de dynamique des populations développés sur certains cours d'eau (Oir, Scorff et Nivelles). Les travaux sont organisés selon quatre axes.

Résultats

1- Changements à l'échelle locale et globale des caractéristiques biologiques des populations de saumon Atlantique

L'évolution des tendances / fluctuations interannuelles dans l'âge moyen de rivière (proportion smolt 1 / smolt 2) des populations de saumon atlantique du Massif Armoricain, a été étudiée sur la période 1972-2005. Cette analyse a été réalisée à deux échelles spatiales (régionale et sur le site atelier du Scorff, cours d'eau de Bretagne-Sud, suivi depuis les années 1970) afin de voir si les évolutions observées pouvaient être considérées comme une réponse aux changements dans les conditions de croissance en eau douce (température, apports de nutriments).

Dans un premier temps, le travail a été effectué sur l'ensemble des rivières du Massif armoricain (23 rivières) à partir de données issues des retours d'adultes capturés par pêche à la ligne essentiellement âgés de 1+ an (castillons/grilses) et de deux ans de mer (saumons de printemps / multisea winter), soit un échantillon total de 26280 individus répartis sur 34 ans. Compte tenu de la variabilité d'échantillonnage dans l'espace et dans le temps (notamment moins d'individus disponibles avant 1987, année de l'instauration de la déclaration obligatoire des captures), l'analyse a été réalisée en utilisant 3 regroupements géographiques de rivières correspondant à des unités biogéographiques définies dans une précédente étude pour les caractéristiques biologiques des populations de saumon (Basse-Normandie, Bretagne-Nord et -Sud) (Figure 4.

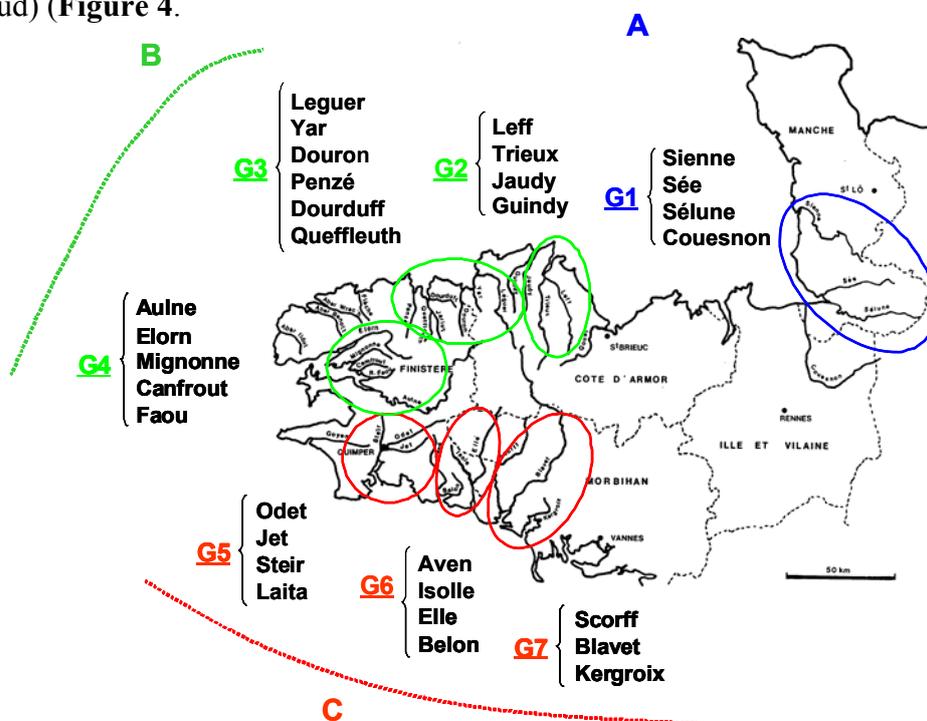


Figure 4. Rivières du massif armoricain étudiées et regroupement en trois strates géographiques : A = Basse-Normandie ; B = Bretagne Nord ; C = Bretagne Sud.

Les données ont été analysées par cohorte (1967-2002) et strate géographique en prenant en compte la proportion des individus âgés de un an d'eau douce (smolts de 1 an) et en la reliant dans le temps à des variables environnementales (température, pluviométrie et oscillation nord atlantique). Les méthodes statistiques utilisées font appel à des modèles linéaires généralisés et à des analyses de séries chronologiques.

Les analyses des tendances issues de la régression logistique, montrent que quelque soit la strate géographique (tous âges de mer confondus) (Figure 5) ou l'âge de mer (toutes strates géographiques confondues), la proportion des smolts de 1 an par cohorte augmente significativement au cours de la période.

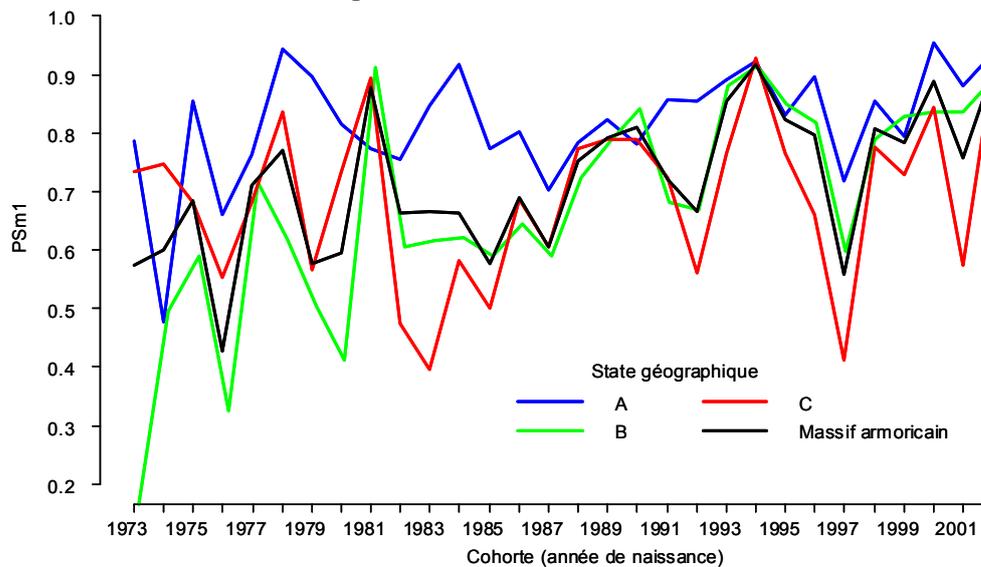


Figure 5. Evolution de la proportion de smolts 1+ par cohorte dans les populations de saumons capturés à la ligne de 1973 à 2005 en fonction de la strate géographique et pour tous les âges de mer confondus

Le fait que cette proportion augmente quel que soit l'âge de mer suggère un facteur de forçage durant la phase eau douce du juvénile. Par ailleurs, les analyses d'autocorrélation dans la série temporelle des résidus montrent l'existence d'un synchronisme dans les fluctuations observées autour de la tendance pour les trois strates ce qui traduirait une réponse à une variable de forçage environnementale à une échelle au moins régionale voire suprarégionale (climatique). Enfin, les fluctuations interannuelles de la proportion de smolt 1 ne sont pas corrélées ni à l'oscillation nord atlantique ni à la pluviométrie annuelle. En revanche, ces fluctuations sont significativement corrélées ($R^2=0.58$, $p=0.006$) à celles de la température moyenne de l'air calculée pour la période janvier – juin et correspondant à la période de vie sous-graviers et de croissance des juvéniles, et ceci malgré la réduction du degré de liberté due à l'autocorrélation élevée des séries (Fig. 6)

Dans un second temps, les modifications de croissance en eau douce du saumon Atlantique ont été analysées sur la rivière Scorff (Morbihan, France) durant la période 1970-2005 à l'aide de rétro-mesures effectuées à partir de 720 écailles d'adultes. La longueur rétro-calculée des juvéniles au premier hiver à partir de régression linéaires longueur de l'écaille-longueur du poisson augmente significativement de 1970 à 1987 (+25 mm) pour atteindre un plateau au début de la décennie 1990 (Fig. 7)). La température moyenne annuelle de l'eau augmente fortement sur la période (+1.5 °C). Dans le même temps, la progression de l'élevage (bovins et porcins) sur le bassin versant jusqu'au milieu des années 1990 a eu pour conséquence une forte élévation de la concentration en nitrates des eaux (+16 mg l⁻¹). Des

corrélations significatives sont trouvées entre la taille estimée des juvéniles, la température de l'eau pendant la période de croissance (mars à juin) et la teneur en nitrates.

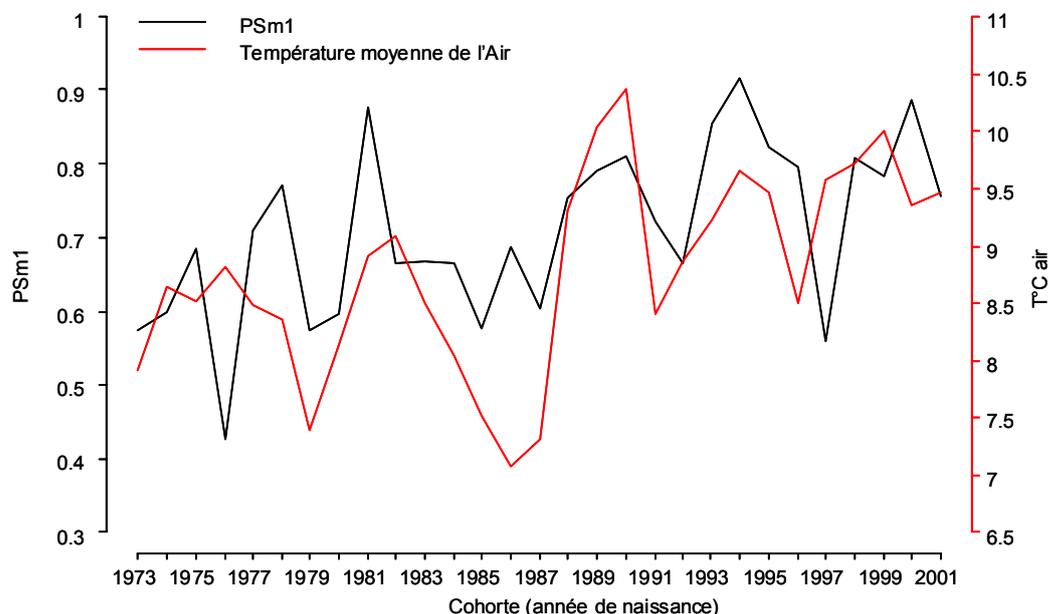


Figure 6. Evolution de la proportion de smolts 1+ par cohorte dans les populations de saumons capturés à la ligne de 1973 à 2005 sur l'ensemble des rivières du massif armoricain et de la température moyenne mensuelle de l'air entre les mois de janvier et juin.

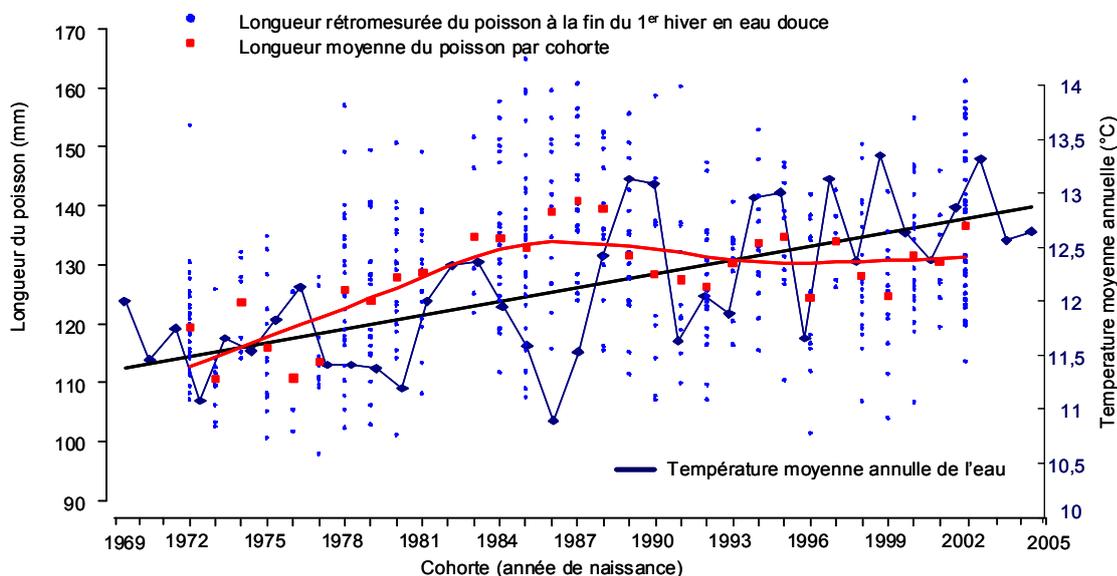


Figure 7. Evolution des tailles rétro-mesurées à la fin de l'hiver de rivière de 1970 à 2002 et de la régression non paramétrique « Lowess » - Evolution de la température moyenne annuelle de l'eau de 1969 à 2005.

Pour tenter d'évaluer le rôle de l'eutrophisation des cours d'eau, phénomène lié au développement des activités humaines et de l'agriculture sur les bassins versants, une étude comparative a été conduite entre le Scorff (Bretagne, France) et la rivière Teno (Laponie,

Finlande). Cette étude prend en compte 35 années d'enregistrement de l'azote inorganique dissous dans ces deux cours d'eau qui présentent une histoire anthropique récente très contrastée. Alors que la charge en azote dissous est restée basse et constante sur la Teno, la concentration en nitrate a été multipliée par 4 sur le Scorff depuis les années 70 (Figure 8a). L'évolution du ratio des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) dans les deux écosystèmes a été retracée grâce à l'analyse des collections d'écailles de juvéniles de saumon disponibles. L'espèce, à ce stade de développement, est un consommateur secondaire dans le réseau trophique des cours d'eau. Des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ plus fortes sur le Scorff que la Teno confirment les différences d'anthropisation des deux cours d'eau, sans qu'aucune tendance temporelle ne se dessine depuis les années 70 (Figure 8b). Par contre, une augmentation des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ corrélée aux concentrations en nitrate est observée sur le Scorff, alors qu'aucune tendance n'est visible sur la Teno (Figure 8c). Ce phénomène serait expliqué par un effet de l'enrichissement en nutriments sur la fixation de carbone atmosphérique par les producteurs primaires du cours d'eau, et des transferts de ce carbone atmosphérique vers les poissons par le réseau trophique. Ainsi, comme déjà démontré dans les lacs et océans, l'azote d'origine anthropique pourrait avoir des effets à long terme sur l'écologie des cours d'eau en modifiant le cycle du carbone dans les réseaux trophiques.

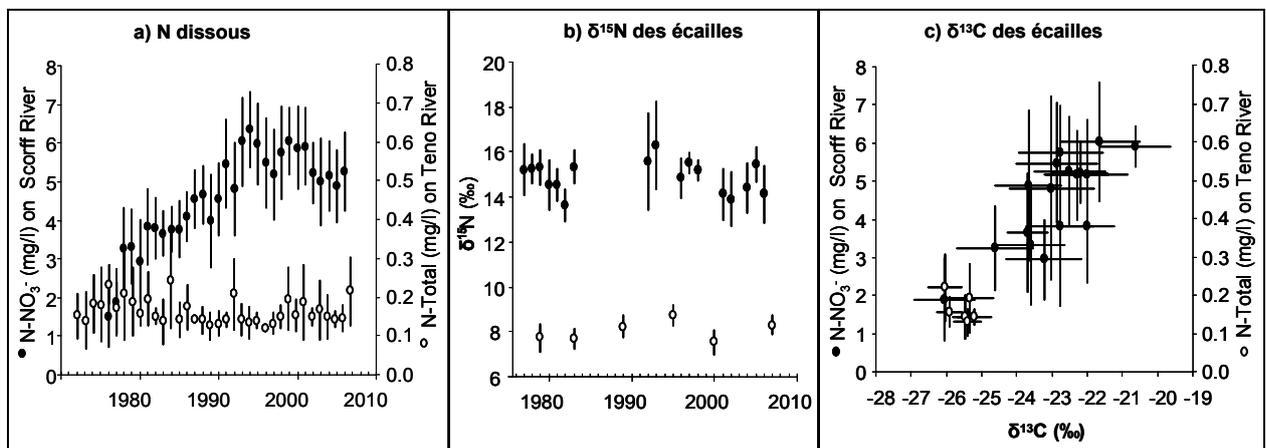


Figure 8. Evolution de l'azote inorganique dissous sur les rivières Scorff (France) et Teno (Finlande) au cours des 35 dernières années (a), et modifications des ratios isotopiques de l'azote (b) et du carbone (c) dans deux écosystèmes au travers de l'analyse des collections d'écailles de juvéniles de saumon.

Ainsi, l'ensemble des résultats obtenus suggère que la diminution de l'âge moyen de smoltification du saumon dans les rivières du Massif Armoricaïn est en liaison avec les modifications des performances de croissance des juvéniles, en réponse au réchauffement climatique et/ou l'enrichissement en nutriments entraînant une augmentation de productivité des cours d'eau. Néanmoins, il ne faut pas oublier qu'une hypothèse alternative de cette diminution pourrait être la réponse des populations de saumons à une pêche sélective sur les individus de plus grande taille et plus tardivement matures. Par ailleurs, au niveau méthodologique, un point important reste à souligner. La série des températures de l'eau recueillies sur le Scorff n'étant pas complète, les températures de l'eau ont été estimées à partir des données de la température de l'air qui étaient disponibles. Ainsi, que ce soit au niveau régional ou local, les modifications de structure d'âge et de taille des populations de saumon du massif armoricaïn sont reliées essentiellement à une augmentation de la température de l'air sans que l'on sache vraiment si ce paramètre est un bon proxy de celle de la température de l'eau.

2- Impact du réchauffement climatique sur la reproduction dans la Nivelle

L'influence de la température sur le comportement et le succès reproducteur du saumon atlantique a été examinée dans une première expérience conduite en décembre 2007-janvier 2008 sur la plateforme technique de Saint Pée sur Nivelle. Un fluvarium a été utilisé pour tester l'hypothèse que des hausses de température au dessus d'un certain seuil bloquaient l'activité de reproduction du saumon et affectaient son succès reproducteur. Le système expérimental est constitué d'un anneau allongé comportant deux sections de 10 m de long x 1 m de large fonctionnant en circuit presque fermé. Il comporte une couche de 25 cm d'épaisseur de gravier calibré de rivière (2-6 cm de diamètre), comparable au substrat trouvé sur les zones naturelles de frayères. Les principaux facteurs environnementaux (vitesse du courant, photopériode, températures de l'eau et de l'air) peuvent être manipulés. Des saumons castillons de la Nivelle, capturés dans les pièges des passes d'Uxondoa et d'Olha, ont été gardés en stabulation et triés régulièrement pour vérifier la maturité.

Deux séries de tests, témoin (température constante à 9°C) et expérimental (température variable entre 9 et 15°C) ont été conduites dans le fluvarium avec 7 couples de saumon. Le comportement des poissons est enregistré en continu pendant toute la durée de l'activité de frai (3 à 5 jours), grâce à des caméras numériques placées dans un boîtier étanche, et reliées à un ordinateur pour l'observation directe et le stockage des données sur disque SATA (capacité de 400 GO). Des spots infrarouges ($\lambda = 850 \text{ nm}$) éclairant la zone de frai permettent l'enregistrement nocturne. Immédiatement après chaque frai, les œufs fécondés sont collectés par siphonage, en repoussant la femelle avec une grille avant qu'elle ne commence à recouvrir les œufs. Ils sont ensuite mis en incubation à température ambiante, et triés régulièrement pour comptabiliser les mortalités, les œufs morts étant conservés dans la liqueur de Stockard en vue d'analyses ultérieures.

Les principaux comportements de frai (Gaudemar et Beall 1999) de la femelle (creusements périphériques et précis, sondages) et du mâle (tremblements), ainsi que les sorties des deux sexes de la zone de frayère sont analysés classiquement par des éthogrammes. En outre, un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a été utilisé pour analyser des séquences de 10 minutes choisies aléatoirement. Ces séquences représentent 40% de l'ensemble des enregistrements vidéo pour chacune des 7 paires de saumons. La variable dépendante est le nombre d'un comportement particulier observé dans une séquence de 10 min. Les variables explicatives sont la photopériode et la température.

La reproduction des femelles a lieu normalement à la température de 9°C, mais elle a été observée jusqu'à 14,7°C dans les biefs expérimentaux. La durée entre les pontes augmente considérablement (2 à 3 fois) à des températures élevées (12-14°C) par rapport à la situation où les températures sont maintenues à 9°C. L'analyse des enregistrements vidéo au cours d'une période de 6 h avant la 3^{ème} ponte, prise comme référence, montre pour le témoin une augmentation de la fréquence des sondages dans l'heure qui précède les frai, avec une forte baisse dans la période intermédiaire (Fig. 9). Dans le témoin, la fréquence des sondages reste beaucoup plus élevée durant toute la période de 6 h avant la 3^{ème} ponte (Fig. 9). Les mêmes résultats sont obtenus pour les creusements précis, et le comportement de cour du mâle (tremblements) est fortement altéré.

Pour les séquences aléatoires analysées avec le GLMM sur l'ensemble des données, la différence jour-nuit est mise en évidence, l'activité étant systématiquement plus intense la nuit (Fig. 10). Surtout, les comportements de la femelle, creusements périphériques et précis (Fig. 10), et de cour du mâle diminuent tous avec la température. Ces résultats peuvent être expliqués par le fait que le mâle et la femelle quittent plus souvent et plus longtemps la frayère aux températures élevées de jour comme de nuit (Fig. 11).

Cette première expérience indique qu'il n'y a pas d'effet de seuil dans l'intervalle de température étudié, et que la femelle saumon peut déposer ses œufs jusqu'à près de 15 °C. Cependant, les températures élevées retardent et réduisent l'activité de frai, en liaison avec des

abandons plus fréquents de la frayère. Par ailleurs, à certaines périodes, le nombre total de comportements tend à augmenter. Il semblerait que cette population de saumon située en limite sud de l'aire de répartition de l'espèce soit adaptée à la reproduction dans des conditions de température relativement extrêmes, et serait donc capable de supporter des variations climatiques modérées.

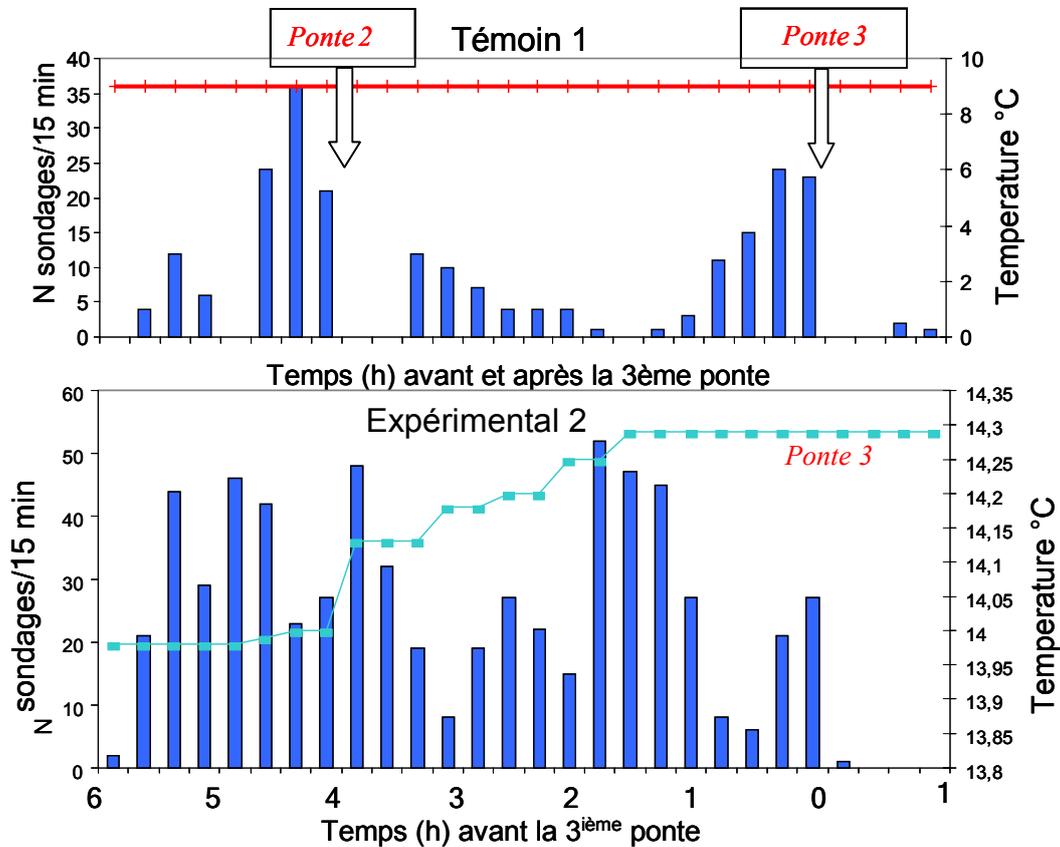


Figure 9. Evolution du nombre de sondages chez des femelles témoins et expérimentales durant la période précédant la 3ème ponte (flèche)

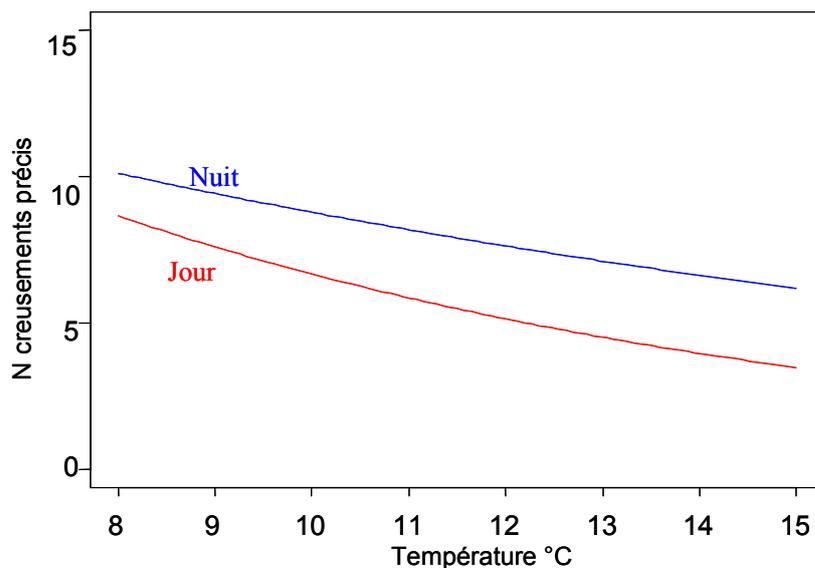


Figure 10. Nombre de creusements précis par séquence de 10 min en fonction de la température et de la photopériode.

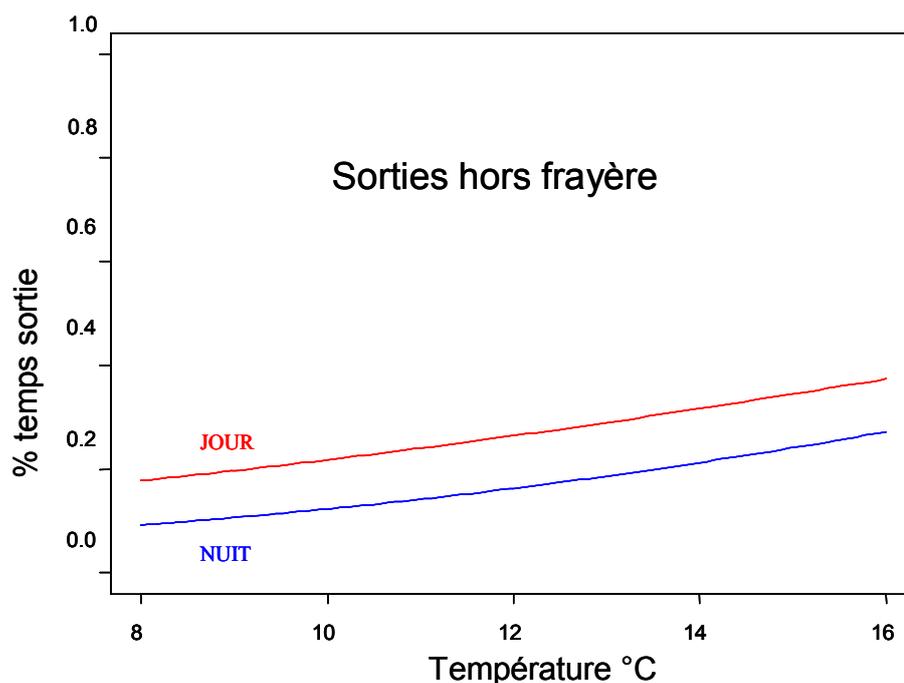


Figure 11. Evolution de la durée des sorties de la femelle par séquence de 10 min en fonction de la température et de la photopériode.

Une seconde expérience conduite en décembre 2008 dans le fluvarium a permis de compléter et confirmer les résultats obtenus en 2007. Au total, 12 couples de saumons ont été testés dans le dispositif expérimental (5 témoins maintenus à une température constante de 9°C, et 7 « expérimentaux » subissant une hausse de température de 9 à 15°C pendant 36 h). Le comportement de frai est enregistré grâce à des caméras vidéo numériques filmant sous éclairage infrarouge. Un total de 862 séquences comportementales de 10 minutes, tirées aléatoirement sur l'ensemble des enregistrements, a constitué la base de données sur laquelle a porté l'analyse de l'effet de la température et autres variables (photopériode, rang de ponte) sur l'activité de reproduction. L'analyse a été réalisée avec le modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM) sous R.

Tout d'abord, l'allongement de la durée inter pontes dans les couples expérimentaux par rapport aux couples témoins a été confirmé, surtout au cours de la période du maximum de température, entre les deuxièmes et troisièmes pontes (18 h vs. 5 h, Tab. 1).

Tableau 1. Temps moyen entre pontes successives pour les couples témoins et expérimentaux (en h min s)

Témoins	P1-P2	P2-P3	P3-P4	P4-P5
N	5	5	3	2
temps moyen	2:38:00	4:58:24	6:06:40	8:26:00
écart-type	0:29:29	0:52:01	1:42:00	0:21:13
Expérimentaux				
N	7	7	6	3
temps moyen	4:39:17	18:25:26	9:25:30	6:25:00
écart-type	3:13:15	15:39:11	5:20:41	2:31:53

De même, le GLMM indique que la température a un effet significatif sur la probabilité d'apparition des quatre comportements considérés (creusements périphériques et précis, sondages pour la femelle, tremblements pour les mâles), et sur les fréquences de ces comportements, ceux-ci étant significativement moins nombreux aux températures élevées (Fig. 12).

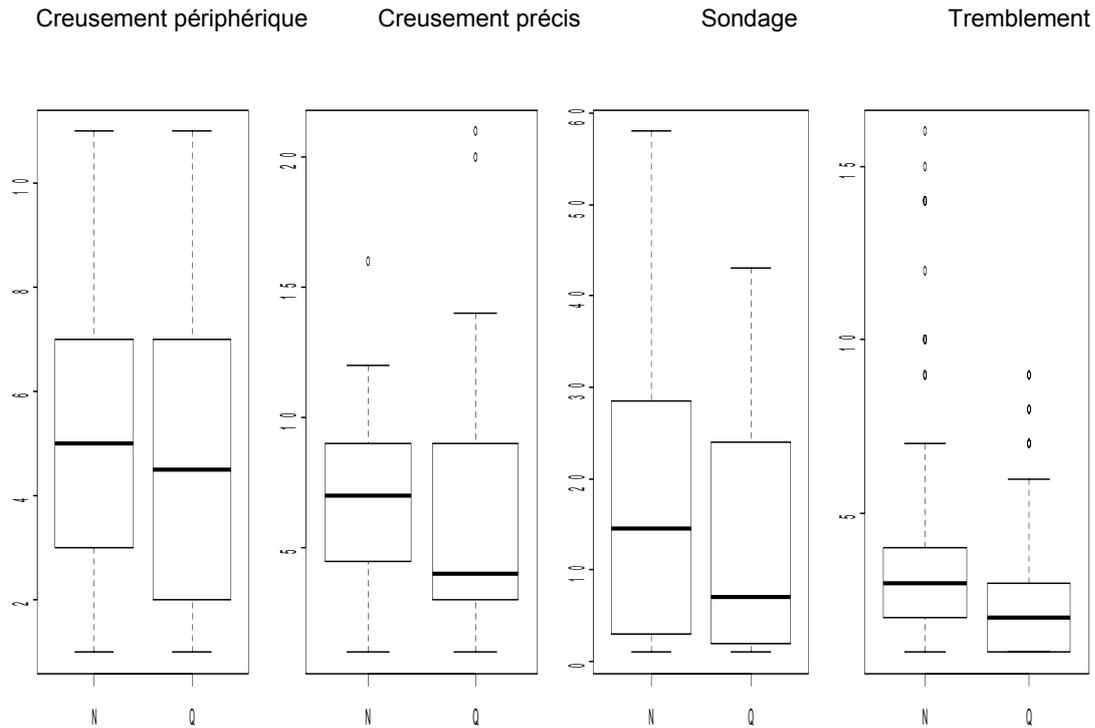


Figure 12. Effet de la température sur la fréquence des comportements (N : 9-12°C et Q : 14-15°C)

Le succès reproducteur des différents couples a pu être déterminé en 2008, en récupérant les œufs déposés par les femelles au moment de l'embryonnement (environ 250 degrés-jours après la ponte). Les couples ayant été placés successivement dans le fluvarium, les œufs de la première femelle ont subi 4 chocs thermiques successifs en l'espace de 3 semaines, alors que ceux de la dernière n'en ont subi aucun. Les mortalités au moment de la collecte des œufs, un mois après la ponte, sont directement proportionnelles au nombre de chocs thermiques (Fig. 13). Cependant, même les œufs qui n'ont subi que deux chocs thermiques ne survivent pas jusqu'à l'éclosion, alors que ceux soumis à un seul épisode de hausse de température survivent comme le témoin (Fig. 14).

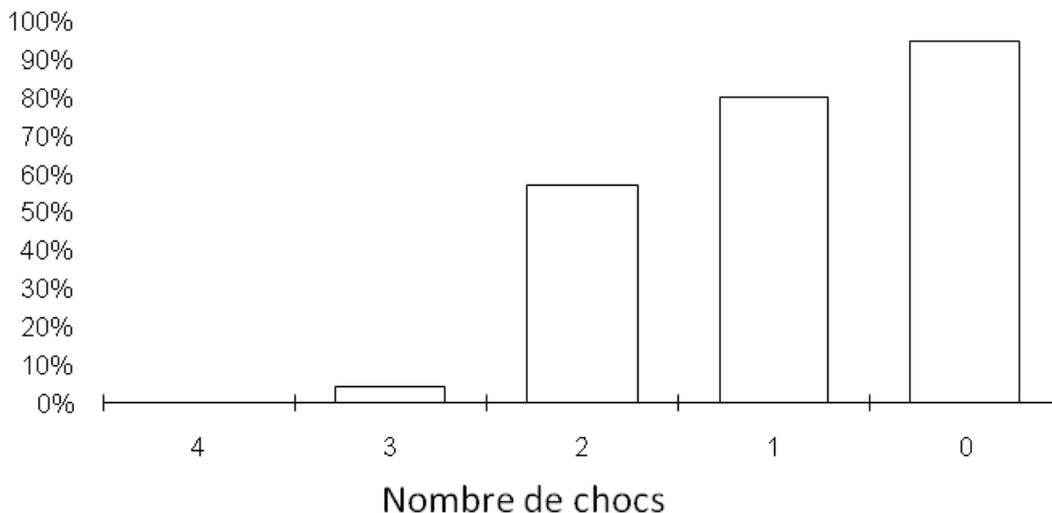


Figure 13. Taux de survie des œufs de 5 femelles de saumon, lors de l'excavation du substrat, selon le nombre de chocs thermiques subis dans le fluvarium en 2008.

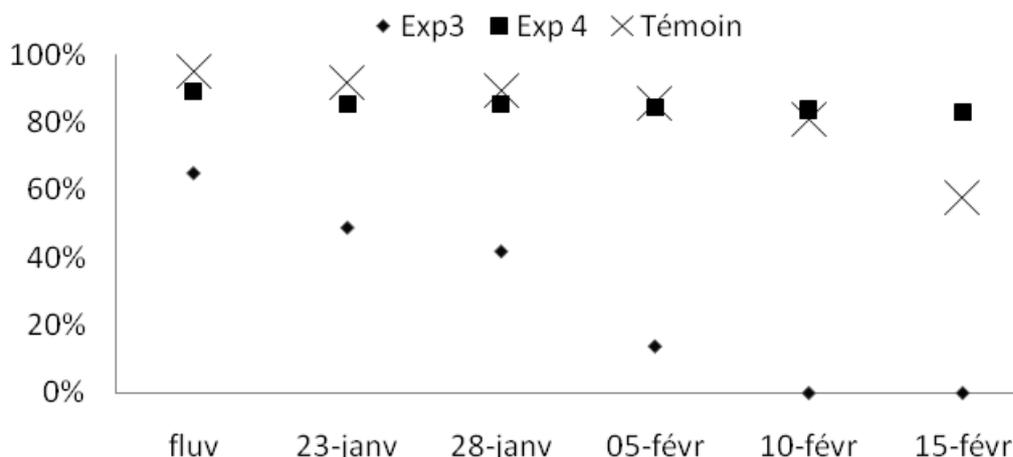


Figure 14. Evolution de la survie des œufs de 3 femelles en armoire d'incubation après leur excavation du fluvarium. Exp3 : œufs ayant subi 2 chocs thermiques; Exp4 : œufs ayant subi 1 choc ; témoin : pas de choc.

L'ensemble de ces résultats indique dans un premier temps que des couples de saumon de la Nivelles sont capables de se reproduire malgré de fortes hausses de température. Le comportement de ponte est altéré, voire décalé ou retardé, mais n'est pas totalement inhibé, contrairement à notre hypothèse de départ. Une forte hausse de température semble limiter la fréquence des principaux comportements de reproduction et de cour, avec pour conséquence une diminution de l'efficacité de ces comportements dans les enchaînements de stimulus-réaction menant au frai. Par ailleurs, chaque individu semble réagir de façon différente aux hausses de température.

Même si la reproduction semble se dérouler jusqu'à son terme dans les conditions de températures étudiées dans cette expérience, l'analyse des mortalités pendant le développement embryonnaire fournit des résultats inquiétants. Au-delà d'une forte variation de température, événement qui pourrait très bien arriver dans le cadre d'un scénario d'augmentation du changement climatique à nos latitudes, les mortalités sont totales au cours du stade particulièrement sensible du développement des embryons.

Ainsi, les possibilités d'adaptation du saumon atlantique par 43°N sont étroitement liées à la capacité des œufs à surmonter ces variations de température.

3-Température de l'eau : reconstitutions et projections, cas de la Nivelles

La température de l'eau joue un rôle clé dans le bon fonctionnement des écosystèmes aquatiques terrestres tels les cours d'eau, contrôlant à la fois la qualité de l'eau via son influence sur de nombreux processus physico-chimique abiotiques ainsi que les conditions biotique et donc l'expression de la vie aquatique elle-même. Son influence sur les organismes aquatiques se fait ressentir depuis les processus physiologiques, pour s'étendre à la survie des espèces et donc à la structure des communautés locales. En conséquence, l'étude de la réponse des organismes vivant aux changements de température passés et futurs est un enjeu écologique majeur.

Le problème pour se faire est que les séries chronologiques de température de l'eau à notre disposition sont souvent courtes et incomplètes. De plus, les modèles actuels de prévisions climatiques ne nous fournissent les tendances d'évolution futures de la température atmosphérique ainsi que des précipitations uniquement. Nous avons donc besoin de modèle statistiques robustes nous permettant de faire le lien entre la température de nos cours d'eau et ces deux autres variables.

Modèle 1

Afin de combler les historiques de températures de l'eau, un premier modèle statistique a été développé pour la Nivelle où les données manquantes sont relativement peu nombreuses (1% du jeu) et dispersées. Dans ce cas, il y est donc possible de refléter au mieux la variabilité des données de température au sein de nos reconstitutions conditionnellement à la série déjà acquise ainsi qu'à d'autres paramètres de forçage.

Le modèle stochastique formulé dans ce but est le fruit d'une réflexion logique sur les éléments susceptibles de conditionner la température moyenne journalière de l'eau. Il a été décidé de décomposer notre modèle de la manière suivante :

I – Tout d'abord un terme autorégressif qui ne peut être autre que la température de l'eau du jour précédent. Ainsi, la série de températures qui sera reconstituée se raccordera correctement aux observations déjà disponibles.

II – Ensuite un terme variable qui se décompose en deux sous-parties. Tout d'abord un ensemble de variables explicatives des écarts journaliers. Nous disposons pour ce faire de deux séries de données connexes, le débit moyen journalier ainsi que la température moyenne journalière de l'air. Ensuite il existe un terme d'erreur $\Sigma \sim N(0, \sigma)$ iid.

La température de l'eau est tout d'abord dépendante de la température de l'air qu'elle tend à suivre avec toutefois un temps de latence. La première variable à intégrer est donc la différence de température entre l'air et l'eau. Toutefois, l'influence de la température de l'air se voit contrebalancée ou accentuée par d'autres variables environnementales ou phénomènes physiques :

- l'inertie thermique de l'eau et/ou du bassin versant, que l'on décide de traduire par la différence de température de l'eau entre la veille et l'avant-veille,
- le volume d'eau qui limite l'efficacité du transfert thermique au travers d'un terme de type logarithmique,
- la différence de volume d'eau, symbolisée par le Log du ratio des débits du jour sur celui de la veille, et qui reflète l'influence des précipitations. Son influence pourra être toutefois tantôt positive tantôt négative suivant la période de l'année. En effet, l'eau de pluie a tendance à être plus froide que l'eau de la rivière en été et plus chaude en hiver. Le modèle a finalement été formulé comme suit :

$$Teau_t = Teau_{t-1} + a \cdot \Delta Tae_t + b \cdot \Delta Tel2_t + c \cdot \log(D_t) + d_t \log(rD_t) + \Sigma_t$$

$$d_t = \text{delta}_1 \cdot \cos\left(2 \cdot \pi \cdot \left(\frac{t - \text{delta}_2}{365}\right)\right)$$

Notations :

- t : index du jour de l'année en cours,
- $Teau_t$: température moyenne de l'eau du jour t,
- ΔTae_t : écart entre la température moyenne de l'air du jour t et la température moyenne de l'eau du jour t-1,
- $\Delta Tel2_t$: différence de température moyenne de l'eau des jours t-1 et t-2, reflet de l'inertie thermique de l'eau,
- D_t : débit moyen du jour t,
- rD_t : ratio des débits moyens des jours t sur t-1, reflet des crues,
- d_t : effet de l'intensité de la variation de débit en fonction du jour de l'année
- a, b, c, delta_1 et delta_2 : paramètres du modèle.

