



HAL
open science

Écologie et conservation des aloses de la façade atlantique dans un contexte global changeant : apports d'un modèle mécaniste de distribution

Camille Poulet

► **To cite this version:**

Camille Poulet. Écologie et conservation des aloses de la façade atlantique dans un contexte global changeant : apports d'un modèle mécaniste de distribution. *Ecologie, Environnement*. Université de Bordeaux, 2022. Français. NNT : 2022BORD0109 . tel-03875846

HAL Id: tel-03875846

<https://theses.hal.science/tel-03875846>

Submitted on 28 Nov 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE
SPÉCIALITÉ SCIENCES ET ENVIRONNEMENT

Par Camille **POULET**

**Ecologie et conservation des aloses de la façade atlantique
dans un contexte global changeant : apports d'un modèle
mécaniste de distribution**

Sous la co-direction de Géraldine **LASSALLE**
et Patrick **LAMBERT**

Soutenue le 24/03/2022

Membres du jury :

M. RAPOSO DE ALMEIDA, Pedro	Professeur, Université d'Évora, MARE	Rapporteur
M. HUGUENY, Bernard	Directeur de recherche, MNHN Paris, IRD	Rapporteur
M. FEUNTEUN, Eric	Professeur, MNHN CRESCO Dinard	Examinateur
Mme. COMTE, Lise	Chargée de recherche, Université de l'Illinois	Examinatrice
Mme. NEVOUX, Marie	Chargée de recherche, INRAE, UMR ESE	Examinatrice
M. BUORO, Mathieu	Chargé de recherche, INRAE, UMR ECOBIOP	Examinateur
Mme. LASSALLE, Géraldine	Chargée de recherche INRAE, UR EABX	Directrice (Invité)
M. LAMBERT, Patrick	Ingénieur de recherche, INRAE, UR EABX	Co-directeur (Invité)

Résumé

La grande alose et l'alose savoureuse sont deux espèces migratrices anadromes emblématiques des façades bordant l'Océan Atlantique Nord, dont les populations ont subi une chute drastique de leurs effectifs au cours du siècle dernier. La mise en œuvre de politiques de conservation adaptées est primordiale pour assurer le rétablissement et la pérennité de ces populations et des services écosystémiques qu'elles fournissent, mais cela nécessite, au préalable, de lever certains « verrous » dans les connaissances relatives à leur dynamique de populations et leur mode de vie, notamment en mer. Les modèles mécanistes de distribution d'espèces constituent des outils privilégiés dans la résolution de ces « lacunes de connaissances » ou « *knowledge gaps* » en anglais, puisqu'ils permettent d'explorer la dynamique de populations à large échelle spatio-temporelle et de tester différents scénarios et/ou hypothèses écologiques relatives à leur mode de vie, souvent difficiles à évaluer dans la nature. Dans cette étude, le modèle mécaniste de distribution GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution), développé pour la grande alose en Europe de l'Ouest, a été adapté à l'écologie de l'alose savoureuse sur la côte Est des Etats-Unis. L'application du modèle GR3D à cette espèce a nécessité la conceptualisation d'un nouvel environnement marin dans lequel les individus effectuent des migrations trophiques en mer. De plus, l'exploration du modèle GR3D US au travers d'une analyse de sensibilité a souligné l'importance de la dispersion et des effets dépensatoires dans la structuration des populations. Concernant la grande alose, le développement d'un calculateur au sein du modèle GR3D EU, nécessitant la discrimination entre mâles et femelles, a fourni une première quantification du service de régulation (c'est-à-dire flux de nutriments) opéré par cette espèce à l'échelle de son aire de distribution. Enfin, une approche d'écologie comparative, simulant la dynamique des deux espèces sur les deux côtes de l'Océan Atlantique, a permis de statuer plus avant sur le rôle joué par la température et la dispersion dans la distribution des alosinés et leur fonctionnement en métapopulation. Ces apports au sein du modèle GR3D ont permis d'apporter de nouvelles connaissances sur l'écologie générale de chacune des espèces ainsi que sur les mécanismes à l'origine de la distribution et de la structuration des populations de part et d'autre de l'Océan Atlantique. L'ensemble de ces résultats suggèrent que les mesures de conservation de ces deux espèces devraient tenir compte de la connectivité entre les différentes populations constitutives de métapopulations.

Mots clés : aloses, modèles de distribution d'espèce, dynamique de population, température, conservation

Abstract

Two emblematic anadromous species of the Northern Atlantic coasts, allis shad and the American shad, have undergone a drastic decline of their populations over the last century. On that, a better understanding of the remaining “knowledge gaps” related to their ecology and population dynamics, especially at sea, is required to implement appropriate conservation policies and ensure the recovery and sustainability of both species and the ecosystem services they provide to human societies. Mechanistic species distribution models are useful tools to tackle these remaining knowledge gaps, since they enable the exploration of the population dynamics at a large spatio-temporal scale and allow modelers to test different scenarios and/or ecological hypotheses that cannot be addressed otherwise by field monitoring or lab experiments. In this study, the mechanistic species distribution model, GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution), which was first developed for allis shad in Western Europe, was adapted to fit the American shad ecology across the Eastern U.S. coast. The model application to this new species implied a reconfiguration of the marine environment implemented into GR3D, by including trophic migrations of individuals at sea. In addition, the exploration of the GR3D_{US} model through a sensitivity analysis has underlined the role of dispersal and compensatory forces in the spatial structure of American shad populations. In the same way, the integration of a new nutrient calculator within GR3D_{EU} primarily required the distinction between males and females into the model and then, provided a first quantification of the regulation service (i.e. nutrient fluxes) operated by allis shad at the scale of its distribution range. Finally, a comparative ecology approach, simulating the population dynamics of the two species on both Atlantic coasts, allowed deepened investigation of the role played by temperature and dispersal in the dynamics behind their distribution and their metapopulation functioning. These contributions provided new insights on both the ecology and mechanisms driving the spatial distribution and structure of shad populations along both sides of the Atlantic Ocean. These results, added together, suggested that shads should be rather managed at large spatial scale to account for existing connections between single populations, into a metapopulation.

Keywords: shads, species distribution models, population dynamics, temperature, conservation

Remerciements

« *Le bonheur n'est réel que s'il est partagé* » J. Krakauer

Et voilà, après 3 ans et demi de recherche, de joie, d'excitation, de rires, de fierté, mais aussi de déceptions, de doutes, de pleurs, de stress, de râlage intempestif à base de 'ffff', de plantages R, d'erreurs Java, de chasse à la L.U.C.I.O.L.E dans le code, de réunions zoom, et de quelques heures de sommeil à rattraper, une page se tourne ; et avec elle, de beaux ; et de moins beaux ; souvenirs.

☀ Avant toute chose, je tiens à remercier les membres de mon jury, **PEDRO RAPOSO DE ALMEIDA**, **BERNARD HUGUENY**, **ERIC FEUNTEUN**, **LISE COMTE**, **MARIE NEVOUX** et **MATHIEU BUORO** d'avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse.

Si je devais résumer ma thèse aujourd'hui, je dirais que c'est avant tout une aventure, ou plutôt deux ! Une aventure d'avant pandémie, et une aventure du temps de la pandémie. Très différentes, certes, mais toutes deux marquées par de belles rencontres. Alors, si je devais résumer ces 3 années et demie aujourd'hui, je dirais que c'est avant tout... DES RENCONTRES.

☀ Tout d'abord, **GERALDINE ET PATRICK**, mes directeurs de thèse, alias « la Dream Team ». Je n'aurais que trop peu de place ici pour exprimer toute ma reconnaissance. Alors simplement, je dirais merci. Merci, pour votre disponibilité, et pour le soutien infaillible que vous m'avez apporté tout au long de ces trois années, tant sur le plan scientifique qu'humain. Je n'aurais pu espérer un meilleur encadrement. PATRICK, tu savais qu'avec moi, l'informatique et les mathématiques (et tout ce qui finit en 'ic'), ce n'était pas gagné, et pourtant, tu n'as jamais cessé de m'encourager, de m'apprendre, de prendre le temps de m'expliquer. Ça t'aura valu quelques arrachages de cheveux, m'enfin il t'en reste quand même un peu ! Dans les moments de doutes, tu n'as jamais cessé de me rappeler tout le chemin que j'avais parcouru jusqu'ici ; alors, merci. GERALDINE, merci pour tes conseils toujours très avisés. Si les innombrables heures passées au développement et à l'optimisation du modèle nous ont parfois menés à la dérive, tu as toujours été mon « phare » ; autant pour me ramener aux questionnements écologiques, que pour me faire prendre du recul sur cette expérience, souvent difficile, qu'est la thèse. Merci pour tes petites attentions, et tes petits mémos bien utiles, qui soulagent un peu le cerveau. Une mention spéciale aux petites chouquettes Nutella, à la minute « Père-Castor », aux gribouillages d'équation sur le tableau blanc, et aux

réglages de caméra et de micro, qui auront rythmé nos réunions. Définitivement, la DREAM TEAM portait bien son nom !

☀ **ERIC ROCHARD**, puis **HENRIQUE CABRAL**, et **JULIETTE ROSBERRY**, les directeurs de l'unité EABx, et **FRANÇOISE DAVERAT**, coordinatrice du projet Shad'Eau, qui m'ont apporté le soutien financier nécessaire à la réalisation de ce travail, et m'ont permis de réaliser ma thèse dans d'excellentes conditions. ERIC, merci pour ta sympathie. HENRIQUE, merci pour ta bienveillance et ta gentillesse. Je tiens également à remercier **JEREMY LOBRY**, et **BERTRAND VILLENEUVE**, deux superschefs d'équipe : merci à tous les deux pour votre disponibilité, votre bienveillance et vos conseils.

☀ **MARIE-LAURE**, **HILAIRE**, **PASCAL**, **PIERRE** et **NICOLAS**, les membres de mon comité de suivi de thèse. Merci pour vos conseils, votre disponibilité, et votre bienveillance au long de ces trois années. Plus particulièrement, un grand merci pour votre soutien et vos retours d'expérience qui auront quelque peu dissipé mes doutes et mes angoisses concernant la poursuite après la thèse. Tout particulièrement, **PIERRE**, merci pour tes mots qui m'ont réellement touché et m'ont démontré qu'il ne fallait pas forcément continuer dans la recherche pour faire une bonne thèse.

☀ **KARIN LIMBURG**, **ADRIAN JORDAN**, **JOHN WALDMAN**, **JANET NYE**, **DAN STICH**, **JOE ZYDLEWSKY**, **CHRIS NACK**, **ANDY O'MALLEY** et **BETSY BARBER-O'MALLEY** ; merci pour votre gentillesse, votre écoute, et votre engouement pour le travail effectué sur l'alose savoureuse. Le modèle GR3D US n'aurait pas été ce qu'il est sans votre aide, vos connaissances, vos avis, vous, tout simplement. Ce fut un plaisir de partager et d'échanger sur ces mêmes questionnements scientifiques qui nous animent des deux côtés de l'océan Atlantique. Plus particulièrement, je souhaite remercier **KARIN LIMBURG**, sans qui tout ce beau projet n'aurait pas pu se faire. Je regrette de ne pas avoir pu venir profiter du beau programme que tu m'avais concocté : partir sur le terrain, à la recherche d'alose, me semblait pourtant être une merveilleuse idée.

☀ **SALOME** alias ma stagiaire préférée. Ce fut un plaisir de t'encadrer, de travailler, et de partager ces six mois avec toi, même si le COVID passant par-là, n'aura pas facilité les choses. Bravo pour ta détermination. Je te souhaite le meilleur pour la suite, et j'espère avoir enfin l'occasion d'aller boire cette petite bière comme il se doit !

☀ L'OFB, et plus particulièrement **LAURENT BEAULATON**, **ANTONY ACOU**, **ELODIE REVEILLAC**, et **SOPHIE ELLIOTT**. Merci pour ces échanges fructueux autour de la distribution en mer des migrateurs amphihalins et vos conseils bienveillants concernant le travail de stage de Salomé. Une mention particulière à **SOPHIE**, avec qui nous avons longuement travaillé par écran interposé

pour vérifier la bonne implémentation des données ObsMer dans notre base de données. Merci pour ta disponibilité.

☀ **ÉRIC QUINTON** alias « Q », merci pour ton aide précieuse dans l'utilisation de GIT. Tu as toujours été disponible lorsque GIT n'était pas coopératif (ou plutôt lorsqu'on ne savait pas l'utiliser). Tu nous auras évité quelques catastrophes, et tu nous auras appris à remettre un peu d'ordre dans le chaos, ou simplement à l'éviter. Je ne dirais pas que GIT n'a plus de secrets pour moi, mais je sais désormais gérer proprement les versions de codes, et travailler à plusieurs, efficacement!