Il n'est cependant pas possible d'utiliser ce type d'équation lorsque les séries à reconstituer deviennent trop longues, comme c'est le cas pour le Scorff et l'Oir. Un risque de

divagation du modèle entre les bornes constituées par les données connues devient trop fortement probable. Pour les mêmes raisons, il n'est pas possible de l'utiliser pour réaliser des projections sur le long terme. Il faut alors envisager d'autres types de relations.

Modèle 2

Les modèles de températures de l'eau existant peuvent être classés en trois groupes : déterministes, stochastiques et de régression. Les modèles déterministes sont rarement utilisés pour réaliser des projections de température de l'eau à large échelle géographique car ils nécessitent la récolte d'une très grande quantité de données climatiques aussi bien qu'une connaissance précise de la topographie et de la géologie des cours d'eau. Au contraire les modèles stochastiques et de régression ne nécessitent de connaître qu'une quantité limitée de covariables, dont la température de l'air et moins fréquemment le débit. Dans tous les cas, la puissance statistique du résultat est majoritairement due à la covariable température de l'air. La modélisation stochastique s'attache principalement à la modélisation des résidus de température de l'eau après soustraction des tendances à long termes. Ces méthodes sont donc intéressantes pour estimer des données de température manquantes mais pas pour réaliser des projections à long terme. Pour ces raisons, ce sont des régressions linéaires ou logistiques entre températures aquatiques et atmosphériques qui sont le plus souvent utilisées pour réaliser des projections.

Toutefois la modélisation par régression, faisant le lien entre température de l'eau et température de l'air à échelle temporelle fine est incorrecte lorsqu'il s'agit d'effectuer des projections à long terme. Pour illustrer ce propos nous avons simulé un jeu de données fictif comprenant deux séries chronologiques, l'une simulant la température de l'eau et l'autre la température de l'air. La série chronologique de température de l'eau présente une évolution annuelle sinusoïdale avec une tendance sur les moyennes annuelles de -0.5°C sur 20 ans pour une moyenne originelle de 12°C et une amplitude de 13°C . La série chronologique de température de l'air présente les mêmes caractéristiques de départ mais une tendance d'augmentation de 0.5°C sur 20 ans. Sont ajoutées à ces caractéristiques du bruit sur la réalisation de la moyenne ainsi que sur la valeur de la fonction sinus au temps 't'. L'amplitude des fluctuations saisonnières est nettement plus haute que la variation à long terme des séries, de plus ces fluctuations saisonnières sont synchrones. Par conséquent les corrélations entre ces deux séries à pas de temps court est forte et positive ($R^2=0.7943$, p^{***}) alors que les tendances à long termes sont nettement moins liées ($R^2=0.327$, p^{***}) comme le montre les corrélations réalisées sur des pas de temps de six mois (Fig. 15). Projeter des températures de l'eau à partir des corrélations saisonnières avec la température de l'air ne permet donc pas de refléter correctement les évolutions à long terme et peut même conduire à projeter des tendances inverses à celle réellement existantes.

En conséquence, un cadre cohérent de modélisation ne doit pas se baser uniquement sur des corrélations 'simples' mais prendre en compte à la fois les problèmes de saisonnalités et les tendances à long terme. De plus le débit est une covariable potentiellement intéressante.

Pour répondre à cet objectif nous avons créé un nouveau modèle basé sur la décomposition des séries climatiques (eau, air, débit) en un signal à long terme et une fluctuation saisonnière qui comprend trois étapes. Celles-ci sont résumées par la figure 16. Le travail ici présenté est effectué dans un cadre bayésien car la gestion des incertitudes nous est apparue primordiale.

Etape 1

La décomposition des séries temporelles de températures atmosphériques mais aussi du logarithme du débit ($X_{y,t}$) est effectuée selon la fonction suivante :

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

α_y et β_y sont respectivement la moyenne et l'amplitude sur la fenêtre de temps y . N est le nombre d'intervalles de temps t au sein de la période y . t_0 est quant à lui utilisé pour caler le signal au cours du temps. Il est également possible de paramétrer ce même signal sinus en utilisant le minimum $\kappa_y = \alpha_y - 0.5 \beta_y$ ou le maximum $\lambda_y = \alpha_y + 0.5 \beta_y$. Chaque combinaison de deux paramètres choisis parmi $(\alpha_y, \beta_y, \kappa_y, \lambda_y)$ apportant l'information complète sur l'allure du signal sinus.

La modélisation des résidus n'a pas été effectuée car tenter d'analyser des variations si fines dans le but de réaliser des projections à long terme n'est pas de première importance comparée aux variations de moyennes et d'amplitude.

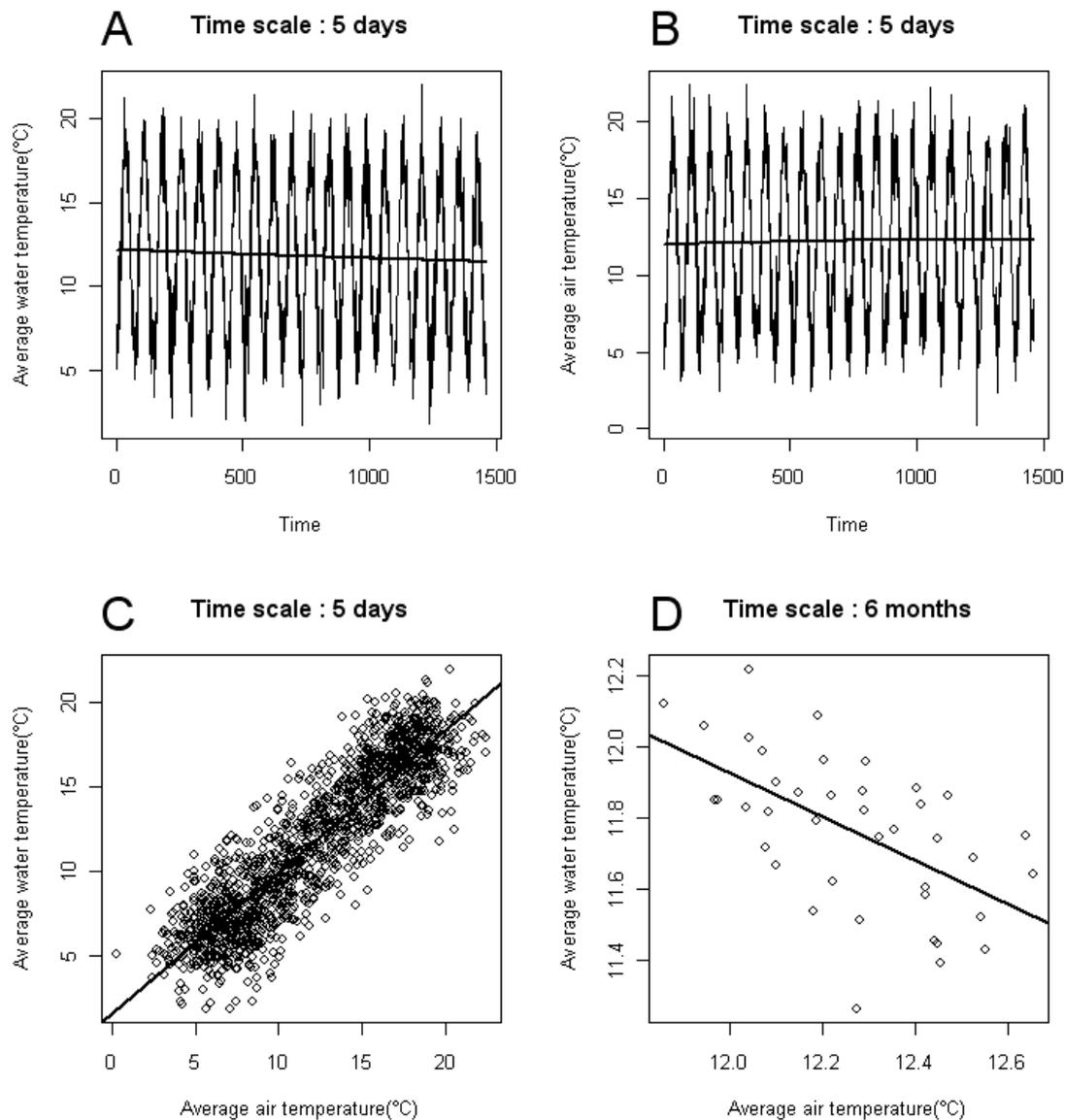


Figure 15. Régressions linéaires entre températures de l'eau et températures de à pas de temps fin (panel c) et long (panel d).

Etape 2

La même équation que précédemment a été utilisée pour décomposer les séries chronologiques de température de l'eau (WT). Cependant, une structure de dépendance

hiérarchique a été ajoutée sur les paramètres ($\alpha_y, \beta_y, \sigma_y$) de la température de l'eau spécifiant que ceux-ci dépendent a priori de ceux estimés de façon indépendantes pour les températures de l'air (AT) et du débit (LF). La structure retenue est la suivante :

$$\beta_{WT_y} \approx N(\mu_{\beta_{WT}}, \sigma^2_{\alpha}) \text{ avec } \mu_{\beta_{WT}} = \theta_0 + \theta_1 \cdot \beta_{AT_y} + \theta_2 \cdot \alpha_{LF_y}$$

$$\kappa_{WT_y} \approx N(\mu_{\kappa_{WT}}, \sigma^2_{\kappa}) \text{ avec } \mu_{\kappa_{WT}} = \theta'_0 + \theta'_1 \cdot \kappa_{AT_y} + \theta'_2 \cdot \lambda_{LF_y}$$

$$\alpha_{WT_y} = \kappa_{WT_y} + \frac{\beta_{WT}}{2}$$

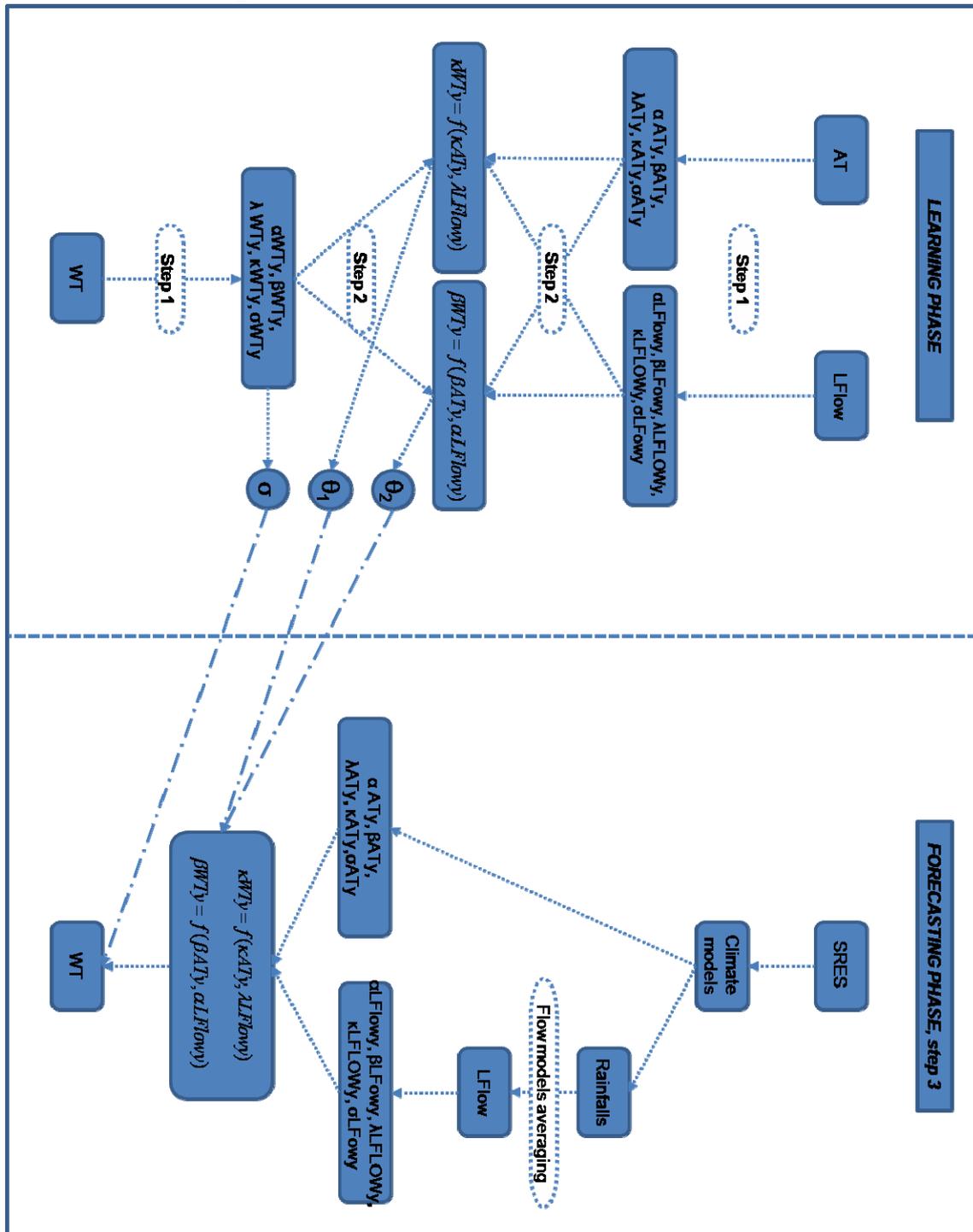


Figure 16. Organigramme des trois phases du nouveau modèle : décomposition sinusoïdale des signaux (step 1), ajustement de la relation air/eau (step 2) et projection (step 3).

Etape 3

A partir de la distribution à posteriori des différents paramètres des équations présentées en étape 2 ainsi que de scénarii climatiques de températures de l'air et de précipitations fournis par le modèle AREGE de Météo France, il est alors possible d'estimer quelles seront les futures températures de nos cours d'eau. (Le lien entre précipitations et débit est réalisé grâce à travail réalisé en collaboration avec le CEMAGREF et non présenté ici.)

Validation et intérêt de ce nouveau modèle

La structure du modèle ici présentée est le résultat de la recherche d'un modèle statistique générique et sensé d'estimation de la température de nos cours d'eau appliqué à l'ORE PFC. Toutes les combinaisons possibles entre un paramètre de température de l'eau et ceux des températures de l'air et du débit été créées et classées selon le critère d'Akaike corrigé (AICc) pour chacun des trois cours d'eau. Celui-ci nous a permis de sélectionner un modèle performant mais aussi parcimonieux. De plus, cette recherche d'un modèle générique, qui par principe va à l'encontre de la recherche d'optimum locaux a aboutit à la sélection de deux relation statistiques optimales dans 5 cas sur six, donnant ainsi du poids au modèle sélectionné. Il est à noter que le débit y intervient de façon systématique et doit donc être pris en compte pour les estimations futures.

Les performances de notre nouveau modèle en termes d'ajustement aux données existantes mais aussi en termes de projections ont ensuite été comparées avec un modèle de régression linéaire classique. Notre modèle s'est montré systématiquement meilleur (χ^2 discrepancy, DIC, Cross validation) ce qui nous conforte dans sa robustesse.

Enfin, ce modèle met en relief l'incertitude réelle quant aux températures moyennes futures de nos cours d'eau, avec ici l'exemple de la Nivelles (Fig. 17), contrairement au modèle de régression linéaire classique qui fournit des projections faussement précises. La température de ce cours d'eau ne sera pas forcément plus importante à la fin de notre siècle que celle qu'elle a connue sur la période 1997-2007 alors qu'un modèle de régression classique estime qu'elle sera systématiquement plus importante à partir de 2038 (Fig. 17). A l'inverse, elle pourra également être bien plus élevée que celle prévue par le modèle de régression.

Cette incertitude est un élément important à prendre en compte dans les plans de gestions des effets du réchauffement sur les petits cours d'eaux côtiers.

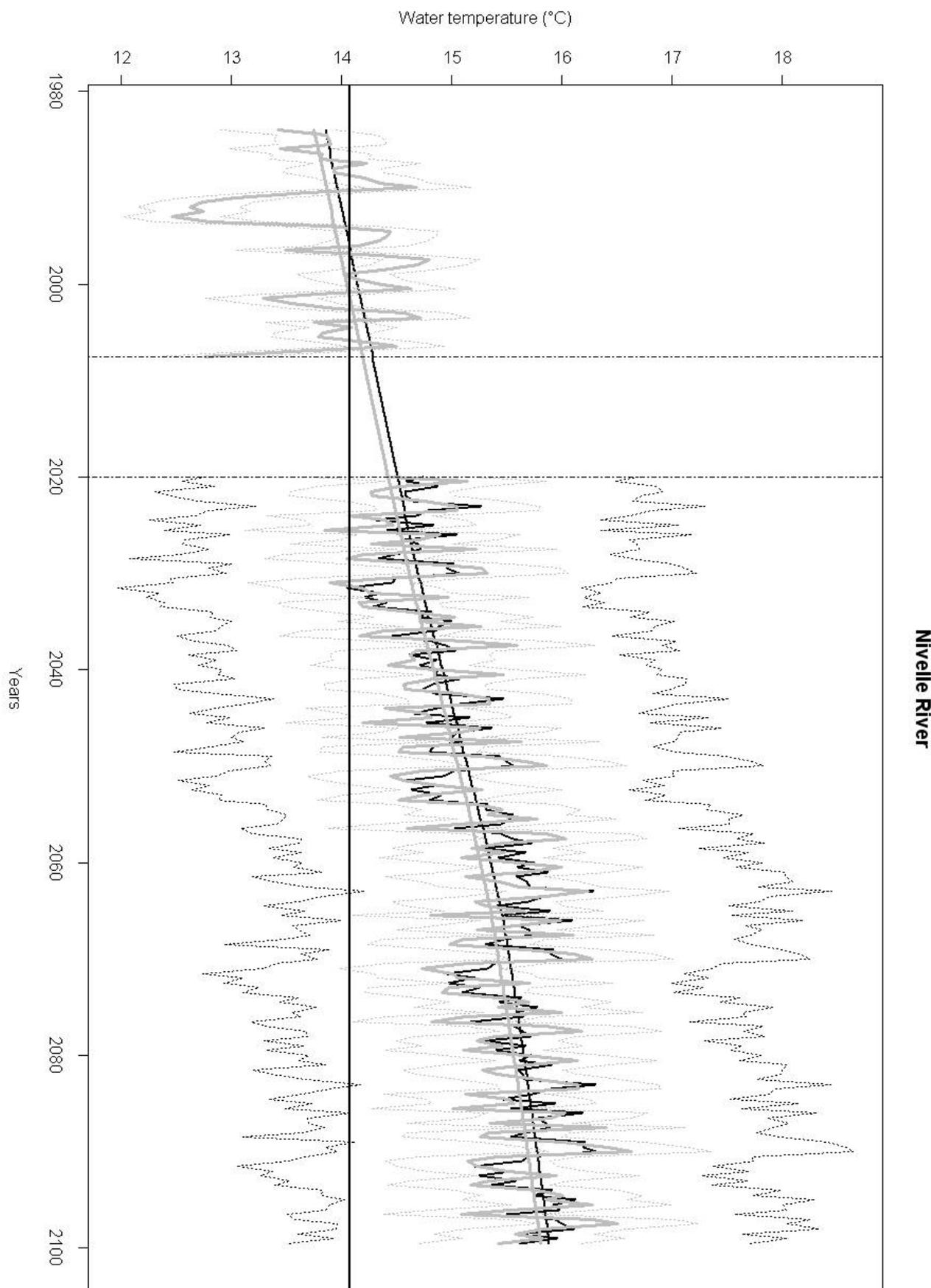


Figure 17. Evolutions des températures moyennes de l'eau pour la période 2020-2100 selon le nouveau modèle (en noir) et le modèle de régression classique (en gris). Médianes de projection (traits pleins) et intervalles de confiance à 95 % (pointillés). Ligne noire horizontale : température médiane observée sur la période d'ajustement des modèles. Pas de projections pour la période 2007-2020 du fait de scénario climatique indisponible.

4- Prise en compte du Changement climatique dans l'aide à la décision pour la gestion des populations de saumon

UN MODELE INDIVIDU-CENTRE A ETE DEVELOPPE (INDIVIDUAL-BASED ATLANTIC SALMON MODEL, IBASAM, VOIR ANNEXE 1 POUR LA DESCRIPTION COMPLETE) POUR EVALUER L'EVOLUTION DEMOGRAPHIQUE DE POPULATIONS DE SAUMON SUIVANT DIFFERENTS SCENARIOS DE CHANGEMENTS CLIMATIQUES A MOYEN TERME (30 ANS) ET DE PRESSION D'EXPLOITATION.

DESCRIPTION SUCCINCTE DU MODELE

Ce modèle synthétise à la fois des connaissances biologiques générales du cycle de vie et des informations sur la démographie des populations déduites des chroniques d'observations collectées sur les rivières de l'ORE Petits Fleuves Côtiers (PFC). Pour cela, les individus simulés dans le modèle effectuent des choix d'histoire de vie en fonction de caractères tel que la taille, le taux de croissance ou le sexe. Des normes de réactions probabiliste (e.g. Heino et al. 2002) sont utilisées pour simuler les décisions de maturation précoce des tacons, smoltification (suivi du départ en mer) et retour en rivière (considéré pour simplifier comme un processus de maturation sexuelle). Le taux d'accroissement en taille des individus est directement relié dans le modèle aux conditions environnementales (biotique : densité d'individus en rivière ; et abiotiques : série temporelles de température de l'eau et de débit en rivière ou conditions marines générales). Ainsi, les variations climatiques influent potentiellement sur les décisions individuelles et donc sur les structures populationnelles. Pour représenter correctement la démographie de populations des rivières du type de celles de l'ORE (petits fleuves côtiers), les processus de croissances et survies sont ajustés aux données historiques de la rivière Scorff de tailles et densités de tacons, de nombre et tailles des smolts dévalant, de tailles et classes d'âges des retours. En rivière, la structure mathématique de la croissance suit une logique de potentiel de croissance dépendant de la température de l'eau éventuellement modifié par : des effets de densités plus ou moins amplifiés par des débits critique d'étiages, des effets de croissance saisonnière (observée en condition naturelles) et des effets interindividuels de potentiel de croissance. En mer, la croissance est aussi régie par un potentiel de croissance qui synthétise l'effet des conditions environnementales marines. Cette croissance sera modifiée par des effets de sénescences et des effets interindividuels. La survie des individus dans le modèle est dépendante des choix d'histoire de vie, du stade du cycle de vie et pour certains de ces stades de la taille atteintes. L'exploitation par pêche est intégrée dans IBASAM au moment des retours d'anadrome. Le modèle simule aussi la reproduction en effectuant un processus de sélection sexuelle taille dépendant et un effet de la taille et de l'histoire de vie de la mère sur la taille de ses descendants à l'émergence. Les nouveaux individus héritent des caractéristiques génétiques de leurs parents et ainsi, les effets d'éventuelles pressions de sélections dues aux changements climatiques peuvent être analysés.

SIMULATIONS

A partir de la structure retenue du modèle et en considérant plusieurs scénarios climatiques et d'exploitations, nous nous sommes intéressé à donner des tendances d'évolution prédictives de proportions de 1 vs. multiples hivers de mer et d'anadromes vs. résidents en eau douce dans les stocks de géniteurs. Les trois scénarios climatiques représentent des chronologies de températures et débits de la rivière à partir des observations réalisées sur le Scorff (Bretagne). Pour créer ces séries chronologiques nous avons ajusté un modèle sinusoïdal incluant une erreur autorégressive dans le temps pour la température et le logarithme du débit relatif (débit/module de la rivière) (voir annexe 2 pour les détails). Les trois scénarios utilisés sont alors : 1) une température moyenne constante et une amplitude des débits constante (scénario climatique 1, SC1) ; 2) une température moyenne augmentant de 2°C/100 ans et une amplitude des débits constantes (SC2) et 3) une température moyenne

augmentant de 2°C/100 ans et une amplitude des débits augmentant de 25% sur 50 ans. Ces représentations correspondent à des scénarios réalistes d'évolution pour la température comme pour les débits. Huit scénarios d'exploitations ont été testées avec un taux indifférencié d'exploitation des castillons et des plusieurs hivers de mer allant de 0% à 70% des retours. Pour chaque interaction de ces scénarios climatiques et d'exploitations, des populations ont été simulées avec un nombre moyen de remontés d'anadromes à l'initialisation de ~350 individus et une surface de rivière de 50% du Scorff. Chaque cas a été répliqué 30 fois avec des conditions marines constantes. Les seuls caractères héréditaires dans ces simulations sont les paramètres des normes de réactions de maturations (voir annexe 1, table 1).

Les résultats de ces simulations peuvent être tout d'abord regardés sous l'angle du maintien global des populations (Fig. 18). Le taux d'exploitation est évidemment relié à la probabilité de voir une population s'éteindre à l'horizon 2040. Une limite apparente d'exploitation pour ces populations simulées se situe autour de 30% pour ne pas risquer d'extinction. L'effet d'une augmentation de température est finalement bénéfique pour ces risques d'extinction puisqu'à taux d'exploitation important les probabilités d'extinctions sont plus basses pour les simulations utilisant le SC2 que celles utilisant le SC1. Ces résultats s'expliquent par l'augmentation de la croissance en rivière et en conséquence par une meilleure survie des smolts au moment de la dévalaison ce qui induit un plus grand nombre de retours.

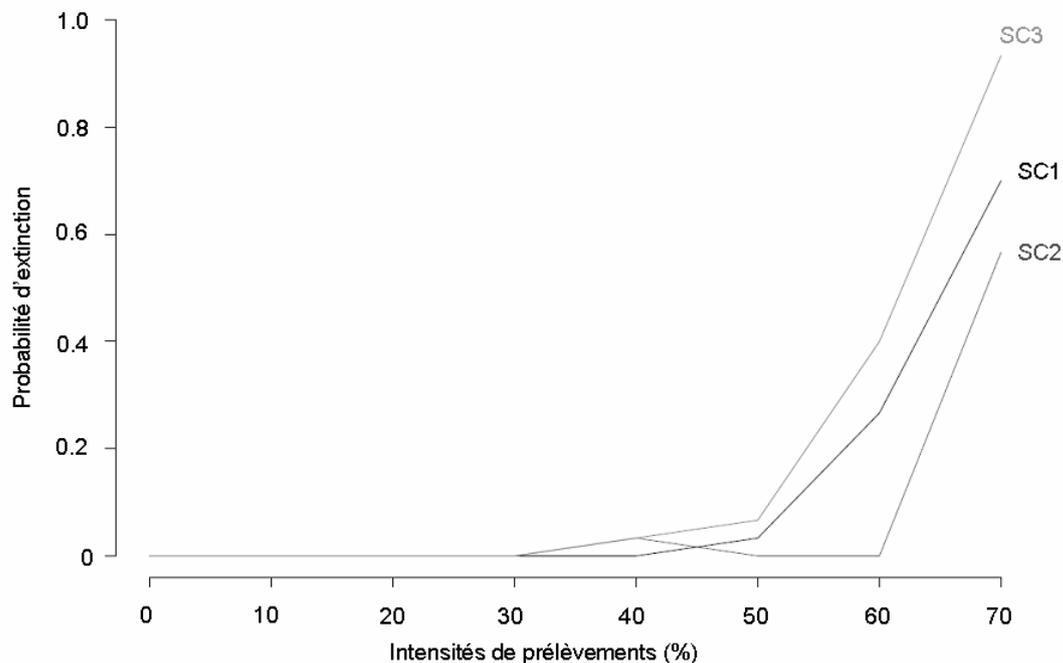


Figure 18. Probabilité d'extinction des populations simulées avec IBASAM suivant l'intensité des prélèvements de la pêche et les scénarios climatiques (SC1: pas de changement, SC2: augmentation de la T°C, SC3: augmentation de T°C et variations des débits)

En revanche, l'effet additionné de l'augmentation de variance des débits est négatif sur le maintien des populations. Les simulations utilisant le SC3 ont des probabilités d'extinctions plus hautes que les deux autres scénarios. La différence entre SC2 et SC3

s'explique par l'augmentation de la mortalité des œufs dans les frayères liées aux crues destructrices plus fréquentes accompagnées d'une réduction de croissance en été lors d'étiages plus marqués. Ces deux facteurs inversent donc les tendances de favorisation de la croissance qu'a la température seule dans SC2.

Les évolutions de proportions dans les géniteurs peuvent être observées pour chaque scénario. Néanmoins, lorsque des simulations arrivent proche de l'extinction, les proportions sont biaisées par des petits effectifs. Nous nous focalisons donc sur les simulations avec un taux d'exploitation de 30%. Nos simulations montrent que malgré l'héritabilité des normes de réactions de maturations (contrôlant aussi l'âge de retour de mer), les proportions de castillons et plusieurs hivers de mer ne sont pas modifiées par le changement climatique seul (Fig. 19). L'augmentation de la température et l'augmentation des variabilités des débits ne semblent pas être des pressions de sélection pour les stratégies d'histoires de vie marine dans notre modèle.

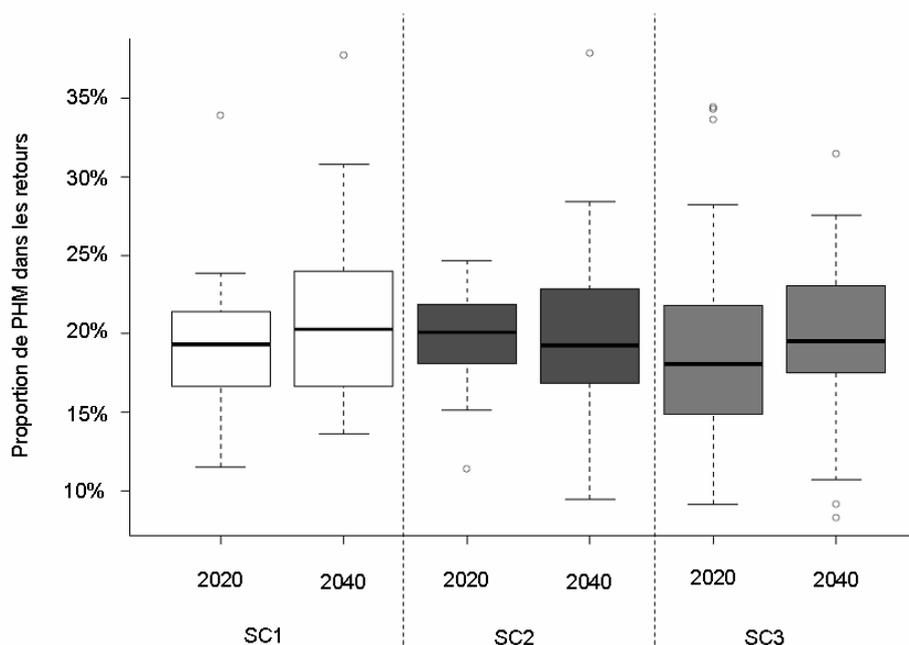


Figure 19. Proportions (médianes, quartiles, extrêmes et outliers) des saumons de plusieurs hivers de mer dans les retours d'anadromes à deux horizons de temps et suivant les scénarios climatiques (voir Figure 18). Résultats de 30 répliques simulées avec IBASAM à taux d'exploitation constant de 30%.

De la même manière, les proportions de mâles précoces ne sont pas modifiées par le réchauffement seul (Fig. 20). Par contre la part des mâles précoces pourrait diminuer dans le temps à cause de l'augmentation des variations de débits (Fig. 20). Cela s'explique par des processus d'ordre démographique : les tacons sont en moyenne de moins en moins nombreux (à cause des mortalités hivernales dans les frayères), tandis que les tailles augmentant des smolts aident à une meilleure survie en mer et donc un plus grand nombre de retours. Ainsi, la proportion de tacons dans les individus pouvant participer à la reproduction décroît.

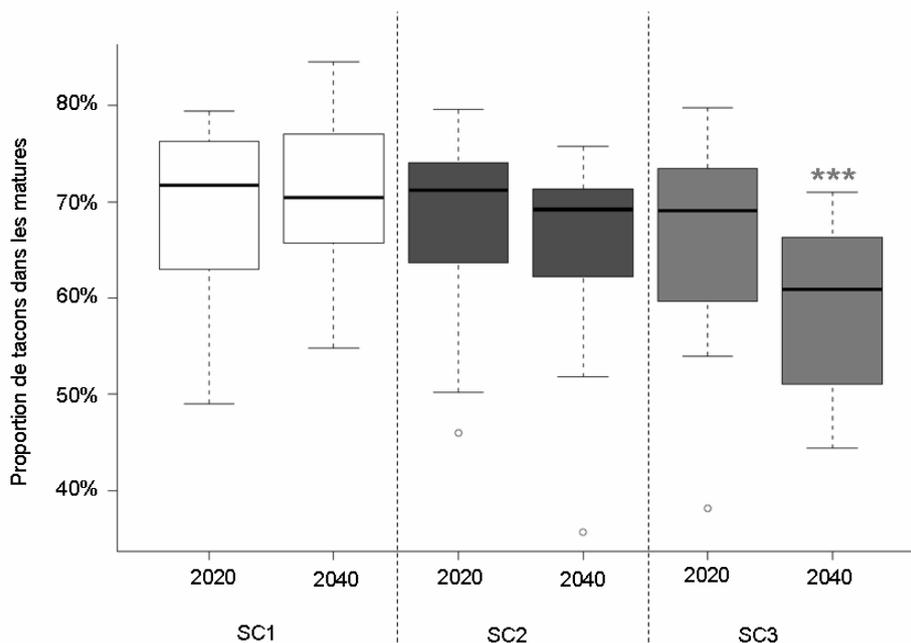


Figure 20. Proportions (médianes, quartiles, extrêmes et outliers) des tacons dans les matures présents à la reproduction à deux horizons de temps et suivant les scénarios climatiques (voir Figure 1). Résultats de 30 répliques simulées avec IBASAM à taux d’exploitation constant de 30% (les *** montrent la distribution significativement différente des autres)

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Ces premiers résultats avec IBASAM, montrent surtout que les modifications des débits peuvent jouer un rôle important dans le maintien et la structure des populations. Ces résultats devront être confirmés après analyse de sensibilité des différentes parties du modèle et ajustement à d’autres rivières de l’ORE PFC. Dans des travaux à venir, financés par l’ONEMA, le modèle IBASAM pourra servir de laboratoire virtuel pour analyser par exemple, les étapes critiques de la croissance ou les succès reproducteurs des différentes stratégies d’histoire de vie. Il faudra aussi évaluer les effets synergiques de pêches sélectives, de modification de croissance en mer et des évolutions potentiels des cours d’eau.

Références

- Baglinière J.L., Champigneulle A., 1986. Populations estimates of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) as indices of smolt production in the River Scorff, Brittany. *Journal of Fish Biology*, 29, 467-482.
- Baglinière J.L., Denais L., Rivot E., Porcher J.P., Prévost E., Marchand F., Vauclin V., 2004. Length and age structure modifications of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations of Brittany and Lower Normandy from 1972 to 2002. Technical Report, INRA-CSP, 24 p.
- Baglinière J.L., Porcher J.P., 1994. Caractéristiques des stocks de reproducteurs et comportement lors de la migration génésique. In "Le saumon atlantique : Biologie et gestion de la ressource", J. C. Gueguen et P. Prouzet (Eds), IFREMER, Brest, pp. 101-122.
- Baglinière J.L., Thibault M., Dumas J., 1990. Réintroductions et soutiens d'effectifs des populations animales en France : le cas du Saumon atlantique. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie, Suppl.*, 5, 255-279.
- Béguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E., 2007. Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecol. Freshw. Fish* 16, 221-237.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach. Springer Verlag.
- 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., Reddin D.G. & Castonguay M., 2003. Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science*, 60, 343-355.
- Gaudemar B. & Beall E., 1999. Reproductive behavioural sequences of single pairs of Atlantic salmon in a experimental stream. *Animal behaviour*, 57, 1207-1217.
- Harrell, F.E., 2001. Regression modeling strategies with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis. Springer
- Hastie, T.J & Tibshirani, R.J., 1990. Generalized Additive Models. Chapman & Hall.
- Heino, M., U. Dieckmann & O. Godø. 2002. Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* 56:669-678.
- Hoffmann, R.C., 1996. Economic development and aquatic ecosystems in medieval Europe. *American Historical Review* Juin 1996, 631-669.
- Hoffmann, R.C., 2005. A brief history of aquatic resource use in medieval Europe. *Helgoland Marine Research* 59, 22-30.
- Hutchings, J.A., Jones, M.E.B., 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 22-47.
- ICES, 2003. Report of the working group on the Atlantic salmon. ICES CM2001/ACFM:19, 297 p.
- Larchey, C., 2001. *Histoire de barrages et de poissons en moyenne Dordogne. Le festin* 35-36, 96-99
- MacCrimmon H.R. & Gots B.L., 1979. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Fisheries research Board of Canada*, 36, 422-457.
- McCormick S.D., Hansen L.P., Quinn T.P. & Saunders R.L., 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 77-92.
- Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M. & New, M.G., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100) 30, Tyndall Centre
- Mitchell, T.D. & Jones, P.D., 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* 25, 693-712.
- Nagelkerke, N.J.D., 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78, 691-692.
- Parrish D.L., Behnke R.J., Gephard S.R., McCormick S.D. & Reeves G.H., 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 281-287.
- Porcher J.P., 1999. Le Saumon atlantique en 1998. Captures par les pêcheurs amateurs et professionnels en eau douce. *Éléments de gestion des stocks. Rapport annuel CSP*, 47 p.
- Porcher J.P., Baglinière J.L., 2001. Le Saumon atlantique. In "Atlas des poissons d'eau douce de France", Keith P. et J. Allardi (coords.). *Patrimoines Naturels*, 47, 240-243.
- Schindler D.W., 2001. Cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 18-29.
- Somers, R.H., 1962. New asymmetric measure association for ordinal variables. *American Sociological Review* 27, 799-811
- Thibault M., 1994. Aperçu historique sur l'évolution des captures et des stocks, p. 175-195. In "Le Saumon atlantique : Biologie et gestion de la ressource", J.C. Gueguen et P. Prouzet (Eds), IFREMER, Paris.

Annexe 1

Description du modèle individu centré pour l'analyse des effets de changement climatiques sur la structure des populations de saumon françaises.

Avant-propos

Ce document décrit la structure d'un modèle individu-centré développé pour analyser les effets potentiels du changement climatiques sur les populations françaises de saumon Atlantique, *Salmo salar*. Le modèle a été nommé IBASAM (Individual Based Atlantic SAlmon Model).

La description d'IBASAM suit le protocole ODD (Grimm et al 2006) de présentation des modèles individu-centrés. Ce protocole comprends trois parties générales (Overview, Design (non décrite ici), Details) et sept sous parties (Purpose, State variables and Process overview and scheduling in Overview ; Design concepts in Design (non décrite ici) ; Initialization, Inputs and Submodels in Details).

« Raison d'être »(Purpose)

OBJECTIF GENERAL :

Évaluer les changements de structures de populations de saumon françaises suivant différents scénarios de changements climatiques à moyen terme (~30ans) et en déduire les conséquences à prendre en compte pour l'exploitation et la conservation de cette ressource.

OBJECTIFS SPECIFIQUES :

- Évaluer les proportions en nombre et en biomasse des « castillons/multiple hivers de mer » et des « anadromes/résidents » et leurs variations à moyen terme (30ans).
- Évaluer la sensibilité des différents traits d'histoire de vie et leurs relations avec l'environnement changeant
- Évaluer le rôle de pressions de sélection environnementales sur les stratégies de maturation, d'immigrations et d'age de retour.

Variables d'états et échelles (State variables and scales)

ÉCHELLES TEMPORELLES

Le modèle est développé avec un pas de temps d'une demi année et un horizon de 50 ans. Chaque pas de temps est directement dépendant du précédent et représente successivement l'été (du 1^{er} avril au 1^{er} octobre) et l'hiver (du 1^{er} octobre au 1^{er} avril). Des actions différentes sont faites par les individus à ces deux pas de temps différents (voir ordre des processus).

ÉCHELLES SPATIALES

Le modèle n'est pas explicitement spatial, mais considère une population d'un petit fleuve côtier français relié à un espace d'accroissement en haute mer.

STRUCTURE DU MODELE

Le modèle considère une hiérarchie structurelle spatiale entre les 2 compartiments (rivière / haute mer). De plus, les individus font partie de classe d'états (tacons, smolts, en mers ou anadromes) et de sexe qui détermine les paramètres à utiliser pour la croissance, la reproduction, la survie et les migrations.

Lors des pas de temps d'hiver des « individus frères » sont créés pour stocker les informations du résultat de la reproduction entre des individus matures. Une fratrie est toujours descendante d'une seule femelle, néanmoins plusieurs mâles (de tailles et états différents) pourront avoir un apport génétique dans cette fratrie. A l'intérieur de cette fratrie, une hiérarchie d'organisation est donc développée avec des informations générales propres à la fratrie, et des informations spécifiques à chaque partie de la fratrie de « père » différent.

VARIABLES D'ETATS DES INDIVIDUS

Chaque individu poisson a : une identité (*ID*), un sexe (*sex*), un âge (*age*), une masse (*W*), une taille (longueur à la fourche, *L*), une quantité de réserves de graisses (*Fat*), une position (en mer ou en rivière), un état de maturation (*Mat*), un état de smoltification (*Sm*), un nombre de retour de mer (*Nret*), une vitesse de croissance en rivière et en mer (*rg* et *rg_sea*) et tout un bagage génétique qui sera retransmis après réassortiment à ses descendants. Ce bagage génétique détermine les valeurs de variables d'états d'expression phénotypique (voir sous-modèle génétique SM3) : l'intercepte et la pente de la norme de réaction de smoltification (*pLmid* et *pAlphaSmolt*, voir aussi SM6), le pourcentage de croissance pondérale allouée aux réserves (*pPercF*, voir aussi SM4), et l'intercepte et pente de la norme de réaction de maturation suivant sont état (en rivière ou en mer, mâle ou femelle) (*pFmid* et *pAlphaF*, voir aussi SM7).