☀ **SEBASTIEN BOUTRY** alias Seb, merci de m'avoir fait passer du côté moins obscur de la force, en m'initiant au tidyverse. Merci aussi pour ta disponibilité, et le temps que tu as consacré à trouver la meilleure façon de présenter ces flux de nutriments en n dimensions. Et, plus simplement, merci d'être toi ; et pour toutes ces petites choses que tu as faites, qui redonnent du baume au cœur, et qui remonte un peu le moral (les Schokobons en font partie 😊)

☀ Mes supers collègues, avec qui j'aurais passé trop peu de temps cette dernière année : **JEREMY, MARIO, BERTRAND, HILAIRE, ELORRI, MARINE, VIOLETTE, MARGAUX, SARAH, CHLOE, CARL, ANAIS J, MARIE**. Merci pour les petites sessions mots fléchés à la pause-café, pour les apéros PMU/Garage, et pour tous ces petits moments d'échange ! Un immense merci à **MARGAUX**, ma collègue de bureau, pour ses sessions « Jeu », nos craquages dans le bureau, nos papotages...! Une mention particulière à **SARAH**, pour la relecture de mon manuscrit : merci, merci, merci ! J'ai aussi une petite pensée pour ceux qui sont partis, **ALEXIS, MARIE, FLORENCE, BETSY, ANTHONY** et **THEO, MARION** et **LOIC**, avec qui j'ai commencé l'aventure. **ALEXIS**, alias mon « premier mentor » qui m'a initié à R, et à l'alose ; qui m'a transmis l'envie de prendre une stagiaire, et qui m'a encouragé à continuer l'aventure en thèse. Finalement, c'est un peu grâce (ou à cause de) toi que j'ensuis là. **BETSY**, merci pour tes nombreuses relectures d'abstract et articles, et pour ces beaux échanges scientifiques alose-centrés.

☀ **MARYSE, ELODIE, NATHALIE, CATHY** et **ISABELLE** pour votre disponibilité, votre réactivité et votre efficacité à chaque fois que j'ai pu vous solliciter !

☀ Mes copains de l'association TerraDoc', avec qui tout a commencé : **MARION, ULYSSE, ANAÏS (x2), CHARLOTTE, MOHAMED, FRED, QUENTIN, TANIA**, puis **LAURA, PABLO, VIOLETTE**, et **MARIE**. Force et honneur à ceux/celles qui n'ont pas encore soutenu, et félicitations aux nouveaux docteurs !

☀ **GIT**, mon nouveau meilleur ami. Merci de m'avoir épargné les fichiers « script.R-corrige-final-B » et de m'avoir fait gagner un temps précieux dans le développement du modèle. Tu n'étais pas facile à apprivoiser, mais tu es mon ami désormais !

Et parce qu'une thèse, ce n'est pas qu'une aventure professionnelle et qu'elle ne peut pas se faire sans un soutien infaillible de ses proches :

☀ **LUCAS**, mon collègue, mon amour, mon ami ; alias « chaton-chat ». Je sais par avance que ces quelques mots ne suffiront pas, mais simplement, merci pour tout. Tu as été mon pilier. Un vrai soleil dans ma vie. Ma première année de thèse n'a pas été des plus faciles, mais tu étais là, quoi qu'il en soit.

☀ **CONSTANCE**, ma Minou d'amour, merci simplement d'être ce que tu es ; d'être toujours là , de me faire rire, parfois même à en pleurer, de me soutenir, de m'épauler et de me répéter sans cesse que « je peux le faire ! ».

☀ Mes amis, **MANON**, **LAURA** alias Pam, **CELINE** alias bichette, **JADE**, **MAXOU** et **ADE** : j'ai beaucoup râlé après les aloses, je me suis plainte, un peu, mais en vérité ; mes aloses, je les aime bien, vous savez. **MANON**, **LAURA**, merci pour ces visio papotage covid-friendly, ces camemberts rôtis en terrasse quand le monde tournait presque rond, ces fous rires. **JADE** et **CELINE**, merci pour ces sorties entre filles, ces papotages à refaire le monde ; ça change les idées, et ça n'a pas de prix.

☀ **FLO**, alias ma gueulette ; merci simplement d'être là, au quotidien, pour m'encourager, m'épauler, m'écouter, me pousser à me dépasser, et me bousculer (un peu), quand c'est pour mon bien. La thèse est un travail de longue haleine. Comme pour un marathon, il faut savoir gérer sa respiration, persévérer et se répéter qu'on est un champion. Alors, merci de m'avoir accompagné sur ces 20 derniers kilomètres de marathon. Merci d'avoir été mon souffle. Merci d'avoir été cette petite voix-là, qui me dit que l'arrivée est bientôt là !

Et pour finir, ceux qui sont là depuis toujours (ou presque.. !)

☀ **PAPA**, **MAMAN**, merci de m'avoir toujours soutenu, d'avoir cru en moi et de m'avoir laissé libre de mes choix. **MAMAN**, merci de m'avoir hébergé pendant ce dur confinement et de m'avoir permis de télétravailler dans d'aussi bonnes conditions. **ARTHUR**, merci de m'avoir encouragé, à ta façon : pôle emploi est là, et me tend les bras !

Un jour un grand sage m'a dit : « Tu verras, la thèse c'est comme un bébé : il y a celle que tu rêves d'avoir et celle que tu fais. Il faut l'accepter » et apprendre à l'aimer

Table des matières

RESUME	I
ABSTRACT	II
REMERCIEMENTS	IV
TABLE DES MATIERES	XI
TABLE DES FIGURES	XVI
LISTE DES TABLEAUX	XIX
INTRODUCTION GENERALE	1
1. UN CONTEXTE GLOBAL CHANGEANT	2
1.1. <i>Vers une nouvelle ère géologique : l'Anthropocène ?</i>	2
1.2. <i>La crise de la biodiversité dans l'Anthropocène</i>	6
1.3. <i>Les services écosystémiques : une nouvelle « monnaie » au service de la biodiversité</i>	7
2. LES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS : DES ESPÈCES A FORTS ENJEUX DE CONSERVATION	9
2.1. <i>Complexité de leur dynamique de population</i>	9
2.2. <i>Des fournisseurs de services écosystémiques</i>	11
2.2.1. <i>Service d'approvisionnement et services culturels</i>	11
2.2.2. <i>Service de régulation : importance écologique</i>	13
2.3. <i>De multiples menaces à la difficile gestion des migrateurs amphihalins</i>	14
3. LA MODELISATION : UN OUTIL PUISSANT POUR REDUIRE L'INCERTITUDE DES CONNAISSANCES ET ALIMENTER LES POLITIQUES DE CONSERVATION.....	16
3.1. <i>Les modèles au cœur d'enjeux scientifiques et sociétaux</i>	16
3.2. <i>Article 1 -- Exemple du simulateur HoOS (Hasty or Omniscient Shads) : interaction migration - reproduction sur le succès reproducteur de la grande alose</i>	17
3.3. <i>Les modèles de distribution d'espèces : principe de construction et catégorisation</i>	35
3.3.1. <i>Modèles data-driven</i>	35
3.3.2. <i>Modèles Process driven</i>	36
3.3.3. <i>Des approches complémentaires</i>	37
4. LE CAS DU MODEL GR3D (GLOBAL REPOSITIONNING DYNAMICS OF DIADROMOUS FISH DISTRIBUTION) v1.0 EU.....	38
4.1. <i>Description générale du modèle</i>	38
4.2. <i>Environnement physique et dynamique de population</i>	38

4.2.1. Reproduction	39
4.2.2. Croissance, maturation et dispersion en rivière.....	40
4.2.3. Survie.....	40
4.3. <i>Apports du modèle GR3D v1.0 pour la grande alose en Europe</i>	41
5. CONTEXTE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE.....	42
5.1. <i>Le cas des aloses de la façade atlantique</i>	42
5.1.1. Synthèse des connaissances.....	43
5.1.2. Contraction de l'aire de répartition et effondrement des populations	46
5.2. <i>Problématique et objectifs de l'étude</i>	47
CHAPITRE I.....	51
SERVICE DE REGULATION ASSOCIE A LA GRANDE ALOSE A L'ECHELLE DE SON AIRE DE REPARTITION : ENRICHISSEMENT DU MODELE GR3D V1.0 EU.....	51
AVANT-PROPOS.....	52
1. « DISCRIMINATION » DES MALES ET FEMELLES AU SEIN DU MODELE GR3D V2.1 EU ET CHANGEMENTS ASSOCIES	54
2. MISE A JOUR DES GAMMES DE TOLERANCE THERMIQUE.....	55
3. <i>ARTICLE 2 – QUANTIFICATION DES FLUX DE NUTRIMENTS TRANSPORTES PAR LA GRANDE ALOSE DU MILIEU MARIN AU MILIEU CONTINENTAL A TRAVERS SON AIRE DE DISTRIBUTION</i>	59
CHAPITRE II.....	77
PHASE DE VIE MARINE ET PROCESSUS DE DISPERSION : AMELIORATION DES CONNAISSANCES VIA L'APPLICATION DU MODELE GR3D AUX DEUX ESPECES D'ALLOSES.....	77
AVANT-PROPOS.....	79
1. LA DEMARCHE ANALOGIQUE COMME SUPPORT DE CONCEPTION DES MODELES	81
2. DEVELOPPEMENT DU MODELE GR3D US (V2.1) : LE CAS DE L'ALOSE SAVOUREUSE SUR LA COTE EST DES ETATS-UNIS	82
2.1. <i>Principaux enjeux méthodologiques</i>	82
2.2. <i>L'opinion d'experts comme support pour la conception du modèle</i>	83
2.2.1. Définitions, concepts et méthodes de l'élicitation d'experts	83
2.2.2. Méthodologie utilisée dans ce cas d'étude	85
2.3. <i>Changements dans la structure du modèle GR3D (GR3D v2.1. US)</i>	86
2.3.1. Reproduction, survie et mécanisme de dispersion des géniteurs en rivière : des processus inchangés conformément au panel d'experts	86

2.3.2. <i>DISTRIBUTION ET CROISSANCE EN MER : DEFINITION D'UN NOUVEL ENVIRONNEMENT MARIN</i>	87
2.3.3. <i>Survie des géniteurs après la reproduction : un processus révisé dépendant de la température</i>	90
2.3.4. <i>Récapitulatif du déroulé des migrations au sein du modèle</i>	93
2.4. PARAMETRISATION DU MODELE POUR L'ALOSE SAVOUREUSE	94
2.4.1. <i>Croissance et maturation</i>	98
2.4.2. <i>Survie des géniteurs après la reproduction</i>	104
2.4.3. <i>Survie des géniteurs avant reproduction et la survie des jeunes stades en rivière</i>	105
2.5. <i>Article 3 – Effet de la dispersion et des stratégies de reproduction sur la structure des populations d'alose savoureuse à l'échelle de l'aire de distribution : une exploration basée sur un modèle mécaniste de distribution</i>	109
3. TENTATIVE DE REVISION DU MODELE GR3D v2.1 EU : FOCUS SUR LA DISTRIBUTION EN MER DE LA GRANDE ALOSE A L'ECHELLE DU GOLFE DE GASCOGNE	156
3.1. <i>Principaux enjeux : une utilisation des habitats marins comparables entre les deux espèces ?</i>	156
3.2. <i>Tentative d'identification des habitats marins sur les côtes françaises pour la grande alose</i>	157
3.2.1. <i>Méthodologie</i>	157
A. <i>Données issues des captures de pêche (ObsMer)</i>	157
B. <i>Représentativité des captures et sélectivité des engins de pêche</i>	159
C. <i>Rastérisation et calcul des indices d'occurrence et d'abondances</i>	159
D. <i>Détection de patrons spatiaux en mer</i>	160
3.2.2. <i>Résultats</i>	163
A. <i>Effort de pêche</i>	163
B. <i>Localisation des hotspots en mer</i>	164
3.3. <i>Discussion écologique autour des résultats</i>	166
3.4. <i>Conséquences pour la structure du modèle GR3D et perspective de recherche</i>	167
CHAPITRE III	170
ECOLOGIE COMPARATIVE DE LA GRANDE ALOSE ET DE L'ALOSE SAVOUREUSE PAR SIMULATIONS CROISEES	170
<i>AVANT-PROPOS</i>	171
1. <i>INTRODUCTION : LA « METHODE COMPARATIVE », UN OUTIL CLE AU SERVICE DE L'ECOLOGIE</i>	173
2. <i>METHODOLOGIE</i>	174
2.1. <i>Les modèles de distribution d'espèces GR3D EU et GR3D US</i>	174

2.2.	<i>Simulations croisées</i>	175
2.3.	<i>Influence de la dynamique de population sur la distribution et la structure des populations</i>	177
3.	RESULTATS	177
3.1.	<i>Gamme de tolérance des deux espèces à la température</i>	177
3.2.	<i>Simulation de la dynamique de l'aloise savoureuse en Europe de l'Ouest</i>	178
3.2.1.	Distribution simulée.....	178
3.2.2.	Structure en métapopulations des distributions simulées.....	179
3.3.	<i>Simulation de la dynamique de la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis</i>	180
3.3.1.	Distribution simulée.....	180
3.3.2.	Structure en métapopulations des distributions simulées.....	181
4.	DISCUSSION	184
	CONCLUSION GENERALE	190
1.	PRINCIPALES CONNAISSANCES APPORTEES ET LIENS VERS LA GESTION	192
1.1.	<i>Homing, errance et métapopulations</i>	192
1.2.	<i>Une première quantification du transport de nutriments opéré par les aloses à large échelle et lien vers le réseau trophique</i>	193
1.3.	<i>La vie secrète des aloses en mer : prioriser la collecte des données pour identifier les zones à préserver</i>	194
1.4.	<i>L'effet Allee : un driver de la distribution des espèces rarement pris en compte</i>	195
2.	LE MODELE GR3D : PRINCIPALES LIMITES ET PISTES D'AMELIORATION	195
2.1.	<i>Vers une meilleure représentativité des bassins versants</i>	196
2.2.	<i>Anthropisation des bassins versants</i>	197
2.3.	<i>Révision des gammes de tolérance de la grande alose à la température</i>	198
3.	PERSPECTIVES D'EVOLUTION DU MODELE	199
3.1.	<i>Un processus de dispersion basée uniquement sur l'accessibilité</i>	199
3.2.	<i>La prise en compte de la phénologie</i>	200
3.3.	<i>Vers une structure démogénétique</i>	200
	REFERENCES	202
	ANNEXES	225
	<i>ANNEXE A : PROJET SCIENTIFIQUE ET « ESSAI PERSONNEL » (« PERSONAL STATEMENT ») REDIGES DANS LE CADRE DE LA CANDIDATURE A LA BOURSE FULBRIGHT EN 2018</i>	225
	<i>ANNEXE B : ELICITATION D'EXPERTS REALISEE DANS LE CADRE DE L'APPLICATION DU MODELE GR3D US A L'ALOSE SAVOUREUSE SUR LA COTE EST DES ETATS-UNIS.</i>	235

<i>Table A1. Experts élicités au cours du développement du modèle GR3D US lors du workshop, du questionnaire en ligne, ou les deux.</i>	<i>235</i>
<i>Annexe B1. Questionnaire en ligne soumis aux experts concernant la paramétrisation du modèle GR3D US et la conceptualisation des processus de dispersion, de reproduction et de croissance en mer.....</i>	<i>236</i>
<i>Annexe B2. Synthèse de l'ensemble des réponses des 6 experts ayant répondu au questionnaire en ligne. Les résultats sont représentés sous la forme de digrammes circulaires.</i>	<i>254</i>

Table des figures

FIGURE 1. Tendances des indicateurs de développement socio-économique agrégés à l'échelle mondiale observées sur la période 1750 – 2010.....	3
FIGURE 2. Tendances des indicateurs de la structure et du fonctionnement du système terrestre observées sur la période 1950-2010.....	4
FIGURE 3. Evolution des changements de températures mondiales et causes du réchauffement récent. (a) Changements de la température globale de surface reconstitués à partir des archives paléoclimatiques (ligne continue grise, 1-2000) et des observations directes (ligne continue noire, 1850-2020), rapportés à la période 1850-1900 et moyennés par décennie.....	5
FIGURE 4. Cadre conceptuel de la production de services écosystémiques générés par les écosystèmes et leurs conséquences sur les sociétés humaines. Adaptée du cadre conceptuel général de l'Evaluation Française des écosystèmes et des Services Ecosystémiques (EFSE 2016).	7
FIGURE 5. Interactions entre la biodiversité, les services écosystémiques, le bien-être humain et les facteurs de changements (MEA 2005).....	8
FIGURE 6. Schéma simplifié des stratégies d'histoire de vie chez les poissons migrateurs amphihalins (c.-à-d. catadrome, anadrome, amphidrome) illustrées en fonction de l'environnement dans lequel se déroule deux processus clés du cycle de vie : la reproduction (R), et la croissance (C)..	10
FIGURE 7. Photo d'un « <i>Shad Planking</i> » à Marshall Hall, Maryland en 1893.....	12
FIGURE 8. Exemples d'évènements culturels et festifs autour des poissons migrateurs amphihalins.....	13
FIGURE 9. Diagramme conceptuel de la conception d'un modèle au sein du processus de recherche et des enjeux scientifiques et sociétaux.	17
FIGURE 10. Structure du modèle GR3D v1.0	41
FIGURE 11. Exemple de la variabilité latitudinale des traits d'histoire de vie de l'aloise américaine. (A) Périodicité de frai, (B) Pourcentage d'individus itéropares, (C) Taux de croissance apparents (la mortalité et l'émigration ne sont pas inclus) des juvéniles d'aloise américaine..	45
FIGURE 12. Historiques des captures d'aloise savoureuse sur l'ensemble des états américains de l'Océan Atlantique de 1880 à 1999.....	46
FIGURE 13. Schéma conceptuel de la thèse et des principaux axes abordés.	49
FIGURE 14. Courbes de croissance pour les mâles et les femelles implémentées dans le modèle GR3D (v2.1) à l'issue de la différenciation des genres.	55
FIGURE 15. Evolution des courbes de réponse de la survie des géniteurs (A) et de la survie des jeunes stades (B) à la température au sein du modèle GR3D (v2.1)..	56
FIGURE 16. Raisonnement analogique effectué entre l'écologie des deux espèces pour la conception respective des modèles appliqués à l'aloise savoureuse (GR3D US) et la grande alose (GR3D EU)..	82
FIGURE 17. Implémentation du nouvel environnement marin comprenant désormais des zones d'hivernage (violet) et d'estivage (jaune) définies selon Dadswell et al. (1987).	90

Figure 18. Pourcentage d'individus itéropares en fonction de la latitude dans 14 bassins versants de la côte Est des Etats-Unis.....	91
FIGURE 19. Courbe de réponse de la survie des géniteurs après la reproduction en fonction de la température de l'eau de rivière en été.	93
FIGURE 20. Diagramme séquentiel des différentes migrations effectuées par les individus entre les différents compartiments composant l'environnement physique du modèle GR3D.....	94
FIGURE 21. Schéma conceptuel de la paramétrisation du modèle GR3D US.....	95
FIGURE 22. Gammes des températures expérimentées par les individus au sein du modèle GR3D US dans les différents compartiments constitutifs de l'environnement physique sur les 14 rivières étudiées par Limburg et al. (2003) en vue de l'optimisation du processus de croissanceE.	99
FIGURE 23. Comparaison des courbes de Rosso (pointillés gris) et de Lehman (jaune) utilisées pour modéliser l'effet de la température sur la croissance des aloses atlantiques au sein du modèle GR3D EU et GR3D US, respectivement.....	100
FIGURE 24. Ajustements des courbes de croissance par métapopulation obtenues à l'issue de la phase d'optimisation sur la base des courbes de Gilligan-Lunda et al. (2021).	101
FIGURE 25. Ajustements des ogives à maturité pour les trois métapopulations obtenues à l'issue de la phase d'optimisation..	103
FIGURE 26. Courbes de croissance différenciées mâles et femelles obtenues à la suite de l'optimisation du processus de croissance et de maturation et introduites dans le modèle GR3D US.	104
FIGURE 27. Survie annuelle des géniteurs après la reproduction dans GR3D US pour 14 rivières étudiées par Limburg et al. (2003).....	105
FIGURE 28. Courbes de réponse de la survie des jeunes stades en fonction de la température moyenne printanière obtenues par GAM. (A) Présences/Absences de la grande alose observées en fonction de la température, (B) et (C) probabilité de présence en fonction de la température prédite par le modèle GAM (panel B, application d'un spline et panel C, échelle naturelle).	106
FIGURE 29. Couverture spatiale des données ObsMer utilisées pour la détection de zones de concentration de grande alose et d'alose feinte en mer.	158
FIGURE 30. Cheminement des différentes étapes ayant conduit à l'identification de zones de regroupement en mer sur l'ensemble du Golfe de Gascogne, Manche, une partie de la Mer du Nord et Mer Celtique.	162
FIGURE 31. Répartition du nombre de traits par cellule de la grille sur la zone d'étude pour l'espèce <i>Alosa alosa</i> sur la période 2009-2018.....	164
FIGURE 32. Localisation des « hotspots » de capture (% d'occurrence, (A)) et d'abondance (B) de grande alose dans la zone d'étude.	165
FIGURE 33. Schéma expérimental des simulations croisées effectuées dans le cadre de l'approche comparative..	176
FIGURE 34. Comparaison des préférendas thermiques de la grande alose et de l'alose savoureuse pour les 3 processus dépendants de la température inclus dans le modèle GR3D, et de la survie des géniteurs après la reproduction pour le modèle GR3D US.	178
FIGURE 35. Comparaison des distributions simulées de la grande alose (B) et de l'alose savoureuse (C) sur l'arc atlantique européen.	179

- FIGURE 36.** Carte des métapopulations simulées par le modèle GR3D EU sur l'arc atlantique européen pour la grande alose (A) et l'alose savoureuse (B)..... 180
- FIGURE 37.** Comparaison des distributions simulées de la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis (panels D et E) sous les deux hypothèses d'environnement physique marin « RI » (D) et « RIO » (E) avec les distributions simulées de l'alose savoureuse dans son aire de distribution (panels B et C) selon les deux mêmes hypothèses, respectivement..... 181
- FIGURE 38.** Carte des métapopulations simulées par le modèle GR3D US sur la côte Est des Etats-Unis sous l'hypothèse « RI », pour la grande alose (A) et l'alose savoureuse (B), et sous l'hypothèse « RIO » (panels C, et D) pour les deux espèces, respectivement..... 183

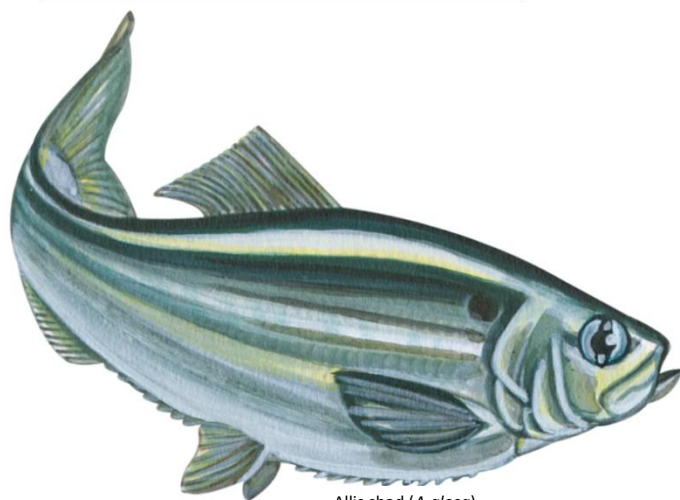
Liste des Tableaux

TABLEAU 1. Description du jeu de paramètres inclus dans le modèle GR3D après différenciation du genre et révision des gammes de tolérance thermique des géniteurs et des jeunes stades.	57
TABLEAU 2. Connexions entre les zones d'hivernage et d'estivage fréquentées par les aloses savoureuses basées sur les routes migratoires identifiées par suivis télémétriques (Dadswell et al. 1987)	89
TABLEAU 3. Description des paramètres du modèle GR3D US et des valeurs initiales établies à partir de la littérature sur l'alose savoureuse avant application, pour certains, d'une procédure d'optimisation.	95
TABLEAU 4. Description des paramètres et des valeurs optimisées dans le modèle GR3D US.	106
TABLEAU 5. Résultats du test de Moran et des p-values associées (<i>p-value</i>) sur la distribution observée (<i>Moran's I</i>) et simulée (<i>Test de permutation de Monte-Carlo</i>) des occurrences et abondances de la grande alose sur l'ensemble de la zone d'étude.	164
TABLEAU 6. Récapitulatif des caractéristiques et de la localisation des différents « hotspots » identifiés à l'issue du test de Getis-Ord G_i^*	165
TABLEAU 7. Synthèse des valeurs obtenues pour les 4 métriques relatives à la distribution et à la structure des populations d'alose savoureuse (<i>A. sapidissima</i>) et de grande alose (<i>A. alosa</i>) dans les bassins versants européens (EU) et américains (US).	184

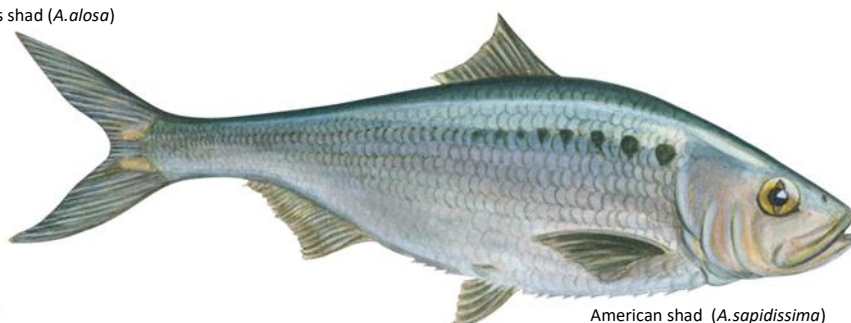
Introduction générale¹

« Mieux vaut prendre le changement par la main avant qu'il ne nous prenne par la gorge »

W.Churchill



Allis shad (*A. alosa*)



American shad (*A. sapidissima*)

© 2009 Encyclopedia Britannica, Inc

¹ Article publié :

Poulet, C., Paumier, A., Lassalle, G., Pierre, M., and Lambert, P. 2021. Simulating upstream migration and spawning timing effects to allis shad reproductive success. *Environ Biol Fish.*

doi:10.1007/s10641-021-01151-2.