A partir de ces variables d'états, un certain nombre de paramètres individuels sont calculés, par exemple:

- le taux de croissance réalisé en rivière entre l'émergence et la dévalaison (*SGR*, voir sous-modèle de reproduction SM1) qui nécessite donc la mise en mémoire pour chaque individu de sa taille à l'émergence, taille à la dévalaison et âge à la dévalaison ($L_{emergence,i}$, $L_{smolt,i}$ et $age_{smolt,i}$);
- les réserves de graisse si l'individu était en phase de maturation (*FatTheory*, voir sous-modèle de croissance SM4);
- le pourcentage actuel de croissance pondérale allouée aux réserves (*aPercF*, voir sous-modèle de croissance SM4).

Les fratries stockent sous forme de variable d'états : un nombre d'œufs (*Neggs*), le poids moyen des œufs (*Egg_W*) les nombres d'œufs fertilisés par chacun des différents mâles géniteurs (sous forme de vecteur), la date de reproduction (*DateReprod*) et les caractéristiques génétiques et identités (*ID*) de la mère et de chaque mâle ayant fertilisé des œufs.

« Ordre des processus » (Process overview and scheduling)

ORDRE DES PROCESSUS REALISES EN ETE

CODE SOUS-MODELE

- Retour des marins matures SM8
- Départ des smolts SM8
- Création des juvéniles au 1^{er} avril SM2
- Croissance SM4
- Mortalité SM5
- Décision de maturation des tacons et réévaluation de leurs tailles SM7
- Prélèvement d'individus anadromes SM9

ORDRE DES PROCESSUS REALISES EN HIVER

CODE SOUS-MODELE

- Décision de smoltifier des tacons SM6
- Croissance et mortalité associée jusqu'au 15 novembre SM4&5
- Reproduction des matures et création de frayères SM1
- Croissance et mortalité associée du 15 novembre au 1^{er} avril SM4&5
- Décision de maturation et de retour des saumons en mer SM7
- Croissance compensatoire et mortalité des castillons SM4&5

Initialisation

(Initialization)

Au début de chaque simulation, un certains nombres de frayères, de tacons, de marins, de smolts et de matures en eau douce sont créés pour représenter la structure de la population au 1^{er} avril. Les caractéristiques génétiques de chaque individu (et proportions de frayères) créé sont tirés de distribution probabilistes. Le premier pas de temps effectué ensuite sera donc un été.

Apports durant les simulations (Inputs)

Deux séries temporelles de résolution quotidienne sont données comme entrée : la température de l'eau et le débit de la rivière. Ces séries peuvent être modifiées pour simuler des scénarios de changement climatique influençant la phase dulçaquicole du cycle de vie. Les scénarios de changements climatiques influençant la phase marine du cycle de vie se limiteront à modifier dans le temps les potentiels de croissances en mer (voir sous-modèle de croissance SM4) qui, en diminuant, représenterait une perte de localisation regroupées des ressources marine (Mangel 1994).

REPRODUCTION ET CREATION DES FRAYERES (SM1)

Au moment de la reproduction (pas de temps d'hiver), seuls les individus matures et présents en rivière à la date du 15 novembre de ce pas de temps peuvent participer à celle-ci. Tous ces individus sont regroupés en trois pools de reproducteurs potentiels : femelles, mâles anadromes et mâles tacons. Les femelles sont ordonnées suivant leur masse. Chacune des femelles matures se voit attribuer un nombre aléatoires de mâles anadromes potentiellement fertilisant ses œufs suivant une loi de Poisson :

$$N_{males,i} = Poisson(\overline{N_{males}}) \quad (1)$$

où $\overline{N_{males}}$ est le nombre populationnel moyen de mâles anadromes fertilisant les œufs d'une femelle (Table 1). Dans l'ordre, les femelles se voient alors attribuer précisément des mâles anadromes suivant leurs masses et leurs disponibilités. Si pour une femelle i , le nombre de mâles disponibles est inférieur à $N_{males,i}$ tous ces mâles sont attribués. Dans le cas contraire, les mâles attribués sont choisis aléatoirement parmi les disponibles avec une probabilité d'être sélectionné pour chacun d'eux suivant :

$$P(selected|W_i) = \frac{W_i}{\sum_j W_j} \quad (2)$$

où j indique un mâle parmi tous les mâles anadromes disponibles. Une fois attribué à une femelle, un mâle anadrome voit sa masse et ses réserves de graisses diminuer d'une quantité fixe $LossFatRepro$ (Table 1) qui représente l'énergie dépensé pour une participation à la reproduction. Après chaque attribution la disponibilité des mâles anadromes est réévaluée suivant leurs réserves et ils sont rendus non disponibles pour les femelles suivantes si ces réserves sont à zéro.

Lorsque les femelles ont eu leurs mâles anadromes attribués, elles sont ensuite ordonnées par date de reproduction décidée individuellement suivant une loi de Weibull (représentant un processus avec taux d'apparition augmentant dans le temps) :

$$DateRepro_i = Weibull(shapeDR, scaleDR) \quad (3)$$

où $shapeDR$ et $scaleDR$ sont des paramètres populationnels représentant respectivement un indicateur de l'accélération du taux d'apparition et le nombre de jours moyens attendus à partir du 15 novembre pour se reproduire (Table 1). Chacune des femelles matures se voit attribuer un nombre aléatoires de mâles tacons potentiellement fertilisant ses œufs suivant une loi de Poisson :

$$N_{parrs,i} = Poisson(\overline{N_{parrs}}) \quad (4)$$

où $\overline{N_{parrs}}$ est le nombre populationnel moyen de mâles tacons fertilisant les œufs d'une femelle (Table 1). Dans l'ordre, les femelles se voient alors attribuer des tacons aléatoirement parmi les disponibles. De la même manière que pour les mâles anadromes, une fois attribué à une femelle, un mâle tacons voit sa masse et ses réserves de graisses diminuer d'une quantité fixe $LossFatReproParr$ (Table 1) qui le rendra éventuellement non disponibles pour les femelles suivantes si ses réserves sont à zéro.

Chaque femelle se voit attribuer une taille moyenne pour ses œufs suivant la relation de Jonsson et al. (1996) :

$$Weggs_i = \frac{a_{Wegg} \cdot \log(W_i) - b_{Wegg} \cdot SGR_i + c_{Wegg}}{10000} \quad (5)$$

borné à Min_Wegg et Max_Wegg (Table 1); où a_{Wegg} , b_{Wegg} et c_{Wegg} sont des paramètres populationnels (Table 1), et où SGR_i est le taux d'accroissement en rivière vécu par la mère calculé par :

$$SGR_i = \frac{\log(L_{smolt,i}) - \log(L_{emergence,i})}{age_{smolt,i}} \times 100 \quad (6)$$

où $L_{emergence,i}$, $L_{smolt,i}$ et $age_{smolt,i}$ sont des caractéristiques individuelles de la vie de la mère gardant en mémoire respectivement la taille à l'émergence, et la taille et l'âge en nombre d'années au moment de la dévalaison.

Un nombre d'œufs est ensuite attribué:

$$Neggs_i = \frac{\exp(a_{Negg} \cdot \log(W_i) + b_{Negg}) \cdot Weggs_{pop}}{Weggs_i} \quad (7)$$

où a_{Negg} et b_{Negg} représentent les constantes de rapport entre la masse de la femelle et la fertilité de celle-ci, et $Weggs_{pop}$ représente la masse moyenne d'un œuf de la population (Table 1). Pour simplifier les processus du modèle, chaque femelle ne se voit attribuer qu'une seule frayère avec ce nombre total d'œufs. Les mâles attribués précédemment vont fertiliser des parties de ce nombre total. Chaque mâle anadrome k attribué à la femelle i fertilise :

$$NFertilized_k = \frac{W_k^{a_{fert}}}{\sum_j W_j^{a_{fert}}} \times Neggs_i \quad (8)$$

où $allmales_i$ représente tous les mâles (anadromes et tacons) attribués à cette femelle, et a_{fert} est un paramètre populationnel ajustant la proportion d'œufs fertilisés par des mâles de différentes masses (Table 1). Chaque mâle tacon attribué à la femelle i fertilise le même nombre d'œufs :

$$NFertilized_{parrs} = \frac{\sum_k^{N_{parrs,i}} W_k^{a_{fert}}}{\sum_j W_j^{a_{fert}}} \times \frac{Neggs_i}{N_{parrs,i}} \quad (9)$$

Les informations de date de création de la frayère (=DateRepro), de masse moyenne d'œufs et d'identité et de caractères génétiques des mâles et de la femelle sont stockés dans la frayère jusqu'à la création des émergents (voir sous-modèle SM2 et SM3).

ÉMERGENCE ET CREATION DE NOUVEAUX INDIVIDUS (SM2)

Au début de l'été de chaque année, de nouveaux individus sortent des frayères. Dans le modèle, la création de ces alevins émergents est faite le 1^{er} avril. Pour représenter l'effet densité dépendant sur la survie des émergents, une survie globale des œufs est calculé comme suit (Beverton and Holt 1957) :

$$gSurvival = \min\left(1; \frac{Neggs_{max}}{Neggs_{tot} + gBH \times Neggs_{max}}\right) \quad (10)$$

où $Neggs_{tot}$ est le nombre total d'œufs dans toute les frayères créées pendant l'hiver et $Neggs_{max}$ et gBH sont des paramètres populationnels (Table 1) représentant respectivement la capacité d'accueil en alevins dans la rivière et l'inverse de la survie à l'origine (lorsque

$$Neggs_{tot} \rightarrow 0, \frac{Neggs_{max}}{Neggs_{tot} + gBH \times Neggs_{max}} \rightarrow 1/gBH).$$

Pour chaque frayère i une date d'émergence des individus est calculée à partir de l'intégration d'un nombre aléatoire tiré d'une distribution uniforme entre $DDEmergeMin$ et $DDEmergeMax$ (Table 1) du nombre de degrés jours écoulés depuis la date de reproduction :

$$\sum_{t=DateReprod_i}^{DateEmergence_i} T^\circ(t) = Uniform(DDEmergeMin; DDEmergeMax) \quad (11)$$

Pour intégrer les effets de la température de l'eau sur la survie des œufs, un taux de survie des œufs est calculé pour chaque frayère i en fonction de la température vécue par la frayère entre la date de reproduction et l'émergence :

$$tSurvival_i = \prod_{t=DateReprod_i}^{DateEmergence_i} r_1 \times (T^\circ(t) + r_2) \times (1 - \exp(r_3 \times (T^\circ(t) - r_4))) \quad (12)$$

où r_1 , r_2 , r_3 et r_4 sont des paramètres populationnels (Table 1) ajustés pour représenter les survies d'œufs de saumons observées en conditions expérimentales à différentes températures (Peterson et al. 1977, Gunnes 1979, Brännäs 1988). De plus, pour représenter les effets destructeurs de crues catastrophiques ou de sécheresse intense durant la phase de vie sous graviers, les œufs de chaque frayère i ont aussi une survie dépendante du débit :

$$fSurvival_i = Beta \left(noise_{survival}; noise_{survival} \times r_\beta \times \frac{\max \left(1; \frac{\sum_{t=DateReprod_i}^{DateEmergence_i} c(flow(t) < CritFlow_{inf}) + \sum_{t=DateReprod_i}^{DateEmergence_i} c(flow(t) > CritFlow_{sup})}{DateEmergence_i - DateReprod_i} \right)} \right) \quad (13)$$

où r_β et $noise_{survival}$ sont des paramètres populationnels (Table 1) qui permettront à la distribution Beta de simuler un risque de survie dans la frayère soit très bon, soit très bas. La partie très basse de la distribution de survie sera augmenté d'autant plus que le nombre de jours durant lesquels le débit sera en dessous d'un seuil critique ($CritFlow_{inf}$) ou au dessus d'un autre ($CritFlow_{sup}$) sera important par rapport au nombre de jours de vie sous gravier (Table 1). Le rapport du deuxième terme de la distribution Beta représente cette influence des débits, avec $c(condition)$ une fonction retournant 1 lorsque la *condition* est vraie, et 0 dans le cas opposé.

Le poids moyen des émergents (Wm_i) de chaque frayère i est considéré comme étant la masse moyenne des œufs ($Weggs_i$, voir SM1, Eq. 5). Pour la création d'individu cette masse est ramenée au 1^{er} avril pour prendre en compte soit l'émergence après cette date ($Wm_i < Weggs_i$) soit l'émergence avant ($Wm_i > Weggs_i$) grâce à la formule de croissance en rivière en fonction de la température de l'eau (voir SM4, Eq. 21 sans les effets individuels ou densité-dépendant).

Pour chaque partie de la frayère i correspondant à chaque mâle k , père de $Nfertilized_k$ œufs, le nombre d'individus à créer sera calculé en considérant les trois sources de mortalités (densité-dépendance, température, débits) :

$$Noffsprings_k = Nfertilized_k \times gSurvival_i \times tSurvival_i \times fSurvival_i \quad (14)$$

Ainsi, $Noffsprings_k$ nouveaux individus seront créés avec des caractéristiques génétiques tirées (voir SM3) de celles de leurs deux parents (la femelle à l'origine de la frayère i et le père k) et un poids au 1^{er} avril donné par une normale autour du poids moyen des œufs de la frayère:

$$W = Normal(Wm_i; Wm_i \times CV_{Wemergence}) \quad (15)$$

où $CV_{Wemergence}$ est un coefficient de variation fixé pour toute la population (voir Table 1).

CARACTERES GENETIQUES (SM3)

Différents traits sont simulés dans IBASAM comme ayant une composante génétique et donc transmissible plus ou moins partiellement aux descendants de chaque individu. La structure retenue se veut hybride entre les approches de génétique quantitative (ex. Dunlop et al. 2007, calculant la valeur d'un trait à partir de la valeur des parents, de la moyenne de la population et d'une décomposition de la variance en composantes héritable et environnementale) et les approches de génétique mendélienne (e.g. Gavrillets & Vose 2006, Gavrillets et al. 2007, représentant les parties du génomes le plus précisément possible avec pour chaque trait un nombre de locus concerné et pour chacun un nombre d'allèle fixe). Les deux approches ont leurs avantages, mais la dernière a été démontrée comme plus fiable lorsqu'on regarde des co-évolutions dans des communautés (Kopp & Gavrillets 2006). Étant donné la possibilité de co-évolution des stratégies dans les populations de saumons, mais considérant aussi que très peu d'information existe pour décrire exactement les structures génétiques concernées par les processus de maturation, nous avons opté pour une description de trait en un certain nombre de locus ayant chacun seulement deux types d'allèles possibles : favorable ou défavorable. Ainsi, pour chaque trait, une structure nommée *traitMap* mémorise les caractéristiques d'un individu pour ce trait. Dans chaque *traitMap*, deux branches de *nloci* locus portent pour chaque locus de chaque brin une valeur 0 (défavorable au trait) ou 1 (favorable). Si un trait a une valeur d'héritabilité dans le modèle $H_2 > 0$, la *traitMap* pour ce trait est créé pour chaque individu qui obtiendra une valeur génétique du trait (*gVAL*) calculé par :

$$gVAL = \frac{\sum_{r=1}^{nloci} branch_1(r) + branch_2(r)}{2 \times nloci} \times r + MeanTrait - r/2 \quad (16)$$

où $branch_n(r)$ donne 0 ou 1 comme décrit au dessus, *MeanTrait* est la valeur moyenne du trait à l'initialisation (au niveau populationnel) et r est la gamme de valeurs attribué à la variance génétique autour de la valeur moyenne à l'initialisation. Cette valeur est calculée par :

$$r = \sqrt{\frac{VarTrait \times 2 \times nloci}{0.25 \times (1 + (1 - H_2)/H_2)}} \quad (17)$$

où H_2 est l'héritabilité du trait et *VarTrait* est la variance phénotypique de ce trait. L'individu obtiendra aussi une valeur phénotypique du trait (expression de *gVAL* avec une certaine variance environnementale *VarEnv*) :

$$pVAL = Normal(gVAL; VarEnv^{1/2}) \quad (18)$$

Où cette variance est calculée par :

$$VarEnv = (1 - H_2) \times VarTrait \quad (19)$$

L'appendice 1 explique comment arriver à ces équations à partir de la définition de l'héritabilité, de la décomposition de la variance phénotypique et de la structure en brins binaires du transport de l'information génétique retenue ici. Finalement, si H_2 est égal à zéro, alors :

$$pVAL = gVAL = Normal(MeanTrait; VarTrait^{1/2}) \quad (20)$$

Pour chacun des caractères héréditaires les informations à donner à l'initialisation sont donc la valeur moyenne du trait, la variance phénotypique, l'héritabilité du trait et le nombre de locus que l'on veut utiliser pour représenter ce trait. Plus ce nombre est élevé, plus les valeurs possibles du trait seront discrétisées. Lorsque les individus se reproduisent dans le modèle pour en créer des nouveaux (voir SM1et2), pour chaque trait, la mère et le père de chaque individu donnent un brin provenant d'une recombinaison aléatoire entre leurs deux brins. Ainsi, si la sélection naturelle dans le modèle favorise des valeurs de traits particuliers, les combinaisons alléliques correspondantes sont sélectionnées et transmises aux générations suivantes (ce qui correspond à des fréquences de 0 ou 1 dans la *traitMap*). Cette structure permet de la dérive génétique si le nombre de reproducteur devient petit dans la population.

Les caractères pour lesquels cette structure de description génétique a été implémentée dans IBASAM sont:

- a) l'intercepte et la pente de la norme de réaction de smoltification décrits par $pLmid$ et $pAlphaSmolt$ (voir SM6) expression de $gLmid$ et $gAlphaSmolt$, et qui auront une valeur moyenne populationnelle $Lmidm$ et $AlphaSmoltm$, une variance phénotypique populationnelle $Lmidvar$ et $AlphaSmoltvar$, une héritabilité $H2smolt$ commune et un nombre de locus commun $nlocismolt$ (Table 1);
- b) le pourcentage de croissance pondérale allouée aux réserves, décrit par $pPercF$, (voir SM4), expression de $gPercF$ avec une valeur moyenne populationnelle $PercFm$, une variance phénotypique populationnelle $PercFvar$, une héritabilité $H2PercF$ et un nombre de locus $nlociPercF$ (Table 1) ;
- c) les interceptes et pentes des normes de réaction de maturation (voir SM7) :
 - a. $pFmid_a$ et $pAlphaF_a$ expression de $gFmid_a$ et $gAlphaF_a$ représentant la norme de maturation des males en rivière
 - b. $pFmid_b$ et $pAlphaF_b$ expression de $gFmid_b$ et $gAlphaF_b$ représentant la norme de maturation des femelles en rivière
 - c. $pFmid_c$ et $pAlphaF_c$ expression de $gFmid_c$ et $gAlphaF_c$ représentant la norme de maturation des males en mer
 - d. $pFmid_d$ et $pAlphaF_d$ expression de $gFmid_d$ et $gAlphaF_d$ représentant la norme de maturation des femelles en mer

Toutes ces valeurs de traits génétiques ont des valeurs moyennes ($Fmidm_{a \rightarrow d}$ et $AlphaFm_{a \rightarrow d}$) et des variances phénotypiques ($Fmidvar_{a \rightarrow d}$ et $AlphaFvar_{a \rightarrow d}$) populationnelles pour l'initialisation. Un nombre de loci $nlocimaturation$ et une héritabilité $H2maturation$ sont communs à ces quatre normes (voir Table 1).

CROISSANCE (SM4)

Le modèle simule la croissance en masse individuelle (W_j). A chaque pas de temps cette masse est augmentée suivant la situation (rivière ou mer) et le stade de développement (tacons et smolts vs. anadromes) de l'individu j .

Pour la **croissance en rivière des tacons et smolts** le modèle utilise la formule de croissance de Ratkowski et al. (1983) adapté par Forseth et al. (2001) qui prend en compte les effets de la température ($\Omega(T^{\circ}C_{d \rightarrow d+ndays})$). Un effet densité dépendent (ex. Imre et al 2005) calculé sur la période de croissance ($DensEffect_{d \rightarrow d+ndays}$) et un niveau d'activité suivant le stade de l'individu j ($activity_{j-stade}$) ont aussi été rajoutés dans cette formule :

$$W_{j,t+ndays} = \left(W_{j,t}^b + b \times \Omega(T^{\circ}C_{d \rightarrow d+ndays}) \times activity_{j-stade} \times DensEffect_{d \rightarrow d+ndays} / 100 \right)^{1/b} \quad (21)$$

où $ndays$ est le nombre de jour de la période de croissance et b est un paramètre allométrique exponentiel pour la relation entre le taux de croissance spécifique et la masse corporelle estimé pour le saumon Atlantique par Elliott & Hurley (1997) à 0.31. Le pourcentage de croissance lié à la température est calculé par :

$$\Omega(T^{\circ}C_{d \rightarrow d+ndays}) = \sum_{t=d}^{d+ndays} \max(0; dr \times (T^{\circ}C(t) - T_{lr}) \times (1 - \exp(gr \times (T^{\circ}C(t) - T_{ur})))) \quad (22)$$

où t est l'indice de jour entre la date d et la date $d+1$; T_{lr} , T_{up} , dr et gr sont des paramètres populationnels définissant la relation température/pourcentage de croissance (voir Table 1). L'influence de la densité et l'action du débit sur cet effet est calculé seulement pour les périodes d'été (du 1^{er} avril au 1^{er} octobre) et prend la valeur de 1 en hiver :

$$DensEffect_{d \rightarrow d+ndays} = \frac{1}{1 + \beta_{dens} \times EffectiveDensity_d \times IWUH_{d \rightarrow d+ndays}} \quad (23)$$

où $IWUH_{d \rightarrow d+ndays}$ est un effet du débit sur le renforcement de la compétition et β_{dens} est un paramètre populationnel (Table 1) pour régler l'effet de la densité effective au jour d ($EffectiveDensity_d$) calculée par :

$$EffectiveDensity_d = \frac{\sum_{j \in parrs} L_j^{edens}}{RiverEffectiveSize \times 10^6} \quad (24)$$

Où $edens$ est un paramètre populationnel (Table 1) d'importance de la taille des individus (L_j , en mm) dans la compétition entre les tacons présents dans la rivière ($parrs$) au jour d , et $RiverEffectiveSize$ est la surface utile de la rivière simulée (en m² équivalent radier, Table 1). L'effet du débit est calculé comme un indice de disponibilité de l'habitat utile pondéré (e.g. Capra et al. 1995) par :

$$IWUH_{d \rightarrow d+ndays} = \frac{1}{ndays} \sum_{t=d}^{d+ndays} \max\left(1; \frac{CritFlow_{dens}}{flow(t)}\right) \quad (25)$$

Où $CritFlow_{dens}$ est un paramètre populationnel représentant le débit minimum à partir duquel l'effet densité dépendant sur la croissance est renforcé (Table 1).

Le niveau d'activité de chaque individu est fonction d'une composante propre au métabolisme individuel (rg_j , valeur aléatoirement attribué tirée d'une log-normale à l'initialisation de l'individu avec une moyenne populationnelle rgm et un écart-type $rgsd$, Table 1) et du stade de l'individu à chaque moment de l'année :

$$activity_{j-stade} = rg_j \times \left\{ \begin{array}{l} activity_{smolt1} \Leftrightarrow j \in smolt \ \& \ age_j < 1yr \ \& \ winter \\ activity_{smoltN} \Leftrightarrow j \in smolt \ \& \ age_j > 1yr \ \& \ winter \\ activity_{winter} \Leftrightarrow j \notin smolt \ \& \ winter \\ 1 \quad otherwise \end{array} \right\} \quad (26)$$

Où \Leftrightarrow indique une condition ; $\in smolt$ et $\notin smolt$ indiquent respectivement si l'individu j fait partis du groupe des futurs smolts au moment d ou non ; et $winter$ indique si le pas de temps est durant l'hiver. Les trois paramètres populationnels $activity_{smolt1}$, $activity_{smoltN}$ et $activity_{winter}$ (Table 1) compensent et rectifient les différences de vitesse de croissance des individus allant dévaler à la fin de l'hiver (futurs smolts) ou non (futurs 1+ et plus).

Pour **les individus anadromes en rivière**, la croissance pondérale est considérée comme nulle (même s'ils sont en réalité sujets à des diminutions de masse).

Pour **les individus en mer**, la croissance pondérale prend la forme d'une fonction de Gompertz (qui se rapproche d'une von Bertalanffy pour la longueur) calculée pour chaque jours du pas de temps :

$$W_{j,t+1} = W_{j,t} + \left(Kg \times W_{j,t} \times \log \left(rg_sea_j \times \frac{W_{\max}}{W_{j,t}} \right) \times NoiseSea \right) \quad (27)$$

où Kg et W_{\max} sont des paramètres populationnels ajustés pour avoir des croissances cohérentes en masse (Table 1), rg_sea_j est un paramètre individuel représentant la variabilité individuelle du métabolisme et $NoiseSea$ est un nombre aléatoire représentant une variabilité de conditions marine pour chaque individu et suivant une loi normale tiré pour chaque pas de temps :

$$NoiseSea = Normal(MeanNoiseSea; SdNoiseSea) \quad (28)$$

où $MeanNoiseSea$ et $SdNoiseSea$ sont fixé au niveau de la population (typiquement centré sur 1 et avec une petite variance, voir Table 1).

Pour **tous les individus**, une fois la nouvelle masse calculée (soit à la fin du pas de temps pour les tacons, soit chaque jour pour les individus en mer), chacun d'entre eux alloue une certaine partie de sa croissance pondérale en réserves :

$$Fat_{j,t+1} = Fat_{j,t} + DW_{j,t \rightarrow t+1} \times aPercF = Fat_{j,t} + (W_{j,t+1} - W_{j,t}) \times aPercF_j \quad (29)$$

Où $aPercF_j$ est un paramètre individuel prenant la valeur de $aPercF_j = pPercF_j + matPercF(sex_j)$ si l'individu est en train de devenir mature avec $matPercF(sex_j)$ un paramètre populationnel représentant la différence de pourcentage de réserve chez les individus maturants des non-maturants suivant le sexe de l'individu (Table 1) et $pPercF_j$ l'expression phénotypique de $gPercF_j$ (voir SM3) ; et si l'individu ne mature pas $aPercF_j = pPercF_j$. En parallèle à ce calcul, des réserves théoriques sont calculées de la même manière en imaginant que l'individu a décidé de maturer depuis le début du pas de temps :

$$FatTheory_{j,t+1} = FatTheory_{j,t} + DW_{j,t \rightarrow t+1} \times (pPercF_j + matPercF(sex_j)) \quad (30)$$

Cette grandeur sera utilisé dans les normes de réactions de maturation (voir SM7) et remis à $FatTheory_j = Fat_j$ à l'automne pour les individus en mer et au printemps pour ceux en rivière.

La taille est ensuite ajusté tel que :

$$L_{j,t+1} = \max \left(L_{j,t}; \exp \left(lwa_{stade} + lwb_{stade} \times \log \left(\frac{W_{j,t+1} - Fat_{j,t+1}}{1 - PercFm} \right) \right) \right) \quad (31)$$

Où lwa_{stade} et lwb_{stade} sont des paramètres populationnels de relation log-log taille-poids et qui prennent les valeurs respectivement de lwa_{parr} lwb_{parr} ou lwa_{sea} lwb_{sea} si l'individu a déjà smoltifié (Table 1). $PercFm$ est un paramètre populationnel représentant un pourcentage moyen d'utilisation de la croissance pondérale en réserves (voir SM3 et Table 1).

Ainsi, la longueur de l'individu sera directement influencée par l'importance qu'il donnera aux réserves et à son statut de maturation, mais ne pourra pas diminuer dans le temps.

La structure mathématique de croissance en mer et calcul des réserves et tailles sera utilisé pour la croissance pondérale des castillons qui resteront un certain nombre de jour en mer au début de l'été de retour pour simuler la croissance compensatoire de ces individus ($nbdaysComp$, Table 1).

SURVIE

(SM5)

A chaque fin de pas de temps (de durée $ndays$), la survie de chaque individu est estimée suivant une probabilité individuelle dépendante du stade dans lequel l'individu se trouve. Pour les individus en rivière cette probabilité de survie est calculé par :

$$P(survival)_j = Sp_{stade}^{ndays} \quad (32)$$

Où Sp_{stade} prend une des valeurs de $Sp0+$, $Sp1$, $Sp1Mat$, $Sp1Smolt$, $SpMat$, SpN , $SpAnad$ suivant s'il est respectivement tacon de moins de 6mois, tacon de 6mois à un an, tacon de moins d'un an mature, tacon smoltifiant dès sa première année, tacon de plus d'un an mature, tacon ou smolt dans un autre cas (toujours plus d'un an), saumon revenu en rivière avant reproduction. Ces valeurs sont des paramètres populationnels (Table 1).

La survie post-smolt des individus ayant juste migré en mer est fortement liée à la taille au moment de la dévalaison (e.g. Salminen et al. 1995). Ainsi, pour les individus en mer, la survie est considérée comme taille dépendante :

$$P(survival)_j = \prod_t^{nbdays} \left(1 - \alpha_{surv} \times L_{j,t}^{\beta_{surv}}\right)^{1/30} \quad (33)$$

Où le 1 au dessus et le 0 en dessous indique un bornage entre 0 et 1, α_{surv} et β_{surv} sont des paramètres populationnels (Table 1) adapté de la fonction de survie en mer masse dépendante utilisé par Mangel (1994) et provenant de Ricker (1976).

SMOLTIFICATION

(SM6)

Dans le modèle, les tacons décident au début de l'hiver s'ils vont commencer le processus de smoltification en vue d'une dévalaison au printemps suivant ou bien rester un été de plus en rivière. Cette décision est prise suivant la taille atteinte à la fin de l'été et d'une manière individuelle. La décision est simulée d'une manière probabiliste avec une norme de réaction décrite de la manière suivante :

$$\text{logit}(P(Sm_j = TRUE)) = pAlphaSmolt_j (L_j - pLmid_j) \quad (34)$$

où $pAlphaSmolt_j$ et $pLmid_j$ sont l'expression phénotypique de caractères génétiques $gAlphaSmolt_j$ et $gLmid_j$ (voir SM3).

MATURATION

(SM7)

La décision de maturation individuelle est considérée dans le modèle comme dépendant du niveau de réserves atteint par chaque individu. Une structure de norme de réaction de maturation probabiliste (Heino et al. 2002) est utilisé avec le niveau de réserve théorique (si la décision avait été prise 6 mois plus tôt, voir SM4) comme trait déterminant la décision. De cette manière, IBASAM considère les théories de décision de maturation du saumon atlantique de Thorpe et al (1998) comme déterminé par la vitesse de croissance bien avant que la maturation soit visible. Mais la structure retenue permet aussi d'appliquer des processus d'héritabilité des normes et de différences de seuils de décision suivant l'âge des individus comme fréquemment utilisé dans les modèles individu-centrés démo-génétiques récents (e.g. Dunlop et al. 2007). La structure standard est décrite par le calcul d'une probabilité de maturation à la fin d'un pas de temps suivant :

$$\text{logit}(P(Mat_j = TRUE)) = \frac{1}{widthFat} (FatTheory_j - (pFmid_j + pAlphaF_j \times age_j)) \quad (35)$$

Où $widthFat$ est la largeur de la norme de réaction (fixée au niveau populationnel), $pFmid_j$ et $pAlphaF_j$ sont respectivement les interceptes et pentes de la norme individuelle, et sont des expressions phénotypiques de traits génotypiques ($gFmid_j$ et $gAlphaF_j$, voir SM3), $FatTheory_j$ est le niveau de réserve théorique que l'individu aurait eu s'il avait décidé de maturer depuis le début du pas de temps et age_j est soit le nombre d'année en mer, soit le nombre d'année en rivière (pour la maturation précoce en rivière). Le modèle considère 4 cas particuliers : a) maturation des mâles précoces en rivières, b) des femelles précoces en rivières, c) des mâles en mer et d) des femelles en mer ; avec pour chacun des valeurs de distribution de $gFmid_j$ et $gAlphaF_j$ ($gFmid_{a,j}$, $gAlphaF_{a,j}$, $gFmid_{b,j}$, $gAlphaF_{b,j}$, $gFmid_{c,j}$, $gAlphaF_{c,j}$, $gFmid_{d,j}$, $gAlphaF_{d,j}$; voir SM3) et des valeurs de largeur de la norme de réaction spécifiques ($widthFat_a$, $widthFat_b$, $widthFat_c$, $widthFat_d$, voir Table 1).

Pour les deux processus de maturation en rivière, la norme de réaction est appliquée à la fin du pas de temps de l'été mais en considérant les réserves qu'aurait eu l'individu s'il avait commencé à maturer depuis le printemps. De la même façon, la norme de réaction appliquée à la fin de l'hiver pour les saumons en mer évalue s'ils mûrent à ce moment là (et par conséquent s'ils rentrent) mais simule une décision de se préparer à revenir prise à l'automne précédent.

Après leur croissance estivale, les tacons ayant décidés de maturer auront leurs tailles recalculées pour affecter une proportion de leur croissance à la masse gonadique en réutilisant l'équation 31. Ce retro-calcul n'est pas nécessaire pour les individus maturants en mer car les paramètres de relation taille-poids des individus en mer (lwa_sea et lwb_sea , voir SM4) pour les populations françaises ne sont généralement connus que pour les individus déjà de retour en estuaires ou dans les rivières.

MIGRATIONS

(SM8)

Dans le cycle de vie du saumon Atlantique, deux phases de migrations sont particulièrement importantes : la dévalaison des smolts suivie d'une migration vers la mer et le retour (ou homing) des saumons anadromes dans leurs rivières d'origine. Dans le modèle IBASAM, la dévalaison est simulée à un moment différent de la prise de décision de celle-ci : la smoltification décidée au début de l'hiver induit automatiquement la dévalaison de l'individu smolt au début de l'été suivant. Par contre le retour est décidé et réalisé au début de l'été. La décision de retour est effectuée dans le modèle comme une décision de maturation qui simule un processus de maturation depuis l'automne précédent (voir SM7).

PRÉLÈVEMENT D'INDIVIDUS ANADROMES (SM9)

Pour simuler les actions de pêches sur les stocks de retours, un pourcentage de chaque classe d'âges est prélevé de la population à la fin de l'été. Les individus sont choisis aléatoirement. Cette pression représente la pêche hauturière et en rivière.

Annexe 2

Description du modèle climatique

Pour pouvoir simuler les évolutions climatiques de la température de l'eau et des débits dans la rivière, nous avons ajusté deux modèles sinusoïdaux à erreurs autorégressives aux observations de températures de l'eau et débits du Scorff. Les deux modèles prennent la forme générale suivante :

$$T(d) = Mean + Amp \times \sin\left(2\pi \times \frac{d - cs}{365}\right) + AR(d)$$

Où $Mean$ est la moyenne, Amp est l'amplitude moyenne du signal sinusoïdal, d est le jour (en date julienne et limité à 365), cs est le paramètre de cadrage du signal sur l'année (en jour) et $AR(d)$ est l'erreur autorégressive calculée de la sorte :

$$AR(d) = \alpha \times AR(d-1) + \xi$$

Où α est un paramètre non nul et ξ est un nombre aléatoire distribué selon une loi normale centrée sur β et de variance 1. Les deux séries temporelles du Scorff (~15 ans de données) ont permis d'ajuster un modèle pour la température de l'eau et un modèle pour le logarithme du débit instantané (en m³/s) par jour divisé par le module (5.03m³/s). La table 2 présente les valeurs des paramètres de chacun de ces deux modèles.

Pour simuler une évolution de tendance dans le temps de l'augmentation de la température moyenne (ou de l'amplitude des débits), le paramètre ponctuel $Mean_T$ (ou Amp_{Flow}) a été développé comme :

$$Mean_T(d) = Mean_T(0) + d \times IncPerDay_T$$

$$\text{(ou pour le débit : } Amp_{Flow}(d) = Amp_{Flow}(0) + d \times IncPerDay_{Flow} \text{)}$$

rentré dans le modèle de climat à la place de la moyenne (ou l'amplitude). Le paramètre $IncPerDay$ permet d'augmenter la moyenne (ou l'amplitude) par jour suivant une tendance générale. Par exemple pour les scénarios 2 et 3, l'augmentation de température prend la forme de $IncPerDay_T = 2^\circ\text{C}/100/365$ (pour le scénario 3, l'augmentation de l'amplitude des débits prend la forme

$$IncPerDay_{Flow} = Amp_{Flow}(0) \times 0.25 / (50 \times 365 - 1) \text{).}$$

Références

- Bailey, J., and G. Friars. 1990. Inheritance of age at smolting in hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Genetics in Aquaculture III. Aquaculture* 85.
- Beverton, R., and S. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. 553p. UK.
- Brännäs, E. 1988. Emergence of Baltic salmon, *Salmo salar* L., in relation to temperature: a laboratory study. *Journal of Fish Biology* 33:589-600.
- Buoro, M. 2008. Compromis évolutifs entre traits d'histoire de vie chez les juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar*) en conditions naturelles: étude à partir de données de Capture-Marquage-Recapture. Thèse de Master. Université Montpellier II, France.
- Capra, H., P. Breil, and Y. Souchon. 1995. A new tool to interpret magnitude and duration of fish habitat variations. *Regulated Rivers: Research & Management* 10:281-289.
- Caudal, A. L., and E. Prévost. 2008. Etat du Stock de saumon atlantique (*Salmo salar*) du Scorff (Bretagne sud, France) en 2007: production de smolts, retours d'adultes, échappement, taux d'exploitation et survie. Fédération du Morbihan pour la pêche et la protection du milieu aquatique. 28p.
- Dunlop, E., B. Shuter, and U. Dieckmann. 2007. Demographic and Evolutionary Consequences of Selective Mortality: Predictions from an Eco-Genetic Model for Smallmouth Bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 136:749-765.
- Elliott, J., and M. Hurley. 1995. The functional relationship between body size and growth rate in fish. *Functional Ecology* 9:625-627.
- Fleming, I. 1998. Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:59-76.
- Fleming, I., B. Jonsson, M. Gross, and A. Lamberg. 1996. An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology* 33:893-905.
- Forseth, T., M. Hurley, A. Jensen, and J. Elliott. 2001. Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* 46:173-186.
- Garcia de Leaniz, C., I. Fleming, S. Einum, E. Verspoor, W. Jordan, S. Consuegra, N. Aubin-Horth, D. Lajus, B. Letcher, and A. Youngson. 2007. A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biological Reviews* 82:173-211.
- Gavrilets, S., and A. Vose. 2006. The dynamics of Machiavellian intelligence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:16823.
- Gavrilets, S., A. Vose, M. Barluenga, W. Salzburger, and A. Meyer. 2007. Case studies and mathematical models of ecological speciation. 1. Cichlids in a crater lake. *Molecular Ecology* 16:2893-2909.
- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jorgensen, W. M. Mooij, B. Mueller, G. Pe'er, C. Piou, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmanith, N. Rüger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabo, U. Visser, and D. L. DeAngelis. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198:115-126.
- Gunnes, K. 1979. Survival and development of Atlantic salmon eggs and fry at three different temperatures. *Aquaculture* 16.
- Heino, M., U. Dieckmann, and O. Godø. 2002. Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* 56:669-678.

- Imre, I., J. Grant, and R. Cunjak. 2005. Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick. *Journal of animal ecology* 74:508-516.
- Jonsson, N., B. Jonsson, and I. Fleming. 1996. Does early growth cause a phenotypically plastic response in egg production of Atlantic salmon? *Functional Ecology* 10:89-96.
- Kopp, M., and S. Gavrilets. 2006. Multilocus genetics and the coevolution of quantitative traits. *Evolution* 60:1321-1336.
- Mangel, M. 1994. Climate change and salmonid life history variation. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 41:75-106.
- Peterson, R., H. Spinney, and A. Sreedharan. 1977. Development of Atlantic Salmon (*Salmo Salar*) Eggs and Alevins under Varied Temperature Regimes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34.
- Post, J., E. Parkinson, and N. Johnston. 1999. Density-dependent processes in structured fish populations: interaction strengths in whole-lake experiments. *Ecological Monographs* 69:155-175.
- Prouzet, P., and J. Gaignon. 1982. Fécondité des saumons atlantiques adultes captures sur le bassin versant de l'Elorn (rivière de Bretagne nord) et caractéristiques de leurs pontes. *Bulletin Français de la Pisciculture* 285:233-243.
- Ratkowsky, D., R. Lowry, T. McMeekin, A. Stokes, and R. Chandler. 1983. Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *Journal of Bacteriology* 154:1222-1226.
- Ricker, W. 1976. Review of the rate of growth and mortality of Pacific salmon in salt water, and noncatch mortality caused by fishing. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33:1483-1524.
- Rye, M., and B. Gjerde. 1996. Phenotypic and genetic parameters of body composition traits and flesh colour in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture Research* 27:121-133.
- Salminen, M., and S. Kuikka. 1995. Annual variability in survival of sea-ranched Baltic salmon, *Salmo salar* L.: Significance of smolt size and marine conditions. *Fisheries Management and Ecology* 2:171-184.
- Thorpe, J., M. Mangel, N. Metcalfe, and F. Huntingford. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology* 12:581-599.
- Vibert, R. 1950. Recherches sur le saumon de l'Adour (*Salmo salar* L.) (Ages, croissance, cycle génétique, races) 1942-1948. Pages 27-149 in *Annales de la Station Centrale d'Hydrobiologie Appliquée*.