1. UN CONTEXTE GLOBAL CHANGEANT

1.1. VERS UNE NOUVELLE ÈRE GÉOLOGIQUE : L'ANTHROPOCÈNE ?

Au cours du siècle dernier, les drivers associés à la mondialisation ont été les catalyseurs de changements sociaux, économiques et culturels qui ont profondément bouleversé la relation entre l'Homme et son environnement (Millennium Ecosystem Assessment ; MEA 2005). Depuis 1970, la population humaine a doublé, atteignant ainsi 7 milliards d'individus en 2014 (PRB 2014) (Figure 1). Les zones urbaines et agricoles se sont développées au détriment des espaces naturels, si bien que plus d'un tiers des terres émergées de la planète et près des trois-quarts des ressources en eau douce sont aujourd'hui utilisées pour la production animale ou végétale (IPBES 2019). Les voies de transport se sont modernisées et multipliées facilitant ainsi le tourisme, le commerce international, et le développement socio-économique dans son ensemble (IMF 2019) (Figure 1). Pourtant, l'amélioration générale de ces conditions de vie dans les pays les plus développés a un coût réel et quantifiable : celui de son impact sur l'Environnement (Figure 2).

L'émergence de nouvelles technologies a notamment permis le développement de systèmes de production alimentaire plus efficaces : davantage d'engrais et de fertilisants inorganiques sont utilisés (Figure 2) pour améliorer le rendement, amenant au développement de phénomènes d'eutrophisation et d'hypoxie dans les écosystèmes côtiers (ex : Rabalais et al. 2009). En milieu marin, l'amélioration des engins de pêche constitue un facteur majeur dans l'altération des stocks (MEA 2005).

Il existe désormais une multitude de preuves empiriques témoignant de notre capacité à influencer, à long terme, l'environnement à l'échelle planétaire ; allant de changements de la composition chimique de l'atmosphère à la dégradation de la biosphère, via notamment l'augmentation des températures atmosphériques et océaniques (IPCC 2018) (Figure 2 et 3). L'ensemble de ces bouleversements biogéochimiques, écologiques et sociétaux initiés par l'Homme marquerait la transition vers une nouvelle ère géologique baptisée l'« Anthropocène » (Crutzen 2006 ; Lewis et Maslin 2015 ; Steffen et al. 2015). Bien que la considération d'un « Age de l'Homme » continue d'alimenter le débat au sein de la communauté scientifique (voir Ellis (2021) pour un aperçu des principaux questionnements concernant le commencement de l'Anthropocène), le terme « Anthropocène », tel que décrit initialement par Crutzen (2002), suggère que la Terre s'écarte des conditions relativement stables caractéristiques de l'époque « Holocène ». Ce changement, induit par l'intensification des pressions anthropiques, positionne l'Homme (en grec « *Anthropos* ») comme une « force majeure de la Nature » dans l'histoire de la Terre.

Ces changements environnementaux, généralement regroupés sous le terme de « changement global » (Steffen et al. 2015), agissent en synergie (Brook et al. 2008) et peuvent aboutir à des conditions dépassant les capacités d'adaptation des espèces (Visser 2008).

Ces pressions incluent principalement : (1) l'augmentation substantielle des concentrations des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (dioxyde de carbone, méthane) à l'origine du changement climatique (IPCC 2018), (2) l'augmentation des dépôts azotés et la pollution (ex : Verhoeven et al. (2006)), (3) le changement dans l'utilisation des sols conduisant à une fragmentation ou une perte d'habitats (ex : (Fischer et Lindenmayer 2007)), (4) les échanges biotiques, incluant l'introduction d'espèces invasives (Vitousek et al. 1997), et (5) la surexploitation des ressources en milieu océanique (Turner et al. 1999 ; Brook et al. 2008).

Ces cinq composantes du changement global (Sala et al. 2000), bien que non-exhaustifs (voir Sage (2020) pour la considération de drivers supplémentaires) sont considérées comme les 5 causes principales à l'origine de l'extinction de la biodiversité en cours (Soulé 1991 ; Vitousek 1994 ; Sala et al. 2000 ; Sage 2020).

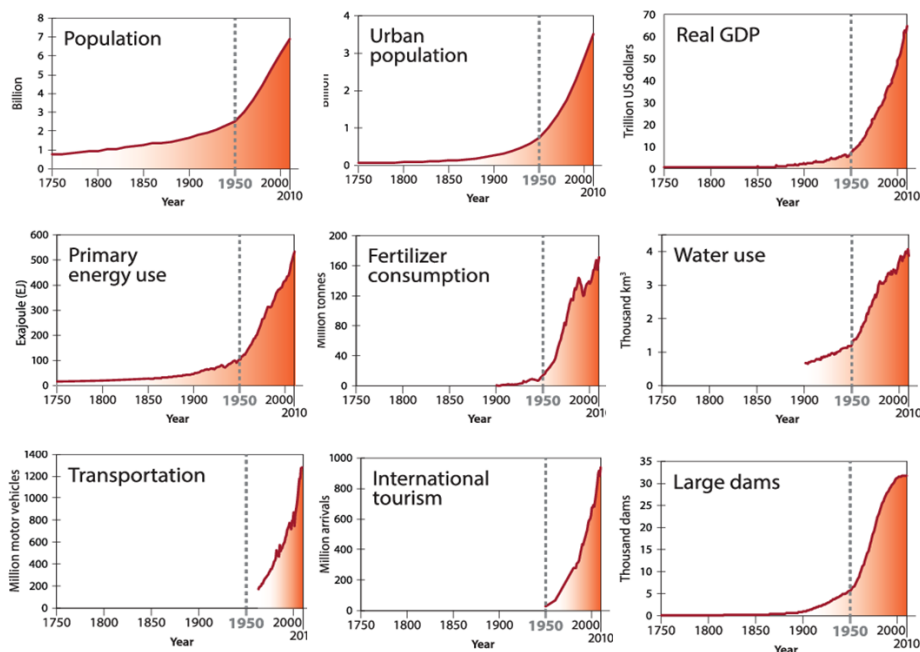


FIGURE 1. Tendances des indicateurs de développement socio-économique agrégés à l'échelle mondiale observées sur la période 1750 – 2010. (1) Données sur la population mondiale selon la base de données HYDE (History Database of the Global Environment, 2013). Les données antérieures à 1950 sont modélisées. Les données sont représentées sous forme de points décennaux. (2) Données sur la population urbaine mondiale selon la base de données HYDE. Les données antérieures à 1950 sont modélisées. Les données sont représentées sous forme de points décennaux. (3) PIB réel mondial (produit intérieur brut) en dollars US de 2010. Les données sont une combinaison de Maddison (1995 in Steffen et al. 2015) pour les années 1750 à 2003 et de Shane (2014 in Steffen et al. 2015) pour 1969-2010. Les années qui se chevauchent dans les données de Shane sont utilisées pour ajuster les données de Maddison en dollars US de 2010. (4) Consommation mondiale d'énergie primaire. De 1850 à aujourd'hui selon Grubler et al. (2012 in Steffen et al. 2015), les données de 1750-1849 sont

basées sur la population mondiale en utilisant les données de 1850 comme point de référence. (5)

Consommation mondiale d'engrais (azote, phosphate et potassium) basée sur les données de l'Association internationale de l'industrie des engrais (IFA). (6) L'utilisation mondiale de l'eau est la somme des prélèvements d'eau pour l'irrigation, les usages domestiques, l'industrie et l'électricité de 1900 à 2010 et de la consommation d'eau du bétail de 1961 à 2010. Les données sont estimées à l'aide du modèle WaterGAP. (7) Nombre mondial de nouveaux véhicules à moteur par an. De 1963 à 1999, les données comprennent les voitures particulières, les autobus et les autocars, les véhicules de transport de marchandises, les tracteurs, les camionnettes, les camions, les motocyclettes et les cyclomoteurs. Les données 2000-2009 comprennent les voitures, les autobus, les camions, les camionnettes et les motocyclettes. (8) Nombre d'arrivées internationales (voyageurs) par an pour la période 1950-2010. (9) Le nombre total de grands barrages existant dans le monde (hauteur minimale de 15 m au-dessus des fondations) est basé sur la base de données du CIGB (Comité International des Grands Barrages). *Simplifiée et traduite en français de Steffen et al. (2015).*

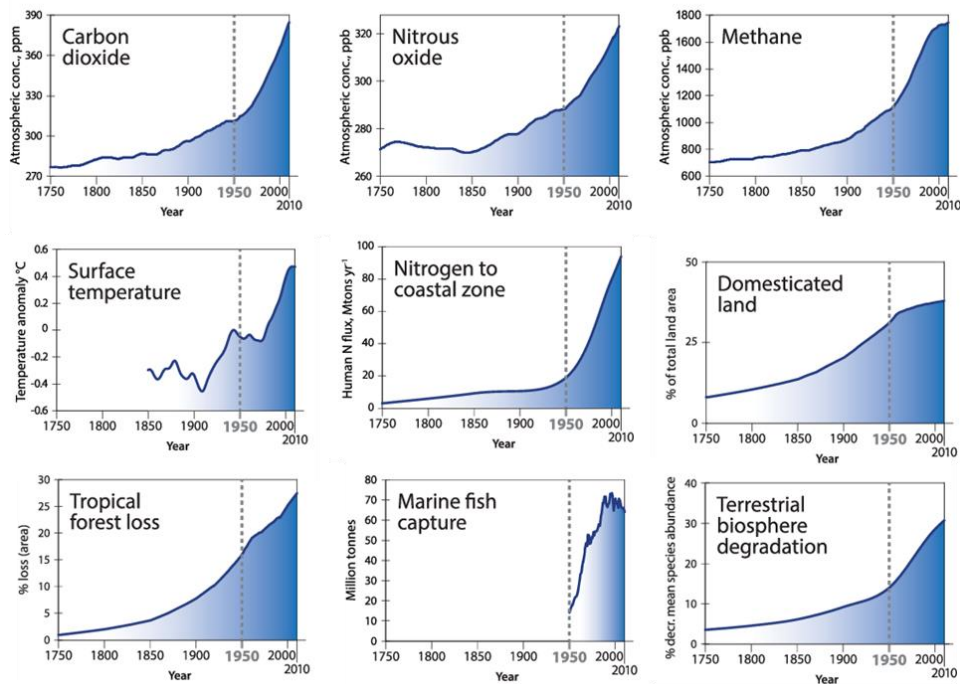


FIGURE 2. Tendances des indicateurs de la structure et du fonctionnement du système terrestre observées sur la période 1950-2010. (1) Dioxyde de carbone à partir des enregistrements réalisés

dans des névés (amas de neige durcie pouvant alimenter les glaciers) et des carottes de glace à Law

Dome en Antarctique et Cape Grim en Australie (enregistrements instrumentaux et flacons désaisonnalisés) ; ajustement par splines. (2) Protoxyde d'azote provenant des enregistrements réalisés dans des névés et des carottes de glace à Law Dome en Antarctique et Cape Grim en Australie (enregistrements instrumentaux et en fioles désaisonnalisées) ; ajustement par splines. (3) Méthane provenant des enregistrements réalisés dans des névés et des carottes de glace à Law Dome en Antarctique et Cape Grim en Australie (enregistrements instrumentaux et en fioles désaisonnalisées) ;

ajustement par splines. (4) Anomalie de température à la surface du globe (HadCRUT4 : observations terrestres et océaniques combinées, par rapport à la période de référence 1961-1990, lissage gaussien sur 20 ans). (5) Flux d'azote dans les eaux côtières calculé par perturbation du flux d'azote dans la marge côtière (flux fluviaux, eaux usées et dépôts atmosphériques). (6) Augmentation de la superficie des terres agricoles, y compris les terres cultivées et les pâturages, en pourcentage de la superficie totale des terres. (7) Perte de forêts tropicales (forêts tropicales à feuilles persistantes et forêts tropicales à feuilles caduques, comprenant également la superficie des parties boisées des savanes et des zones boisées) par rapport à 1700. (8) Production mondiale en termes de captures de poissons marins (somme des espèces de poissons marins côtiers, démersaux et pélagiques uniquement à l'exclusion des mammifères, mollusques, crustacés, plantes, etc. Il n'y a pas de données de la FAO disponibles avant 1950. (9) Diminution en pourcentage de l'abondance moyenne des espèces terrestres par rapport à l'abondance dans les écosystèmes non-perturbés, comme approximation de la dégradation de la biosphère terrestre. *Simplifiée et traduite en français de Steffen et al. (2015).*

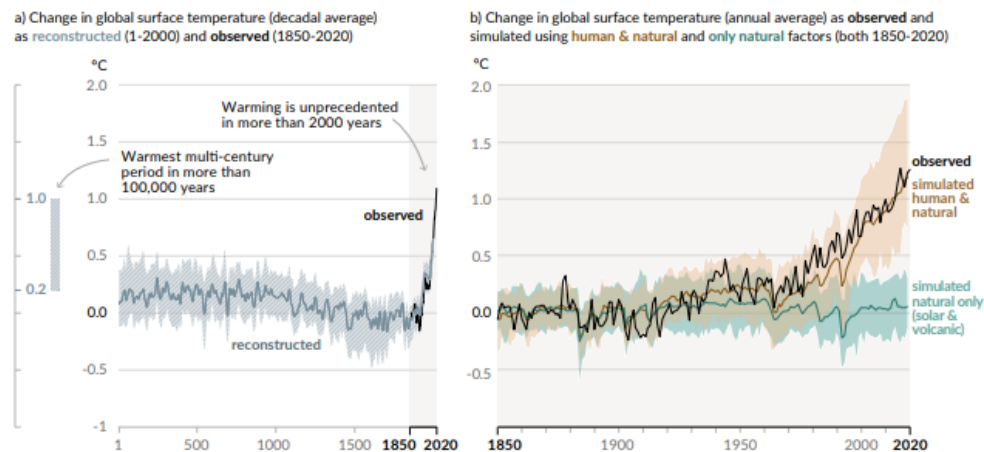


FIGURE 3. Evolution des changements de températures mondiales et causes du réchauffement récent. (a) Changements de la température globale de surface reconstitués à partir des archives paléoclimatiques (ligne continue grise, 1-2000) et des observations directes (ligne continue noire, 1850-2020), rapportés à la période 1850-1900 et moyennés par décennie. La barre verticale à gauche montre la température estimée (plage très probable) durant la période multiséculaire la plus chaude de ces 100 000 dernières années, qui est survenue il y a environ 6 500 ans durant la période interglaciaire actuelle (Holocène). L'ombrage gris avec des diagonales blanches montre la plage *très probable* pour les reconstructions de température. (b) Changements de la température globale de surface au cours des 170 dernières années (ligne noire) rapportés à la période 1850-1900 et moyennés annuellement. Ces observations sont comparées aux simulations des modèles climatiques CMIP6 (6^{ème} exercice du Projet d'Intercomparaison des Modèles Couplés) simulant la réponse de la température aux facteurs humains et naturels (en brun), et aux facteurs naturels uniquement (activité solaire et

volcanique, en vert). Les lignes colorées continues indiquent la moyenne multi-modèle, et les ombres colorées montrent la gamme *très probable* des simulations. *Traduit en français de IPCC (2018).*

1.2. LA CRISE DE LA BIODIVERSITE DANS L'ANTHROPOCENE

L'idée, maintenant largement reconnue, que la Terre entre dans une « 6^{ème} extinction » de masse de la biodiversité (Ceballos et al. 2015 ; Payne et al. 2016) repose sur le constat d'un taux d'extinction mondial actuel, quelle que soit l'échelle spatiale considérée, de dix à cent fois supérieur au taux moyen des 10 derniers millions d'années (Pimm et al. 2014; Ceballos et al. 2015; IPBES 2019).

Comparativement aux cinq crises précédentes (Barnosky et al. 2011), cette 6^{ème} extinction est caractérisée par son incidence sur une large gamme de taxons, incluant les plantes, les invertébrés, les oiseaux, les reptiles, les amphibiens et les mammifères (ex : Potts et al. 2010 ; Payne et al. 2016 ; Hallmann et al. 2017). Certains taxons, comme les amphibiens et les mammifères marins, sont les plus touchés. Plus généralement, l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) estime que la proportion d'espèces actuellement menacées est d'en moyenne 25% comprenant un large éventail de groupes taxonomiques comme évoqué ci-dessus (UICN 2018). Par ailleurs, si les taux d'extinction renseignent sur la persistance des espèces à long terme, l'observation du déclin des populations constitue également un bon indicateur. Ainsi, l'indice planète vivante (IPV), utilisé comme indicateur de l'état de la biodiversité mondiale, rapporte une diminution moyenne de 68% de l'abondance des populations de mammifères, oiseaux, amphibiens reptiles et poissons entre 1970 et 2016 (WWF 2020).

Dans la plupart des cas, la mesure de ces changements s'appuie sur l'évolution par rapport à une situation « pristine », pris comme point de référence. La définition de ces 'points de référence', est primordiale pour comprendre et appréhender les changements actuels et fixer des objectifs de conservation efficaces et adaptés (Soga et Gaston 2018).

Or, ces « points de référence », et par conséquent, une grande partie des plans de conservation actuels, se basent sur l'évaluation récente de l'état des écosystèmes et de l'ensemble des espèces qui les composent. En raison du manque d'expérience et de connaissances sur l'état passé, ce constat implique un changement progressif des normes d'acceptation relatives à l'état et la santé de ces écosystèmes (Pauly 1995 ; Soga and Gaston 2018 ; Jones et al. 2020). A ceci s'ajoute l'effet du changement climatique qui modifie durablement la favorabilité des habitats actuels et futurs rendant la définition de ces points de référence encore plus complexe (Lassalle et al. 2008a).

1.3. LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES : UNE NOUVELLE « MONNAIE » AU SERVICE DE LA BIODIVERSITE

Bien que l'urbanisation et l'industrialisation puissent séparer l'Homme de la Nature, l'intérêt de l'Environnement pour le bien-être humain est de plus en plus reconnu par la Société au travers de la popularisation, dans les années 2000, de la notion de « biens et services écosystémiques » (*ecosystem goods and services*) (MEA 2005). Ce paradigme aujourd'hui largement utilisé démontre l'importance et la valeur des écosystèmes naturels pour l'Homme. En particulier, il s'appuie sur le postulat de la dépendance de l'Homme au bon état des écosystèmes au travers des bénéfices directs ou indirects qu'il en retire pour la satisfaction de ses besoins élémentaires et de son bien-être (MEA 2005 ; Egoh et al. 2008).

Les services écosystémiques regroupent : les services de support ou de soutien, nécessaires à la production d'autres services écosystémiques (ex : production primaire) ; les services d'approvisionnement ou de production c'est-à-dire correspondant aux produits obtenus à partir des écosystèmes (ex : combustibles, aliments) ; les services de régulation qui concernent la modération et la régulation des phénomènes et cycles naturels (ex : régulation des cycles de l'azote et du phosphore) et les services culturels qui renvoient à des bénéfices non-matériels tels que l'enrichissement spirituel ou le développement cognitif (ex : patrimoine, éducation, religion) (MEA 2005). La production de services écosystémiques ne dépend pas uniquement des ressources naturelles, mais de la diversité et de l'intégrité des fonctions assurées par les écosystèmes (MEA 2005) : l'écosystème, via ses différentes composantes et leurs interactions, assure la réalisation de fonctions écologiques à l'origine des services écosystémiques (Figure 4).

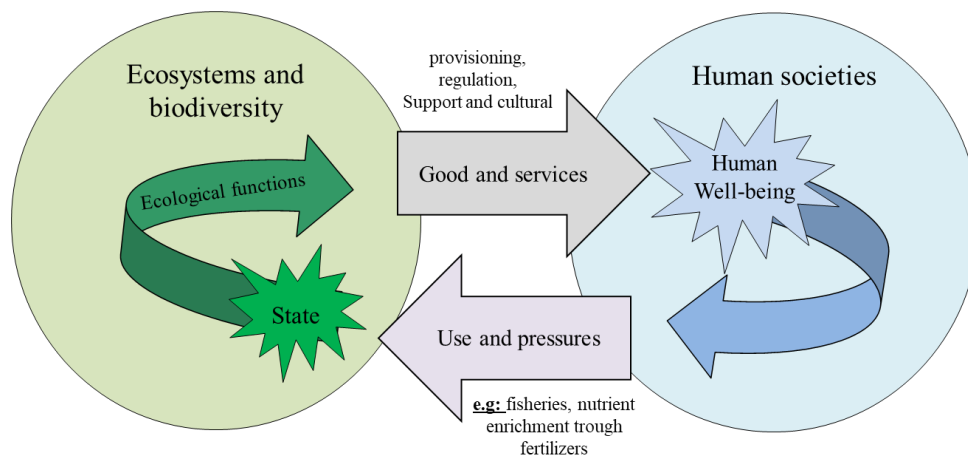


FIGURE 4. Cadre conceptuel de la production de services écosystémiques générés par les écosystèmes et leurs conséquences sur les sociétés humaines. Adaptée du cadre conceptuel général de l'Evaluation Française des écosystèmes et des Services Ecosystémiques (EFSE 2016).

En réponse à l'accroissement économique et les changements démographiques observés, la demande de services écosystémiques n'a cessé d'augmenter. La satisfaction de cette demande est compliquée par la dégradation de plus en plus importante des capacités des écosystèmes à fournir ces services. Les causes de la dégradation dans la fourniture des services écosystémiques sont souvent multiples, et interagissent d'un point de vue temporel et organisationnel (MEA 2005) (Figure 5).

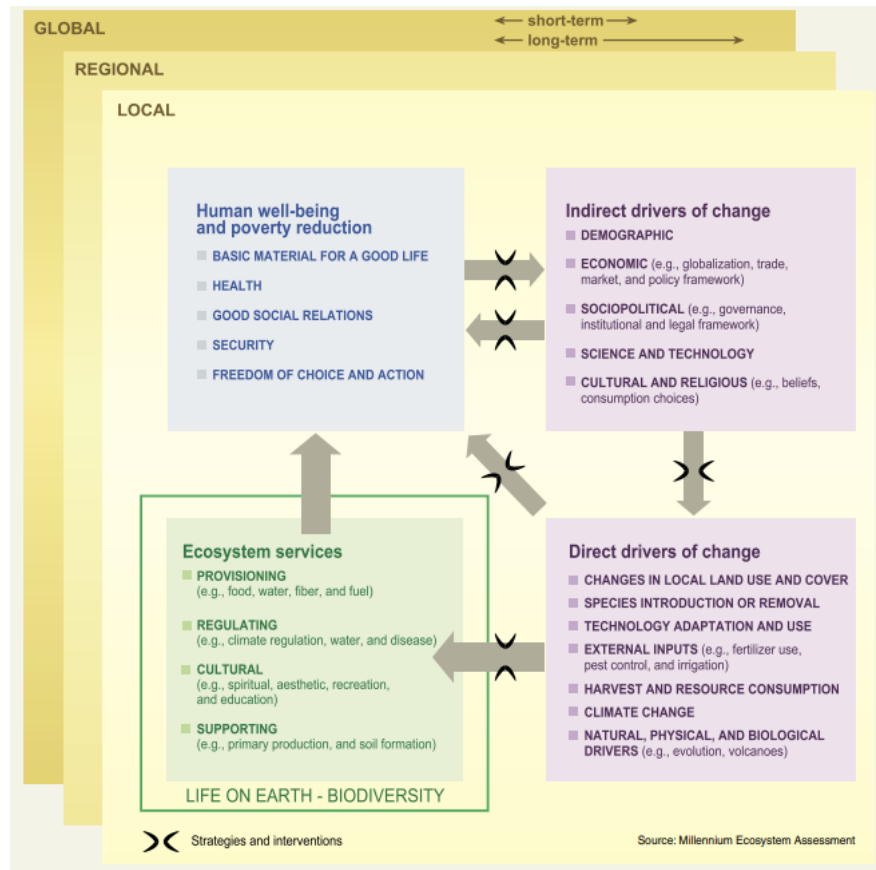


FIGURE 5. Interactions entre la biodiversité, les services écosystémiques, le bien-être humain et les facteurs de changements (MEA 2005)

L'approche par les services écosystémiques présente ainsi une forte dimension économique, qui rend les avantages de la préservation de la biodiversité plus « appréhendables » pour des gestionnaires et des décideurs et permet d'exposer, de manière explicite, les conséquences liées à la déconnexion des aspects de gouvernance des contraintes des systèmes écologiques. Pérennisation des fonctionnalités des écosystèmes, biodiversité et services écosystémiques sont donc étroitement liés, si bien que la question de la régulation des services écosystémiques est souvent couplée à celle de la conservation de la biodiversité (Hooper et al. 2005).

Cette notion est encore actuellement très débattue au sein de la communauté scientifique et parmi les gestionnaires, car elle renvoie à une vision très utilitariste et anthropocentrée des services rendus par la nature (la nature n'est pas là pour rendre des services monétarisés aux hommes). Ainsi, la Plateforme

Intergouvernementale Scientifique et Politique sur la Biodiversité et les Services Écosystémiques (IPBES) privilégie, dans son dernier rapport, la notion de « contributions vitales de la nature aux populations humaines ».

Toutefois, en acceptant les limites de ce concept, la terminologie « services écosystémiques », plus souvent utilisée, sera employée tout au long de ce manuscrit.

2. LES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS : DES ESPECES A FORTS ENJEUX DE CONSERVATION

Les poissons migrateurs amphihalins, de par leur cycle de vie complexe entre rivière et océan (McDowall 1988) participent à la fourniture de services écosystémiques. Néanmoins, l'importance des services rendus a été peu quantifiée en-dehors du service de provision et a probablement fortement diminué du fait du déclin massif des populations observées à l'échelle de l'aire de répartition (Limburg et Waldman 2009 ; Wilson et Veneranta 2019).