Tables

Table 1. Paramètres pour les sous-modèles de reproduction et création d'individus

Paramètres	Description	Valeur	Référence	Éq./SM	Remarques
\overline{N}_{males} , \overline{N}_{parrs}	Nombres moyens de mâles anadromes et de tacons fertilisant les œufs d'une femelle	3 , 10	-	1, 4	Observations sur la Nivelle
$LossFatRepro$, $LossFatReproPar$ r	Quantité de réserves perdues pour les mâles et tacons à chaque processus de reproduction (g)	59 , 11.8	Fleming (1998)	SM1	59% des réserves maximales
$shapeDR$, $scaleDR$	Paramètres pour l'attribution de dates de reproduction	3.598 , 38.24	-	3	Ajustés d'observations sur la Nivelle
Min_Wegg , Max_Wegg	Poids minimum et maximum des œufs (g)	0.06 , 0.2	Jonsson et al. (1996)	5	
a_{Wegg} , b_{Wegg} , c_{Wegg}	Paramètres pour le calcul du poids moyen des œufs d'une femelle	0.21 , 0.013 , 6.6	Jonsson et al. (1996)	5	
a_{Negg} , b_{Negg}	Paramètres pour le calcul du nombre d'œufs d'une femelle	0.86 , 1.63	Jonsson et al. (1996)	7	
$Weggs_{pop}$	Poids moyen des œufs au niveau populationnel	0.1	Jonsson et al. (1996)	7	
a_{fert}	Paramètre d'importance des poids des mâles sur leurs probabilités de fertilisation	0.5	-	8 - 9	Ajuste un pourcentage de 40% de fertilisations par les tacons avec les nombres et poids moyens de tacons et anadromes
$Neggs_{max}$, gBH	Paramètres de la relation Beverton-Holt pour la survie des alevins émergents en fonction de la densité d'œufs	0.2 , 10x $RiverEffectiveSize$	-	10	Produit une densité maximale de 10 alevins émergents / m ² d'équivalent radier

<i>DDEmergeMin</i> , <i>DDEmergeMax</i>	Nombre de degrés jours minimum et maximum nécessaire à l'incubation et à l'émergence	880 , 920	Prouzet et Gaignon (1982)	11	
<i>r₁</i> , <i>r₂</i> , <i>r₃</i> , <i>r₄</i>	Paramètres de calcul de la survie des œufs en fonction de la température	0.00019346 , 5161.93 , 0.608211 , 19.055	-	12	Ajustés des observations de Peterson et al. (1977), Gunnes (1979) et Brännäs (1988).
<i>r_β</i> , <i>noise_{survival}</i>	Paramètres de calcul de la survie des œufs en fonction du débit	90 , 0.01	-	13	Ajustées sur les données de déposes d'œufs, de densités de tacons du Scorff et les crues hivernales entre 1995 et 2007
<i>CritFlow_{inf}</i> , <i>CritFlow_{sup}</i> <i>CV_{Wemergence}</i>	Débits critiques influant sur la survie des œufs Coefficient de variation des poids des alevins émergents d'une même frayère	0.25 x module 5 x module 0.034	- Fleming et al. (1996)	13 15	Supposé Suppose que la variance des poids à l'émergence est la même que la variance des poids d'œufs
<i>Lmidm</i> , <i>AlphaSmoltm</i> , <i>Lmidvar</i> , <i>AlphaSmoltvar</i> <i>H2smolt</i> , <i>nlocismolt</i>	Moyennes et variances au niveau populationnel de l'intercepte et pente de la norme de réaction de smoltification Héritabilité et nombre de locus utilisé dans la transmission des paramètres de la norme de réaction de smoltification	89.03333 , 0.15 , (89.03333 x 0.01) ² , (0.15 x 0.01) ² 0 , 0	Buoro (2008) -	SM3 SM3	Suppose une petite variance (CV=1%) des paramètres de cette norme, pourrait être augmentée et testée Pour le moment, la smoltification est donc considérée comme non-héritable, mais on pourrait utiliser H2smolt > 0 (Bailey & Friars 1990 dans Garcia de Leaniz et al. 2007)
<i>PercFm</i> <i>PercFvar</i>	Moyenne et variance au niveau populationnel du pourcentage de croissance pondérale affectée aux réserves	0.12 , (0.01) ²	-	SM3	Supposant que les gonades utiliseront 50% et 66% des réserves de graisses pour mâles et femelles respectivement, <i>PercFm</i> =12% permet des indexes gonado-somatique réalistes avec <i>matPercF</i> fixé. La variance est fixée petite.
<i>H2PercF</i>	Héritabilité et nombre de locus utilisé dans	0 , 0	-	SM3	Pour le moment, le choix d'allocation de la

<i>nlociPercF</i>	la transmission du pourcentage de croissance pondérale affectée aux réserves					croissance est donc considérée comme non-héritable, mais on pourrait utiliser $H2PercF = 0.25$ (Rye & Gjerde 1996 dans Garcia de Leaniz et al. 2007)
<i>Fmidm_{a→d}</i> , <i>AlphaFm_{a→d}</i>	Moyennes au niveau populationnel des interceptes et pentes des normes de réaction de maturation	a : 15 , -15 b : 40 , -5 c : 128 , -150 d :300 , -50	-	SM3		Ajustés pour obtenir les proportions de maturant en rivière et les sex-ratios et proportions de retours observées sur le Scorff entre 1995 et 2007
<i>Fmidvar_{a→d}</i> , <i>AlphaFvar_{a→d}</i>	Variance au niveau populationnel des interceptes et pentes des normes de réaction de maturation	Toutes calculées comme : $var = (mean \times 0.1)^2$	-	SM3		Suppose un CV de 10% (réalistes pour des normes de réactions de maturation, e.g. Dunlop et al. 2007)
<i>H2maturation</i> , <i>nlocimaturation</i>	Héritabilité et nombre de locus utilisé dans la transmission des paramètres des normes de réaction de maturation	0.2 , 50	-	SM3		$H2=0.2$ est réaliste pour des normes de réactions de maturation, e.g. Dunlop et al. (2007). De plus Garcia de Leaniz et al. (2007) listent de nombreux exemples d'héritabilité d'âge à maturité pour <i>S. salar</i>
<i>widthFat_{a→d}</i>	Largeurs des normes de réaction de maturation	a : 6 b : 5 c : 100 d :100	-	SM7		Ajustés pour obtenir les proportions de maturant en rivière et les sex-ratios et proportions de retours observées sur le Scorff entre 1995 et 2007
<i>T_{lr}</i> , <i>T_{up}</i> , <i>gr</i>	Température minimale et maximale de croissance en rivière et paramètre réglant l'optimum	6.9 , 24.3 , 0.201	Forseth et al. (2001)	22		-
<i>dr</i>	Vitesse de croissance en rivière en fonction de la température	0.518	-	22		Cette valeur est modifiée pour tenir compte de l'effet densité sur la croissance et s'est ajustée sur les données de tailles de tacons du Scorff observées entre 1993 et 2007
<i>β_{dens}</i>	Paramètre de réglage de l'effet densité sur la croissance en rivière	10.43	-	23		Ajustée sur les données de tailles de tacons du Scorff observées entre 1993 et 2007

<i>edens</i>	Exposant de la taille pour calculer la densité effective en rivière	3	-	24	Fixée pour augmenter la différence d'effet entre les densités des 0+ et 1+ sur la croissance (e.g. Post et al. 1999)
<i>RiverEffectiveSize</i>	surface utile de la rivière simulée en m ² équivalent radier	200811x0.5	Caudal & Prévost (2008)	24	Pour les simulations de changement climatique, on utilise 50% de la taille du Scorff
<i>CritFlow_{dens}</i>	Débit minimum à partir duquel l'effet densité dépendant sur la croissance est renforcé	0.173 x module	-	25	Ajustée sur les données de tailles de tacons du Scorff observées et les données d'étiages entre 1993 et 2007
<i>rgm</i> , <i>rgsd</i> <i>rg_{seam}</i> , <i>rg_{seasd}</i>	Moyenne et écart-type populationnel d'initialisation de <i>rg</i> et <i>rg_{sea}</i> représentant la variation individuelle de capacité de croissance en rivière et en mer respectivement	0, 0.15 0, 0.2	-	26 , 27	Les log-normales donnent des distributions proche de normales centrées sur 1 et à écart-type 0.15 pour <i>rg</i> et 0.2 pour <i>rg_{sea}</i>
<i>activity_{smolt1}</i> , <i>activity_{smoltN}</i> , <i>activity_{winter}</i>	Activité hivernale des smolts de moins d'un an, des smolts de plus d'un an et des tacons	0.8 0.25 0.04	-	26	Ajustée sur les données de tailles de tacons et smolts du Scorff observées entre 1995 et 2007
<i>MeanNoiseSea</i> , <i>SdNoiseSea</i>	Moyenne et écart-type du bruit annuel de conditions de croissance marine	1 0.01	-	28	La variance est supposée petite mais des plus grandes valeurs pourrait être testée
<i>matPercF(sex)</i>	Supplément de pourcentage de croissance pondérale allouée aux réserves durant les phases de maturations	Mâle : 0.04 Femelle : 0.18	-	SM4	Avec <i>PercFm</i> =12% permet des indexes gonado-somatique réalistes de 7% pour les mâles matures et 20% pour les femelles matures, en supposant que les gonades utiliseront 50% et 66% des réserves de graisses pour mâles et femelles respectivement.
<i>lwa_{parr}</i> , <i>lwb_{parr}</i> / <i>lwa_{sea}</i> , <i>lwb_{sea}</i>	Paramètres de relation log-log taille-poids pour les tacons / les smolts ou marins	3.804 , 0.32 / 3.82568, 0.333779	-	31	Ajustés sur les observations du Scorff (pour tacons) et de Vibert (1950) pour les marins (afin d'avoir potentiellement des

<i>nbdaysComp</i>	nombre de jour en mer au début de l'été de retour pour simuler la croissance compensatoire des castillons	120	-	SM4	tailles de retours de plusieurs hivers de mer réalistes) Représente une date de rentré moyenne des castillons au 1 ^{er} août (Caudal & Prévost 2008)
<i>Sp0+</i> , <i>Sp1</i> , <i>Sp1Mat</i> , <i>Sp1Smolt</i> , <i>SpMat</i> , <i>SpN</i> , <i>SpAnad</i>	Survies quotidiennes suivant l'état en rivière (voir texte pour détails)	0.9841606 0.9914398 0.9863295 0.9967923 0.9911798 0.997 1	Buoro (2008)	32	Ces valeurs sont calculées pour avoir des survies quotidiennes à partir des estimations de Buoro (2008). <i>Sp0+</i> et <i>SpN</i> ont été ajusté pour obtenir des survies d'œufs au smolts réalistes et s'ajuster sur les données de densités de tacons observées sur le Scorff de 1993 à 2007.
α_{surv} , β_{surv}	Paramètres pour le calcul de la survie marine suivant la taille	20.1263 , -1.5699	-	33	Ajustés de Mangel (1994) pour obtenir les survies et proportions de retours du Scorff observées entre 1995 et 2007

Table 2. Paramètres des modèles climatiques de débits et température de l'eau ajustées sur les données du Scorff (1990-2007).

Paramètres	Modèle de Température de l'eau	Modèle du logarithme des débits / module*
<i>Mean</i>	12.674299	-0.02
<i>Amp</i>	5.909091	1.010139
<i>cs</i>	114.780948	327.836285
<i>α</i>	0.92	0.95
<i>β</i>	0.8	0.2

* une correction de -0.2 est ensuite appliquée au modèle utilisé en prédiction pour prendre en compte la non-centralité des résidus de cet ajustement.

Appendices

APPENDICE 1, EXPLICATION DES CALCULS DANS LE SOUS-MODELE DE CARACTERES GENETIQUES SM3

A l'initialisation, un trait est décrit par une valeur moyenne ($MeanTrait$) et une variance phénotypique ($VarTrait$) qui se décompose en variance génétique ($VarGen$) et variance environnementale ($VarEnv$):

$$VarTrait = VarGen + VarEnv \quad (A1.1)$$

L'héritabilité H_2 est définie pour ce trait comme

$$H_2 = VarGen / VarTrait \quad (A1.2)$$

D'où :

$$VarTrait = VarGen \times (1 + (1 - H_2) / H_2) \quad (A1.3)$$

La structure du codage génétique choisi dans le modèle suit une loi Binomiale. Sans transformation, la valeur obtenue x_0 de $n=2$ $nloci$ tirages bernoulliens à probabilité $p=0.5$ suit :

$$x_0 \approx Binomial(n; p) \quad (A1.4)$$

La valeur espérée de x_0 est donnée par définition (loi Binomiale) :

$$[x_0] = n \times p = 2 \times nloci \times 0.5 = nloci \quad (A1.5)$$

Ainsi que sa variance :

$$var(x_0) = n \times p \times (1 - p) = 2 \times nloci \times 0.25 = \frac{1}{2} nloci \quad (A1.6)$$

Or, nous transformons x_0 pour obtenir la valeur génétique du trait $gVAL$ en utilisant la fonction $f(x_0)$:

$$gVAL = f(x_0) = \frac{x_0 \times r}{2 \times nloci} + MinVal \quad (A1.7)$$

où $MinVal$ est la valeur minimale du trait et r est la gamme de valeurs du trait. Cette fonction nous permet d'avoir une valeur espérée de $gVAL$ centrée sur la moitié de la gamme de valeurs :

$$[gVAL] = \frac{[x_0] \times r}{2 \times nloci} + MinVal = \frac{r}{2} + MinVal \quad (A1.8)$$

De plus, de par la propriété des variances on obtient :

$$var(f(x_0)) = \left(\frac{r}{2 \times nloci} \right)^2 var(x_0) = \frac{r^2}{2 \times nloci} \times 0.25 = var(gVAL) = VarGen \quad (A1.9)$$

Ainsi, on obtient :

$$VarTrait = \frac{r^2}{2 \times nloci} \times 0.25 \times (1 + (1 - H_2) / H_2) \quad (A1.10)$$

D'où découle :

$$\frac{r^2}{2 \times nloci} = \frac{VarTrait}{0.25 \times (1 + (1 - H_2) / H_2)} \quad (A1.11)$$

Et de là :

$$r^2 = \frac{VarTrait \times 2 \times nloci}{0.25 \times (1 + (1 - H_2)/H_2)} \quad (A1.12)$$

Et avec $hr=r/2$ on obtient :

$$hr = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{VarTrait \times 2 \times nloci}{0.25 \times (1 + (1 - H_2)/H_2)}} \quad (A1.13)$$

Pour vérifier qu'on obtient bien la variance environnementale tel que :

$$VarEnv = (1 - H_2) \times VarTrait = VarTrait - VarTrait \times H_2 = VarTrait - VarGen \quad (A1.14)$$

On utilise :

$$VarEnv = VarGen (1 - H_2) / H_2 \quad (A1.15)$$

Ainsi :

$$VarEnv = \frac{r^2}{2 \times nloci} \times 0.25 \times \frac{1 - H_2}{H_2} \quad (A1.16)$$

Et par remplacement de r^2 on retombe sur CQFD.

Une fois terminé, ce modèle permettra de donner des tendances d'évolution prédictives de proportions de 1 vs. multiples hivers de mer et d'anadromes vs. résidents en eau douce dans les stocks de géniteurs. Les étapes critiques de la croissance ou des choix d'histoire de vie pourront être analysées. Une composante d'exploitation par pêche sera également intégrée au modèle. Des simulations suivant différents scénarios de changement climatiques serviront à éclairer les gestionnaires sur les conséquences du changement climatique pour la conservation et l'exploitation des populations de saumon.

III Climat et dynamique des peuplements de poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest

Bernard Hugueny

UMR BOREA, Département Milieux et Peuplements Aquatiques MNHN, CNRS 7208, IRD 207, UMPC, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris, France

INTRODUCTION

Le changement climatique global annoncé a motivé ces dernières années de nombreuses études sur les conséquences écologiques de la variabilité climatique et en particulier d'un accroissement de la température. Ces études ont bénéficié du fait que dans de nombreuses régions un accroissement soutenu des températures a eu lieu lors des dernières décennies. Disposant de séries temporelles adéquates, il est alors envisageable de tester si un impact du réchauffement est d'ores et déjà perceptible. Dans une synthèse des travaux entrepris dans ce cadre (Parmesan & Yohe 2003), des tendances cohérentes ont été mises en évidence concernant le déplacement des aires de distribution vers des altitudes et des latitudes plus hautes et une précocité de certains événements liés au cycle de vie des espèces (bourgeoisement, ponte, ...). Bien que la température puisse affecter l'ensemble des processus biologiques (croissance, mortalité, fécondité) qui déterminent la dynamique d'une population d'ectotherme et ses relations avec le milieu biotique et abiotique (Brown *et al.* 2004), peu d'études ont tenté de dégager des tendances générales concernant la dynamique des populations et des peuplements face à un réchauffement climatique, autres que celles liées aux aires de distribution et à la phénologie. En ce qui concerne les milieux aquatiques, Daufresne *et al.* (2009) ont récemment montré qu'une des conséquences d'une augmentation de température sur des organismes ectothermes conduisait à une réduction de taille corporelle perceptible à la fois au niveau des peuplements (augmentation de l'abondance des espèces de petite taille) et des populations (augmentation de la proportion des jeunes stades et diminution de la taille à un âge donné). Daufresne *et al.* (2009) vont même jusqu'à proposer que la réduction de taille corporelle soit considérée comme une des quelques réponses universelles et cohérentes connues au réchauffement climatique, en plus de celles liées aux aires de distribution et à la phénologie. Cependant avant de statuer sur la généralité des phénomènes de réduction de taille corporelle, il convient d'élargir la gamme des systèmes testés, en particulier en termes de conditions climatiques. En effet les études synthétisées dans Daufresne *et al.* (2009) portent toutes sur des populations ou des peuplements de zones tempérées et la généralisation des résultats aux zones inter-tropicales doit être établie. La première difficulté pour tester la généralité des tendances observées dans Daufresne *et al.* (2009) est que, si l'on excepte certaines espèces exploitées, on dispose de très peu de données issues de suivis à long terme d'organisme aquatiques tropicaux. Un jeu de données intéressant pour évaluer l'impact du climat sur la

dynamique des peuplements de poissons en zone inter-tropicale provient des suivis réalisés dans différentes rivières d'Afrique de l'Ouest pour évaluer l'impact sur la faune non cible des insecticides utilisés contre les larves de simulies, vecteurs de l'onchocercose (Paugy *et al.* 1999). Les analyses déjà réalisées sur les données provenant des stations échantillonnées aux filets maillants dans ce cadre sur une vingtaine d'années en Côte d'Ivoire ont mis en évidence un synchronisme significatif de l'abondance des principales espèces entre les différentes rivières (Tedesco *et al.* 2004). En l'absence de possibilité de dispersion entre rivières, ces résultats suggèrent l'action de variables climatiques régionales sur la dynamique des populations. Renforçant cette hypothèse, un lien significatif entre l'abondance des principales espèces et un indice inter-annuel régional du débit des rivières a été observé. Cependant la contribution de la température à ces dynamiques n'a pas jusqu'ici été évaluée. Afin de combler ce vide, une analyse des effets de la température a été conduite en considérant l'ensemble du peuplement, plus à même de mettre en évidence des effets communs touchant plusieurs espèces et permettant également de vérifier si les tendances observées sur les peuplements de poissons tempérés se retrouvent dans notre cas d'étude. Pour tester les hypothèses liées à la « temperature size-rule » (Daufresne *et al.* 2009), des variables liées à la taille moyenne des individus, au pourcentage de jeunes stades, et à la contribution relative des espèces de grande taille ont été choisies. S'y ajoutent le nombre total d'individus du peuplement pour identifier des effets sur la dynamique conjointe de plusieurs espèces et une variable liée à la capacité ou non des espèces à se reproduire toute l'année. Afin d'éviter autant que faire se peut des effets confondant entre température et variabilité hydrologique, les précipitations ont été prises en compte, en l'absence de données complètes sur l'hydrologie des rivières durant toute la période d'échantillonnage. L'accent est mis sur la recherche de facteurs climatiques régionaux expliquant des dynamiques synchrones entre sites et non sur la recherche de modèles spécifiques à chaque site.

MATERIEL ET METHODES

Echantillonnage

Les données biologiques proviennent des pêches expérimentales conduites durant le programme OCP (« Onchocerciasis Control Program ») sous l'égide de l'OMS (Paugy *et al.* 1999). L'échantillonnage a été réalisé à l'aide de deux batteries de filets maillants (mailles 15, 20, 25, 30 et 40 mm) posées deux nuits dans des milieux d'eau calme et profonde (profondeur supérieure à 1 m). Les prises sont ensuite converties en nombre d'individu par espèce par maille par 100 m² et par nuit (PUE). Chaque année un nombre irrégulier (minimum 2 ; moyenne 3,8) de pêches expérimentales ont été réalisées, mais seules les moyennes annuelles (année civile) ont été considérées ici de sorte que les données de bases sont constituées de PUE moyennes annuelles par espèce par maille et par site. Les données traitées couvrent la période 1976-1997 dans trois sites, deux sur la rivière Comoe, un sur le Bandama (figure 1). Tous les sites sont à une distance de la mer supérieure à 300 km et le régime hydrologique dans cette partie des bassins versants est unimodal (pic de crue vers septembre). L'âge des individus capturés est compris entre 1 ou 2 ans et 5 ans ou plus selon les espèces et la maille.

Variables Biologiques

LPUE

Il s'agit du log de la somme des PUE moyennes, toutes espèces et mailles confondues, par an et par site. Seules espèces communes au trois sites (n=40) ont été considérées.

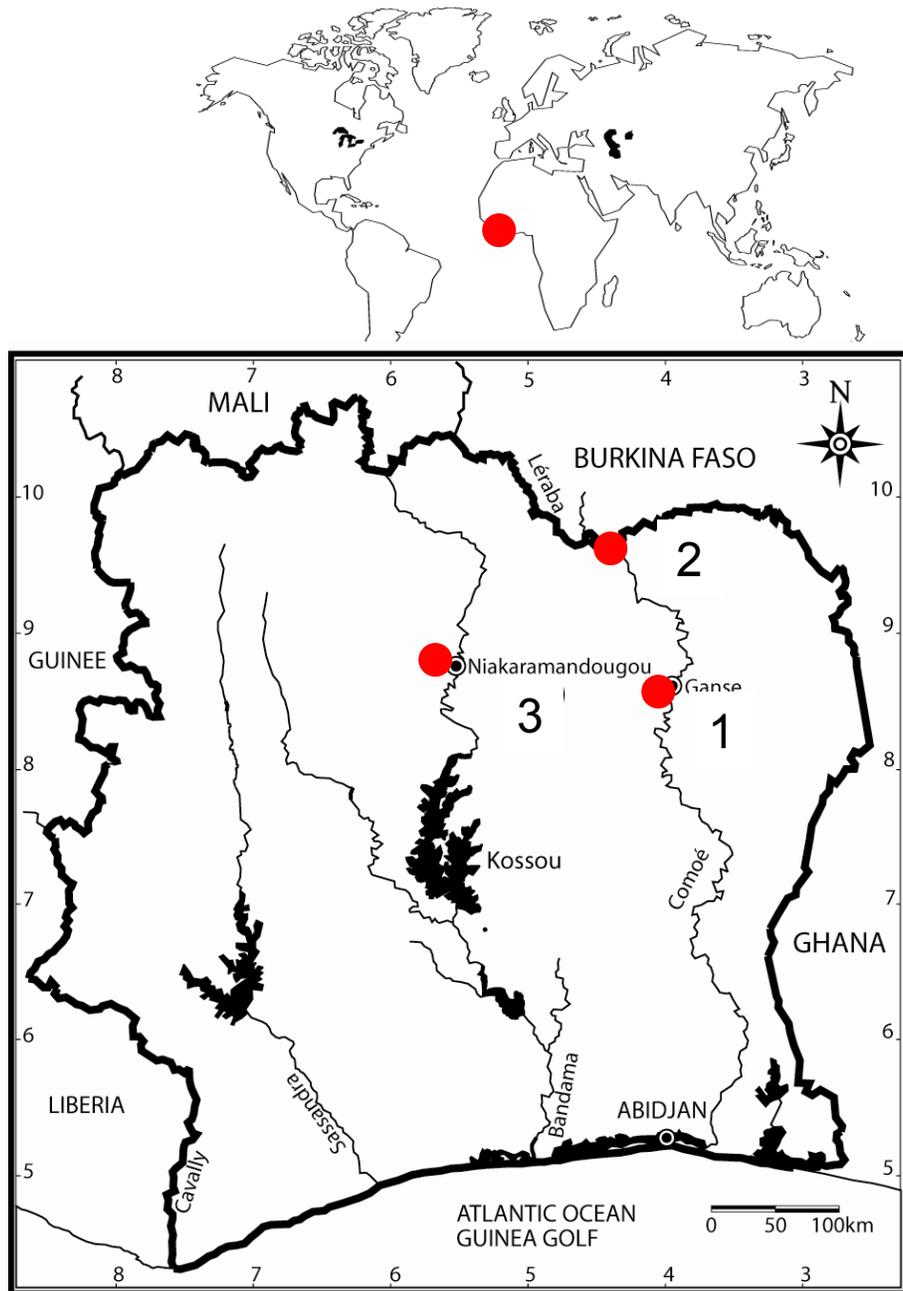


FIGURE 1 : Localisation des sites étudiés

F15

Il s'agit de la proportion de la PUE totale constituée par les individus (toutes espèces confondues) pris dans les mailles de 15 mm par an et par site. Pour la plupart des espèces il s'agit d'immaturs (1-2 ans) et donc cette variable reflète le pourcentage de jeunes stades dans les échantillons. Seules espèces communes aux trois sites (n=40) ont été considérées.

LMOY

Comme il existe une relation entre taille des poissons capturés et largeur de maille, la largeur moyenne des mailles dans lesquelles les poissons sont pris donne une idée de la taille moyenne des individus dans un échantillon (site-an). Pour éviter une redondance avec F15, les prises des mailles de 15 mm ont été exclues. Seules espèces communes aux trois sites (n=40) ont été considérées.

PER

Pour un grand nombre d'espèces (environ 87% par site) la durée de la période de reproduction en nombre de mois par an est connue (Tedesco & Hugueny 2006). Les espèces ayant une période de reproduction réduite sont généralement des espèces pondant à une date permettant aux jeunes de bénéficier de la crue annuelle. Pour équilibrer leur contribution, l'abondance de chaque espèce a été standardisée pour varier entre 0 et 1 par site et durant la période d'observation. Ces abondances standardisées sont ensuite utilisées pour calculer par site et par an la durée de période de reproduction moyenne des individus de l'échantillon considéré en associant à chaque individu la valeur correspondant à son espèce.

LMAT

Comme pour PER la taille à première maturité des espèces est tirée de Tedesco & Hugueny (2006) et concerne environ 95% des espèces par site. Cette variable est ensuite traitée comme PER pour obtenir une valeur moyenne par site et par an.

Variables climatiques

On dispose d'un indice d'hydrologie régional (NordGolf, somme des apports à la mer des fleuves de Côte d'Ivoire plus la Volta, HYD) qui malheureusement s'arrête en 1989 (Mahé 1993). En substitut, des données de précipitations ont été utilisées.

Les données de précipitations proviennent de 3 quadrats ayant comme limites respectives 8°45-11°15 N et 9°22-5°37 O, 8°45-11°15 N et 5°37-1°37 O, 6°15-8°45 N et 5°37-1°37 O; issus des données fournies par le CRU (Climate Research Unit, University of East Anglia). Ces quadrats ont été choisis car ils englobent les sites étudiés et les bassins versants situés en amont. Le total des précipitations annuelles a été calculé par quadrat puis la moyenne des trois quadrats a été utilisée comme indice de précipitation régional (PREC). La corrélation de cette variable avec HYD est seulement de 0,58 (période 1970-1989). Les données hydrologiques, plus pertinentes, ne sont malheureusement pas disponibles après 1989 et ne couvrent donc pas toute la période d'échantillonnage.

Les données de température sont issues d'un quadrat situé entre 5°-10° N et 5°-10° O et fournies également par le CRU. Un des sites (1) est marginalement exclu de ce quadrat, cependant la corrélation des températures entre le quadrat qui le contient et le quadrat retenu est de 0,92 (période 1960-1996) de sorte qu'il est peu probable que les températures diffèrent beaucoup dans ce site de la tendance régionale. Les températures sont exprimées en anomalies

mensuelles par rapport au référentiel couvrant la période 1960-1990. Ces données ont été moyennées par an pour constituer notre indice de température régional (TEMP).

Méthodes statistiques

Compte tenu du fait que l'âge des individus échantillonnés est probablement compris entre 1 ou 2 et 5 ans, voire plus, des effets retard entre le climat et certaines variables biologiques peuvent être attendus ainsi que de l'auto corrélation temporelle dans la dynamique des peuplements. Dans le cadre de ce travail des effets retard supérieurs à 5 ans n'ont pas été considérés compte tenu de la très faible représentation probable des individus de plus de 5 ans dans les échantillons. Pour simplifier les analyses, tout en prenant en compte les effets retard potentiels des variables climatiques, celles-ci ont été moyennées sur différentes périodes de temps précédant l'observation allant de 1 à 5 ans. Par exemple TEMP3 est la moyenne des températures allant de 3 à 1 an avant l'observation. De cette manière seuls les effets d'une variable climatique qui sont cohérents d'une année à l'autre (par exemple toujours positifs) peuvent être identifiés. Cette approche n'est pas totalement satisfaisante car il est logique de penser que le poids d'un événement climatique doit diminuer à mesure que l'on s'éloigne dans le temps à cause de la mortalité cumulée des individus qui ont été affectés par cet événement. Mais l'absence de règle simple pour déterminer les poids à donner *a priori* a conduit à conserver des moyennes simples.

L'approche statistique suit celle proposée par Denis *et al.* (2006) pour estimer, à l'aide d'un LME (Linear mixed-effects model), la densité-dépendance présente dans une série temporelle d'effectifs d'une population soumise à de l'erreur d'échantillonnage. Dans nos séries estimer la densité-dépendance (ou plus généralement les processus intrinsèques de régulation) n'est pas un objectif en soi. Néanmoins de tels processus sont susceptibles d'introduire de l'auto corrélation temporelle dans les résidus et doivent être pris en compte. Les pêches par filets maillants sont entachées d'erreur d'échantillonnage (Tedesco *et al.* 2004) et ne pas la prendre en compte peut conduire à biaiser l'estimation des paramètres. L'approche de Denis *et al.* (2006) permet donc de prendre en compte deux sources de variabilité qui sont probablement présentes dans nos données.

La structure du modèle est la suivante. La régression linéaire entre la variable à expliquer et les variables prédictives constitue la partie incluant les effets fixes. On impose de l'auto corrélation temporelle entre les résidus de chacune des séries temporelles (les 3 sites sont analysés conjointement). Enfin un effet aléatoire simple est ajouté pour prendre en compte l'erreur d'échantillonnage. La structure d'auto-corrélation temporelle retenue est un modèle autorégressif d'ordre 5 compte tenu de l'âge maximum probable de la plupart des plus grands individus échantillonnés.

La contribution des variables climatiques a été évaluée en intégrant systématiquement deux variables climatiques dans le modèle associé aux effets fixes, une liée à la température, la seconde aux précipitations (période 1976-1997) ou à l'Hydrologie (période 1976-1989).. Il y a 5 variables de températures (TEMP1,...,TEMP5) et autant pour les précipitations ou l'hydrologie (PREC1, ..., PREC5 ; HYD1,...,HYD5) soit 25 combinaisons possibles. La combinaison retenue est celle qui rend maximale la corrélation entre les prédictions du modèle (effets fixes seuls) et les observations. La significativité des variables retenues est évaluée par une analyse de variance.

Toutes les analyses ont été réalisées sous S+ .

RESULTATS

Une régression linéaire simple avec le temps met en évidence pour PREC et TEMP une tendance à la hausse durant la période d'étude, nettement marquée pour la température (figure 2).

Les résultats des analyses de la contribution des variables climatiques sont portés dans le tableau 1. La température et l'hydrologie peuvent avoir des effets retards cumulés sur des périodes de 4 ou 5 ans, tandis que les précipitations n'intègrent pas d'effets retards au delà de 3 ans. Dans l'ensemble les températures ont une contribution plus significative que les précipitations, alors que l'hydrologie a dans l'ensemble des contributions plus significatives que la température. Une variable (F15) est très mal expliquée par les variables climatiques tandis que deux sont plutôt bien expliquées (PER, LPUE).

Sur la période 1976-1989 durant laquelle les données hydrologiques sont disponibles, celles-ci sont significativement liées à LPUE, LMOY, LMAT, positivement, et à PER, négativement. L'effet de la température est significatif et positif sur PER, négatif sur LPUE et LMAT. Sur la période 1976-1997 où les données de précipitations ont été utilisées, les résultats sont cohérents avec ceux obtenus avec l'hydrologie en termes de sens des effets (positif ou négatifs), mais sont moins souvent significatifs ce qui suggère que les précipitations ne sont qu'un substitut assez grossier de l'hydrologie. A l'exclusion de F15, les effets observés de la température sont cohérents en termes de signe entre les analyses effectuées avec l'hydrologie et celles utilisant les précipitations et la relation entre température et LMOY devient significative.

Si l'on applique une correction de Bonferroni pour prendre en compte que 25 modèles ont été évalués pour chaque analyse, seules LPUE et PER sont associées significativement à au moins une variable climatique. Ce sont aussi les variables les mieux expliquées par les modèles, suivies par LMAT. Au vu des figures 3-5 il apparaît que les variables climatiques modélisent assez bien les fluctuations inter-annuelles de LPUE, un peu moins celles de PER, pas du tout celles de LMAT où seule une tendance à la baisse est modélisée.

DISCUSSION

Dans les rivières tropicales à régime hydrologique saisonnier de nombreuses espèces se reproduisent au début de la crue pour bénéficier des conditions favorables à la croissance et à la survie des jeunes (Welcomme & Halls 2004). En effet les plaines d'inondations offrent des milieux peu profonds où la prédation est réduite et ont une forte production zooplanctonique (Hoberg *et al.* 2002). On s'attend donc à un effet positif de l'intensité de la crue annuelle sur l'abondance totale par le biais d'un meilleur succès de la reproduction et de la survie des individus. Le lien positif entre intensité de la crue et abondance totale observé dans cette étude va dans ce sens. On s'attend aussi à ce qu'une hydrologie importante favorise les espèces se reproduisant durant la crue (espèces saisonnières), et c'est ce que les analyses montrent. Les espèces utilisant la crue pour se reproduire sont généralement des espèces de grande taille à maturité tardive (Winemiller 1989), observation elle aussi cohérente avec les résultats. Quand les précipitations sont utilisées à la place de l'hydrologie, les mêmes tendances sont préservées mais ne sont généralement pas significatives suggérant que cette variable n'est qu'un estimateur assez grossier de l'hydrologie, ce que confirme la relativement faible corrélation entre HYD et PREC. Dans l'ensemble nos résultats montrent qu'une crue importante a un effet bénéfique sur

l'abondance totale (toute espèces confondues) du peuplement et que les espèces qui en profitent le plus sont celles dont le cycle biologique est

	1976-1989				1976-1997	
	HYD	TEMP	R	PREC	TEMP	R
LPUE	<.001 (1, +)	<.001 (5, -)	.693	.106 (1, +)	<.001 (5, -)	.754
F15	.281 (4, -)	.417 (4, -)	.192	.026 (1, -)	.400 (5, +)	.196
LMOY	.002 (1, +)	.063 (1, +)	.395	.094 (1, +)	.006 (1, +)	.306
PER	.037 (5, -)	.006 (1, +)	.583	.002 (2, -)	<.001 (4, +)	.542
LMAT	.009 (5, +)	.041 (1, -)	.453	.042 (3, +)	.002 (1, -)	.420

TABLEAU 1 : Résultats des LME entre différents descripteurs des peuplements (en lignes) et différents couples de variables climatiques (HYD et TEMP ou PREC et TEMP). Les cellules donnent la probabilité associée au coefficient de régression partiel, suivie entre parenthèses du nombre d'années intégrées dans la variable climatique, et le signe de la corrélation. R donne la corrélation entre les prédictions du modèle (effets fixes) et les observations. Voir texte pour une description des variables.

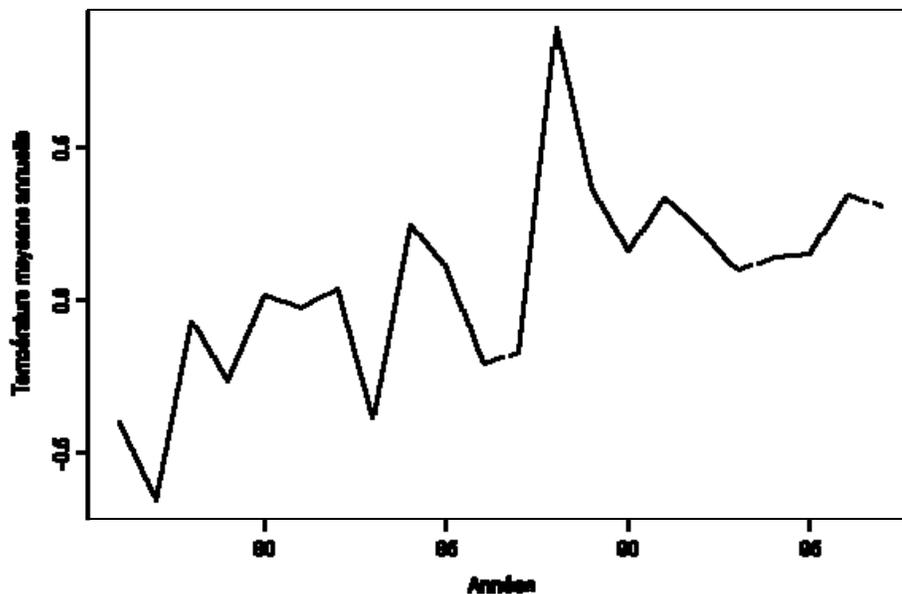


FIGURE 2 : Evolution temporelle des températures (anomalies) durant la période d'étude.

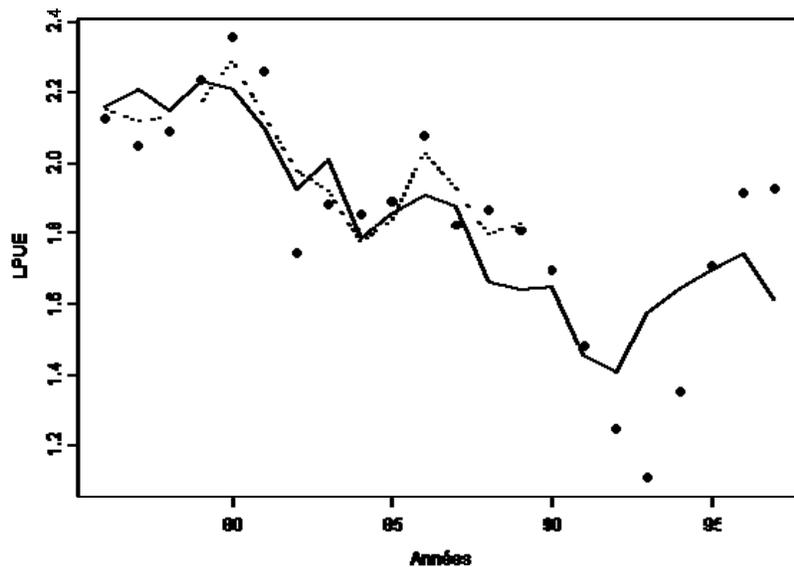


FIGURE 3 : Evolution temporelle de l'abondance totale des peuplements (LPUE, points noirs). Seule la moyenne des trois sites est représentée. La ligne continue représente les prédictions d'un modèle intégrant température (TEMP5) et précipitations (PREC1), la ligne discontinue un modèle intégrant température (TEMP5) et hydrologie (HYD1).

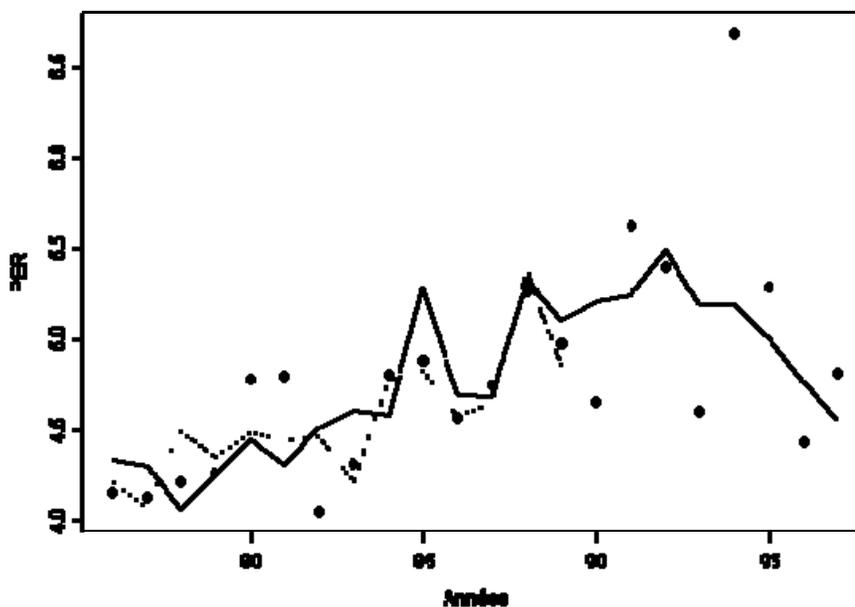


FIGURE 4 : Evolution temporelle de la durée moyenne de reproduction annuelle des individus (PER, points noirs). Seule la moyenne des trois sites est représentée. La ligne continue représente les prédictions d'un modèle intégrant température (TEMP4) et précipitations (PREC2), la ligne discontinue un modèle intégrant température (TEMP1) et hydrologie (HYD5).

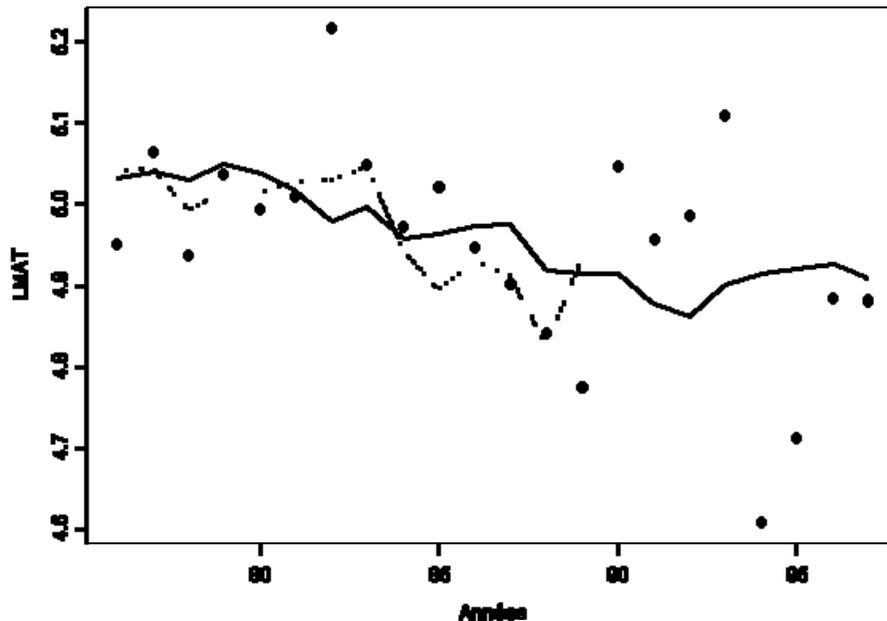


FIGURE 5 : Evolution temporelle de la longueur moyenne à maturité des individus (LMAT, points noirs). Seule la moyenne des trois sites est représentée. La ligne continue représente les prédictions d'un modèle intégrant température (TEMP1) et précipitations (PREC3), la ligne continue un modèle intégrant température (TEMP1) et hydrologie (HYD5).

adapté pour caller leur reproduction sur cet événement saisonnier. Ceci suggère que l'effet bénéfique de la crue passe probablement par un meilleur succès de la reproduction. Cependant des effets retard de plusieurs années observés pour certaines variables (par exemple PER) suggèrent que toutes les classes d'âge peuvent être affectées et pas seulement les jeunes stades.