2.1. COMPLEXITE DE LEUR DYNAMIQUE DE POPULATION

Cette section n'a pas vocation à être exhaustive mais plus à attirer l'attention du lecteur sur quelques points de la dynamique de population des espèces migratrices amphihalines pertinents pour la suite du manuscrit, notamment sur les aspects conservation.

Parmi les poissons, les espèces migratrices amphihalines ou diadromes (McDowall 1988) regroupent les espèces effectuant leur cycle de vie entre l'eau douce et la mer, établissant ainsi des liens écologiques forts entre des habitats spatialement éloignés (Willson et al. 2004). Selon le milieu dans lequel se déroule la croissance et la reproduction, on distingue les espèces thalassotoques ou catadromes qui grandissent en eau douce et migrent vers les eaux salées pour s'y reproduire (ex : l'anguille européenne *Anguilla anguilla*), les espèces potamotoques ou anadromes, qui passent l'essentiel de leur cycle de vie en mer et migrent en rivière pour se reproduire (ex : le saumon atlantique *Salmo salar*) et les espèces amphidromes, pour lesquelles la migration ne se fait pas au moment de la reproduction (McDowall 1988). L'amphidromie se présente sous deux formes qui distinguent les espèces qui se reproduisent en rivière et partagent leur phase de croissance entre la mer et la rivière (amphidromie d'eau douce, ex : le cabot à bouche ronde *Sicyopterus lagocephalus*) de celles qui effectuent le cycle inverse (c.-à-d. amphidromie marine)(Figure 6).

Dans le cadre de cette section, je m'intéresserai plus particulièrement aux espèces anadromes, et dans une moindre mesure aux espèces catadromes, qui constituent la majorité des espèces migratrices amphihalines répertoriées en France métropolitaine.

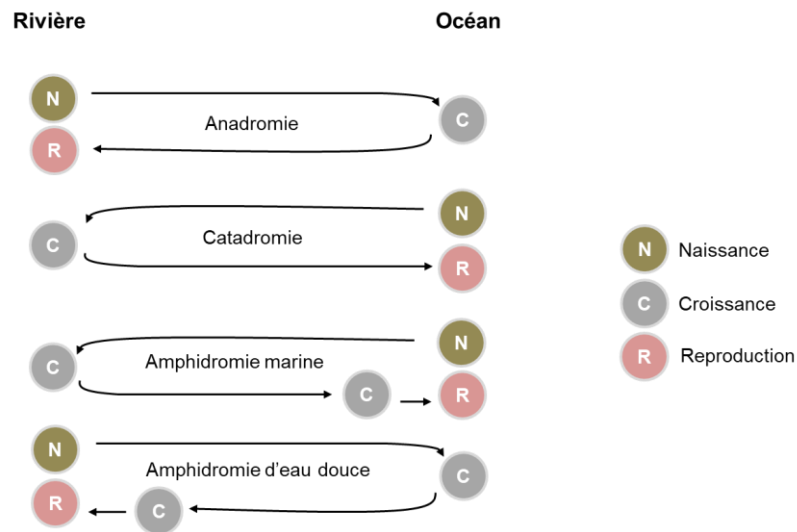


FIGURE 6. Schéma simplifié des stratégies d'histoire de vie chez les poissons migrateurs amphihalins (c.-à-d. catadrome, anadrome, amphidrome) illustrées en fonction de l'environnement dans lequel se déroule deux processus clés du cycle de vie : la reproduction (R), et la croissance (C). On distingue l'amphidromie marine et l'amphidromie d'eau douce.

Quelle que soit la stratégie d'histoire de vie, le passage d'un milieu à l'autre implique deux migrations qui interviennent à des moments clés du cycle de vie. Chez les espèces anadromes, la migration d'avalaison débute lorsque les juvéniles quittent le milieu dulçaquicole pour pénétrer les eaux marines, tandis que la migration de montaison implique l'entrée des géniteurs, devenus sexuellement matures en eaux douces (McDowall 1988). Chez les espèces catadromes, la reproduction a lieu en mer et la migration de montaison concerne les jeunes stades qui rejoignent leur habitat de croissance en milieu continental. La migration de dévalaison s'effectue lorsque les jeunes adultes, matures, migrent vers les habitats marins pour se reproduire. La cinétique des différentes étapes du cycle de vie, ainsi que les facteurs impliqués dans leur déclenchement ou leur régulation, varient selon les espèces. Ces facteurs peuvent être internes ou intrinsèques (ex : état énergétique, stade de maturation) (Thorstad et al. 2008), environnementaux (ex : température, photopériode, disponibilité en nourriture) (Acolas et al. 2004 ; Gahagan et al. 2010 ; Paumier et al. 2019a) ou anthropiques (ex : pression de pêche) (ex : Quinn et al. 2007).

Une des particularités de la dynamique de population des poissons migrateurs amphihalins réside donc dans cette mobilité obligatoire entre des milieux de salinité différente donnant lieu notamment à une phase de dispersion. Chez les espèces anadromes, ce phénomène est généralement observé au cours de la migration de reproduction lorsque la plupart des individus retournent dans leur bassin d'origine pour se reproduire (c.-à-d. « *homers* »), tandis que certains se dispersent vers de nouveaux bassins pour

effectuer leur reproduction (c.-à-d. « *strayers* »). Ce phénomène d'errance (*straying* en anglais) est essentiel d'un point de vue évolutif. L'errance peut permettre la colonisation de nouveaux habitats, et expliquer la structure en métapopulations observées chez de nombreuses alosinés (ex : Martin et al. 2015 ; Waldman et al. 2016) et salmonidés (ex : Schtickzelle and Quinn 2007). Une métapopulation (initialement désignée comme une « population de populations » ; Levin (1974)) est définie de manière générale, comme un ensemble de populations locales habitant des parcelles discrètes et interagissant entre elles *via* la dispersion de certains individus (Hanski and Gilpin 1997 ; Hanski and Hanski 1999). Le fonctionnement en métapopulation confère un avantage aux populations en augmentant leur résilience : les échanges d'individus entre populations permettraient de limiter le risque d'extinction des populations isolées (c.-à-d. « Rescue effect » ; Gotelli (1991)), de recoloniser des habitats dans lesquels la population aurait disparu (ex : Bowlby et Gibson 2020) et ainsi de maintenir/assurer leur pérennité (Buoro et Carlson 2014).

2.2. DES FOURNISSEURS DE SERVICES ECOSYSTEMIQUES

La fourniture des services écosystémiques associés aux poissons migrateurs amphihalins est intrinsèquement couplée à la dynamique de ces espèces puisqu'elle dépend des habitats favorables rencontrés par l'espèce en milieux marin et continental, et ce à l'échelle de l'aire de distribution. Pour les espèces migrant sur de longues distances, des disparités spatiales peuvent être rencontrées entre les zones où l'espèce fournit le plus de services, et celles qui soutiennent la capacité des populations à fournir des services durables (Semmens et al. 2011, 2018 ; MEA 2005). Compte tenu du changement environnemental en cours et de la structure en métapopulation avérée pour certaines espèces amphihalines ; renforçant le constat d'interdépendances entre territoires ; la considération d'alternatives de gestion globale (c.-à-d. à l'échelle de l'aire de distribution) devrait être envisagée pour la gestion des migrateurs amphihalins et des services associés (Danto 2021 ; www.diades.eu).

2.2.1. SERVICE D'APPROVISIONNEMENT ET SERVICES CULTURELS

De tout temps à jamais, les poissons migrateurs amphihalins étaient recherchés par les communautés humaines pour se nourrir. La dimension spatio-temporelle des migrations (regroupement d'un grand nombre d'individus sur des sites restreints, sur une courte période) en ont fait des ressources particulièrement accessibles, prévisibles et récurrentes. En Amérique, les Amérindiens déployaient leurs filets au moment de la floraison de l'Amélanchier à la mi-avril qui annonçait la remontée des géniteurs d'aloses (shad en anglais) donnant ainsi son nom vernaculaire de « *shadbush* » à cet arbuste (Cummins 2011). De même, certains historiens rapportent que l'alose savoureuse *Alosa sapidissima* (surnommée le « *savior fish* ») aurait sauvé les troupes de Gorges Washington de la famine au cours de la Révolution américaine (McPhee 2003 ; Cummins 2011). Les aloses, au même titre que l'anguille européenne *Anguilla anguilla*, étaient d'ailleurs fortement

appréciées pour leur chair. A titre d'exemple, les différentes méthodes de capture des aloses, au travers de pièges et de filets, et la manière de les cuisiner ont été transmises au cours des générations et à travers les peuples : si les techniques ancestrales consistaient à fumer l'aloise au feu de bois (« *plankings* ») ; les adaptations modernes incluent principalement l'arrosage, avec des recettes très prisées des pêcheurs dont les secrets sont généralement bien gardés ! (Cummins 2011) (Figure 7).



FIGURE 7. Photo d'un « *Shad Planking* » à Marshall Hall, Maryland en 1893. Cette pratique consiste à attacher les poissons à des planches de bois qui sont placées devant un foyer afin de les cuire et les fumer lentement. *Source : Cummings (2011)*

Aujourd'hui, d'importantes ressources financières sont toujours générées par l'exploitation commerciale de leurs stocks si bien, qu'en France, les débarquements de poissons migrateurs amphihalins représentaient 75% des revenus totaux de la pêche fluviale commerciale à la fin du 20^{ème} siècle (Drouineau et al. 2018). A titre d'exemple, en 1989, la pêche professionnelle de l'anguille européenne générait un chiffre d'affaire de 200 millions de francs constituant par la suite, le principal revenu des pêcheurs professionnels du Golfe de Gascogne en 1997 (Castelnaud et al. 1994 ; Castelnaud 2001). En raison de la forte valeur marchande des civelles (Briand et al. 2008), la pêche de ce jeune stade de l'anguille, bien que fortement règlementée, reste encore attractive. Certaines espèces, comme le saumon Atlantique sont des ressources très prisées pour l'élevage (ex : salmoniculture), si bien que 97% de la consommation française de saumon provient aujourd'hui de l'élevage selon l'Ifremer.

Bien que la symbolique autour des migrateurs amphihalins tende à diminuer en raison du déclin des populations, certaines de ces espèces sont encore aujourd'hui considérées comme emblématiques et iconiques (Garibaldi et Turner 2004), et restent prépondérantes dans des pratiques culturelles locales, incluant : des événements festifs tels que les Anguillades de Saint-Chamas (13), la fête de l'Aloise à Lormont (33), ou celle de la Lamproie à Sainte-Terre (33), ou des pièces de théâtre dont le personnage principal est un poisson migrateur amphihalin (ex : « Je suis un saumon » de Philippe Avron) (Figure 8).



FIGURE 8. Exemples d'évènements culturels et festifs autour des poissons migrateurs amphihalins. Chronologiquement : une représentation de l'affiche faisant la promotion de la fête de l'Alose à Lormont, en 2020 ; l'affiche du spectacle « Je suis un saumon » de Philippe Avron ; et une conserve de lamproie photographiée lors du festival de la Lamproie à Sainte-Terre, proclamée « Capitale de la Lamproie ».

De même, la diminution de l'abondance de certaines espèces de migrateurs amphihalins peut conduire à des modifications majeures dans la contribution de leur population à la fourniture de certains types de services écosystémiques. Par exemple, en Suède et en Mer Baltique, la réduction de l'abondance des stocks de salmonidés, en dessous de seuils permettant de soutenir une pêche commerciale économiquement viable a conduit localement, à une diminution de la contribution des salmonidés au service de provision au profit de la pêche récréative (service culturel) (Hammer 2009).

2.2.2. SERVICE DE REGULATION : IMPORTANCE ECOLOGIQUE

Les poissons migrateurs amphihalins peuvent occuper une place centrale au sein des écosystèmes en tant que vecteurs de nutriments, proies et/ou prédateurs. Les espèces anadromes, sémelipares (c.-à-d. les individus qui meurent après la première reproduction), et présentant un fort taux de homing constituent un apport de nutriments, parfois vital, pour les écosystèmes dulçaquicoles. L'essentiel de la masse corporelle des espèces anadromes est accumulé en milieu marin. Ce matériel est transporté (*via* les migrations de montaison) puis déposé dans les rivières à la mort des individus (*via* la décomposition de carcasses), fournissant une quantité de nutriments d'origine marine dans les zones de frayères (ex : Schindler et al. 2003). Ces nutriments sont également redistribués aux écosystèmes environnants comme la ripisylve, par l'action des prédateurs de ces poissons tels que les ours ou les oiseaux. En examinant les données de marquage sur six rivières d'Alaska, Quinn et al. (2009) ont montré qu'en moyenne 68.1% des saumons rouges (*Oncorhynchus* spp) prédatés par les ours sont transportés au-delà de la berge, parmi les arbres et les arbustes des cours d'eau étudiés.

Outre ce rôle de « fertiliseur », les migrateurs amphihalins sont capables d'activité « d'ingénierie écologique ». Chez les salmonidés en particulier, et dans une moindre mesure, les lamproies, la construction de nids par les femelles constitue un facteur d'impact important pour les communautés benthiques, puisque cette activité est associée à des modifications de la structure du sédiment, et une augmentation de la mortalité des invertébrés benthiques (ex : Moore et al. 2004 ; Sousa et al. 2012).

2.3. DE MULTIPLES MENACES A LA DIFFICILE GESTION DES MIGRATEURS AMPHIHALINS

Du fait de leur cycle de vie marqué par des changements de milieu, les espèces migratrices amphihalines sont sensibles aux changements environnementaux sur de plus grandes échelles spatiales que les espèces dulçaquicoles. Les causes du déclin généralisé (Limburg and Waldman 2009) sont multiples ; cependant les facteurs principaux sont relativement bien identifiés et souvent communs à l'ensemble des espèces migratrices amphihalines (voir *section 1.1* sur les cinq composantes du changement global). En rivière, la surpêche et la perte de connectivité due à l'élévation d'obstacles sur les cours d'eau sont deux facteurs majeurs d'altération des stocks (IPBES 2019). Par exemple, l'implémentation de barrages peut limiter l'accès aux sites de frai privilégiés, empêcher ou retarder la migration (ex : Silva et al. (2019)), induire une mortalité lors du franchissement d'obstacles à la montaison et à la dévalaison ; et impacter négativement la dynamique de populations itéropares (ex : Stich et al. (2019)) et les services écologiques qu'elles fournissent (ex : Zydlewski et al. (2021)). En milieu marin, les pêcheries sont mises en cause dans la diminution de nombreux stocks ; leur incidence étant aggravée par l'incapacité de protéger efficacement les zones de croissance/reproduction en mer compte tenu du manque de connaissances concernant les préférences environnementales et la distribution des zones favorables dans ces milieux (Wilson et Veneranta 2019). Aux facteurs précédemment cités viennent également s'ajouter le rejet de polluants et de

contaminants en rivière (Johnson et al. 2007), la modification du régime fluvial en lien avec les implantations hydroélectriques ou les prélèvements d'eau pour l'agriculture ou la consommation directe, l'extraction de granulats (de Groot 2002), ou l'introduction d'espèces invasives pouvant entrer en compétition avec les migrateurs amphihalins ou les prédateur (Vignon et Sasal 2010 ; Boulêtreau et al. 2020).

Par ailleurs, de nombreuses études ont mis en évidence l'effet du changement climatique sur le fonctionnement et la structure des populations de migrateurs amphihalins. En utilisant des modèles statistiques de distribution d'espèces, (Lassalle et al. 2008a) et Lassalle and Béguer (2009) prévoient, pour certaines espèces migratrices amphihalines (ex : la grande alose, le saumon atlantique *Salmo salar*), une contraction de l'aire de distribution européenne sous l'effet de l'augmentation des températures et du changement de régimes de précipitations à l'horizon de la fin du siècle. Ces résultats convergent avec ceux obtenus à l'échelle de la France, pour le saumon atlantique et l'anguille (scénarios A1B, A2 ou B1, Buisson et al. 2008). Toutefois, en utilisant un approche individu-centré démogénétique, Piou et Prévost (2013) ont démontré que l'augmentation des débits en rivières, associée à la réduction de croissance causé par l'apparition de conditions océaniques moins favorables, constituait la principale menace pour la persistance des populations de saumons dans les petits fleuves côtiers français.

Outre ces effets sur la distribution spatiale des espèces et leur persistance à long-terme, des changements dans la phénologie de migration de montaison ont également déjà été démontrés dans le contexte du changement climatique. En analysant les séries chronologiques de comptage de 5 espèces migratrices amphihalines sur 28 rivières françaises, (Legrand et al. 2021) ont mis en évidence une avancée dans le calendrier migratoire de plusieurs espèces migratrices amphihalines, avec des arrivées plus précoces observées chez le saumon (- 2.9 jours par décennie) et la grande alose (-3.7 jours), entre autres (Legrand et al. 2021). La synchronie dans la phénologie des événements majeurs du cycle de vie (ex : Poulet et al. (2021b)) et les interactions spatiales et temporelles entre espèces demeurent également essentielles au maintien des populations, bien qu'encore trop peu étudiées (Ovaskainen et al. 2010 ; Thorson et al. 2016).

Compte tenu de la multiplicité des pressions subies et de l'ensemble des stades de vie impactés, les poissons migrateurs amphihalins constituent de bons indicateurs de la qualité des cours d'eau. Ces espèces sont notamment intégrées dans les indicateurs « poissons » (ex : EFI, IPR⁺) (Pont et al. 2007, 2013) sous la forme d'une métrique « migrateurs » afin de répondre à la problématique de la continuité des cours d'eau. Elles sont souvent présentées comme des espèces dites « parapluie » dont la conservation bénéficie à l'ensemble de l'écosystème (Simberloff 1998).

Toutefois, la gestion et la conservation et/ou restauration de ces populations reste un défi, étant donné la complexité de la dynamique de population notamment en termes d'errance/homing, des effets du changement climatique sur la répartition des espèces et du manque d'informations et de données

suffisantes à la mise en place d'initiatives efficaces et adaptées (Danto 2021). Si des initiatives de gouvernance à l'échelle locale ont permis une meilleure gestion des poissons migrateurs amphihalins dans certaines régions (ex : arasements de barrages pour fluidifier la remontée des espèces sur certaines rivières françaises dont la Sélune ou la Loire), force est de constater qu'aucun cadre contraignant (à l'exception de quelques espèces comme l'anguille, ou l'esturgeon européen qui font l'objet de plans de gestions ou d'action à l'échelle européenne), n'a réussi à imposer des normes de régulation à l'échelle globale. Ce constat met ainsi en évidence la complexité d'une gestion des migrateurs amphihalins à large échelle, dont les principales difficultés résident dans la circonscription des zones de migration des espèces, pour lesquelles un certain déficit de connaissance existe comme évoqué plus haut (ex : l'anguille européenne, pour laquelle la phase de reproduction et de croissance larvaire sont encore mal comprises) et la prise en considération de l'ensemble des acteurs humains (c.-à-d. institutions publiques, environnementales, pêcheurs professionnelles et amateurs) et non humains (les migrateurs amphihalins eux-mêmes) impliqués (Danto 2021).

3. LA MODELISATION : UN OUTIL PUISSANT POUR REDUIRE L'INCERTITUDE DES CONNAISSANCES ET ALIMENTER LES POLITIQUES DE CONSERVATION

3.1. LES MODELES AU CŒUR D'ENJEUX SCIENTIFIQUES ET SOCIETAUX

La mise en place de mesures de conservation efficaces nécessite une prise de décision concernant des organismes biologiques complexes face à une incertitude impliquant à la fois les connaissances écologiques et les résultats des modèles, et des actions de gestion initiées (Saunders et al. 2018).

Les modèles, dans leur définition la plus large, reposent sur la description simplifiée du fonctionnement d'un système de manière numérique (Börner et al. 2012). Ils permettent, par le biais d'abstractions, de faciliter la réflexion sur un questionnement correctement formulé. Par conséquent, il offre un bon moyen de gérer la complexité et de pallier aux incertitudes, en fournissant des informations sur la dynamique des espèces ciblées ou en prédisant l'évolution des stocks, la persistance des populations ou encore les risques liés aux plans de gestion (Addison et al. 2013).

La construction d'un modèle repose sur l'intégration des connaissances existantes nécessaires à la représentation du système en lien avec les objectifs ayant conduit à son développement. Ces connaissances peuvent être issues de la littérature autour de la question posée, de jugements ou opinions d'experts structurés, ou de données collectées sur le terrain ou issues d'expérimentations (Guisan et Zimmermann 2000) (Figure 9). De même, l'exploration et l'utilisation de modèles peut permettre l'identification de lacunes dans les connaissances disponibles et permettre ainsi d'orienter les futurs travaux d'observation/expérimentation (Figure 9).

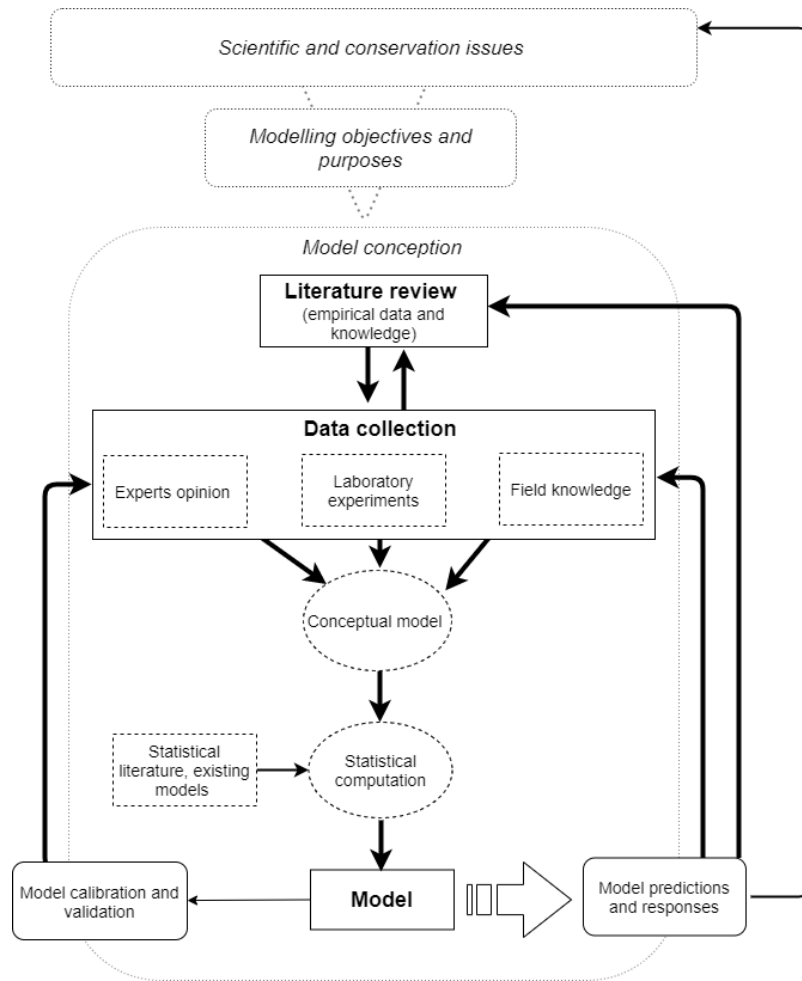


FIGURE 9. Diagramme conceptuel de la conception d'un modèle au sein du processus de recherche et des enjeux scientifiques et sociétaux. Adaptée de Guisan and Zimmermann (2000).

3.2. ARTICLE 1 -- EXEMPLE DU SIMULATEUR *HOOS* (*HASTY OR OMNISCIENT SHADS*) : INTERACTION MIGRATION - REPRODUCTION SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR DE LA GRANDE ALOSE

Dans cette section, j'ai choisi d'illustrer l'utilisation d'un modèle de simulation comme outil pour améliorer notre compréhension des relations existant entre trois processus clés du cycle de vie des migrateurs amphihalins : la migration de montaison, la reproduction et la survie des jeunes stades en fonction de la température. Dans cet exemple, le simulateur appelé '*HoOS*' (*Hasty or Omniscient Shads*) a été spécialement conçu pour répondre à cette question avec comme espèce cible la grande alose *Alosa alosa* dans le système fluvio-estuarien Gironde-Garonne-Dordogne. Cette étude, qui fait suite à mon stage de Master 2 en 2018, a fait l'objet d'une première publication, finalisée au cours de ma première année de thèse, dans la revue *Environmental Biology of Fishes* (IF : 1,683).

ARTICLE 1 – SIMULATION DU TIMING DE MIGRATION ET DE REPRODUCTION SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR CHEZ LA GRANDE ALOSE



Poulet, C., Paumier, A., Lassalle, G., Pierre, M., and Lambert, P. 2021. Simulating upstream migration and spawning timing effects to allis shad reproductive success. *Environ Biol Fish.* doi:10.1007/s10641-021-01151-2.

RESUME DE L'ARTICLE EN FRANÇAIS

Le simulateur HoOS (Hasty or Omniscient Shads) a été développé pour évaluer l'influence de la phénologie de migration et de reproduction sur la survie thermique des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758).

La survie des jeunes stades a été calculée sur la base d'une relation préexistante qui prédit la survie de la grande alose de l'éclosion jusqu'à 14 jours après l'éclosion selon la série chronologique de la température quotidienne de l'eau sur les zones de frayères. L'influence de la phénologie de la reproduction sur la survie des jeunes stades a été testée en considérant que les géniteurs peuvent synchroniser leur activité de frai (c.-à-d. « *omniscient* ») avec la température optimale pour la survie des premiers stades de vie, ou se reproduire immédiatement après leur arrivée sur les frayères (c.-à-d. « *hasty* », traduction : « poissons pressés »). Le taux de survie des jeunes stades a ensuite été calculé pour chaque phénologie de reproduction en utilisant des vitesses de migration différentes (le temps de transit est utilisé ici comme un proxy) et en tenant compte des contraintes physiologiques propres à l'espèce au moment de la reproduction.