A notre connaissance aucune étude n'avait évalué auparavant si, en plus du débit, la température pouvait contribuer à la dynamique inter-annuelle des peuplements de poissons dans des rivières inter-tropicales. Nos résultats montrent un effet négatif de températures élevées sur l'abondance totale, sur la représentation des espèces à maturité tardives et à reproduction saisonnière. Les données sur l'écologie thermique des espèces manquent malheureusement pour interpréter finement ces résultats. De manière générale on sait qu'une température élevée augmente la mortalité naturelle des populations de poissons (Pauly 1980) ce qui serait cohérent avec nos résultats. On sait aussi qu'une augmentation de température accélère, chez les ectothermes, les processus biologiques et résulte en une augmentation du taux d'accroissement maximum des populations (Savage *et al.* 2004). Dans ces conditions les espèces les plus à même de présenter les plus forts taux d'accroissement sont les espèces dont la biologie, maturité précoce et reproduction continue, les prédisposent à des dynamiques rapides, ce qui est conforme à nos résultats. Une observation qui va dans ce sens est que dans les lagunes de Côte d'Ivoire le nombre de pontes mensuelles est maximum pendant la saison la plus chaude chez deux espèces de cichlidés (Legendre & Ecoutin 1989, dans Paugy & Lévêque 1999). Une autre interprétation est que les espèces saisonnières sont plus susceptibles d'être affectées par un « mismatch » entre

ressource (exemple zooplancton) et un stade clé du cycle biologique (exemple larves) induit par le réchauffement climatique, un phénomène dont quelques exemples sont connus en milieu aquatique (Durant *et al.* 2007). Nos résultats peuvent également s'interpréter par un décalage des peuplements vers haut le long du gradient aval-amont qui, compte tenu de l'orientation des rivières, est également un gradient Sud-Nord. En effet les espèces à reproduction continue, en Côte d'Ivoire, se rencontrent préférentiellement dans les bas cours (Tedesco 2006). Nos résultats pourraient donc être un exemple de plus de déplacement d'aires de répartition vers le Nord en conséquence du réchauffement climatique. Pour confirmer cette hypothèse, une analyse plus fine de la distribution des espèces est nécessaire.

Notre étude ne confirme pas toutes les tendances observées sur les peuplements de poissons tempérés quant aux relations entre taille corporelle et température (Daufresne *et al.* 2009). La proportion des individus capturés dans la plus petite maille n'est expliquée par aucune variable climatique et nos données ne permettent donc pas de valider l'hypothèse d'un lien entre température et proportion des jeunes stades. Cette hypothèse devrait néanmoins être testée plus finement espèce par espèce. La température est sensée également diminuer la taille moyenne des individus du peuplement, mais dans notre cas quand un effet est observé il va dans l'autre sens. Ce résultat n'est pas facilement interprétable et pourrait résulter d'une meilleure croissance des espèces de grande taille ou bien d'un faible recrutement qui donnerait peu de poids aux jeunes classes d'âge. Cette dernière hypothèse serait cohérente avec le lien négatif observé entre température et abondance totale mais d'un autre côté n'est pas compatible avec l'absence de lien entre température et proportion de jeunes stades. La seule relation cohérente avec le schéma dégagé par Daufresne *et al.* (2009) est qu'une température élevée favorise les espèces de petite taille. Sans parler des mécanismes sous-jacents qui restent à être précisés, il semble donc que les relations entre taille corporelle et température ne soient pas aussi générales qu'on pouvait le penser.

Le fait que les variables climatiques rendent compte essentiellement de tendances temporelles (baisse ou hausse) mais assez peu de la variabilité inter-annuelle de la plupart des caractéristiques des peuplements étudiées incite à la prudence. Il est en effet assez facile de trouver une corrélation fortuite entre deux variables qui présentent toutes deux une tendance temporelle mais sont indépendantes. Les tendances observées pourraient, par exemple, résulter d'une pression de pêche ou d'autres perturbations anthropiques qui auraient augmenté au cours du temps.

Dans l'ensemble nos résultats sont compatibles avec un effet significatif du climat sur la dynamique des peuplements de poissons d'un point de vue quantitatif (abondance totale) et qualitatif (composition en traits biologiques) avec hydrologie et température ayant des effets essentiellement antagonistes. Dans le cas de la Côte d'Ivoire pour laquelle les modèles climatiques prévoient une augmentation des précipitations (Xenopoulos *et al.* 2005) et de la température il est possible que les effets d'une augmentation de la température soient en partie compensés par ceux d'une augmentation des débits. Quoiqu'il en soit, cette étude souligne la nécessité d'intégrer ces deux composantes pour évaluer les conséquences du climat futur dans ces régions. Elle souligne de plus la nécessité de mieux comprendre les mécanismes qui lient température et dynamique des populations et des peuplements, si le lien négatif observé dans les rivières ivoiriennes entre abondance totale et température devait se révéler être représentatif de milieux similaires.

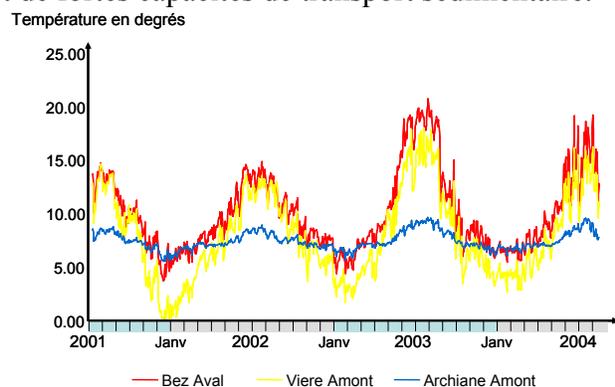
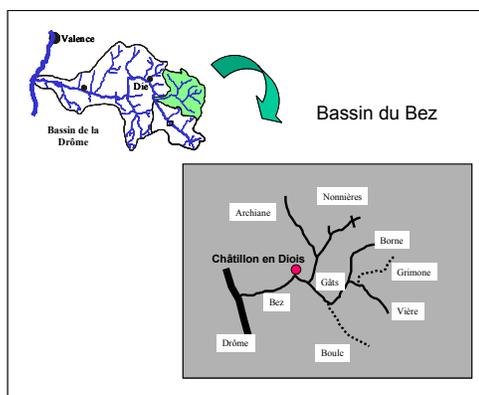
TRAVAUX CITES

- Brown JH Gillooly JF Allen AP Savage VM West GB 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-17789.
- Daufresne M Lengfellner K Sommer U 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *PNAS* 106: 12788-12793.
- Denis B Ponciano JM Lele SR Taper ML Staples DF 2006. Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecological Monographs* 76: 323-341.
- Durant JM Hjermmann DO Ottersen G Stenseth NC 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33: 271-283.
- Høberg P Lindholm M Ramberg L Hessen DO 2002. Aquatic food web dynamics on a floodplain in the Okavango delta, Botswana. *Hydrobiologia* 470: 23-30.
- Mahé G 1993. Les écoulements fluviaux sur la façade atlantique de l'afrique. Editions de l'ORSTOM.
- Parmesan C Yohe G 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Paugy D Fermon Y Abban KE Diop ME Traoré K 1999. Onchocerciasis control programme in West Africa: a 20-year monitoring of fish assemblages. *Aquat Liv Resour* 12: 363-378
- Paugy D Lévêque C 1999. La reproduction. Dans "Les poissons des eaux continentales africaines », Lévêque C Paugy D (eds), éditions de l'IRD : 129-151.
- Pauly D 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth-parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J Cons, Cons int explor mer* 39: 175-192.
- Savage VM Gillooly JF Brown JH West GB Charnov EL 2004. Effects of body size and temperature on population growth. *Am Nat* 163: 429-441.
- Tedesco PA 2006. Ecologie des communautés de poissons inéotropicaux : diversité, traits d'histoire de vie et gradients environnementaux. Thèse, Université Lyon 1.
- Tedesco PA Huguény B 2006. Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of west african freshwater fishes. *Oikos* 115: 117-127.
- Tedesco PA Huguény B Paugy D Fermon Y 2004. Spatial synchrony in population dynamics of West African fishes: a demonstration of an intraspecific and interspecific Moran effect. *Journal of Animal Ecology* 73: 693-705.
- Welcomme R Halls A 2004. Dependence of tropical river fisheries on flow. In: Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries Volume II. Welcomme R Petr T (eds) FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand. RAP Publication 2004/17, 267-283
- Winemiller KO 1989. Patterns of variation in life history among south America fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 228-241.
- Xenopoulos MA Lodge DM Alcamo J Marker M Schulze K Van Vuuren DP 2005. Scenarios for freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology* 11: 1557-1564.

IV Influence des régimes thermiques sur la dynamique des populations de chabot (*Cottus gobio*)

Les travaux ont été menés à partir de 2002 dans le cadre notamment d'un premier projet financé par l'Institut Français de la biodiversité et le programme GICC du MEEDDAT (2004-2006). Les travaux se poursuivent dans le cadre de ce projet. Ils consistent en une poursuite du suivi d'une population fragmentée dans le bassin de la Drôme (7 années) et le développement du modèle de dynamique des populations spatialisé. En complément, nous cherchons également à mieux comprendre les conséquences d'une modification thermique sur les interactions entre macro-invertébrés et poisson: structure des réseaux trophiques, modification de la niche trophique du chabot.

Nos suivis de terrain sont situés dans le bassin de la Drôme et plus particulièrement le sous bassin du Bez. Ce bassin d'une superficie de 275 m² et de débit moyen à l'exutoire de 4.47 m³.s⁻¹ se caractérise par un bassin versant proche de l'état naturel. Il fait l'objet, de 2001 à 2008, d'une instrumentation par des enregistreurs thermiques en continu, qui met en évidence une forte hétérogénéité des régimes thermiques entre les différents affluents, en liaison avec une position en limite du climat méditerranéen et la présence d'alimentations karstiques. Par ailleurs, il présente encore une réelle dynamique fluviale et de fortes capacités de transport sédimentaire.



Les deux seules espèces piscicoles présentes (truite, chabot) ont fait l'objet d'un suivi quantitatif annuel avec distinction des classes d'âge pour le chabot de 2002 à 2008. Une méthodologie originale a été mise au point afin de pouvoir appréhender la population dans sa totalité. L'ensemble du réseau hydrographique (33 km) est prospecté tous les ans à raison d'un échantillonnage tous les 750 m (distance 2 à 3 fois supérieure au home range). Cette population étant une population fermée, il nous est dès lors possible d'évaluer la taille de cette population et d'analyser sa variabilité démographique en fonction des régimes thermiques prévalant dans les différents affluents.

Ces données sont exploitées dans le cadre du projet de modélisation spatialisée.

IV-A Structures trophiques et Régimes thermiques

B. Dumont¹, N. Hette², J. Epissard², L. Mazeas², V. Raymond¹, D. Pont² & J.M. Roussel³

1 : Cemagref UR HYAX. Hydrobiologie. Aix en Provence

2 : Cemagref UR HBAN. Hydrobiologie et Bioprocédés. Antony

3. INRA Rennes UMR ESE. Agrocampus Ouest.

1. Objectifs

Une série de résultats antérieurs sur des interactions trophiques entre le chabot et ses proies (macro-benthos) dans le bassin versant du Bez (5 stations) a montré que ce prédateur tend à modifier la largeur de sa niche trophique en fonction de l'abondance des proies et/ou de sa propre densité.

Ces résultats sont en accord avec la théorie de l'"optimal foraging" (Schoener 1971) qui prédit que les interactions compétitives entraînent une expansion de la niche trophique tant au niveau individuel que populationnel, probablement par le biais d'une introduction dans le bol alimentaire de proies non optimales. L'importance de ces processus de compétition et la variabilité spatio-temporelle de la ressource sont donc des paramètres importants vis-à-vis de la dynamique des populations de chabot, et elles méritent d'être prises en compte dans une mise au point de modèles.

Toutefois on ne connaît pas encore réellement l'influence de la température sur ces interactions trophiques (Petchey, 1999). On peut faire l'hypothèse qu'à quantités de ressources et de prédateurs égales, un accroissement thermique devrait également tendre à élargir la niche trophique et la compétition dans la mesure où l'accélération du métabolisme devrait accroître les besoins énergétiques individuels.

Mais l'accroissement thermique modifie le métabolisme global du réseau trophique, via le raccourcissement des cycles biologiques en place et l'intensification des énergies circulantes. A l'extrême il peut conduire jusqu'à une modification (apparition/disparition) des espèces constitutives du peuplement, et donc à des ajustements du réseau.

Le questionnement est donc double : pour tester l'interaction trophie-thermie, il faut (i) évaluer la position trophique du chabot (la variance intra et intersites), et (ii) la relativiser au contexte d'organisation du réseau trophique (richesse, taille, complexité). Il faut notamment prendre la mesure de la complexité des niches écologiques où se réalisent la prise de nourriture et la croissance des différents stades de développement.

2. Matériels et Méthodes

Les résultats précédemment cités avaient été obtenus à partir de dénombrements et d'analyses des proies de contenus stomacaux et des faunes benthiques associées aux habitats dominants du chabot.

Pour pallier l'écueil du coût temporel et financier de la réplique analytique des contenus stomacaux à plusieurs sites, nous avons entrepris de tester en 2007 la faisabilité d'une méthode utilisant les isotopes stables du carbone et l'azote dans l'évaluation des distances trophiques.

Les niches trophiques sont traditionnellement évaluées sur la base de l'examen des contenus des tractus digestifs d'individus issus d'une population. Cette approche a des limites bien connues parmi lesquelles on peut citer sa lourdeur, le faible nombre d'individus analysable et une évaluation partielle du régime alimentaire dépendante du degré d'altération des proies ingérées. De plus, l'examen des contenus

stomacaux ne fournit qu'une vision ponctuelle (dans le temps) du régime. A l'inverse, le recours aux isotopes stables fournit une meilleure intégration spatio-temporelle de la variabilité du positionnement trophique (Post et al. 2000 ; Bearhop et al. 2004 ; Layman et al. 2007). La méthode est basée sur l'existence d'une relation prédictible entre les ratios en isotopes d'éléments comme le carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) ou l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) dans l'animal et dans son bol alimentaire (DeNiro & Epstein 1978, Peterson & Fry 1987). Le ratio de ^{15}N sur ^{14}N ($\delta^{15}\text{N}$) s'accroît de façon générale entre le consommateur et sa proie (+3.4 ‰ ± 1 ‰), permettant une évaluation de la position trophique du consommateur (Post 2002, Vanderklift & Ponsard 2003). A l'inverse, $\delta^{13}\text{C}$ varie peu en fonction de la position trophique (+ 0.4 ‰ ± 1.3 ‰) mais est très sensible aux différentes sources de carbone dans la chaîne trophique. On peut ainsi distinguer des sources benthiques et pélagiques, dulçaquicoles ou marines, ou en C-3 vs. CAM/C-4 chez les plantes (Post 2002; Bearhop et al. 2004). Le positionnement des organismes sur un biplot basé sur les 2 ratios ($\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$) peut alors révéler les structures fondamentales de la chaîne trophique, incluant notamment des aspects tels que l'omnivorie ou la diversité des ressources alimentaires (Bearhop et al. 2004, Layman et al. 2007a ; Schmidt et al. 2007).

Plusieurs écueils sont toutefois présents pour l'interprétation des signatures isotopiques du réseau trophique, notamment le rôle de la vitesse d'écoulement (Trudeau & Rasmussen, 2003) et la localisation des organismes dans les habitats de dépôt ou d'érosion (Finlay, 1999). Une des questions posées est aussi celle de la période de température à utiliser, la « niche thermique efficace », pour tester son influence sur les distances trophiques, notamment pour des invertébrés à cycles biologiques plus courts que celui des poissons.

Dans la première phase (été 2007) plusieurs objectifs ont été fixés :

- minimiser la destruction des individus par la vérification de l'existence d'une relation dans la composition isotopique entre nageoire et muscle (10 couples d'échantillons nageoire-muscle).
- tester la variabilité isotopique (C, N) d'une vingtaine d'individus (un échantillon indépendant).
- faire une première analyse de réseau trophique en deux sites connus pour être les plus proches en structure de peuplement benthique. Le chabot étant associé uniquement à la truite dans nos situations, cette dernière a été prise en compte pour caractériser les positions trophiques respectives.

Pour les niveaux trophiques, des éléments communs aux deux sites ont été choisis autant que possible (cf. Annexe pour le tableau-bilan du protocole d'échantillonnage réalisé en 2007).

Suite à cette phase méthodologique, un protocole d'échantillonnage a été défini et appliqué en août 2008 sur cinq sites du bassin versant du Bez (Archiane, Bez, Bornes, Gats et Nonnières). Ces sites ont été choisis en raison de la large gamme de régimes thermiques qu'ils recouvrent (cf. tableau suivant des températures moyennes mesurées à l'aval de chaque station).

Températures moyennes [°C]	ARCHIANE	NONNIERES	BORNE	GATS	BEZ	nb jours
Juillet 2008	9.40	10.32	11.78	13.16	13.30	31
Aout 2008	9.16	10.43	11.96	13.77	13.99	20
moyenne	9.31	10.36	11.85	13.40	13.57	51

Sur la base des résultats de la campagne 2007, le protocole suivant a été arrêté :

- Utilisation de la nageoire comme proxy du muscle du Chabot,
- Fixation des échantillons à 20 individus de Chabot afin de capter au mieux la variabilité des signaux azote et carbone,
- Maintien d'un calage minimum avec la truite pour cerner les aspects éventuels de compétition,
- Maintien d'une base d'échantillonnage à 5 répliqués si possible par site, et diversifier à l'individu macro-invertébré si la biomasse est dans la fourchette attendue pour la mesure isotopique,
- Calage de la base du réseau trophique au niveau producteur avec le cladophore,

- Maintien de l'examen des éphéméroptères *Baetis* au niveau consommateur primaire et élargissement si possible à des taxons supposés « équivalents fonctionnels ».
 - Maintien du niveau détritivore avec le trichoptère *Sericostoma*, et élargissement à d'autres composantes détritivores pour mieux cerner la polyphagie D-C1-C2. Explorer la distinction microphages et macrophages,
 - Maintien du niveau carnassier avec le Perlidae *Dinocras cephalotes*, et si possible diversifier avec d'autres carnassiers et les cohortes éventuellement présentes.
 - Abandon des biofilms, feuilles mortes et feuilles fraîches.
- Le tableau-bilan du protocole d'échantillonnage réalisé en 2008 se trouve en annexe.

En 2008 l'échantillonnage ne s'est donc pas limité à des éléments communs aux sites, mais il a été conduit de manière à refléter une plus grande diversité des peuplements benthiques de chaque site.

- Précautions opératoires

Afin d'éliminer toute source de contamination animale lors du conditionnement des échantillons isotopiques non faunistiques, les algues, les débris végétaux et les biofilms ont été débarrassés sous loupe binoculaire de la faune benthique présente (i.e. le plus souvent chironomidae, baetidae, oligochètes). Pour éviter toute contamination entre les échantillons, le matériel de manipulation a été nettoyé à l'acétone entre chaque conditionnement. Les échantillons ont été congelés sur site. Ils ont ensuite été rincés à l'eau distillée, séchés puis broyés en vue de leur analyse isotopique à l'aide d'un analyseur élémentaire (FlashEA® 1112HT) couplé à un spectromètre de masse (ThermoElectron IRMS).

Pour 2008, les tractus digestifs des grands invertébrés carnassiers plécoptères Perlidae ont été retirés après décongélation et préalablement à la dessiccation. Afin de tester cette pratique, un échantillon-test a été constitué à cette occasion dans les classes 6-7mm (2*20 individus) et 8-10mm (3 et 5 individus).

- Caractérisation des réseaux trophiques

Pour appréhender les réseaux trophiques nous avons utilisé principalement deux approches quantitatives. La première (FCL pour « food chain length ») caractérise la longueur de la chaîne alimentaire de l'écosystème et a été employée suivant le protocole défini dans Vander Zanden et Fetzer 2007. La seconde est une panoplie de 6 mesures décrites dans Layman et al 2007 dont 4 décrivent la richesse trophique du réseau trophique et 2 décrivent la redondance de la position trophique de chaque espèce. Cette seconde approche a été utilisée à l'échelon de l'écosystème et l'échelon de l'individu. Parallèlement le positionnement de chaque espèce dans le biplot ($\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$) permet de dégager les structures fondamentales de la chaîne trophique.

Nous avons également testé à titre exploratoire la signification de la distribution des distances euclidiennes, dans le plan $\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$, entre les taxons communs aux sites étudiés.

Données complémentaires

Les choix taxonomiques effectués pour les analyses isotopiques ont été accompagnés par un échantillonnage de la faune macro-invertébrée benthique afin d'évaluer le contexte du peuplement associé. La méthode utilisée dans ce type de cours d'eau torrentiel est identique à celle qui avait été pratiquée antérieurement pour comparer les contenus stomacaux de chabot et la ressource benthique exploitable, soit cinq combinaisons supports-écoulements rencontrées dans la niche d'habitat du chabot (granulométrie : Cailloux-Pierres ; vitesses d'écoulement : 25-100 cm/s).

En 2007, deux campagnes ont été effectuées en avril et en août sur Archiane, Nonnières, Borne et une campagne sur Bez en avril 2007 (août 2007).

En 2008, une campagne a été réalisée sur cinq sites, Archiane, Nonnières, Borne, Gats et Bez.

3. Résultats

3.1. Résultats des mises au point méthodologiques (phase 2007)

- Effet du type de tissus sur les valeurs isotopiques pour 10 chabots

L'examen des relations muscles-nageoires (cf. figure 1 en annexe) montre que la relation est meilleure pour l'azote que pour le carbone. Les nageoires paraissent plutôt enrichies en $\delta^{13}\text{C}$ (env. +0.4‰) par rapport au muscle alors que la différence est minime pour l'azote. Ces travaux confirment d'autres études publiées sur le même thème et qui tirent des conclusions comparables (Jardine et al 2005, Kelly et al. 2006).

⇒ La nageoire pourra être prise comme proxy du muscle ; une correction de 0.4‰ $\delta^{13}\text{C}$ pourra être apportée dans les modèles de mélange si besoin.

- Taille de l'échantillon de chabot et variabilité inter-individuelle

La variabilité interindividuelle a été appréciée avec deux échantillons de nageoires dans la classe 100 mm, soit un jeu de 20 chabots, et un jeu indépendant de 5 individus tirés au hasard. Dans le cas n=20, les moyennes sont -31.08‰ (±0.45 SD) $\delta^{13}\text{C}$ et 4.79‰ (±0.30 SD) $\delta^{15}\text{N}$ et dans le cas n=5, les moyennes sont -31.16‰ (±0.25 SD) $\delta^{13}\text{C}$ et 4.63‰ (±0.27 SD) $\delta^{15}\text{N}$. Les résultats sont comparables, mais la réduction de l'effectif a entraîné dans ce cas une diminution de la variabilité du signal $\delta^{13}\text{C}$ estimée par les analyses.

⇒ Si la variabilité des sources de C dans le régime alimentaire du chabot est un enjeu pour la suite, il faudra envisager une taille d'échantillon n>5 (l'échantillonnage des chabots en 2008 a d'ailleurs été fixé à 20 individus dans le cas de l'étude de la variabilité des signaux azote et carbone).

- Analyse préliminaire du réseau trophique sur les deux stations – test Nonnières et Borne

Concernant les sources de carbone dans les chaînes alimentaires, les résultats de 2007 (cf. figure 6 en annexe) montrent que les cladophores (producteurs autotrophes) et les litières (MO exogène) semblent difficilement distinguables (un peu plus nettement sur Nonnières peut-être). Les biofilms montrent des valeurs très enrichies en $\delta^{13}\text{C}$, quasi record par rapport à la littérature, peut-être liées aux conditions de milieu (faible productivité, vitesses de courant fortes). Il est difficile de tirer une conclusion car le biofilm, bien que débarrassé des macro-invertébrés de très petite taille, reste un mélange complexe à base de matière organique fine, certainement sujet aux effets de la vitesse d'écoulement et de la disponibilité en CO_2 dissous (Finlay, 1999) En tout cas cette source n'est pas utilisée par la faune aquatique inventoriée. Ceci nous a conduits à ne plus faire d'échantillonnage de biofilm en 2008.

Un effet station est décelable avec un enrichissement de l'ordre de +1 à 3‰ $\delta^{13}\text{C}$ sur les cladophores et les litières dans le site de Borne par rapport à Nonnières.

L'architecture trophique Invertébrés-Poissons est remarquablement bien délimitée de *Baetis* (herbivore : C1) à TRF 1+ (truite d'un an ou plus), notamment sur le site de Borne. Comme classiquement observé, il y a un étalement des signatures isotopiques entre C1 et C2 (prédateurs invertébrés ou poissons insectivores), ce qui montre que le fractionnement isotopique est plus graduel que saltatoire, probablement dû au fait de l'omnivorie (chevauchement C1-C2 et C2-C3).

Cependant, nous ne pouvons pas exclure un mélange des 2 sources de carbone (Producteur autotrophe ⇒ herbivores ; MO exogène ⇒ détritivores)

Enfin le fractionnement trophique observé nous indique que les niveaux trophiques de la truite et du chabot sont très proches. Nous pouvons donc supposer que les deux espèces sont en compétition pour les mêmes ressources alimentaires.

- Analyse exploratoire des distances trophiques inter-taxons

La simplicité de ce premier jeu de données, 2 espèces de poissons et 3 espèces de macro-invertébrés communes aux deux sites, permet de tester des métriques qui pourraient rendre compte des liens entre structures du nuage trophique et contextes hydroclimatiques.

L'une de ces métriques est la distance euclidienne dans le plan carbone-azote.

Un calcul a été effectué à partir des barycentres $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des taxons, entre le chabot (3 classes de taille) et les macro-invertébrés (3 taxons : Dinocras, Baetis et Sericostoma) dans chacun des sites. Les distributions des valeurs obtenues sont illustrées dans la Figure 2 suivante.

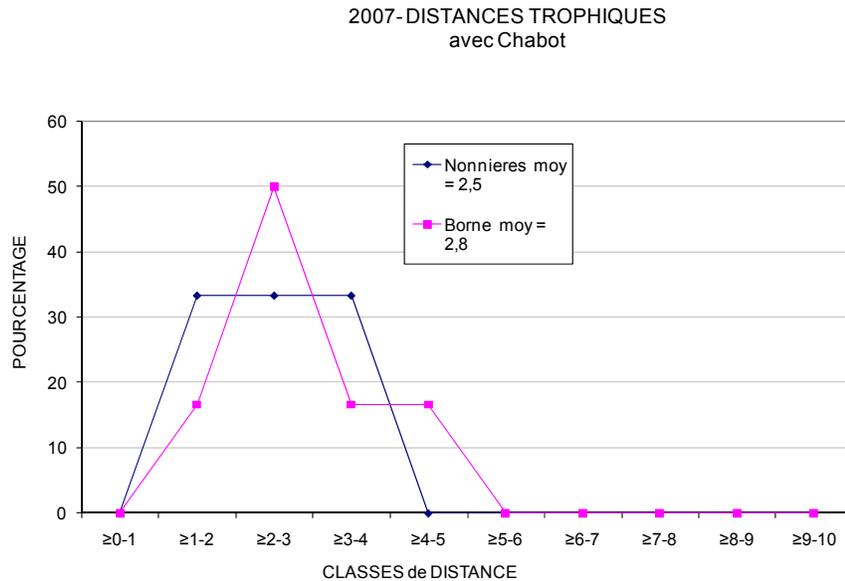


Figure 2 : Distribution des distances trophiques chabot - invertébrés benthiques sur les sites de Nonnières et Borne en Août 2007.

La différence est faible, mais le bilan fait apparaître des distances globalement plus courtes pour le site de Nonnières, ce qui d'après la théorie devrait signer un bilan thermique plus élevé. Afin de vérifier cette hypothèse, l'examen comparé des contextes thermiques des deux situations montre en effet que les températures maximales de Nonnières ont dépassé exceptionnellement celles de Borne sur les quarante jours qui ont précédé la campagne isotopique. La différence sur les moyennes estivales est faible et positive en faveur de Borne (+0,3 °C), mais l'écart moyen des maximales a été de +0,82 °C pour Nonnières, et le phénomène a été constant sur toute la période à partir du 9 juillet (Figure 3).

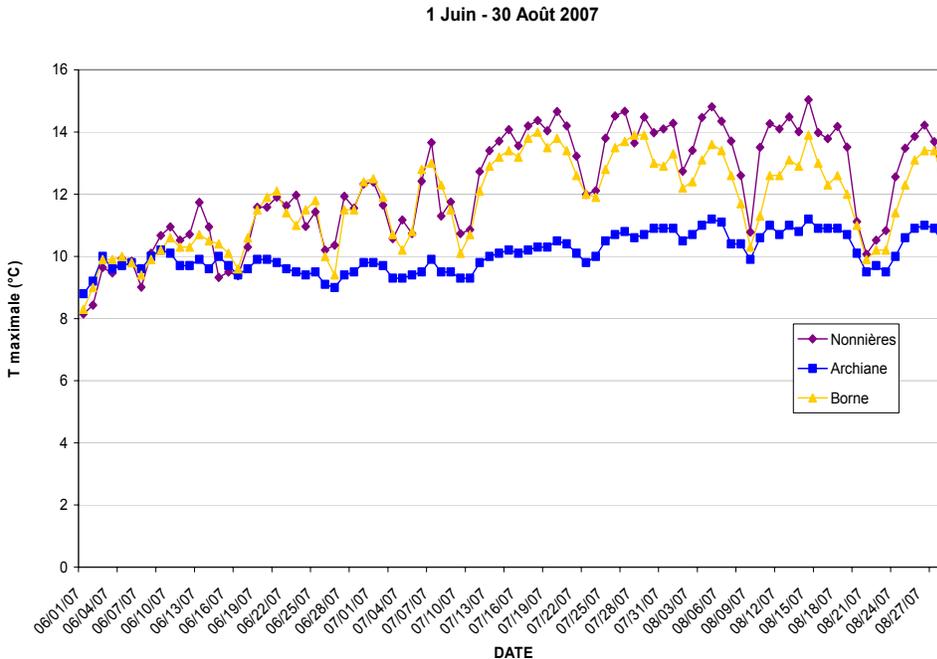


Figure 3 : Chronique estivale des maxima dans les sites de Borne, Nonnières et Archiane en 2007 (pas de temps des enregistrements à 15mn).

Conclusion partielle : La prise en compte des distances euclidiennes dans le plan isotopique $d^{15}N$ - $d^{13}C$ entre consommateurs, paraît rendre compte d'une réponse métabolique globale qui intégrerait à la fois les longueurs trophiques ($\delta^{15}N$) et le métabolisme du carbone ($\delta^{13}C$). Un aspect qui méritera d'être discuté/exploré par référence(i) aux acquis sur les « chaînes trophiques », (ii) à l'origine des sources du carbone, et (iii) aux différents types de milieux aquatiques, notamment dans l'opposition de processus entre les systèmes à dominante lotique et les systèmes à dominante lentique. Par ailleurs l'observation faite peut donner un ordre de grandeur de la plage thermique à considérer pour statuer sur la mémoire métabolique en isotopes du carbone et de l'azote pour des larves d'insectes aquatiques.

- Repères pour le peuplement benthique en 2007

L'analyse inter-sites peut rapidement être faite via l'écologie connue de quelques taxons (Usseglio-Polatera, 1991 ; Chevenet & al., 1994).

Tous les sites d'étude sont dans l'aire de répartition du grand plécoptère *Dinocras cephalotes*, associé en référence à la partie supérieure du rhithral.

Deux sous ensembles se distinguent cependant dans la zone étudiée :

- Les sites Archiane et Nonnières sont fortement associés au rhithral supérieur par des taxons typiquement d'eau froide, les trichoptères, *Philopotamus montanus*, *Drusus discolor*, *Drusus muelleri*, les planaires *Crenobia alpina* et *Polycelis sp.*, et par la dominance parmi les éphéméroptères du genre *Baetis*, de l'espèce *B. alpinus*.

- Inversement les sites Bez et Gats sont fortement associés à la partie inférieure du rhithral par les éphéméroptères *Acentrella sinaica*, *Baetis rhodani* et *Torleya sp.*, ainsi que par l'apparition sporadique de l'éphéméroptère *Oligoneuriella rhenana* (sur le site de Bez), clairement associé à la transition rhithral-potamal, et situé ici en limite supérieure de son aire géographique de répartition.

Deux gradients inverses existent entre Archiane et Bez dans les dominances des éphéméroptères *Baetis alpinus* et de *Baetis rhodani*. Le site de Borne se situe au milieu de ce gradient, et présente la particularité de la plus forte densité de l'espèce *Baetis lutheri*.

Cette organisation biologique des peuplements est bien entendu le reflet global des régimes thermiques dans chacun des sites.

On peut mesurer l'affinité entre les sites par un calcul des similitudes (taxonomiques, fonctionnelles) effectué selon un mode qualitatif (Indice de Jaccard), ou un mode quantitatif (Indice de Whittaker-Fairbanks).

Le tableau suivant présente les indices obtenus avec les listes taxonomiques pour la globalité (Avril et Aout) des échantillons effectués en 2007 :

- Bilan qualitatif :

Le site de Nonnières apparaît le plus riche ; la similitude la plus forte est entre Archiane et Nonnières ; les plus faibles similitudes appartiennent à Bez.

Tableau 1 : **Similitudes taxonomiques des peuplements en macro-invertébrés en 2007. (I.Jaccard : richesse sur la diagonale ; nb taxons communs en italique ; indice de Jaccard).**

I.Jaccard	Arch2007	Nonn2007	Born2007	Bez2007
Arc2007	53	<i>50</i>	<i>40</i>	<i>33</i>
Nonn2007	76.9	62	<i>44</i>	<i>37</i>
Born2007	61.5	62.9	52	<i>34</i>
Bez2007	55.0	56.9	58.6	40

I.Whittaker	Arch2007	Nonn2007	Born2007	Bez2007
Nonn2007	38.0			
Born2007	32.3	54.6		
Bez2007	20.3	43.6	28.6	

- Bilan quantitatif :

Globalement, les indices sont faibles ; la plus forte similitude est entre Borne et Nonnières ; le plus bas indice est pour le couple Archiane - Bez.

Ce constat confirme l'analyse faite précédemment au moyen de quelques espèces repères.

Cependant, bien que les différences taxonomiques soient assez marquées, l'exercice de comparaison conduit avec les occurrences de traits de vie³ dans les peuplements de chaque site montre que les assemblages qualitatifs sont très similaires, et que les abondances de ces mêmes traits fournissent des scores supérieurs à ceux obtenus par la diversité taxonomique (tableau suivant).

Tableau 2: **Similitudes vues par les traits de vie des peuplements en macro-invertébrés en 2007.**

³ Sur une base de 10 traits de vie et 50 modalités.

occurrences

I.Whittaker	Arch0407	Nonn0407	Born0407	Arch0807	Nonn0807
Nonn0407	93.8				
Born0407	91.3	94.1			
Arch0807	95.1	95.3	93.5		
Nonn0807	95.3	95.3	93.9	95.4	
Born0807	92.8	93.5	95.2	94.4	95.7

densités

I.Whittaker	Arch0407	Nonn0407	Born0407	Arch0807	Nonn0807
Nonn0407	72.8				
Born0407	71.5	76.8			
Arch0807	72.3	54.7	62.2		
Nonn0807	71.7	75.6	81.1	65.4	
Born0807	73.6	69.0	83.6	68.9	81.1

Il y a donc bien plus de proximité fonctionnelle que ne le laisse voir la simple lecture des listes faunistiques. L'examen des similitudes qualitatives et quantitatives des traits montre, (i) que la base constitutive (aspect qualitatif) des assemblages fonctionnels est très homogène, entre 91,3 et 95,7% de similitude, et (ii) que l'expression (aspect quantitatif) diffère davantage entre les sites, entre 54,7 et 83,6 % de similitude.

Deux exemples illustrent cela :

- **exemple 1** : Le trait « source de nourriture » organisé en un gradient de 5 modalités entre phytophagie et zoophagie (Figure 4).

CARACTERES	CODE	1	2	3	4	5
source de nourriture exploitée	sn	phytophage	polyphage-phytophage	détritiphage	polyphage-zoophage	zoophage

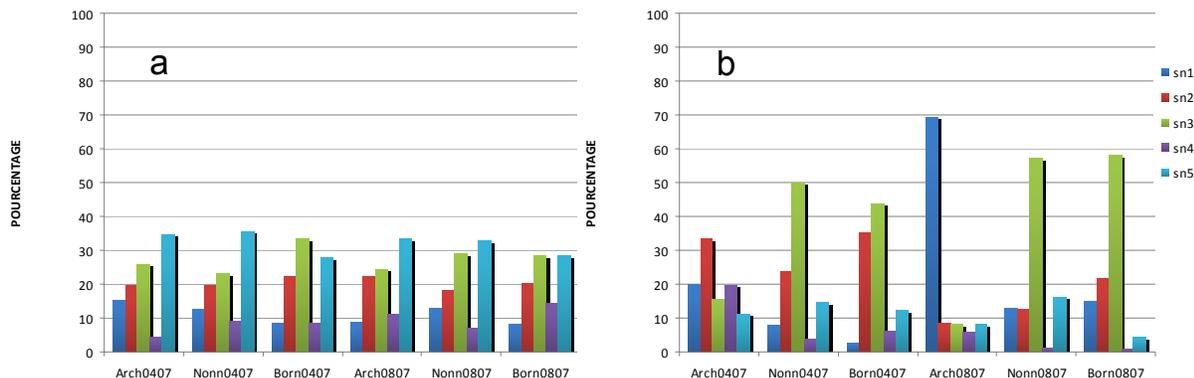


Figure 4: Proportions des modalités dans le trait 'source de nourriture' « sn »(a:occurrences des traits, b:abondances des traits ; 1:phytophage, 2:polyphage-phytophage, 3:détritiphage, 4:polyphage-zoophage, 5:zoophage)

Sur le plan qualitatif (a), les sites se ressemblent fortement, alors que la dimension quantitative (b) montre que l'Archiane est globalement plus tournée vers la modalité « phytophage » ; sa singularité en Août 2007 est essentiellement portée par deux abondantes cohortes des taxons *Baetis alpinus* et Orthocladiinae. Comparées au printemps, les situations estivales sur Borne et Nonnières sont plus dominées par la modalité « détritiphage ».

- **exemple 2** : le trait « saprobie » organisé en 5 modalités entre xénosaprobe et polysaprobe.

CARACTERES	CODE	1	2	3	4	5
saprobie	sa	xeno	oligo	β-meso	α-meso	poly

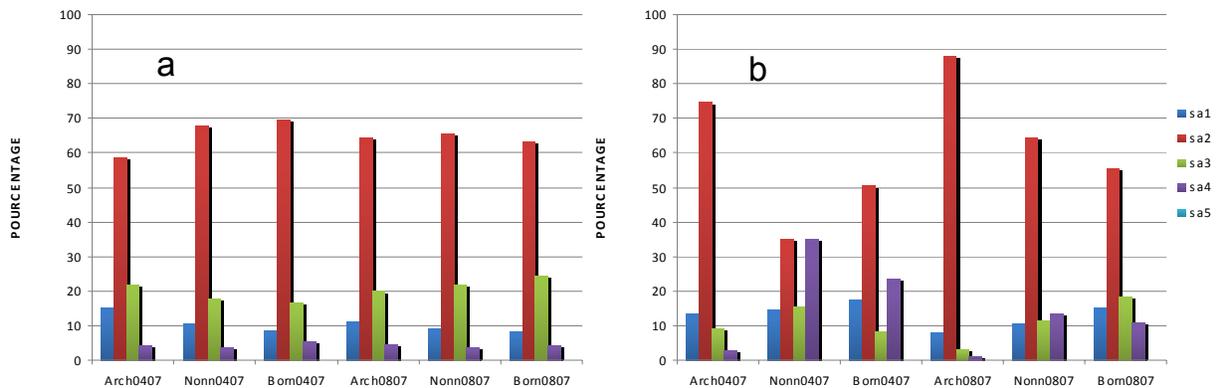


Figure 5 : Proportions des modalités dans le trait ‘saprobie’ « sa » (a: occurrences des traits, b: abondances des traits ; 1: xénosaprobe, 2: oligosaprobe, 3: β -mésosaprobe, 4: α -mésosaprobe, 5: polysaprobe)

Comme précédemment la ressemblance est forte sur un plan qualitatif (a), alors que l’aspect quantitatif (b) distingue à nouveau l’Archiane par la dominante oligosaprobe. Dans l’aspect quantitatif les situations printanières de Nonnières et Borne se singularisent par une proportion plus importante de la modalité α – mésosaprobe, portée par les oligochètes et les chironomidae.

3.2. Résultats 2008 - Réponses trophiques à la variabilité thermique

Aspect méthodologique : Résultats des mesures-tests, avec et sans tube digestif, pour le plécoptère carnassier *Dinocras cephalotes*.

Les comparaisons ont été faites sur la base d’une quarantaine d’individus dans la classe 6-7mm (20 avec t.d. ; 22 sans t.d.), et avec 5 individus dans la classe 8-10mm (3 avec t.d. ; 2 sans t.d.).

<i>D. cephalotes</i>	Classe 6-7 mm		Classe 8-10 mm	
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Avec tube digestif	2,52±0,28	-29,42±0,54	2,75±0,20	-29,28±0,14
Sans tube digestif	2,65±0,22	-29,49±0,53	2,67±0,25	-29,37±0,47

Les résultats obtenus avec et sans tube digestif ne manifestent pas de différences significatives entre les lots pour le $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{13}\text{C}$. La prise en compte de l’intégrité des individus carnassiers du genre *Dinocras* n’est donc pas susceptible de bruite l’interprétation des données dans le contexte de cette étude.

Etude préliminaire du réseau trophique

Avant tout, nous avons comparé les valeurs moyennes absolues en azote et carbone, par station, des différents groupes fonctionnels (matière organique, producteur primaire, consommateur primaire, micro-, macro- détritivore, carnassier – polyphage, carnassier, truite petite (≤ 100 mm) et grande (> 100 mm) taille et chabot petite (≤ 80 mm), moyenne (> 80 et ≤ 110 mm) et grande (> 110 mm) taille) tels qu’ils ont été définis lors de la campagne d’échantillonnage (cf. tableau 2 en annexe). Le tableau et les figures récapitulatifs des résultats se trouvent en annexe (cf. tableau 3 et figure 3 et 4 en

annexe). Il n'y a **pas de tendance reliée aux régimes thermiques pour les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$** . Pour les résultats en $\delta^{13}\text{C}$ par contre, on peut observer un **léger enrichissement** ($+2.0\text{‰} \pm 2.6\text{‰}$) sur les stations les plus chaudes l'été (Borne, Gats et Bez), par rapport aux stations plus fraîches (Archiane et Nonnières). Ceci correspond à différentes références bibliographiques : Power (2003) a noté une augmentation de la signature isotopique en carbone chez *Daphnia* et *Hyaella* correspondant à une augmentation de la température. Vizini (2003) fait la même observation pour des végétaux terrestres, des invertébrés et des poissons. Enfin Barnes (2007) obtient les mêmes résultats pour des poissons. Cependant Power (2003) et Barnes (2007) montrent parallèlement un appauvrissement du signal en $\delta^{15}\text{N}$, ce que nous n'observons pas.

De plus l'écart le plus important ($+9.1\text{‰}$) entre stations "froides" et stations "chaudes" est obtenu pour les producteurs primaires. Ceci laisse penser que cet enrichissement en carbone reflète une différence de signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ des sources de carbone du réseau trophique qui se propage ensuite le long de la chaîne alimentaire. Cette différence pourrait alors s'expliquer par les différents régimes hydrauliques des stations. Les stations "chaudes" (Bez, Borne et Gâts) connaissent en effet un régime d'alimentation en eau provenant majoritairement des eaux de surface, tandis que les stations "froides" (Archiane et Nonnières) ont une grosse part de leur alimentation d'origine karstique. Or il a été montré (Finlay & Kendall 2007) que les eaux souterraines sont appauvries en $\delta^{13}\text{C}$ par rapport aux eaux de surface, car on sait qu'elles sont plus riches en CO_2 issu de la respiration ($\delta^{13}\text{C}$ de -27‰) qu'en CO_2 atmosphérique ($\delta^{13}\text{C}$ de -8‰). **Le décalage observé en $\delta^{13}\text{C}$ pourrait donc aussi être dû aux différences de régime d'alimentation en eau entre station**, effet qui ne nous a pas été possible de distinguer de l'effet thermique à ce niveau de l'étude.

Structures du réseau trophique

L'examen des biplots ($\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$) pour chaque station (Figure 5, 6 et 7) n'a pas permis d'identifier clairement les sources d'énergie du réseau trophique. Ni les cladophores, ni les bryophytes (*Fontinalis antipyretica*), ne semblent être la source principale d'énergie, le réseau s'établissant à partir d'une position intermédiaire à ces deux producteurs primaires. Néanmoins à partir des consommateurs primaires le réseau trophique est assez bien délimité avec une distinction assez nette des différentes guildes trophiques. L'énergie se transfère des consommateurs primaires aux invertébrés carnassiers (consommateurs secondaires) puis aux truites et chabots (top prédateurs). Comme en 2007, les niches trophiques de la truite et du chabot sont très proches ce qui semble confirmer l'hypothèse d'une compétition alimentaire entre les deux espèces. **Les différences de régime thermique entre station ne semblent pas avoir d'influence directe sur la structure du réseau trophique.** Cependant elles participent sans doute à l'établissement d'assemblages de populations différents sur les différentes stations, ce qui, en soit, modifie le fonctionnement du réseau trophique. Enfin, il faut noter que la station d'Archiane possède le réseau trophique où la continuité entre les différentes signatures isotopiques est la plus marquée, ce qui laisse penser que **l'omnivorie est plus développée sur Archiane** que sur les autres stations.

Longueur de la chaîne alimentaire (FCL)

Contrairement à Vander Zanden et Fetzer 2007 qui calculent la FCL à partir d'une ligne de base obtenue en faisant la moyenne de tous les consommateurs primaires présents sur le site d'étude, nous avons choisi de nous limiter à des consommateurs primaires aux comportements trophiques similaires (*Baetis* et *Protonemura*) et communs à toutes les stations que nous avons étudiées. Les résultats sont présentés en annexe (tableau 4). Ils montrent que **les chaînes alimentaires sont plus longues sur les stations « froides » que sur les stations « chaudes »**. La faible différence en valeur absolue (entre 0,1 et 0,3) est à

mettre en perspective avec la différence de longueur de chaîne qui existe entre les écosystèmes marins ou lacustres et les écosystèmes fluviaux (mammifères exclus de la chaîne), de l'ordre de 0,5. Cet allongement de la chaîne alimentaire des stations « froides » par rapport aux stations « chaudes » peut s'expliquer par deux hypothèses. Tout d'abord une **FCL courte** est traditionnellement associée à un **haut degré d'omnivorie**. La différence entre stations « froides » et « chaudes » pourrait donc être la conséquence d'une architecture de réseau trophique différente entre les stations. Le régime thermique influencerait alors **directement le réseau trophique** par le biais de l'accélération du métabolisme des espèces qui augmenterait les besoins énergétiques individuels lors d'un accroissement de température. Par suite la compétition inter et intra spécifique serait renforcée, et **une température plus élevée impliquerait une diversification des sources d'alimentation**, c'est-à-dire un plus haut degré d'omnivorie, ou encore un élargissement des niches trophiques. Cependant ceci contredit les résultats obtenus lors de l'observation de la structure du réseau trophique, selon lesquels Archiane (station « froide ») est la station pour laquelle l'omnivorie est la plus développée.

D'autre part, cette différence de FCL peut avoir une autre origine. Les stations Archiane et Nonnières possèdent en effet les peuplements de poissons qui couvrent la plus large gamme de taille. Ceci pourrait expliquer l'allongement de la FCL sur ces stations et les différences observées entre stations « froides » et « chaudes » pourraient donc aussi être **dues aux différences d'assemblage de peuplement entre les stations**. L'influence des régimes thermiques serait dans ce cas **indirecte**.

Métriques de Layman : échelon de l'écosystème

Suivant la méthodologie décrite par Layman et al 2007, nous avons calculé les 6 métriques suivantes pour l'ensemble de l'écosystème :

NR est la différence entre le maximum et le minimum obtenus pour le $\delta^{15}\text{N}$. Il représente le nombre de niveaux trophiques.

CR est la différence entre le maximum et le minimum obtenus pour le $\delta^{13}\text{C}$. Il représente la richesse des ressources à la base du réseau.

TA est l'aire de l'enveloppe convexe contenant toutes les espèces dans le plan $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$. Elle mesure l'espace de niche occupée par l'ensemble des espèces.

CD est la distance euclidienne moyenne au barycentre de toutes les espèces dans le plan $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$. Elle représente le degré moyen de diversité trophique à l'intérieur du réseau.

NND est la distance moyenne au plus proche voisin. Elle mesure l'agglomération des espèces ("species packing") dans le plan $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$. C'est une mesure de la redondance trophique.

SDNND est l'écart-type des distances au plus proche voisin. Elle mesure la reproductibilité de la distribution des niches trophiques. C'est aussi une mesure de la redondance trophique.

Les résultats obtenus se trouvent en annexe (Figure 12 et tableaux 7 et 8). Nous observons que les stations « froides » (Archiane et Nonnières) possèdent les métriques de richesse trophique (NR, CR, TA et CD) les plus élevées que ce soit en tenant compte de tous les taxons présents pour chacun des sites (tableau 7) ou que ce soit en se limitant à un nombre de taxons communs à tous les sites (tableau 8). Ceci montre que la richesse trophique mesurée par ces métriques sur les stations « froides » ne peut pas s'expliquer uniquement par une plus grande richesse des assemblages de populations sur ces stations, même si cela joue également un rôle. Concernant la redondance trophique (NND et SDNND), les résultats sont plus difficiles à interpréter. Archiane et Nonnières se distinguent avec des valeurs de NND dans le trio de tête que ce soit en tenant compte de tous les taxons ou uniquement des taxons communs. Ces deux stations auraient donc une redondance trophique faible. Pour la station Archiane ce résultat est confirmé par la métrique SDNND, pour laquelle cette station obtient la plus forte valeur des 5 stations. Par contre Nonnières obtient la plus faible valeur pour cette métrique ce qui indique une plus forte reproductibilité de la distribution des niches trophiques sur cette station. Cela étant, cela ne signifie pas forcément une plus grande redondance trophique, surtout si l'on s'en tient au biplot.

La richesse trophique des réseaux semble donc liée aux régimes thermiques, les stations les plus « froides » possédant la plus grande diversité trophique. Nous formulons alors l'hypothèse suivante : sur les stations les plus « froides » les apports de matières organiques à la base du réseau trophique seraient plus limités (production primaire et décomposition de la matière plus faible que sur les stations « chaudes »). Ceci entraînerait donc une plus grande compétitivité trophique, le développement de l'omnivorie et l'utilisation d'un plus grand nombre de sources d'énergie pour finalement obtenir un élargissement de la niche trophique occupée par l'ensemble des taxons de l'écosystème. Sur les stations plus « chaudes », au contraire, la plus grande productivité du milieu permettrait de fournir l'énergie nécessaire à tout le réseau trophique avec moins de sources pour aboutir à une simplification des liens trophiques et à un appauvrissement du réseau.

Métriques de Layman : échelon des populations

Pour compléter l'étude du réseau trophique à l'échelon écosystème, nous avons choisi de calculer les métriques de Layman à l'échelon de la population pour 2 taxons : *Dinocras* (invertébré carnassier) et le chabot. Les résultats se trouvent en annexe (tableau 9 et 10). Concernant la population de *Dinocras* l'influence du régime thermique est beaucoup moins marquée. Archiane semble encore se distinguer des autres stations (du moins pour les métriques NR, CD et NND). Même si cette différence est faible, il se peut qu'elle soit en réalité de l'ordre de grandeur de celle observée pour l'écosystème entier, compte – tenu du nombre d'individus plus restreint sur Archiane (5) que sur toutes les autres stations (10). L'autre station « froide » Nonnières, par contre, ne se distingue pas, excepté pour sa redondance trophique (NND et SDNND) et sa niche trophique assez large (TA).

Pour la population de chabot (40 individus) nous retrouvons la distinction, obtenue à l'échelon écosystème, entre stations « froides » et stations « chaudes » pour les quatre métriques de richesse trophique (NR, CR, TA et CD). Les différences sont toutefois moins marquées et concernant les 2 métriques de redondance trophique (NND et SDNND), il n'y a pas de tendance générale en lien avec les régimes thermiques, exceptée Archiane qui aurait le moins de redondance trophique (NND). Ces résultats doivent être relativisés, car ils ne tiennent pas compte des tailles des différents individus de chabot. Or, si 40 individus fournissent une bonne image de la population de chabot présente sur chaque station (cf. phase 2007 qui préconise 20 individus pour caractériser la variabilité de la signature isotopique des chabots), il n'en reste pas moins que les régimes thermiques induisent des effets sur les peuplements de chabot. En particulier les stations « froides » voient leurs individus se développer plus lentement (métabolisme lent) et atteindre la maturation sexuelle plus tard que les stations « chaudes » (Asghar Abdoli, 2005). Ceci a aussi pour conséquence que les chabots des stations « froides » grandissent plus lentement mais vivent plus longtemps. Les stations froides ont donc un peuplement de chabots couvrant une gamme de taille plus large, ce que nous avons observé (cf. figure 13). Ces différences de peuplement pouvant être à l'origine des différences de valeurs observées sur les métriques de Layman, nous avons décidé d'établir deux modèles linéaires (taille – $\delta^{13}\text{C}$ et taille – $\delta^{15}\text{N}$, figure 14) et de travailler sur les résidus dans une gamme de taille commune aux cinq stations : 90 – 110 mm. De cette manière, nous faisons abstraction de l'effet des régimes thermiques sur l'assemblage du peuplement de chabot et ne conservons que l'effet direct sur la niche trophique du chabot. Les résultats sont présentés en annexe (tableau 11). Comme pour les *Dinocras*, l'influence des régimes thermiques est beaucoup moins marquée et seule Archiane se distingue des autres stations (NR, TA et CD). Cependant il faut noter que cette distinction pourrait être due à un biais d'échantillonnage des chabots sur la station d'Archiane. Pour cette station les chabots ont été pêchés sur trois sites (5, 6 et 7) et il apparaît que les chabots du site 5 sont plus enrichis en $\delta^{15}\text{N}$ que ceux des sites 6 et 7 (cf. Figure 15). Des tests sont en cours pour vérifier l'influence de ce biais.

3.3. Comparaisons entre 2007 et 2008 (analyse exploratoire des distances trophiques $\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$)

Les données obtenues sur les sites de Nonnières et de Borne permettent de conduire l'exercice exploratoire présenté précédemment. Afin de respecter la cohérence comparative nous avons utilisé les taxons communs entre les deux années (*Chabot*, *Dinocras*, *Baetis*, *Sericostoma*). La « plage thermique efficace » a été estimée de la même façon, c'est-à-dire quand les maxima estivaux se démarquent entre les deux stations. Les résultats sont rassemblés dans le tableau suivant.

	NONNIERES	BORNE	différence NO - BO
Moyenne des écarts entre les max. 2007 (°C) Période 12/07 au 28/07			0,8
Moyenne des écarts entre les max. 2008 (°C) Période 18/06 au 21/08			-2,6
Moyenne sur la période 2007 (°C)	11,1	11,4	
Moyenne sur la période 2008 (°C)	9,1	11,7	
Variation 2007 – 2008 (°C)	- 1,0	+ 0,3	
Distance trophique moyenne 2007	2,6	2,9	
Distance trophique moyenne 2008	3,9	2,6	
			Différences 2007-2008
Ecart des distances trophiques 2007 - 2008	+1,3	-0,3	
Ecart entre sites en 2007			0,3
Ecart entre sites en 2008			1,3

Au plan thermique, on remarque que la situation entre 2007 et 2008 est inversée entre les sites :

- les maxima étaient supérieurs sur Nonnières en 2007 (+0,8°C) ; ils sont nettement supérieurs sur Borne en 2008 (+2,6°C),
- Nonnières est plus frais en 2008 alors que Borne est plus chaud, mais relativement Nonnières s'est plus refroidi que Borne n'a augmenté,
- la température moyenne journalière 2007 de Nonnières était très proche de celle de Borne, alors que sa moyenne 2008 est nettement inférieure.

Les réponses observées des distances trophiques sont en conformité avec la théorie : elles se sont nettement allongées sur Nonnières et légèrement raccourcies sur Borne, ce qui conduit à plus que quadrupler la distance trophique de 2007 entre les deux sites.

Conclusion partielle :

En 2008, l'application du calcul des distances trophiques selon le même principe des taxons communs (CHA, Dinocras, Baetis, Sericostoma, Epeorus, Protonemura, Simuliidae) permet de hiérarchiser les cinq sites et d'évaluer leurs ressemblances structurelles (tableau suivant).

I. Whittaker	interclass=1			
	AR	NO	BO	GA
archiane moy = 3,7				
nonnieres moy = 3,4	81,4			
borne moy = 2,6	69,0	66,7		
gats moy = 3	68,6	60,0	73,3	
bez moy = 2,9	70,0	73,3	53,3	46,7

La hiérarchisation des valeurs obtenues et la similitude observée sont en conformité avec le climat hydrothermique liant plus fortement le couple Archiane-Nonnières.

Il semble donc que la méthode de calcul puisse rendre compte d'une certaine réalité métabolique intrinsèque à chaque site dès lors que des larves aquatiques d'insectes sont utilisées en repères.

3.4. Conclusions et perspectives :

Après une phase méthodologique en 2007, l'étude des isotopes stables sur les 5 stations Archiane, Bez, Borne, Gats et Nonnières en 2008 a permis de mettre à jour l'influence des régimes thermiques sur le réseau trophique. A l'échelon de l'écosystème nous avons pu distinguer un effet indirect par le biais de la modification de l'assemblage des peuplements, et un effet direct modifiant les régimes alimentaires des différents taxons. Selon nos résultats l'élévation de la température entraîne une réduction de la richesse trophique occupée par les taxons de l'écosystème et une augmentation de la redondance du réseau trophique. Sur les stations « chaudes » tout se passe comme si les positions trophiques des différents taxons se resserraient par rapport aux positions des stations « froides ». Cependant, ces résultats ne se retrouvent pas à l'échelon des populations de *Dinocras* ou de chabots, pour lesquelles l'influence des régimes thermiques reste floue. Certes nous retrouvons bien l'effet indirect des régimes thermiques par le biais d'une modification de la distribution des tailles dans la population de chabot, mais il n'y a pas d'effet direct modifiant la niche trophique des chabots. Nous pouvons donc supposer que l'élargissement de la niche trophique occupée par l'ensemble des taxons de l'écosystème n'est pas dû à l'élargissement des niches trophiques des différents taxons, mais à un plus grand éloignement des positions des différentes niches dans l'espace trophique. Sur les stations « froides », les taxons occuperaient des niches trophiques plus éloignées les unes des autres de manière à exploiter au mieux les ressources de l'écosystème et à limiter la concurrence interspécifique. Il est maintenant prévu de réaliser des tests statistiques afin de savoir si ces résultats sont significatifs. Nous envisageons également d'approfondir la question de l'omnivorie et des sources de transfert d'énergie (C1 – C2 – C3) en utilisant des modèles de mélange qui permettraient de quantifier les apports des différentes sources. Nous pourrions également envisager de confronter ces résultats aux études de contenus stomacaux et tractus digestifs réalisées antérieurement.

5. Annexes

2007	BORNE	NONNIERES	
total =>	60	100	
			niveau trophique visé
Chabot	15	50	
Truite	10	10	
biofilm	5	5	producteur
cladophora	5	5	producteur
baetis	5	5	conso. primaire
sericostoma	5	5	macro-détritivore
dinocras	5	10	carnassier
feuilles mortes	5	5	MO exogène
feuilles fraîches	5	5	MO exogène

Tableau 3: tableau-bilan du protocole d'échantillonnage réalisé en 2007

2008	ARCHIANE	BEZ	BORNE	GATS	NONNIERES	
total =>	134	124	98	113	127	
						niveau trophique visé
Chabot	40	42	40	40	40	
Truite	16	7	14	20	20	
bryophytes	5	5	0	0	5	producteur
cladophores	0	5	5	0	5	producteur
acentrella	0	0	1	0	5	conso. primaire
baetis	5	5	5	1	5	conso. primaire
protonemura	5	1	5	5	5	conso. primaire
ecdyonurus	18	12	4	9	0	conso. primaire
epeorus	3	0	3	1	2	conso. primaire
ephemerella	1	4	0	1	0	conso. primaire
ephemera	0	3	0	10	0	micro-détritiphage
leuctra	4	0	0	1	0	micro-détritiphage
simuliidae	5	5	5	5	5	micro-détritiphage
gammare	10	0	0	0	9	macro-détritiphage
sericostoma	3	10	6	5	5	macro-détritiphage
odontocerum	5	0	0	0	0	carnassier-polyphage
dinocras	5	25	10	14	10	carnassier
perla	3	0	0	0	1	carnassier
philopotamus	1	0	0	0	10	carnassier
rhyacophila	5	0	0	1	0	carnassier

Tableau 4: tableau-bilan du protocole d'échantillonnage réalisé en 2008

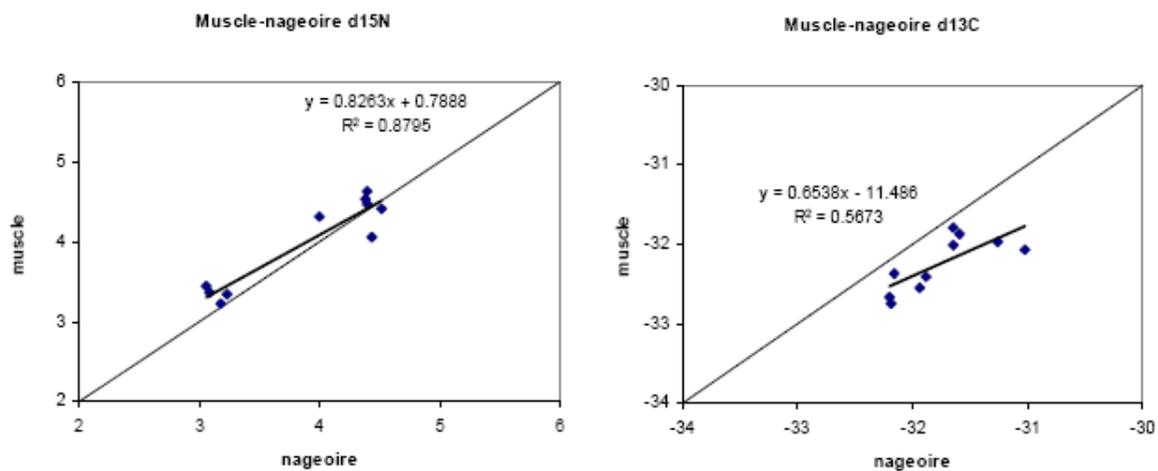


Figure 6: relations muscles- nageoires pour un échantillon de 10 chabots.

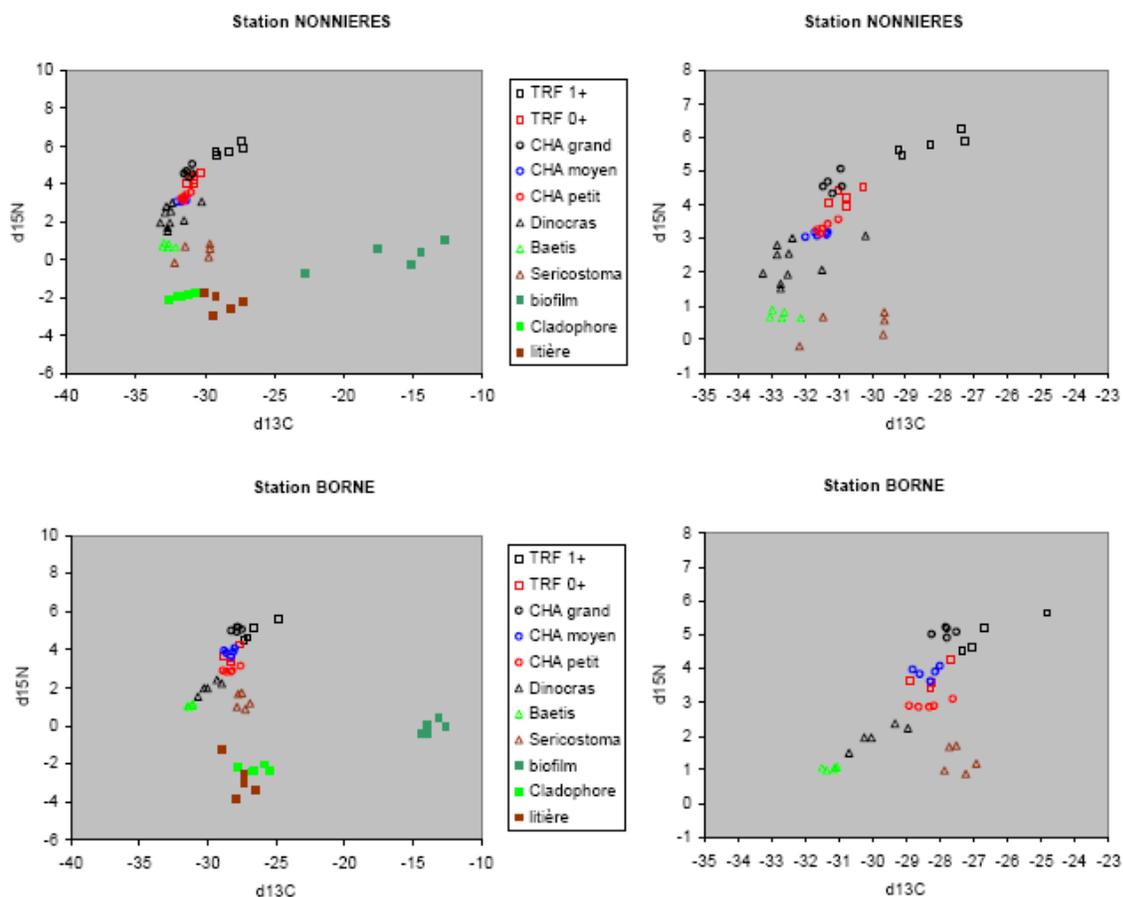


Figure 7: valeurs individuelles N et C pour l'ensemble des cibles retenues (figures de gauche : ensemble des valeurs ; figures de droite : détail sans producteurs et M.O. exogène)

guilde	Archiane	Nonniere	Borne	Gats	Bez
--------	----------	----------	-------	------	-----

d15N	moyenne	écart-type								
PP	-0.16	0.63	-2.02	0.55	-2.87	0.31	NA	NA	-0.52	0.4
CI	1.15	0.7	0	0.68	0.34	0.62	1.5	0.57	1.62	0.36
μ D	2.71	0.55	1	0.18	0.51	0.07	1.71	0.54	2.02	0.27
MD	2.99	0.26	0.98	0.48	0.84	0.24	1.64	0.06	2.13	0.14
CIIp	2.81	0.36	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CII	3.34	0.8	1.69	0.36	1.62	0.28	3.01	0.25	2.67	0.27
Cha_p	4.94	1.08	3.98	0.35	3.05	0.12	4.71	0.5	5.05	0.16
Cha_m	4.74	0.69	4.42	0.39	3.93	0.38	5.52	0.35	5.3	0.37
Cha_g	6.46	0.85	5.28	0.37	4.39	0.37	6.33	0.35	6.43	0.17
Trf_p	4.39	0.75	4.36	0.28	3.62	0.37	4.79	0.2	4.35	0.02
Trf_g	5.53	1.08	5.34	0.43	4.81	0.58	5.78	0.4	5.66	1
d13C	moyenne	écart-type								
PP	-39.41	0.57	-34.21	4.62	-25.93	0.64	NA	NA	-29.47	9.33
CI	-31.58	1.66	-32.19	0.58	-29.49	0.97	-29.48	1.4	-30.5	0.63
μ D	-28.73	0.28	-28.99	0.27	-26.56	0.32	-26.99	1.24	-28.02	0.83
MD	-28.68	1.69	-27.28	0.51	-27.72	0.46	-26.78	0.21	-28.85	0.73
CIIp	-28.68	0.71	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CII	-30.04	1.03	-30.53	0.84	-28.68	0.66	-29.05	0.75	-29.46	0.44
Cha_p	-28.62	0.44	-29.99	0.62	-28.25	0.2	-28.33	0.44	-28.62	0.33
Cha_m	-28.7	0.43	-29.6	0.5	-27.83	0.52	-27.9	0.53	-28.08	0.53
Cha_g	-27.75	0.53	-29.06	0.72	-27.02	0.62	-27.4	0.23	-27.58	0.44
Trf_p	-28.24	0.49	-29.76	0.51	-27.55	0.35	-28.65	0.62	-28.36	0.03
Trf_g	-27.54	0.53	-28.73	1.18	-26.54	1.33	-26.21	0.95	-27.24	0.64

Tableau 5: comparaison des valeurs moyennes absolues par groupe fonctionnel entre stations

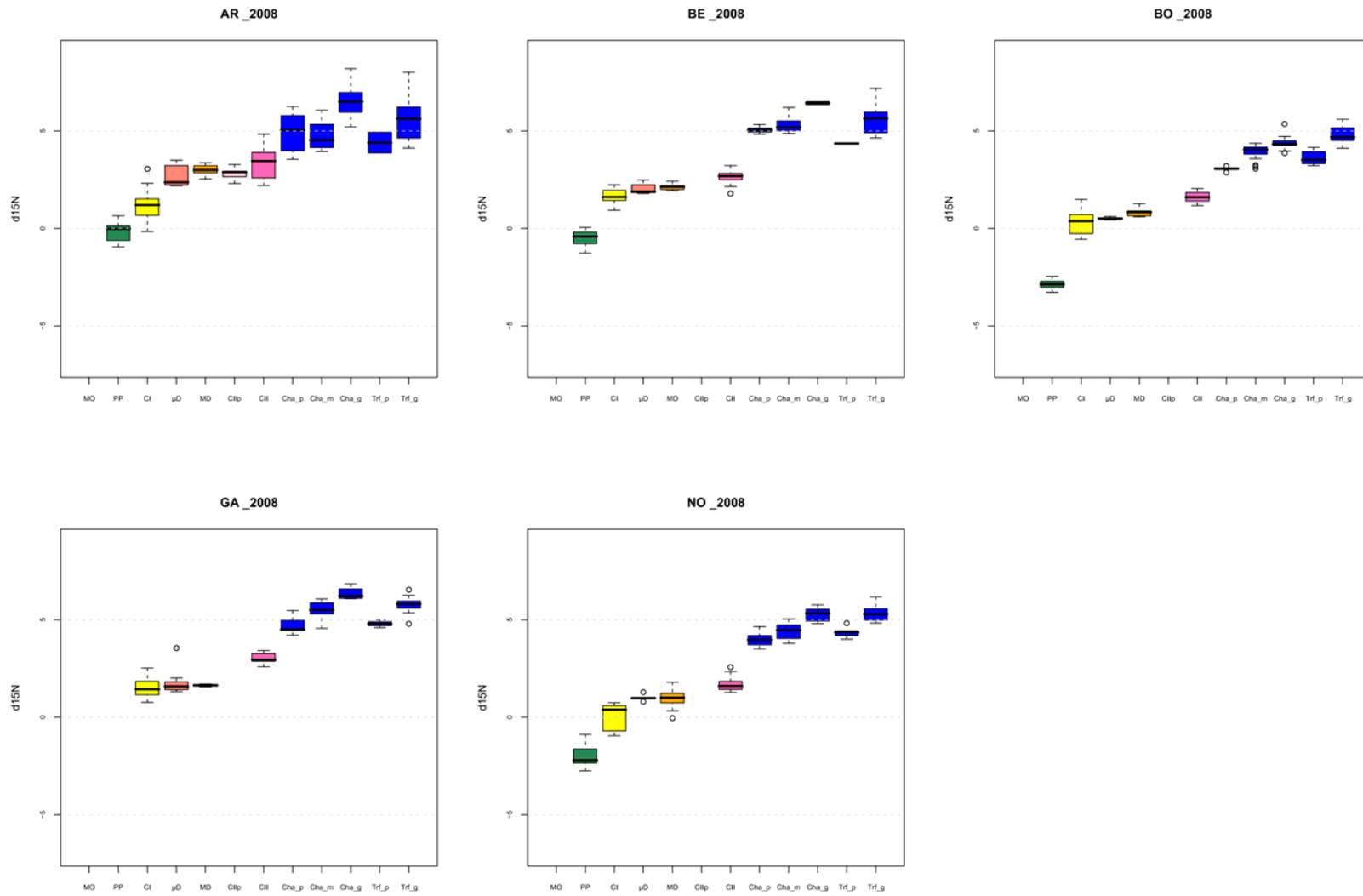


Figure 8: comparaison des valeurs moyennes absolues en azote par groupe fonctionnel entre stations

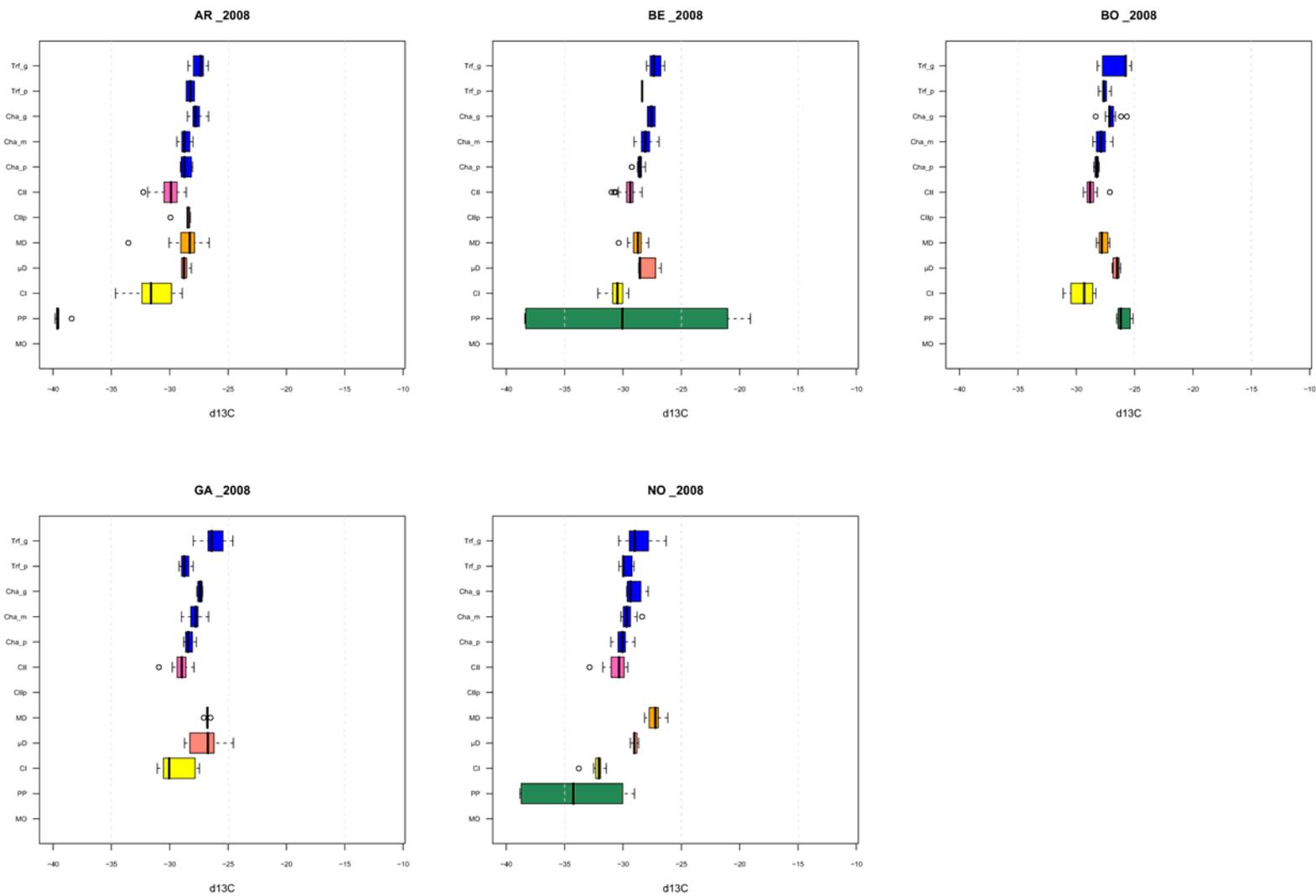


Figure 9: comparaison des valeurs moyennes absolues en carbone par groupe fonctionnel entre stations

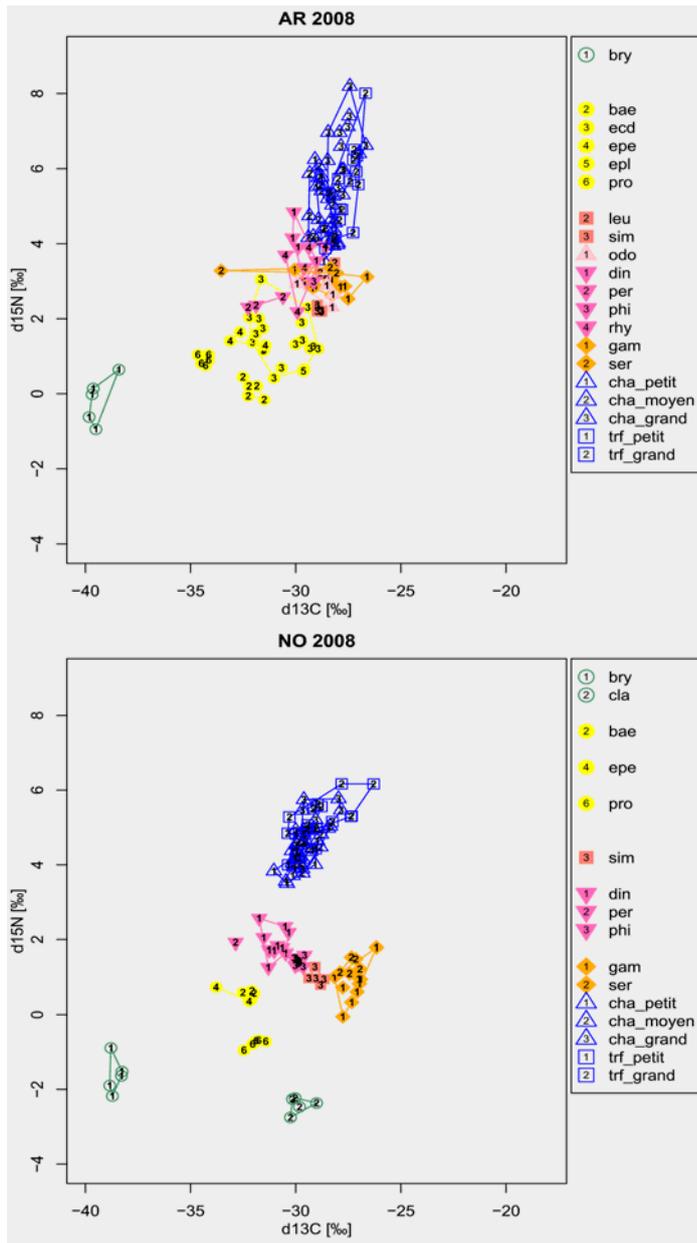


Figure 10 : Biplot ($\delta^{15}\text{N}$ – $\delta^{13}\text{C}$) pour les stations “froides”. Archiane à gauche, Nonnières à droite.

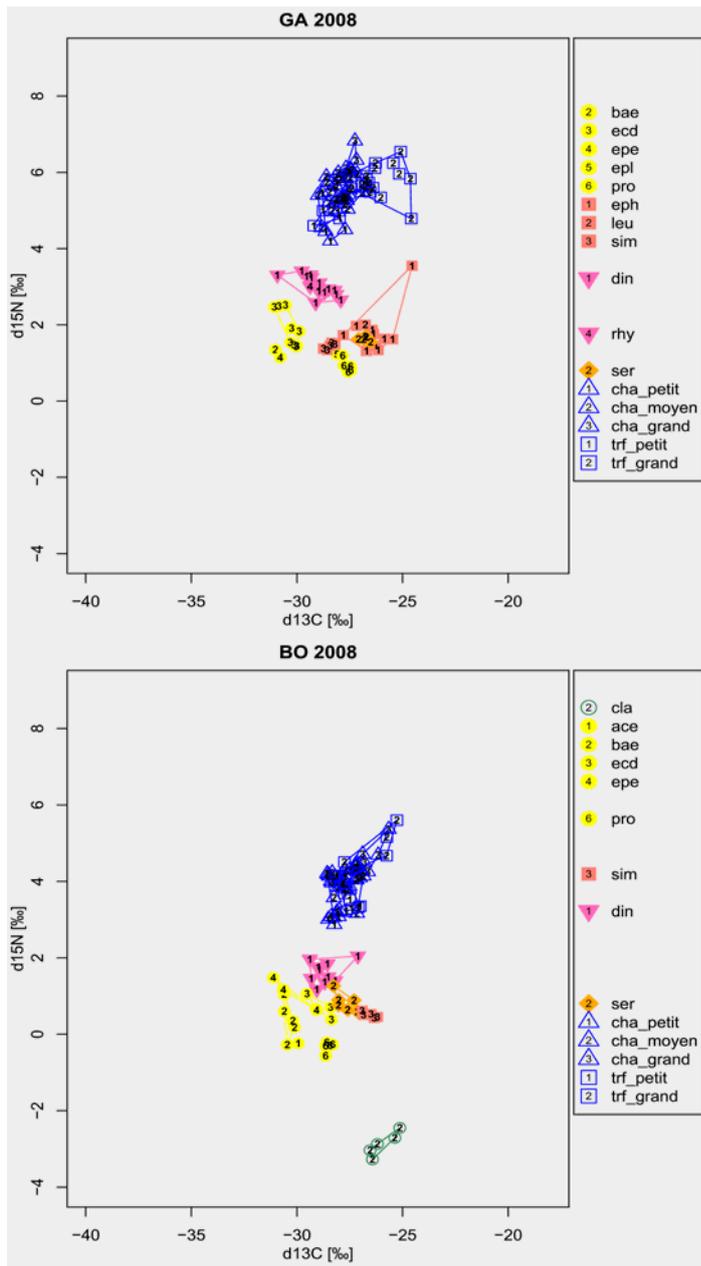


Figure 11: Biplot ($\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$) pour les stations “chaudes”. Gats à gauche, Borne à droite.

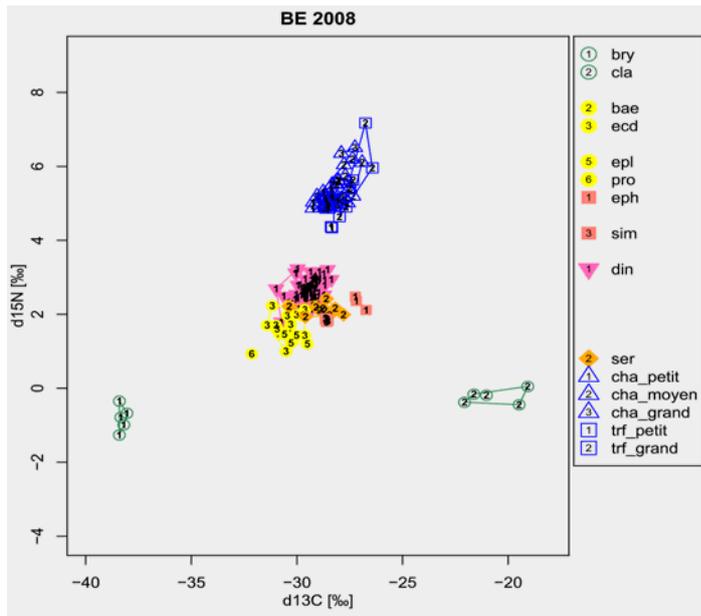


Figure 12: Biplot ($\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$) pour la station “chaudes” après confluence : Bez.

Station	Archiane	Nonnières	Gats	Borne	Bez	
Top prédateur	chabot_grand	truite_grand	chabot_grand	truite_grand	chabot_gr	
Choix de la ligne de base	baetis	3,9	3,4	3,5	3,3	3,4
	protonemura	3,6	3,8	3,6	3,5	3,6
	baetis & protonemura	3,8	3,6	3,5	3,4	3,5
	moyenne	3,7	3,6	3,5	3,4	3,5

Tableau 6 : FCL des stations étudiées, calculées à partir de trois lignes de base différentes.

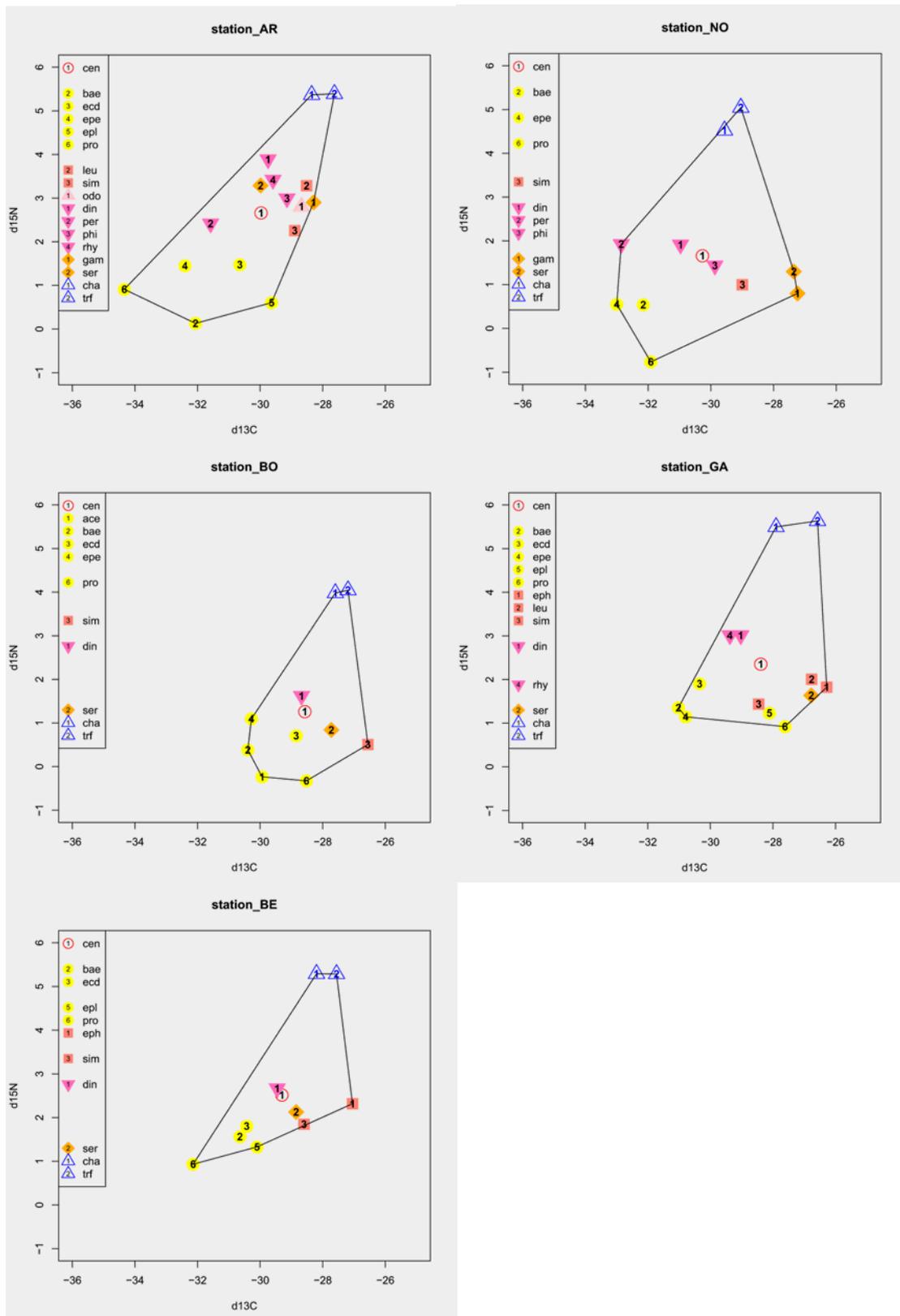


Figure 13 : Métriques de Layman à l'échelon écosystème.

Ecosystème	AR	BE	BO	GA	NO
NR	5,26	4,36	4,37	4,71	5,81
CR	6,71	5,09	3,84	4,74	5,76
TA	15,52	9,72	10,15	13,76	18,99
CD	1,99	1,80	1,74	1,99	2,36
NND	0,86	0,73	0,83	0,58	0,91
SDNND	0,50	0,50	0,28	0,37	0,29
nb_taxon	16	10	10	13	11

Tableau 6 : Métriques de Layman à l'échelon écosystème en tenant compte de tous les taxons présents sur les sites.

Ecosystème	AR	BE	BO	GA	NO
NR	5,26	4,36	4,37	4,71	5,81
CR	6,71	4,58	3,84	4,45	4,80
TA	12,90	7,03	8,94	12,39	13,22
CD	2,47	1,89	1,84	2,17	2,40
NND	1,29	0,87	1,13	1,43	1,33
SDNND	0,82	0,54	0,56	0,56	0,44
nb_taxon	7	7	7	7	7

Tableau 7 : Métriques de Layman à l'échelon écosystème avec les taxons communs à tous les sites (baetis, protonemura, simuliidae, sericostoma, dinocras, truite et chabot).

dinocras	AR	BE	BO	GA	NO
NR	1,85	1,36	0,87	0,83	1,3
CR	1,13	1,45	2,27	1,63	1,4
TA	0,89	0,83	1,13	0,57	1,1
CD	0,67	0,47	0,55	0,54	0,52
NND	0,60	0,30	0,38	0,22	0,29
SDNND	0,23	0,23	0,34	0,13	0,13
nb_individu	5	10	10	10	10

Tableau 8 : Métriques de Layman à l'échelon de la population de Dinocras.

chabot	AR	BE	BO	GA	NO
NR	4,65	1,67	2,49	2,62	2,27
CR	2,73	2,34	2,91	2,34	3,19
TA	7	2,16	3,25	3,47	3,84
CD	1,14	0,58	0,75	0,66	0,76
NND	0,26	0,15	0,17	0,18	0,18
SDNND	0,15	0,10	0,18	0,12	0,13
nb_individu	40	40	40	40	40

Tableau 9 : Métriques de Layman à l'échelon de la population de Chabot.

Distribution de la taille des Chabots

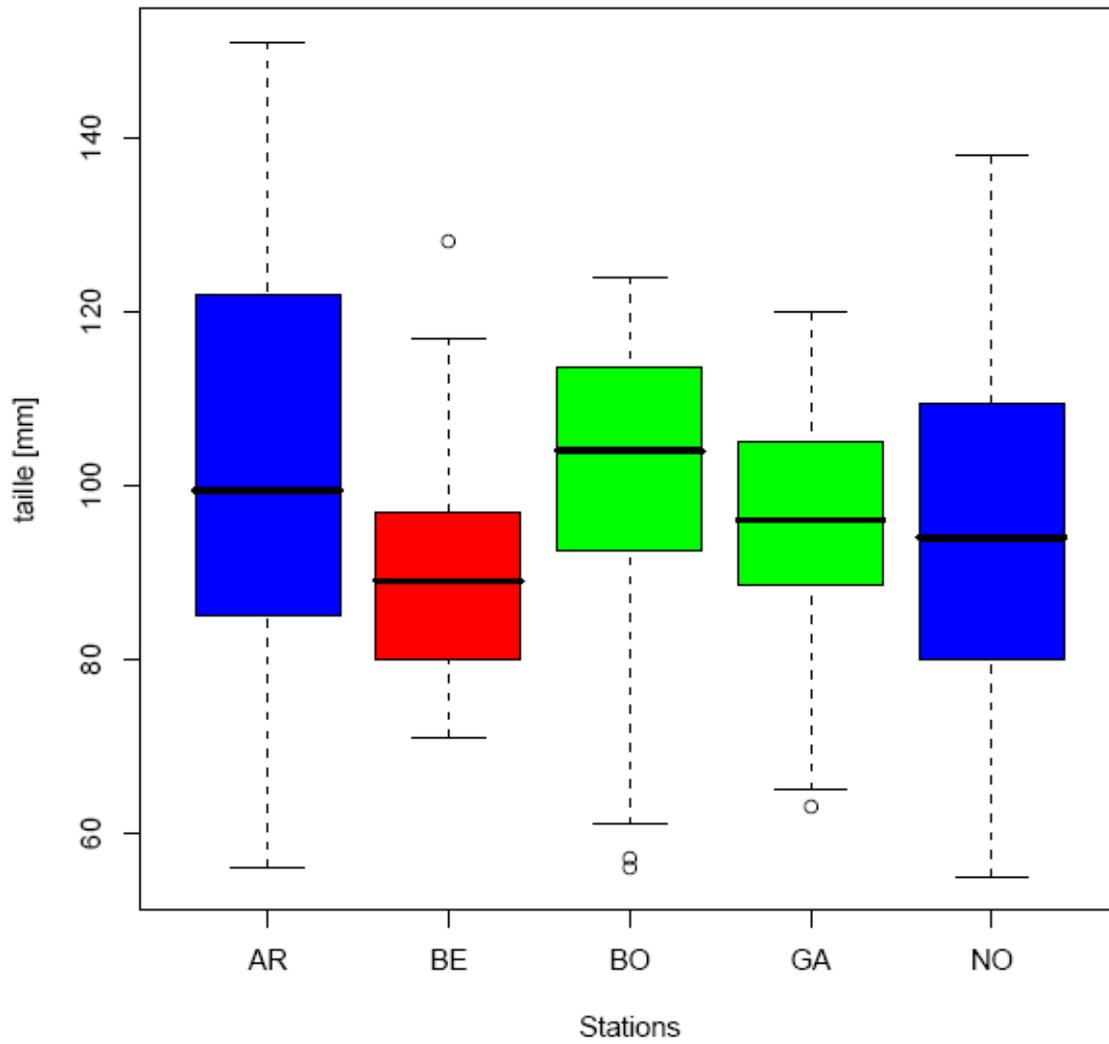


Figure 14 : Distribution de la taille des chabots en fonction des stations.

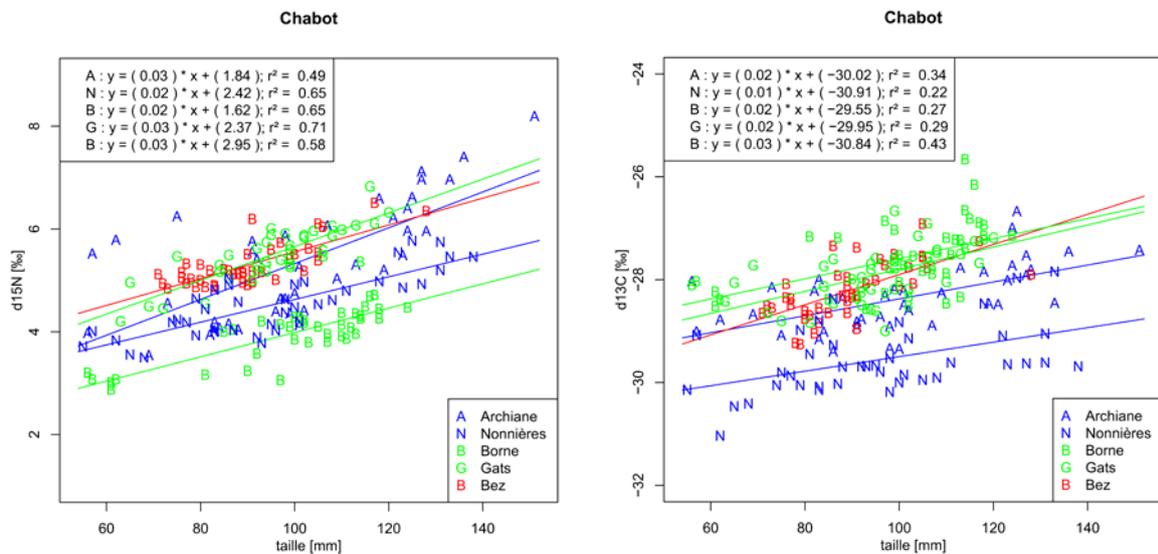


Figure 15 : Corrélation taille – signature isotopique.

90-110	AR	BE	BO	GA	NO
NR	1,98	0,86	0,89	0,90	0,99
CR	1,18	1,64	1,86	1,47	1,33
TA	1,64	0,81	0,94	0,93	0,86
CD	0,75	0,43	0,51	0,42	0,44
NND	0,34	0,26	0,24	0,26	0,23
SDNND	0,12	0,18	0,17	0,17	0,19

Tableau 10 : Métriques de Layman pour un échantillon de 12 Chabots de taille homogène (90-110 mm), calculées à partir des résidus du modèle linéaire liant taille et signature isotopique.

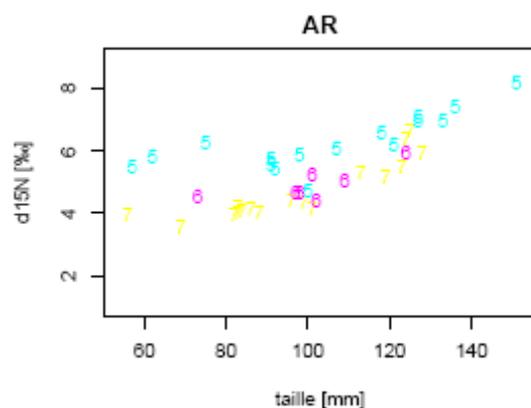


Figure 16 : Signature isotopique en $\delta^{15}\text{N}$ des chabots d'Archiane en fonction de la station (5, 6 et 7) de prélèvement.

Bibliographie citée :

Abdoli, A. (2005). "Rôle de la température dans la variabilité des traits d'histoire de vie: le cas du chabot (*Cottus gobio* L.) à l'échelle d'un réseau hydrographique (Bez, France)." Phd thesis.

- Barnes, C., C. J. Sweeting, et al. (2007). "Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation." *Functional Ecology* **21**(2): 356-362.
- Bearhop, S., C. E. Adams, et al. (2004). "Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis." *Journal of Animal Ecology* **73**(5): 1007-1012.
- Chevenet, F., Dolédec, S., Chessel, D. (1994) A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, **31**, 295-309.
- DeNiro, M. J. and S. Epstein (1978). "Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals." *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**(5): 495-506.
- Finlay C.F., Power M.E and Cabana G. (1999). Effects of water velocity on algal carbon isotope ratio: Implications for river food web studies. *Limnol. Oceanogr.*, **44**(5): 1198-1203.
- Finlay, J. C., C. Kendall, et al. (2007). Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science* (book, chapter 10): 283-333.
- Jardine, T. D., M. A. Gray, et al. (2005). "Stable isotope variability in tissues of temperate stream fishes." *Transactions of the American Fisheries Society* **134**(5): 1103-1110.
- Kelly, M. H., W. G. Hagar, et al. (2006). "Nonlethal sampling of sunfish and slimy sculpin for stable isotope analysis: How scale and fin tissue compare with muscle tissue." *North American Journal of Fisheries Management* **26**(4): 921-925.
- Layman, C. A., J. P. Quattrochi, et al. (2007a). "Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation." *Ecology Letters* **10**(10): 937-944.
- Layman, C. A., D. A. Arrington, et al. (2007b). "Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?" *Ecology* **88**(1): 42-48.
- Petchey Owen L., P. Timon McPhearson, Timothy M. Casey & Peter J. Morin (1999). Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* **102**, 69-72.
- Peterson, B. J. and B. Fry (1987). "Stable isotopes in ecosystem studies." *Annual review of ecology and systematics*. Vol. **18**: 293-320.
- Post, D.M., Conners, D.M. & Goldberg, D.S. (2000). Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology*, **81**, 8-14.
- Post, D. M. (2002). "Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions." *Ecology* **83**(3): 703-718.
- Power, M., K. R. R. A. Guiguer, et al. (2003). "Effects of temperature on isotopic enrichment in *Daphnia magna*: Implications for aquatic food-web studies." *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **17**(14): 1619-1625.
- Schmidt, S. N., J. D. Olden, et al. (2007). "Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data." *Ecology* **88**(11): 2793-2802.
- Trudeau V. and Joseph B. Rasmussen (2003). The Effect of Water Velocity on Stable Carbon and Nitrogen Isotope Signatures of Periphyton. *Limnol. Oceanogr.* **48**(6) : 2194-2199.
- Usseglio-Polatera, P. (1991) Représentation graphique synthétique de la signification écologique d'un peuplement. Application aux macroinvertébrés du Rhône à Lyon. *Bulletin d'Ecologie*, **22**, 195-202.
- Vander Zanden, J. M. and W. W. Fetzner (2007). "Global patterns of aquatic food chain length." *Oikos* **116**(8): 1378-1388.
- Vanderklift, M. A. and S. Ponsard (2003). "Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: A meta-analysis." *Oecologia* **136**(2): 169-182.
- Vizzini, S. and A. Mazzola (2003). "Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon." *Marine Biology* **142**(5): 1009-1018.
- Whittaker, R. H. and Fairbanks, C. H., 1958, "A Study of Plankton and Copepod Communities in the Columbia Basin, South-Eastern Washington" *Ecology*, **39**: 46-65

IV –B Modélisation température-dépendante de la dynamique de population du Chabot

Janice Kielbassa, Marie Laure Delignette-Muller, Sandrine Charles

CNRS UMR 5558 Université de Lyon

Contents

1	Back-calculation	3
1.1	Motivation	3
1.2	Data set	4
1.3	Hypotheses and proposed models	4
1.4	Results	7
1.5	Conclusion	8
1.6	Publication	9
2	Temperature dependent von Bertalanffy growth model	10
2.1	Data set	10
2.2	Von Bertalanffy growth models	11
2.3	Results	15
2.4	Conclusion	16
2.5	Publication	17
3	Matrix model	19
3.1	Data set	19
3.2	Leslie matrix	19
3.3	Fecundity	21
3.4	Census data	22
3.5	Relative proportions	25
3.6	Survival	25
	3.6.1 Adult survival	25
	3.6.2 First-year survival	26
3.7	Simulation results	28
3.8	Conclusion	29
3.9	Publication	29
4	Summary	29

1 Back-calculation

1.1 Motivation

Back-calculation methods have been used to infer body length at previous ages [11] in order to increase the number of observations in length-at-age data sets. The first proposed method was a direct proportional approach assuming that fish length L at any age A was able to directly be computed from the length at capture (LaC), the otolith radius at capture (RaC) and the otolith radius R at age A by $L = \frac{LaC}{RaC}R$. This formula only used variables directly measured on the captured fish (Dahl-Lea equation [19]).

This simple approach has been criticized [20] because it compelled each back-calculation line to pass through the origin. Fraser and Lee proposed thus to introduce the body length λ at otolith formation [12, 20] with proportionality assumed to start only at that moment. This new parameter λ is difficult to observe on juvenile fish, and it has to be estimated from data of a fish population. However, authors do not agree on the choice of the dependent variable for this regression. Some use a regression of body length on otolith radius (Fraser and Lee [12, 20]) while others recommend a regression of otolith radius on body length (Francis [11]).

Besides these linear approaches, several nonlinear back-calculation formula (BCF) and their associated regression models have been proposed, but they raised the same question: the choice of the dependent variable in the regression model. Moreover, some authors applied nonlinear regression directly on the dependent variable, which implied an additive error on this variable, while others applied linear regression on the logarithmic transformation of the variable, which implied a multiplicative error on the variable. In the literature, nonlinear models were usually linearized without checking the validity of the implicit assumption of residual normality on the transformed dependent variable [11, 16, 27, 32, 33].

The derivation of a BCF remains today challenging since no consensus has emerged on the way to establish a BCF. Moreover, the derivation of a BCF is intrinsically difficult since it combines information extracted from the

population and information from one single individual. The main objective of our study is thus to clarify the hypotheses made while deriving a BCF and to propose a simple and coherent back-calculation method which can be justified from both biological and statistical points of view.

1.2 Data set

We used the data set of Abdoli et al. [2] who collected bullhead (*Cottus gobio*, $N=544$) at six different sampling sites (Archiane, Bez, Borne, Gats a, Gats b, Nonnière) of the Bez River network (Drôme, France) in September 2002. Total body length at capture (LaC) was measured to the nearest millimeter. Age at capture (AaC) was assigned to each fish based on annuli counts, assuming from field observations that birth occurred at the end of May. We added approximately three months (0.31 years) to the age of fish due to the shift between birth at the end of May and capture in September. On otoliths, two measurements were taken along their growth axis: the core radius (RaC , from the core to the edge of the otolith) and the different radii of age rings (R , otolith radius at age A , from the core to the corresponding ring mark identified as an annulus). The data set is represented as $\frac{LaC}{RaC}$ in Figure 1, as a function of sex, site and age.

1.3 Hypotheses and proposed models

We assumed that the otolith grows in exact proportion to the total body length of the individual. Thus, we hypothesized that the ratio between body length L and otolith radius R was normally distributed with $\frac{L}{R} \sim \mathcal{N}(\mu, \sigma)$. For a fish i , this can also be expressed as:

$$\mathcal{P} \quad : \quad \frac{L_i}{R_i} = \mu + \varepsilon_i \quad (1)$$

where μ is the overall population mean and ε_i are independent and identically distributed (i.i.d.) random variables *i.e.* $\varepsilon \sim \mathcal{N}(0, \sigma)$.

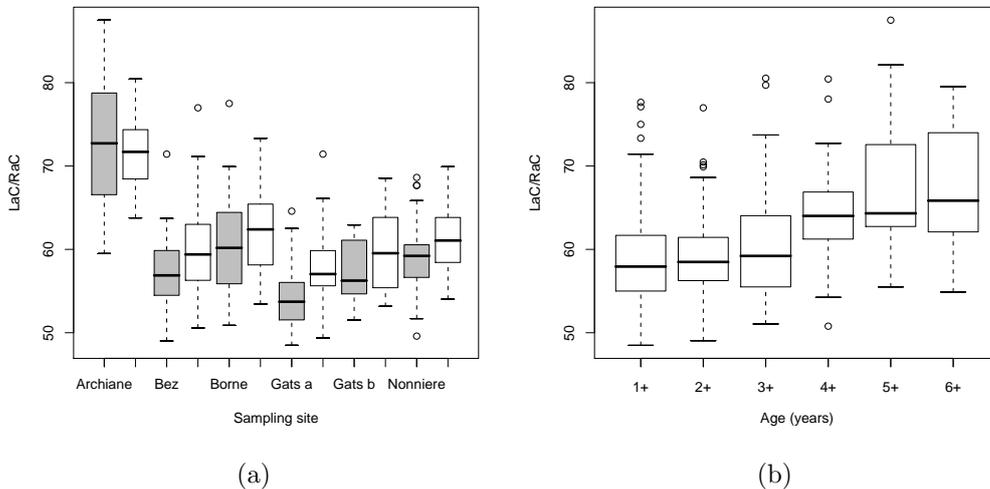


Figure 1: (a) $\frac{LaC}{RaC}$ as a function of sex and site. Females are plotted in grey, males in white. (b) $\frac{LaC}{RaC}$ as a function of age.

As it appears on Figure 1, a large variability between fish of a population has to be taken into account in the growth hypothesis. A part of the variability was explained by two factors: sex and sampling site.

Body size variation between males and females has already been reported for fish [30]. An additive effect of the sex was introduced in the previous model:

$$\mathcal{P}_{(Sex)} : \frac{L_{i,j}}{R_{i,j}} = \mu + \beta_j + \varepsilon_{i,j} \quad (2)$$

where $j = M, F$ represents the sex, β_j is the additive effect of the sex j , and $\varepsilon_{i,j}$ are i.i.d. according to $\mathcal{N}(0, \sigma)$.

Several studies have shown that the body length-otolith relationship was also influenced by environmental factors, like temperature or food supply [4, 8, 9, 21]. An additive effect of sampling sites may thus also be introduced in the model:

$$\mathcal{P}_{(Sex, Site)} : \frac{L_{i,j,k}}{R_{i,j,k}} = \mu + \beta_j + \tau_k + \varepsilon_{i,j,k} \quad (3)$$

where $k = 1, \dots, 6$ stands for the sampling site, τ_k is the effect of the sampling

site k and the error terms $\varepsilon_{i,j,k}$ are i.i.d. according to $\mathcal{N}(0, \sigma)$.

In analogy to the established models [11, 12, 20], the parameter λ , often interpreted as the body length at otolith formation, may be inserted in model $\mathcal{P}_{(Sex, Site)}$. It may be hypothesized that λ is constant among fish due to a little inter-individual variability at first life stage. The growth hypothesis was thus described by:

$$\frac{L_{i,j,k} - \lambda}{R_{i,j,k}} = \mu + \beta_j + \tau_k + \varepsilon_{i,j,k} \quad (4)$$

In order to enable a fit on population data observed at capture so as to estimate λ , Equation (4) was rewritten keeping the same dependent variable as in the previous models, leading to the following linear model:

$$\mathcal{L} : \frac{L_{i,j,k}}{R_{i,j,k}} = \mu + \beta_j + \tau_k + \lambda \frac{1}{R_{i,j,k}} + \varepsilon_{i,j,k} \quad (5)$$

In our data (Figure 1 (b)), the ratio $\frac{LaC}{RaC}$ seems to increase with age. Thus, the variable age was incorporated in model \mathcal{L} , assuming a linear relationship, as also done by Morita and Matsuishi [22]. It may be assumed that the effect of age is common to the fish population, hence the corresponding parameter ψ is not variable. The growth hypothesis thus becomes:

$$\frac{L_{i,j,k} - \omega - \psi A_{i,j,k}}{R_{i,j,k}} = \mu + \beta_j + \tau_k + \varepsilon_{i,j,k} \quad (6)$$

where $A_{i,j,k}$ stands for the age of fish i with sex j at sampling site k . The parameter ω replaced the constant term λ which has no longer the same biological meaning. The parameter ψ is the age coefficient. In order to enable a fit on population data to estimate ω and ψ , while keeping the same dependent variable as in the previous models, the model with an age effect was written as follows:

$$\mathcal{A} : \frac{L_{i,j,k}}{R_{i,j,k}} = \mu + \beta_j + \tau_k + \frac{\omega}{R_{i,j,k}} + \frac{\psi A_{i,j,k}}{R_{i,j,k}} + \varepsilon_{i,j,k} \quad (7)$$

All proposed models are nested in each other. \mathcal{P} is the reduced model of

$\mathcal{P}_{(Sex)}$ (with $\beta_j = 0$), which is, in turn, the reduced model of $\mathcal{P}_{(Sex, Site)}$ (with $\tau_k = 0$). $\mathcal{P}_{(Sex, Site)}$ is nested in \mathcal{L} (with $\lambda = 0$), and \mathcal{L} is nested in \mathcal{A} (with $\psi = 0$). Thus, \mathcal{A} is the most complete one among all tested models.

From model to back-calculation formula

Assuming that the growth hypothesis (Eqn. (1), (2) (3), (5) or (7)) is valid throughout the whole life of a fish i , it is possible to estimate its body length L at any age A from its corresponding otolith radius R . As an example, the BCF from the growth hypothesis corresponding to model \mathcal{A} (Eqn. (7)) may be derived. Since the growth hypothesis (Eqn. (6)) is valid at any age A , it is also valid at capture:

$$\frac{L - \omega - \psi A}{R} = \frac{LaC - \omega - \psi AaC}{RaC} \quad (8)$$

Thus, the body length at any age A can be back-calculated by:

$$L = \frac{R}{RaC}(LaC - \hat{\omega} - \hat{\psi}AaC) + \hat{\omega} + \hat{\psi}A \quad (9)$$

where the parameter estimates $\hat{\omega}$ and $\hat{\psi}$ are obtained by fitting of \mathcal{A} to the population data set, containing the body length at capture (LaC), otolith radius at capture (RaC), age at capture (AaC) and the otolith radii at age A (R) of all fish i .

1.4 Results

The ratios $\frac{LaC_i}{RaC_i}$ were compared with the ratios $\frac{L_i}{R_i}$ obtained by prediction using the fitted models. Model \mathcal{A} gave a very good prediction of the observed ratio with only a slight overestimation of large body sizes (cf. Figure 2 (a)). Nested model tests (ANOVA) between all nested models were significant, thus the most complete model \mathcal{A} emerged as the best one (Table 1). Model \mathcal{A} had almost half of the RSE of the initial model \mathcal{P} , again lending support to the choice of model \mathcal{A} .

The normality distribution of residuals of \mathcal{A} was first visually tested by a QQ-plot, but also by a Shapiro Wilk test, which showed no significant

departure of the data from the normal distribution. The back-calculation formula was thus derived from the underlying growth hypothesis of model \mathcal{A} as given by Eqn. (9.)

We compared the back-calculation results to those obtained by the most commonly applied method in practice (Fraser-Lee method) and to measurement data at capture, see Figure 2 (b).

Back-calculated lengths refer to lengths at the date of birth (end of May) while the corresponding capture measurements refer to body lengths in September. The back-calculated lengths obtained with our model were much closer to the capture data than the lengths obtained with the Fraser-Lee method, and they seemed thus to be more reliable.

Table 1: For each model, the degree of freedom (d.f.), the residual standard error (RSE) of the nonlinear regression, and the p-values of the F-test to compare nested models (ANOVA) are reported.

Model	d.f.	RSE	F-test to compare nested models	
			Model compared to	p-value
\mathcal{P}	543	6.021		
$\mathcal{P}_{(Sex)}$	542	5.889	\mathcal{P}	< 0.001
$\mathcal{P}_{(Sex,Site)}$	537	4.576	$\mathcal{P}_{(Sex)}$	< 0.001
\mathcal{L}	536	4.536	$\mathcal{P}_{(Sex,Site)}$	< 0.001
\mathcal{A}	535	3.691	\mathcal{L}	< 0.001

1.5 Conclusion

The main objective of our study was to elucidate the hypotheses while deriving a BCF and to propose a new and easily applicable linear back-calculation model. For this purpose, we showed that the variability between fish can be explained by the factors sex and sampling site and the variable age, and we

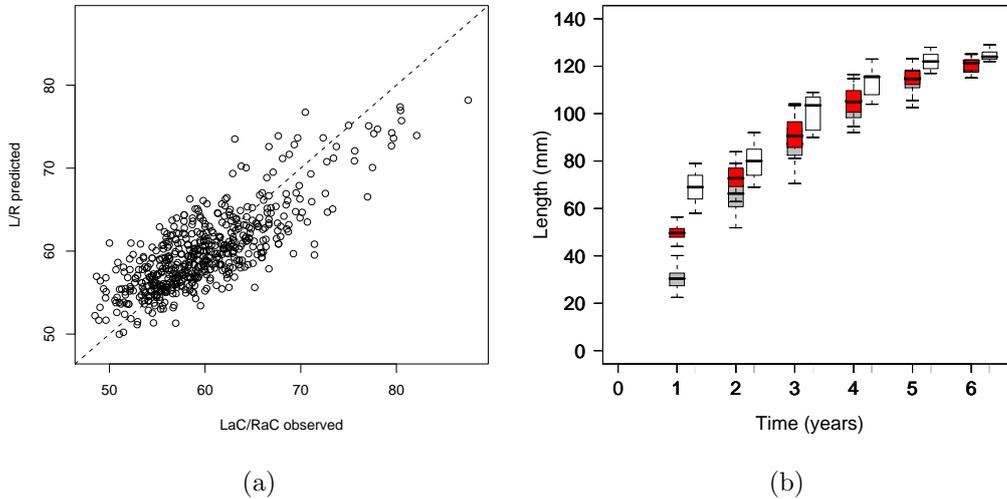


Figure 2: (a) Comparison between predicted values of the ratio $\frac{L}{R}$, obtained with the fitted models, and observed values $\frac{LaC}{RaC}$. (b) Comparison of back-calculated lengths of our method (in red) with the Fraser-Lee method (in gray) and the lengths at capture (in white). Sampling site Borne.

therefore included them in our regression models. Based on a biologically and statistically justified growth hypothesis, we derived a BCF whose parameters can be obtained by one linear regression on the population data set. We pointed out that the choice of the applied BCF had an impact on the obtained length-at-age data set. The strongest impact was observed for the back-calculation of juvenile lengths, since our method resulted in body length estimates much closer to capture data than those obtained by the Fraser-Lee BCF.

1.6 Publication

This work was submitted as article: Kielbassa, J., Delignette-Muller, M.L. and Charles, S., 2009(a). A new method based on clarified hypotheses to back-calculate fish growth from otoliths. *Journal of Fish Biology*, submitted.

2 Temperature dependent von Bertalanffy growth model

Temperature is one of the most important environmental factors that influence fish growth [17, 31], rates of metabolism and development [23]. Expected climate change due to global warming influences life history characteristics and biogeography of aquatic ectotherms. The von Bertalanffy growth function (VBGF; [3]) has widely been applied to model fish growth (e.g., [2, 7, 13, 14, 15]). Although the VBGF was a suitable descriptor for length-at-age data, it did not give the possibility to predict fish growth given changing environmental conditions in its primary form. The main goal of our study was thus to propose a temperature dependent von Bertalanffy growth model in order to make predictions of fish growth in view of global warming. For this purpose, we proposed different assumptions of temperature influence on VBGF parameters, leading to several temperature dependent growth models. The models were fitted to length-at-age data of bullhead (*Cottus gobio*) and statistically compared.

2.1 Data set

We used the otolith data set of Abdoli et al. [2] and applied the back-calculation method proposed in the previous section 1. Thus, we used here the length-at-age data of captured fish in September 2002, completed with back-calculated lengths representing fish lengths at the hatching period, that is at the end of May for this stock.

Water temperature was daily recorded at each sampling site from July 2001 to April 2002. Former water temperatures until May 1995 were estimated by linear regression from air temperatures recorded by Météo France. For the models, we took the mean temperature from May 1995 to April 2002 as a representative temperature of the sampling site (see Table 2).

Table 2: Summarized description of the used data set. Temperature is given as the mean temperature between 05/01/1995 and 04/30/2002 with the standard deviations.

Sampling site	Site No.	Nb. captured fish	Nb. back-calculated lengths	Total nb. of data points	Temperature \pm S.D.
Archiane	1	36	129	165	7.70 ± 0.0895 °C
Bez	2	158	279	437	9.37 ± 0.194 °C
Borne	3	95	223	318	7.61 ± 0.222 °C
Gats a	4	87	125	212	8.49 ± 0.226 °C
Gats b	5	43	128	171	8.49 ± 0.240 °C
Nonnière	6	125	220	345	8.19 ± 0.135 °C

2.2 Von Bertalanffy growth models

The classical approach to fit the VBGF to growth data from different sampling sites is to establish one model \mathcal{M}_i per sampling site i . Due to the fact that the age t_0 at zero length cannot be observed, we preferred a VBGF including the biological parameter length L_0 at zero age since it can theoretically be observed. The six individual growth models \mathcal{M}_i that have to be independently fitted to the data subset corresponding to sampling site i , were then given by:

$$\mathcal{M}_i : L(t) = L_\infty^{(i)} - (L_\infty^{(i)} - L_0^{(i)}) \exp^{-k^{(i)}t} \quad (10)$$

where $i = 1 \dots 6$, $L_0^{(i)}$, $L_\infty^{(i)}$ and $k^{(i)}$ are the length at zero age, the asymptotic length and the growth coefficient of sampling site i , respectively.

In order to describe the between-sites variability, one global VBGF was fitted to the whole data set modeling all sampling sites at once, instead of several independent models. In order to develop such a model, we analyzed the influence of temperature on the VBGF parameters. Based on results

from models \mathcal{M}_i , L_0 was considered to be a population parameter, which was common to all sampling sites. Hence, L_0 did not depend on temperature. For the asymptotic length and the growth coefficient, we proposed two assumptions: the assumption of temperature independency and that of temperature dependency.

Assumption of temperature independency

We assumed that the VBGF parameters were not influenced by temperature at all, leading to the *basic von Bertalanffy growth model* \mathcal{M}_B :

$$\mathcal{M}_B \quad : \quad L(t) = L_\infty^B - (L_\infty^B - L_0) \exp^{-k^B t} \quad (11)$$

where L_∞^B and k^B are the asymptotic length and the growth coefficient for all sampling sites.

Assumption of temperature dependency

Our second assumption assumed that the VBGF parameters were influenced by temperature. In order to correlate the growth coefficient k to temperature, we used Rosso's function [29] which was expressed as follows:

$$k(T) = k_{opt} \frac{(T - T_{min})(T - T_{max})}{(T - T_{min})(T - T_{max}) - (T - T_{opt})^2} \quad (12)$$

where T represents temperature, T_{min} the minimal temperature, T_{max} the maximal temperature and k_{opt} the optimal growth coefficient at the optimal temperature T_{opt} . T_{opt} was fixed at 12.5°C [18, 26], T_{max} at 27°C [6]. Figure 3 shows the shape of the relationship with the fixed temperatures of T_{opt} and T_{max} .

Pauly [24] introduced the growth performance parameter $\Phi = \log_{10} k + 2 \log_{10} L_\infty$, which relates the VBGF parameters k and L_∞ to each other. Pauly [25] stated that fish of a certain genotype will either have a low growth coefficient k and a high L_∞ or vice versa, but will have the same value of Φ . In contrast, Abdoli et al. [2] pointed out that for the same species located

in different sites in the same river network, the growth performance was inversely correlated to the mean annual water temperature of sampling sites. Therefore, we assumed two different scenarios for the dependency between Φ and temperature in order to check if Φ may be considered constant or not.

Assumption of temperature dependency of k with Φ constant
 $\mathcal{A}_{\Phi_{con}}^{T_{dep}}$: Φ was independent of temperature, that is $\Phi(T) = \Phi_0$

Assumption of temperature dependency of k and Φ $\mathcal{A}_{\Phi}^{T_{dep}}$: Φ was linearly correlated to temperature according to $\Phi(T) = \Phi_0 + \Phi_1 T$

Due to the direct relationship between k and L_{∞} via Pauly's growth performance Φ , indirect temperature effects on L_{∞} were assumed, given by:

$$L_{\infty}(T) = \sqrt{\frac{10^{\Phi(T)}}{k(T)}} \quad (13)$$

The general global temperature dependent von Bertalanffy growth model was then given by:

$$L(t, T) = \sqrt{\frac{10^{\Phi(T)}}{k(T)}} - \left(\sqrt{\frac{10^{\Phi(T)}}{k(T)}} - L_0 \right) \exp^{-k(T)t} \quad (14)$$

where $k(T)$ can be computed according to Eqn. (12) and $\Phi(T)$ is defined depending on hypothesis $\mathcal{A}_{\Phi_{con}}^{T_{dep}}$ or $\mathcal{A}_{\Phi}^{T_{dep}}$.

Integrating assumption $\mathcal{A}_{\Phi_{con}}^{T_{dep}}$ led to the global growth model $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_0}$, while integrating assumption $\mathcal{A}_{\Phi}^{T_{dep}}$ into Eqn. (14) led to the global temperature dependent growth model $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$. Table 3 gives an overview of all tested models.

Table 3: Overview of tested von Bertalanffy models

No.	Model equation	Parameters and their estimates
	$\mathcal{A}^{T_{indep}}$: Temperature independency of VBGF parameters	
	$\mathcal{M}_{\mathcal{B}} \quad L(t) = L_{\infty}^B - (L_{\infty}^B - L_0) \exp^{-k^B t}$	$L_0 = 29.8 \text{ mm}, L_{\infty}^B = 153 \text{ mm}, k^B = 0.237 \text{ year}^{-1}$
14	$\mathcal{A}_{\Phi_{con}}^{T_{dep}}$: Temperature dependency of k with Φ constant	
	$\mathcal{M}_{\mathcal{I}_0} \quad L(t, T) = \sqrt{\frac{10^{\Phi_0}}{k(T)}} - \left(\sqrt{\frac{10^{\Phi_0}}{k(T)}} - L_0 \right) \exp^{-k(T)t}$	$L_0 = 28.4 \text{ mm}, k_{opt} = 0.414 \text{ year}^{-1}, \Phi_0 = 3.76, T_{min} = 6.80 \text{ }^{\circ}\text{C}$
	$\mathcal{A}_{\Phi}^{T_{dep}}$: Temperature dependency of k and Φ	
	$\mathcal{M}_{\mathcal{I}_1} \quad L(t, T) = \sqrt{\frac{10^{(\Phi_0 + \Phi_1 T)}}{k(T)}} - \left(\sqrt{\frac{10^{(\Phi_0 + \Phi_1 T)}}{k(T)}} - L_0 \right) \exp^{-k(T)t}$	$L_0 = 21.9 \text{ mm}, k_{opt} = 0.587 \text{ year}^{-1}, \Phi_0 = 3.42, \Phi_1 = 0.0438 \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}, T_{min} = 6.73 \text{ }^{\circ}\text{C}$

2.3 Results

All models were fitted to the data set. Fitting results of sampling site Bez with model \mathcal{M}_{T_1} are shown in Figure 4. First, we checked the temperature dependencies of the VBGF parameters. Figure 3 (a) confirms that Rosso's function was an appropriate model to describe the dependencies between k and temperature, since it well describes the individually obtained $k^{(i)}$ estimates using Eqn. (10) ($k^{(4)}$ of sampling site Gats a is not shown due to a biologically not reasonable L_0 estimate). Figure 3 (b) shows the implicitly imposed relationship between L_∞ and temperature in model \mathcal{M}_{T_1} , which well described the individually estimated asymptotic lengths $L_\infty^{(i)}$ obtained with Eqn. (10) (without Gats a).

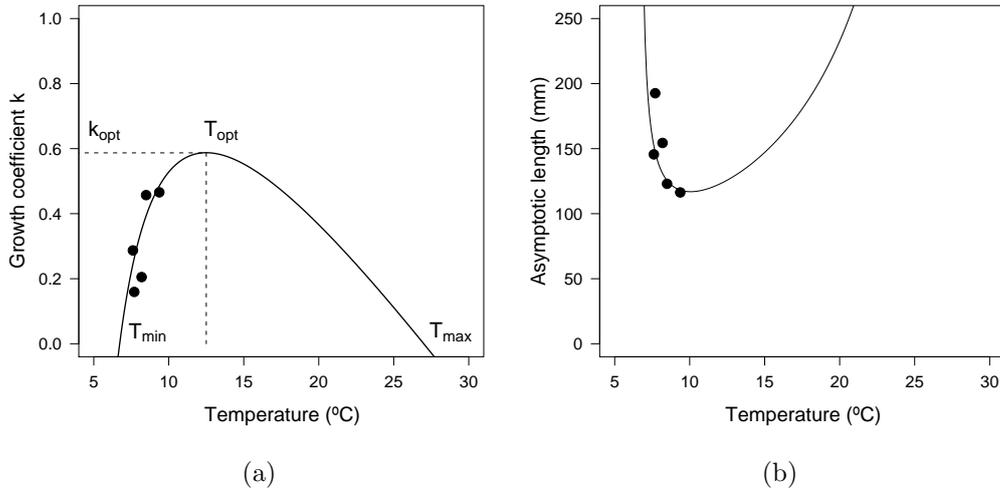


Figure 3: Points represent the individually estimated growth coefficients $k^{(i)}$ and asymptotic lengths $L_\infty^{(i)}$ (without Gats a) from individual models \mathcal{M}_i . a) Shape of the Rosso's function that was used to describe the relationship between growth coefficient k and water temperature in model \mathcal{M}_{T_1} . Relevant temperatures of Rosso's function are depicted. For parameter values see text and Table 3. (b) Relationship between temperature and L_∞ in \mathcal{M}_{T_1} (Eqn. (13)), enforced by Rosso's function and Pauly's growth performance parameter Φ using the temperature dependency assumption $\mathcal{A}_\Phi^{T_{dep}}$.

Next, we compared the models from their statistical fitting properties and some model selection criteria (Table 4). $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$ had the lowest RSS, RSE, AIC and BIC lending support to the choice of model $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$ to describe the whole data set. $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$ was thus considered as the best approximate model for our given data set because it achieved the best compromise between an enough detailed model and a model with good statistical properties as requested by the principle of parsimony.

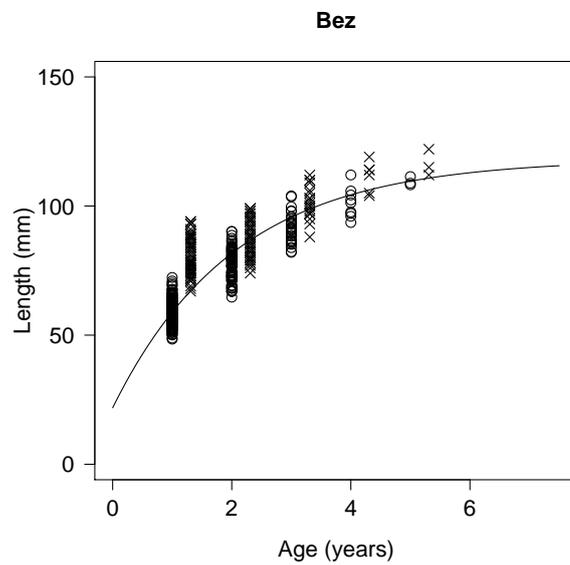


Figure 4: Fitting result using $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$ for sampling site Bez. Cross: data at capture, circle: back-calculated data. Plain line: simulated curves.

2.4 Conclusion

The main objective of our study was to propose a temperature-dependent form of the von Bertalanffy growth model in order to make predictions of fish growth in view of global warming. We included mean annual water temperatures in the von Bertalanffy growth equation by correlating the growth coefficient k and the growth performance Φ explicitly, and the asymptotic length L_∞ implicitly with water temperature. For this purpose, we used relationships including parameters with an obvious biological relevance that

Table 4: For each model, the number of parameters (p), the degree of freedom (d.f.), the residual sum of squares (RSS), the residual standard error (RSE) of the nonlinear regression, Akaike’s Information Criterion (AIC) and Bayesian Information Criterion (BIC) are given.

Model	p	d.f.	RSS	RSE	AIC	BIC
$\mathcal{M}_{\mathcal{B}}$	3	1645	115 000	8.348	11 676	11 698
$\mathcal{M}_{\mathcal{T}_0}$	4	1644	104 000	7.961	11 520	11 548
$\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$	5	1643	98 900	7.758	11 436	11 469

facilitated their identification. We showed that temperature explained a large part of the variability in growth between the different sampling sites of the network. $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$ can thus be used to predict fish growth for sampling sites of known mean temperature or to predict changes in fish growth due to climate change. As example, Figure 5 presents simulated growth curves obtained by using model $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$ for different temperatures. The simulations correctly predict that asymptotic lengths at higher temperatures are smaller than those at lower ones. In contrast, the growth coefficients at higher temperatures were larger, leading to faster growth toward the asymptotic lengths.

2.5 Publication

This work was submitted as article: Kielbassa, J., Delignette-Muller, M.L., Pont, D. and Charles, S., 2009(b). A temperature-dependent von Bertalanffy growth model applied to bullhead (*Cottus gobio*). *Ecological Modelling*, submitted.

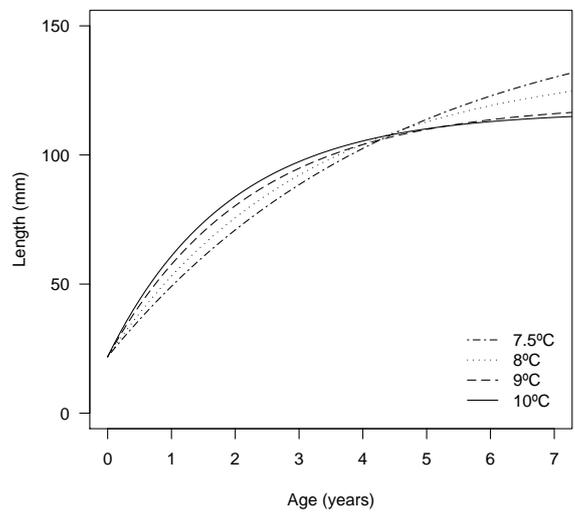


Figure 5: Prediction of growth curves using model \mathcal{M}_{T_1} for different annual mean temperatures.

3 Matrix model

From 2002 to 2008, census was annually performed in the Bez river network. Moreover, water temperature was measured in the river network using six temperature recorders. The main objective of our study was thus to develop a temperature-dependent age class Leslie model, which takes this experimental field data into account. Survival rates were estimated based on census relative to successive years, fecundity rates were linked to temperature. Such a multipatch Leslie model can be used in order to predict the population dynamics in the Bez River network, for example in view of water temperature fluctuations, warming events or other environmental disturbances.

3.1 Data set

Census between 2002 and 2008 in the Bez River network was performed at 40 stations. Water temperature was measured between August 2001 and July 2008 using six temperature recorders. A sampling site was assigned to each recorder. Figure 6 shows the river network with its different stations, sampling sites and the location of the temperature recorders.

Temperatures before 2001 until 1995 (date of birth of first individual caught in 2002) were estimated by linear regression from air temperatures at Glandage (town in the Drôme department within the Bez River network).

The mean recorded water temperatures were kept as an approximation of the sampling site's water temperature even though altitude gradients exist within the sites. However, altitude was not the only determining factor that influenced water temperatures, due to the unpredictable impact of subterraneous discharge of rivers from the Vercors Plateau.

3.2 Leslie matrix

We used a six age-class Leslie matrix where census took place in October, six months after breeding in April. Hence the Leslie model is neither a classical pre-breeding nor a post-breeding Leslie model, but could be understood as an intermediate. Due to this change of scale, age class i denotes the individuals

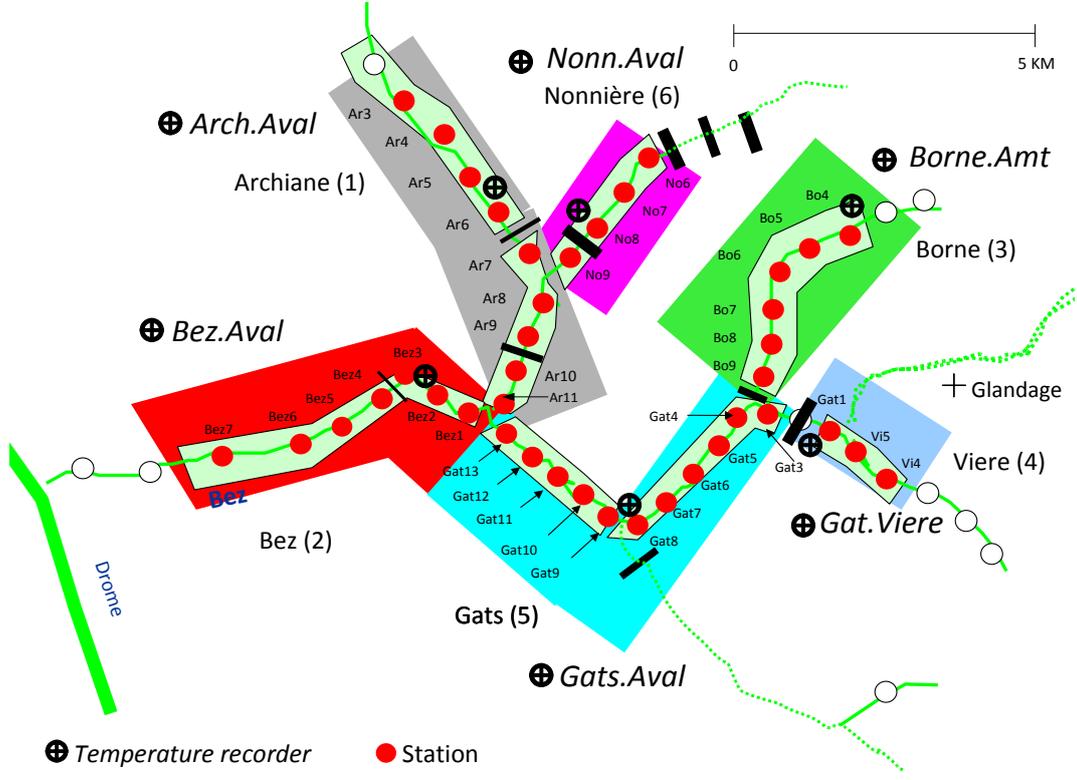


Figure 6: The Bez River network with the location of the six temperature recorders, the stations, the name and number of sampling sites (numbers in brackets) and the town Glandage within the river network. Short black lines correspond to obstacles (waterfall, diversion threshold, confluence etc..)

that are aged i years and *six months*. Individuals older than age class six were not taken into account, since among the 544 captured individuals in 2002, the oldest individual was aged seven years [1]. The population in October of year t was given by

$$\mathbf{n}(t) = [\mathbf{n}_1(t) \dots \mathbf{n}_6(t)]^T$$

where the superscript T denotes transposition. The number of individuals of age-class $1 \leq i \leq 6$ in sampling site $1 \leq j \leq 6$ were

$$\mathbf{n}_i(t) = [n_{(i,1)}(t) \dots n_{(i,6)}(t)]^T$$

The population vector from year t to year $t + 1$ was computed by:

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{L}(T)\mathbf{n}(t)$$

and the temperature-dependent Leslie matrix is defined as:

$$\mathbf{L}(T) = \begin{pmatrix} \mathbf{0} & \mathbf{M}_2(T) & \mathbf{M}_3(T) & \mathbf{M}_4(T) & \mathbf{M}_5(T) & \mathbf{M}_6(T) \\ \mathbf{S}_1(T) & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{S}_2(T) & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{S}_3(T) & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{S}_4(T) & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{S}_5 & \mathbf{0} \end{pmatrix}$$

where $\mathbf{0}$ are null matrices. The submatrices $\mathbf{M}_i(T)$ are defined as follows:

$$\mathbf{M}_i(T) = s_0 \mathbf{F}_i(T) (\mathbf{S}_i(T))^{1/2}$$

with first-year survival s_0 , temperature dependent fecundity matrices $\mathbf{F}_i(T) = \text{diag}\{F_{(i,1)} \dots F_{(i,j)} \dots F_{(i,6)}\}$ and survival matrices $\mathbf{S}_i(T) = \text{diag}\{s_{(i,1)} \dots s_{(i,6)}\}$. The coefficients $s_{i,j}$ of the survival matrices $\mathbf{S}_i(T)$ represent the survival from age class i to age class $i + 1$ within sampling site j .

In the following, we describe how coefficients of the fecundity and survival matrices were computed.

3.3 Fecundity

Fecundity data were available for 2002 and 2003 (body length of females and their number of eggs). Due to the low number of observations, we pooled data of both years together. Captured females stem from six sampling sites in the river network. In fish, it is generally found that the relationship between fecundity F and body length L is allometric [28].

$$F = aL^b \tag{15}$$

where a and b are constants to be estimated.

The classical approach would be to establish one equation per sampling site, leading to six equations that have to be independently fitted to the

corresponding data subsets. In order to predict fecundity in the different sampling sites, we tested two global models, that described fecundity in the whole river network.

First, we assumed that fecundity relationship did not depend on the sampling site, but was the same in the whole river network. This *basic fecundity model* was given by:

$$\mathcal{F}_B : F = a_B L^{b_B} \quad (16)$$

with the two parameters a_B and b_B which were obtained by fitting on the whole data set.

The patch Bez is one of the largest patches and it is the confluence of other watercourses in the river network. So, the river network was divided into two parts: the sampling site Bez and the five other sampling sites, leading to a *bipartite fecundity model* given by:

$$\mathcal{F}_{bipartite} : F = \begin{cases} a_{Bez} L^{b_{Bez}} & \text{for patch Bez} \\ a_{rest} L^{b_{rest}} & \text{otherwise} \end{cases} \quad (17)$$

A nested model test (ANOVA) showed that the more complex model $\mathcal{F}_{bipartite}$ fitted significantly better than \mathcal{F}_B ($p < 0.05$). Coefficients were estimated as follows: $a_{Bez} = 0.000346 \text{ mm}^{-1}$, $b_{Bez} = 3.057$, $a_{rest} = 0.00599 \text{ mm}^{-1}$ and $b_{rest} = 2.40$. Hence, the fecundity-length relationship was not the same in the whole river network (see Figure 7).

Temperature dependent fecundity coefficients of all mature age classes in the matrix model were computed using Eqn. (17), where lengths were computed using the temperature dependent von Bertalanffy growth model \mathcal{M}_{T_1} proposed in the previous section 2.2.

3.4 Census data

Census data of bullhead were available from 2002 to 2008. For each captured individual, the station where it was captured and the length at capture (LaC) were available. In order to develop an age-class Leslie model, the age (A) had to be computed. Age classes were computed using the temperature

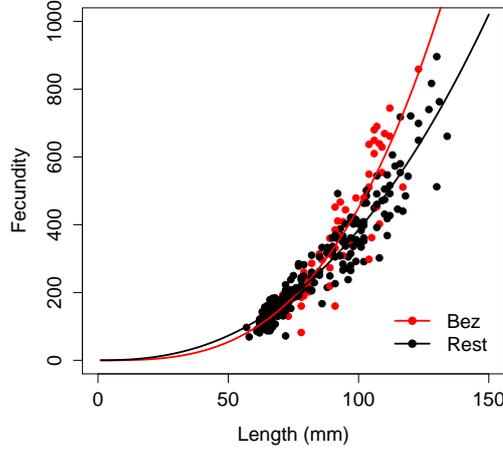


Figure 7: Fecundity as a function of length in 2002/2003 in the Bez River network.

dependent VBGF \mathcal{M}_{T_1} with the mean annual temperatures of the last seven years (one temperature per sampling site) according to the year of capture. Age A of each captured individual was thus computed from:

$$LaC = L_{\infty}(T) - (L_{\infty}(T) - L_0) \exp^{-k(T)A} \quad \Leftrightarrow \quad A = \frac{\ln \frac{L_{\infty}(T) - LaC}{L_{\infty}(T) - L_0}}{-k(T)} \quad (18)$$

where L_0 was set to 21.9 mm (cf. Table 3), $k(T)$ was given by Eqn. (12) and $L_{\infty}(T)$ was given by Eqn. (13).

In order to validate the age computation method, it was applied to the otolith data set of Abdoli et al. [2], that was already used in the previous section 1, since both length and age were available. Computed aged were compared with observed ones (Figure 8). Observed age classes were approximately concordant with computed age classes, hence Eqn. (18) was an appropriate method to assign age classes to captured individuals based on their body lengths. The age computation method was thus applied to the complete capture data set from 2002 to 2008 (see Figure 9).

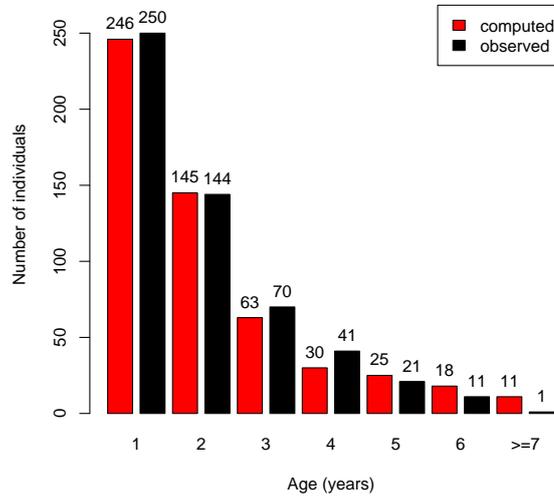


Figure 8: Comparison between computed and observed ages using the otolith data set of Abdoli et al. [2] of 2002.

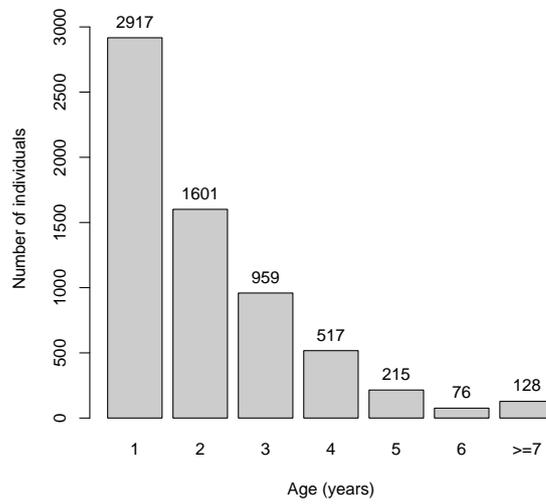


Figure 9: Calculated age class distribution of individuals caught in all sampling sites of the Bez river network between 2002 and 2008.

3.5 Relative proportions

The number of captured individuals varied between years (minimum: 483 individuals in 2004, maximum: 1639 individuals in 2007). In order to compare between different years, we expressed the absolute numbers as relative proportions. For each sampling site i and each age class j , we computed the relative proportions of the age class to the total subpopulation in sampling site i . For the computation of first-year survival s_0 , a mean absolute population was assumed as following: 50 individuals in Viere, 100 individuals in Archiane and Nonnière, 200 individuals in Borne, and 250 individuals in Bez and Gats. These values corresponded to the mean number of captured individuals in the considered sampling sites.

Absolute numbers obtained by simulations were also transformed into relative proportions in order to compare them to the observations at capture.

3.6 Survival

We distinguished between adult survival (s_1 to s_5) and first-year survival s_0 . The adult survival rates defined the survival matrices $\mathbf{S}_i(T)$ of the Leslie matrix.

3.6.1 Adult survival

Survival rates were computed using census data from three successive years: from 2002, 2003 and 2004. To compute adult survival rates $s_{i,j}$, the relative proportion of individuals of age class i at site j in year t was divided by the relative proportion of individuals of age class i at site j in year $t + 1$, for $t = 2002, 2003$. We took the mean of survival rates (per age class and per sampling site) from 2002 to 2003 and 2003 to 2004.

The adult survival rates s_1 to s_4 were linked to the mean annual sampling site temperature T ($^{\circ}\text{C}$) using the following exponential model:

$$s(T) = \beta e^{-\alpha T} \quad (19)$$

where $\alpha = 0.4591 \text{ } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ and $\beta = 20.97 \text{ year}^{-1}$ were estimated by nonlinear

regression (Figure 10). A nested model test showed that survival rates were the same for all age classes ($p < 0.001$).

s_5 was fixed at 0.185 year^{-1} , since it was the only value among all sampling sites that was different from 0.

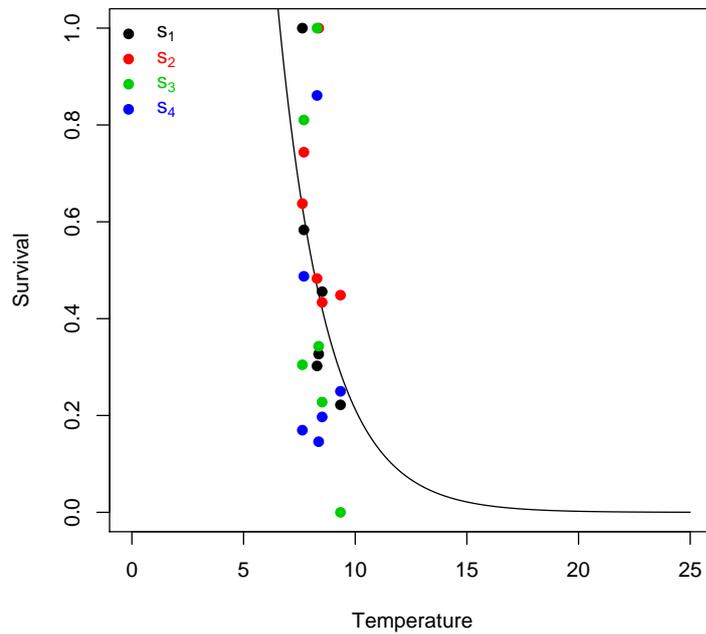


Figure 10: Points correspond to the computed mean survival rates in all sampling sites in 2002/2003 and 2003/2004.

3.6.2 First-year survival

It was impossible to distinguish between larval and juvenile survival, since the youngest captured individuals belonged to age class 1. Hence, we directly computed survival from eggs to age class one (corresponding to individuals aged 1.5 years at census in October). During the first year, these individuals were not sedentary but were able to move between sampling sites and thus, they were exposed to different temperature regions. Hence, we did not link

first-year survival to temperature.

First-year survival s_0 was computed as follows:

1. Computation of the number of adults in April in year t ($n^{t, Apr}$) for $t = 2002, 2003$ from the number of individuals in October of year t ($n^{t, Oct}$) assuming that adult survival during six months corresponded to the square root of the annual survival rate of year t (s^t) by: $n^{t, Apr} = \frac{n^{t, Oct}}{\sqrt{s^t}}$. s^t was computed by Eqn. (19) taking the mean annual temperature T of year t into account. This was separately done for all sampling sites.
2. Thereof, computation of the number of females in April, assuming a sex ratio of 0.5.
3. Thereof, computation of the number of mature females, assuming that 100% of ≥ 3 years old females can reproduce, but only 18% in Archiane, 89% in Nonnière, 93% in Borne and 100% in Bez, Gats and Viere of 2 years old females following [5].
4. Since fecundity depends on length, computation of the mean length of an individual in a given sampling site at a given age (using the temperature dependent growth model $\mathcal{M}_{\mathcal{T}_1}$) taking the mean annual temperature of the last seven years into account.
5. Computation of the number of eggs per female $n_{eggs}^{t, Apr}$ in April in year t using the fecundity model $\mathcal{F}_{bipartite}$ taking the mean length into account.
6. Computation of the overall number of eggs (all mature age classes) taking the number of mature females into account.
7. Let $n_1^{t+1, Oct}$ be the number of individuals in age class 1 at capture in October of year $t + 1$. First-year survival s_0 was then given by
$$s_0 = \frac{n_1^{t+1, Oct}}{n_{eggs}^{t, Apr}}.$$

First-year survival from 2002 to 2003 was given by $s_0 = 0.006148$ (18 months) $^{-1}$, from 2003 to 2004 we obtained $s_0 = 0.005281$ (18 months) $^{-1}$.

We took the mean of both years, hence $s_0 = 0.005714$ (18 months) $^{-1}$. In the literature, egg fertilization rate was estimated at 0.93 [10], the larval survival (during the first summer) at 0.075 and the annual survival of juveniles at 0.12 [5]. Hence, first-year survival (product of the three of rates) corresponded to 0.00837 (18 months) $^{-1}$, which is close to our computed value.

3.7 Simulation results

We used the census data of 2002 as initial distribution for our matrix model. We simulated six generations until 2008 taking the mean annual temperatures for the survival rate computation into account. In order to compare simulation output with observations, we computed the relative proportions (see chapter 3.5). Results are shown in Figure 11.

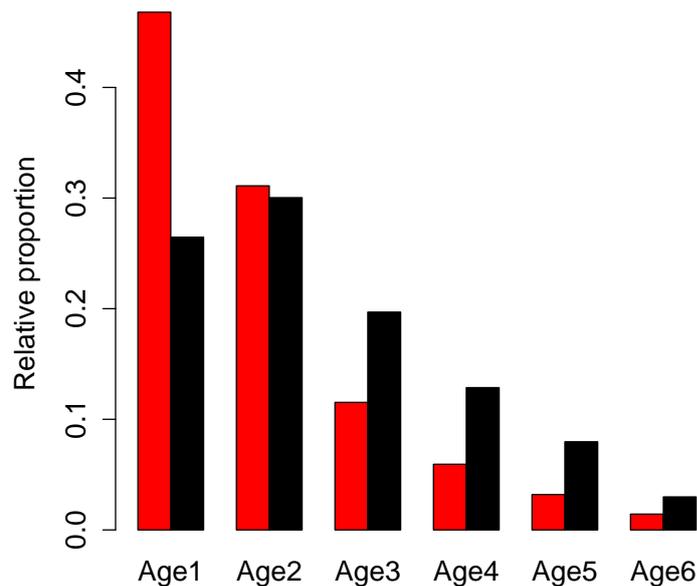


Figure 11: Computed and observed age-class distribution in 2008 using the observations of 2002 as initial distribution.

3.8 Conclusion

The main objective of our study was to propose a temperature-dependent matrix model in order to describe the Bez River network and to predict the bullhead's population dynamics in view of temperature changes. We took experimental field data between 2002 and 2004 into account to estimate fecundity and survival rates. Both, fecundity and survival rates were temperature-dependent: fecundity was indirectly linked to temperature via the temperature-dependent growth model, since fecundity depended on body length, while survival rates were directly linked to temperature. Using our model, we were able to predict the age distribution in 2008, which approximately corresponded to the observed age distribution of bullheads in the River network.

3.9 Publication

Based on this work, an article is in preparation: Kielbassa, J., Delignette-Muller, M.L., Pont, D. and Charles, S., 2010. Temperature dependent modeling to describe the dynamics of a bullhead population, *Ecological Modelling*, in preparation.

4 Summary

The main goal of our work was to quantify the impact of climate change and global warming on a bullhead population living in the Bez River network. It is well-known that water temperature is one of the most important environmental factors for the life cycle of fish due to direct effects on growth, food intake, food efficiency, oxygen consumption, survival and reproduction [17, 31]. In this respect, understanding and modelling of temperature effects on life-history characteristics of aquatic organisms can significantly contribute to ongoing attempts to predict climate-change effects at population and community levels [23].

In our study, we mathematically modeled the influence of temperature both on growth at the individual level and on dynamics at the popula-

tion level. A prerequisite for modelling was the development of a new back-calculation model, since established back-calculation models led to biologically not reasonable lengths estimates at previous ages. Our proposed method was justified from both biological and statistical points of view. As a result, the length-at-age data set of captured bullhead was thus completed with back-calculated lengths at previous ages.

Based on this data set, we developed a temperature-dependent growth model that enabled the computation of fish lengths for a given age in each sampling site of the river network. Such a temperature-dependent model may have broad implications if applied to data sets from other river networks or other species. It will also be of great interest to quantify different warming scenarios as for example Météo France's predictions of an increase in air and therefore water temperature in a near future. Next, we changed scale from the individual level to the population level by applying a Leslie matrix approach. Our main goal was to compute demographic population parameters and to predict population dynamics in view of climate change. Our model successfully described the current state and was able to predict the behaviour as environmental condition changes.

References

- [1] A. Abdoli. *Rôle de la température dans la variabilité des traits d'histoire de vie: le cas du chabot (Cottus gobio L.) à l'échelle d'un réseau hydrographique (Bez, France)*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, 2005. 20
- [2] A. Abdoli, D. Pont, and P. Sagnes. Intrabasin variations in age and growth of bullhead: the effects of temperature. *J. Fish Biol.*, 70(4):1224–1238, 2007. 4, 10, 12, 23, 24
- [3] L. von Bertalanffy. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. ii). *Human Biology*, 10:181–213, 1938. 10
- [4] M. Cardinale, P. Doering-Arjes, M. Kastowsky, and H. Mosegaard. Effects of sex, stock, and environment on the shape of known-age atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61:158–167, 2004. 5
- [5] A. Chaumot, N. Milioni, A. Abdoli, D. Pont, and S. Charles. First step of a modeling approach to evaluate spatial heterogeneity in a fish (*Cottus gobio*) population dynamics. *Ecol Model*, 197(3-4):263–273, August 2006. 27, 28
- [6] J.M. Elliott and J.A. Elliott. The critical thermal limits for the bullhead, *Cottus gobio*, from three populations in north-west England. *Freshwater Biology*, 33(3):411–418, 1995. 12
- [7] G.E. Fenton, S. A. Short, and D. A. Ritz. Age determination of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae) using ^{210}Pb : ^{226}Ra disequilibria. *Marine Biology*, 109:197–202, 1991. 10
- [8] D. P. Fey. The effect of temperature and somatic growth on otolith growth: the discrepancy between two clupeid species from a similar environment. *Journal of Fish Biology*, 69(3):794–806, 2006. 5

- [9] Arild Folkvord, Arne Johannessen, and Erlend Moksness. Temperature-dependent otolith growth in norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus L.*) larvae. *Sarsia*, 89:297–310, 2004. 5
- [10] P.J. Fox. *The population dynamics of the bullhead (Cottus gobio L., Pisces) with special reference to spawning, mortality of young fish and homeostatic mechanisms*. PhD thesis, University of Reading, 1978. 28
- [11] R. I. C. C. Francis. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, 36:883–902, 1990. 3, 6
- [12] C.M. Fraser. Growth of the spring salmon. *Trans. Pac. Fish. Soc.*, 1915:29–39, 1916. 3, 6
- [13] A. Gordoia and B. Moli. Age and growth of the sparids *Diplodus vulgaris*, *D. sargus* and *D. annularis* in adult populations and the differences in their juvenile growth patterns in the north-western Mediterranean Sea. *Fish. Res.*, 33:123–129, 1997. 10
- [14] J. X. He and D. J. Stewart. A stage-explicit expression of the von Bertalanffy growth model for understanding age at first reproduction of Great Lakes fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59:250–261, 2002. 10
- [15] P. L. Horn. Age and growth of patagonian toothfish (*dissostichus eleginoides*) and antarctic toothfish (*d. mawsoni*) in waters from the new zealand subantarctic to the ross sea, antarctica. *Fisheries Research*, 56(3):275–287, June 2002. 10
- [16] B. M. Jessop, J. C. Shiao, Y. Iizuka, and W. N. Tzeng. Variation in the annual growth, by sex and migration history, of silver american eels *Anguilla rostrata*. *Marine Ecology Progress Series*, 272:231–244, 2004. 3
- [17] R. S. Katersky and C. G. Carter. Growth efficiency of juvenile barramundi, *Lates calcarifer*, at high temperatures. *Aquaculture*, 250(3-4):775–780, 2005. 10, 29

- [18] S. Küttel, A. Peter, and A. Wüest. Temperaturpräferenzen und -limiten von Fischarten Schweizerischer Fliessgewässer. EAWAG, Kastanienbaum, 2002. 12
- [19] E. Lea. On the methods used in the herring investigations. *Publ. Circumstance Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 53:7–25, 1910. 3
- [20] R.M. Lee. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. *Ministry of Agriculture and Fisheries. Fishery Investigations, Series II*, 4:1–35, 1920. 3, 6
- [21] L. Li, H. Hoie, A.J. Geffen, E. Heegaard, J. Skadal, and A. Folkvord. Back-calculation of previous fish size using individually tagged and marked atlantic cod (*gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(11):2496–2508, 2008. 5
- [22] Kentaro Morita and Takashi Matsuishi. A new model of growth back-calculation incorporating age effect based on otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58:1805–1811, 2001. 6
- [23] V. E. Panov and D. J. McQueen. Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod. *Can. J. Zool.*, 76:1107–1116, 1998. 10, 29
- [24] D. Pauly. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy’s growth formula. *Ber. Inst. f. Merresk. Univ. Kiel*, 63:156, 1979. 12
- [25] D. Pauly. Growth Performance in Fishes: Rigorous Description of Patterns as a Basis for Understanding Causal Mechanisms. *ICLARM 4*, 3:3–6, 1991. 12
- [26] D. Pont, B. Hugueny, and T. Oberdorff. Modelling habitat requirement of european fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62:163–173, 2005. 12

- [27] E. Rodríguez-Marín, M. Ruiz, and A. Sarasua. Validation of rough-head grenadier (*Macrourus berglax*) otolith reading. *Journal of Applied Ichthyology*, 18(2):70–80, 2002. 3
- [28] Derek A. Roff. *Life History Evolution*. Sinauer Associates Inc., 2002. 21
- [29] L. Rosso, J.R. Lobry, S. Bajard, and J.P. Flandrois. Convenient Model To Describe the Combined Effects of Temperature and pH on Microbial Growth. *Applied and Environmental Microbiology*, 61(2):610–616, February 1995. 12
- [30] M. Vallisneri, V. Trotta, S. Cavicchi, and C. Piccinetti. Sex-specific somatic-otolith growth relationship in two gadidae. *Journal of Fish Biology*, 72(3):724–730, 2008. 5
- [31] R. J. Wootton. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, 1990. 10, 29
- [32] M. Yoneda, T. Sakai, M. Tokimura, H. Horikawa, and M. Matsuyama. Age and growth of the lizardfish saurida sp. 1 in the east china sea using otolith ring marks. *Fisheries Research*, 55(1-3):231 – 238, 2002. 3
- [33] Z. Zhang and R. J. Beamish. Use of otolith microstructure to study life history of juvenile chinook salmon in the strait of georgia in 1995 and 1996. *Fisheries Research*, 46(1-3):239 – 250, 2000. 3

V Discussion- Conclusion générale

Plusieurs points importants ressortent tant d'un point de vue cognitif que méthodologique tout en dégagant certains questionnements scientifiques ou interrogations quant au perfectionnement ou aux limites d'utilisation de certains outils.

Les acquis. Ils montrent que:

- * La température de l'eau joue un rôle important sur
 - + L'expression des traits d'histoire de vie comme la fécondité et la croissance. En l'absence de polymorphisme génétique, des modifications de la température semblent orienter le choix de l'individu vers des tactiques d'histoire de vie qui sont dites alternatives sous stratégie mixte et qui maximisent sa fitness via ses capacités propres.
 - + Le déroulement de certaines phases ou grandes fonctions biologiques et sur le développement de stades clés. Notamment, une hausse de la température dérègle le comportement de reproduction et entraîne des mortalités élevées voire totales pour certains stades clés du cycle de vie (œuf, embryon).
 - + La dynamique de population. Tant par son influence au niveau individuel que populationnel, la température influence la dynamique de la population d'une espèce à l'échelle d'un bassin ou d'un sous-bassin versant en jouant sur la répartition spatiale des individus et leur structure d'âge.
- * Le changement climatique par le biais de l'augmentation du paramètre température de l'eau peut avoir un effet confondant sur l'évolution des populations piscicoles avec l'impact des contraintes anthropiques locales (notamment agriculture) présentes sur les bassins versants. Dans les deux cas, l'augmentation de la température de l'eau et des flux de nutriments dynamise la production primaire du système qui se répercute au sein de la chaîne trophique et ce jusqu'au poisson dont les conditions de croissance sont modifiées.
- * Dans le cadre du changement climatique, il apparaît que le facteur température de l'eau jouerait un rôle plus important sur les changements structurels et fonctionnels des populations piscicoles des pays tempérés que le régime de pluies via les débits. La situation serait inversée pour les populations de poissons des pays d'Afrique de l'Ouest. Néanmoins, au vu des résultats du fonctionnement du modèle individu-centré sous différents scénarios climatiques, il apparaît qu'une plus grande amplitude des débits aurait des conséquences en termes de probabilité d'extinction des populations de saumon plus forte qu'une élévation de la température de l'eau. Ceci signifie que la modification du régime pluviométrique pourrait avoir un effet aussi impactant sur les populations de poissons des pays tempérés qu'une élévation de la température de l'eau.
- * Le niveau d'incertitude avec le modèle présenté reliant température eau et air et débit est très élevé mais est beaucoup plus pertinent qu'avec le modèle classique reliant les deux paramètres thermiques. La conséquence est que dans le cadre du scénario A1B où a été développé le modèle, le niveau de prédiction de la tendance reste faible et le niveau précision de la valeur moyenne de la température de l'eau prédite très large. L'incertitude de la valeur prédite reste toujours dans la même gamme d'incertitude au cours du temps. En revanche, cette incertitude varie selon le cours d'eau étudié sans qu'un facteur explicatif ait pu être dégagé (taille du bassin versant, contexte géographique et taille et qualité du jeu de données).

* Il reste néanmoins nécessaire de disposer à l'avenir de modèles plus simples mais permettant une estimation correcte des températures de l'eau à partir de l'air à large échelle, sous peine de ne pouvoir développer des modèles comme le précédent que sur les sites où des chroniques sont disponibles. Parmi les éléments importants à prendre en considération, on peut noter les interactions avec les nappes (en distinguant les situations karstiques et les nappes alluviales des grands cours d'eau) et le régime hydrologique (cas des influences nivales voir glaciales notamment dans les Alpes et les Pyrénées).

* L'élaboration d'un nouveau modèle de rétro-calcul prenant en compte le site de capture, le sexe et l'âge de l'individu, paramètres non pris en compte dans les modèles classiques.

* L'élaboration d'un nouveau modèle de croissance de type Van Bertalanffy dans lequel le paramètre température est intégré. Ce modèle est efficace mais sa pertinence reste à tester sur des gammes de température plus large.

Les questionnements

* Il importe de faire le point et/ou actualiser les connaissances concernant les mécanismes expliquant les effets de la température qui peuvent être directs ou indirects. Ceci passe par :

+ Une amélioration des connaissances écophysiologiques générales des espèces de façon à caractériser leurs normes de réaction thermiques ou au moins celles de certaines phases (croissance, maturation sexuelle) ou stades clés de leur cycle biologiques. Cette connaissance passe également par une meilleure appréhension des interactions entre régimes thermiques et qualité de l'eau.

+ L'analyse de l'impact de la température sur les chaînes trophiques. Cette analyse doit se faire via les changements de structures de taille (une des expressions du taux de croissance) et des régimes alimentaires en les reliant à la quantité limitante ou non des ressources disponibles.

* L'utilisation des séries de données déjà acquises présente avant tout un grand intérêt car elle permet de disposer d'un recul historique intéressant et dans le cas présent pour le saumon sur plus de trente ans. Cependant, la série de données utilisées sur le Scorff dans le cadre de l'étude régionale et locale provient de captures par pêche à la ligne de saumon adultes. Leurs écailles ont été utilisées pour estimer rétrospectivement leurs tailles au stade juvénile migrant avec un modèle classique de rétro-mesure. Dans un premier temps, l'on peut légitimement considérer que la sélectivité par pêche à la ligne n'occasionne aucun biais dans l'estimation de la taille des juvéniles. En revanche, les adultes qui reviennent en rivière sont les survivants d'une cohorte après leur séjour marin. Comme le taux de survie en mer est positivement relié à la taille du poisson, cette sélection pourrait renforcer cet effet taille du juvénile qui ne serait alors pas du à la seule modification des conditions de croissance du milieu eau douce.

* L'utilisation de modèles de dynamique de population a suscité de par leur mise en œuvre et leur utilisation future divers questionnements concernant :

+ Le rôle des dispersants dans la modélisation de la dynamique à l'échelle interbassin. Cette question est essentielle notamment chez le saumon atlantique pour lequel il est généralement considéré un taux élevé de retour à la rivière natale. Cependant, ce phénomène de dispersion existe d'autant plus que les rivières sont proches ou que parmi ces rivières il existe un cours d'eau avec une abondante population (grand bassin versant, et/ou forte capacité d'accueil) qui fournit des individus aux autres cours d'eau (fonctionnement en source

puits). Par ailleurs, ces dispersants peuvent avoir un rôle important dans la recolonisation de milieux non fréquentés par l'espèce et de meilleure qualité que la rivière natale.

- + La transférabilité des modèles établis sur un système à d'autres bassins. Elle semble pouvoir être réalisée si un minimum de connaissances biologiques et de caractéristiques du milieu est disponible.

- + Le choix du modèle de survie vs température à intégrer dans le modèle matriciel de dynamique de population.

- + Les intérêts relatifs des deux types de modèles utilisés

Les deux types modèles individus centrés et matriciels peuvent permettre de prédire tant l'évolution des stratégies de vie que les changements dans la dynamique de population sous différents scénarios climatiques. L'approche avec les modèles matriciels reste directe et permet d'avoir un retour moins aléatoire sur les données intégrées. Par ailleurs, la sensibilité de ce type de modèle est plus facile à tester. L'approche avec les modèles individus-centrés est plus riche d'enseignement quant à la trajectoire individuelle puisque prenant en compte le choix des tactiques d'histoire de vie. Mais cette approche est plus difficile à mettre en œuvre car plus lourde compte tenu du grand nombre de paramètres intégrés. Cette lourdeur semble diminuer la sensibilité de ces paramètres aux scénarios testés. Néanmoins, l'approche individu-centré doit permettre de relier d'une manière plus précise les déterminants de la capacité adaptative individuelle et populationnelle (génotype et phénotype) à l'augmentation croissante de l'instabilité des milieux résultant des contraintes globales et locales pour évaluer les possibilités d'évolution des populations. A l'inverse, pour des mises en œuvre sur de large échelle (grands bassins versants), le modèle matriciel spatialisé aurait l'avantage d'une plus grande robustesse et de ne reposer que sur un plus petit nombre d'hypothèses.

ANNEXE : TEXTES DES PUBLICATIONS

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

Publications scientifiques parues ou acceptées

- Abdoli A., Pont D. & P. Sagnes (2007). Intrabasin variations in age and growth of bullhead: the effects of temperature *Journal of Fish Biology* 70:1224-1238.
- Charles, S., Subtil, F., Kielbassa, J. and Pont, D., 2008. An individual-based model to describe a bullhead population dynamic including temperature variations. *Ecological Modelling*, 215:377-392.
- Chaumot, A., Milioni, N., Abdoli, A., Pont, D. and Charles, S., 2006. First step of a modeling approach to evaluate spatial heterogeneity in a fish (*Cottus gobio*) population dynamics. *Ecological Modelling*, 197:263-273.
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., and Rochard, E. (2008) *Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models*. *Biol. Conserv.* 141, 1105-1118
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., and Rochard, E. (2009) *Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous fish to climate change*. *Am. Fish. Soc. Symp.* 69: 175-193.
- Lassalle, G., Crouzet, P. & Rochard, E., 2008. Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwater Biology* doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02135.x.
- Lassalle G. & Rochard E., 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15, 1072-1089.
- Rivot E., Perrier C., Jouanin C., Roussel J.-M., Riera P., Porcher J.-P. & Baglinière J.-L., 2009. Climate change may have affected growth and life history of Atlantic salmon juveniles over the past 30 years. *American Fisheries Society Symposium* 69: 855-857.
- Reyjols Y., J.P. Léna, F. Hervant & D. Pont (2009). Effects of temperature on biological and biochemical indicators of the life-history strategy of bullhead (*Cottus gobio* L.). *Journal of Fish Biology*. 75: 1427-1445.