Les résultats ont indiqué que la survie des jeunes stades en réponse aux temps de transit des géniteurs en rivière suivait une courbe en cloche, confirmant l'hypothèse d'une période optimale pour la reproduction au cours de la saison. Le gain de survie calculé pour un poisson « *omniscient* » comparativement à un poisson « *hasty* » est plus important lorsque les adultes arrivent précocement sur les frayères, devient le plus faible pour les arrivées intermédiaires, et augmente pour les arrivées tardives. Les simulations issues du modèle HoOS ont démontré que les arrivées précoces et tardives de géniteurs sur les frayères dans des conditions thermiques moins favorables pouvaient être compensées par un comportement de ponte « *omniscient* ». Nos résultats démontrent ainsi que la capacité à synchroniser l'activité de frai avec des conditions thermiques optimales (c.-à-d. « *omniscient* ») est cruciale dans le cadre d'arrivées précoces sur les frayères pour maximiser la survie des jeunes stades.

Environ Biol Fish
<https://doi.org/10.1007/s10641-021-01151-2>



Simulating upstream migration and spawning timing effects to allis shad reproductive success

Camille Poulet · Alexis Paumier ·
Géraldine Lassalle · Maud Pierre ·
Patrick Lambert

Received: 14 December 2020 / Accepted: 15 September 2021
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. 2021

Abstract We developed the HoOS simulator (Hasty or Omniscient Shads) to assess how upstream migration and reproductive timings influence allis shad *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758) temperature-dependent survival of early-life stages. We tested the influence of two reproductive timings depending on whether spawners can synchronize their spawning activity (i.e., referred to as “omniscient fish”) with optimal temperature for early-life stage survival, or simply spawn immediately after arriving on the spawning grounds (i.e., referred to as “hasty fish”). We computed the survival of early-life stages using an existing relationship that predicts the survival of allis shad from hatch to up to 14 days post-hatching according to the time series of daily water temperature at the spawning grounds. The early-stage survival rate was then calculated for each reproductive timing

using a range of upstream migration speed while also considering physiological constraints to spawning adults on reproductive timing. Results indicated that the temperature-dependent survival of early-life stages relative to the migration timing by the adults was dome-shaped, confirming the hypothesis of an optimal period for reproduction across the reproductive season. The expected gain of the early-stage survival under the “omniscient” reproductive timing was highest for early arrivals of adults on the spawning grounds, lowest for intermediate arrivals, and was increasing for late arrivals. The HoOS simulator demonstrated that early and late arrivals of adults calculated as less favorable could be compensated by an “omniscient” reproductive timing. In contrast, for intermediate transit times, the two spawning timings performed the same. Our results provided modelling support that a good match of spawning activity with optimal thermal conditions is particularly crucial for the early arriving adults to maximize allis shad fitness-related outcomes (here early-stage temperature dependent survival), a causal relationship frequently claimed but rarely explored.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01151-2>.

C. Poulet (✉) · A. Paumier · G. Lassalle · M. Pierre ·
P. Lambert
UR EABX, INRAE, 50 avenue de Verdun,
33612 Cestas Cedex, France
e-mail: camille.poulet@inrae.fr

Present Address:
A. Paumier
Directorate for Sea Fisheries and Aquaculture (DPMA),
Ministry of Agriculture and Food, Séquoia Tower, Offices
17/05 and 17/07, 92055 la Défense Cedex, France

Keywords Survival · Fitness · Anadromous fish ·
Temperature

Published online: 15 October 2021

Springer

Introduction

Management of migratory species is a delicate problem requiring a constant evolution in management paradigms, scopes, and approaches in order to be effective (e.g., Drouineau et al. 2018; Lassalle et al. 2008; Waldman et al. 2016). In this context, more investigations on core biological processes are regularly needed to provide new, innovative, and sometimes “out-of-the-box” perspectives and knowledge to help environmental organizations and stakeholders involved in the conservation of natural resources develop finely tuned restoration strategies (e.g., Maes and Volckaert 2007; Miles et al. 2013; Nachón et al. 2019). One of the current knowledge gaps to address for the management and conservation of diadromous species (McDowall 1988) is to better characterize trade-offs/relations that exist between spawning migration and reproduction because both processes can ultimately influence offspring survival and resulting juvenile recruitment. Of central significance is the trade-off between ensuring optimal arrival timing at spawning sites with respect to seasonal environmental conditions while minimizing the costs associated with migration (Morbey and Hedenström 2020). This point is particularly relevant for anadromous species that migrate from the ocean into freshwater and travel hundreds of kilometers upstream to reach the spawning grounds. For such species migrating over long distances, phenological mismatches are likely to occur because favorable conditions triggering the onset of migration may no longer be synchronized with those required for either spawning or offspring survival. Studies are sparse, and mostly concern mechanistic physiological and energetic correlations between the two life history stages in salmonids (Fenkes et al. 2016).

For anadromous species, the within-river reproductive journey begins with the start of migration from saline to freshwaters. The timing of arrival on spawning grounds is determined by several factors such as the initial onset of migration and the swimming speed, which are both linked to temporal-environmental conditions such as temperature, photoperiod, and river discharge (Acolas et al. 2006; Dahl et al. 2004; Forsythe et al. 2012) and is expected to vary among populations and individuals

because of differences in evolutionary life histories, or individual characteristics (e.g., growth rate, size, lipid content) (Tamario et al. 2019). First of all, migrating at favorable times and rates supports the match between offspring requirements and optimal environmental conditions (Dingle 2014). Properly timed migration can reduce “en route” mortality and enhance reproductive success by limiting energy expenditures and conserving sufficient energy reserves to compete for mates and quality breeding habitats (Cooke et al. 2004; Plumb 2018). Nonetheless, the underlying causes that link migration timing to reproductive success differ among species. For alewife *Alosa pseudoharengus* (Wilson, 1811) spawning adults, earlier arrival on spawning grounds was associated with higher reproductive success (estimated using parentage assignments) (Marjadi et al. 2018), while for wild pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), it was the females with intermediate arrivals on the spawning grounds that produced the most offspring (Dickerson et al. 2005). Variability among species is mainly driven by differences in reproductive behavior. Female salmonids deposit their eggs in nests so that intermediate arrivals reduce the risk of nest disturbance by other competing females compared to earlier arrivals (Dickerson et al. 2002, 2005). For alewife, early arrivals were selected against later arriving females, as they have more opportunity to release their eggs during the season (Marjadi et al. 2018).

The within-river reproductive journey ends with the “decision” of where and when to spawn. Few studies have quantitatively assessed the relationship between reproductive success and the spawning timing in fish (Lowerre-Barbieri et al. 2011). Crozier et al. (2008) suggested that Pacific salmon adults adjust their spawning dates so that fry emerge in favorable conditions. Plumb (2018) found evidence that such a phenomenon would result in “adaptation” of spawning phenology by populations in Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) that selected against early migrants depending on the thermal conditions experienced during migration. In contrast, Gerson et al. (2016) demonstrated a case of maladapted spawning timing relative to the thermal conditions during fry emergence for a recently naturalized Pacific salmon population. Considering the within-river reproductive journey as a whole, we

hypothesized that the ability of adult fish to time their reproduction might optimally modulate the reproductive success, measured here as progeny survival, expected from migration timing alone (McNamara et al. 2011).

As most diadromous species, allis shad, *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758) has suffered from a continuous decline among its native range in Western Europe (Limburg and Waldman, 2009; Wilson and Veneranta, 2019). Overfishing, dam obstruction, water pollution, and habitat losses have negatively impacted both critical life stages and population dynamics as a whole (Limburg and Waldman 2009). Until the end of the twentieth century, the Garonne-Dordogne allis shad populations were long considered the most abundant in Europe (Baglinière 2000; ICES 2015; Martin-Vandembulcke 1999). However, from the year 2000 onwards, the population collapsed, leading to a ban of fisheries in the system since 2008. Reproductive failure was one of the proposed explanations for this collapse (Rougier et al. 2012). A regional initiative, the FAUNA/SHAD'EAU project, was launched in 2016 and used a whole-life cycle approach to identify bottlenecks in the functioning of allis shad populations and determine potential knowledge-based management actions to improve this alarming situation.

Like other alosine species, allis shad spend 3 to 6 years at sea before maturing, and then move into the estuaries of large rivers to enter freshwater in spring. Most spawning runs last roughly 2 or 3 months depending on weather conditions (Mennesson-Boisneau et al. 2000). Populations reproduce in spring; most individuals spawning between mid-March and early July (Baglinière and Èlie 2000). Spawning occurs pelagically, at night, in the intermediate and upper reaches of the main stream (Baglinière et al. 2003). Reproduction is characterized by fast and noisy circular movements called “splash” at the river surface allowing spawning acts to be monitored by direct observations of spawning activity on-site or by indirect audio recording (Boisneau et al. 1990). The number of “splashes” recorded is often used as a good proxy of spawner abundance in a population (Chanseau et al. 2004). In the Garonne River, shads were described as “batch spawners” (McBride et al. 2015). Shads develop and release several batches of eggs within the spawning season, due to its non-synchronous oocyte development. Indeed, physical

limitations of the body cavity exist during the hydration phase of oocytes because of increasing egg volume (Murua and Saborido-Rey 2003; Shoubridge and Leggett 1978).

Allis shad spawn in specific habitats characterized by a deep water area followed by a shallow coarse substrate dominated by gravels (Maitland and Hatton-Ellis 2003; Baglinière et al. 2003). After reproduction, most spawners die (semelparous species). Eggs are demersal; they drift downstream to the shallowest areas with sand and gravels before hatching in less than 10 days (Maitland and Hatton-Ellis 2003). The short incubation time leads to the fact that adults and early-life stages experienced similar environmental conditions. Under this statement, recent findings suggested that shads from the Garonne-Dordogne population behaviorally adjusted timing of spawning to optimize the thermal environmental conditions necessary for offspring survival (Lambert et al. 2018; Quinn and Adams 1996). Early stages are particularly sensitive to temperature fluctuations and temporal fluctuations of primary production because of their limited energy storage. For instance, lower water temperature may delay the development of eggs and larvae (Lorda and Crecco 1987), thereby leading to higher predation risk. Recent studies have substantially increased knowledge of the thermal preferences of spawners (Paumier et al. 2019), the influence of other environmental cues on reproduction (Paumier et al. 2020), and the temporal dynamics of spawning (Tentelier et al. 2018). In this context, assessing reproductive success relative to both reproductive and migration timings may shed some light on the intricate mechanisms at play, increasing our knowledge on shad ecology and ultimately contributing to more informed solutions for population recovery.

To do so, a simulator relying on an existing survival model was developed to explore the relative influence of both migration and reproductive timings on the survival of early-stage (eggs and larvae) allis shad based on thermal conditions (hereafter referred to as early-stage temperature-dependent survival). The HoOS simulator, standing for “Hasty or Omniscient Shad,” was based on the temperature dependent survival curve of Jatteau et al. (2017), which predicted the survival of early-life stages for allis shad (from hatch to up to 14 days post-hatching) according to the time series of daily water temperature at the

spawning grounds. The HoOS simulator was designed to calculate the difference in early-stage temperature-dependent survival between two contrasted reproductive timings for different putative spawning migration transit times. The reproductive timing in question was the ability of shad to time their spawning activities with optimal environmental windows. The shape of the resulting curve will help identify the fitness consequences of early, intermediate, and late arrivals of adults on spawning grounds. It will guide research needs to enhance and ground-truth these results and make them more operational for management. Nonetheless, the influence of environmental factors on the early-stage survival gain other than temperature will not be addressed in the present study.

Material and methods

Study area

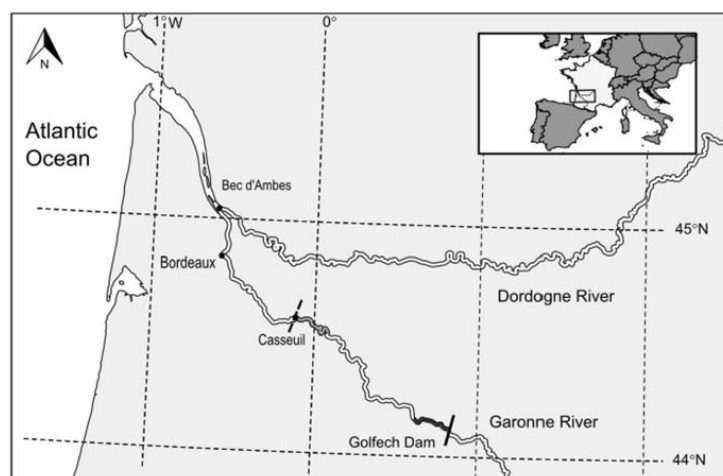
Data inputs for the HoOS simulator were collected in the Garonne River, located in the South West of France (Fig. 1; Online Resource 1). The Garonne River is characterized by a pluvial regime with a significant contribution of snowmelt to spring river discharge and major spring floods. The migration “route” from the lower to upper reaches of the river is relatively open. The main spawning grounds of the Garonne River are located downstream of the first

hydroelectric dam, which is about 270 km from the outlet. The use of water for hydropower is moderate, compared to other rivers with most uses associated with intensive agriculture (Arevalo et al. 2020).

Regional ecological data

Inputs included two regional time series. The first time series, later called CPUE (i.e., catch per unit effort), corresponded to 3 years of daily fishing data (i.e., 2005, 2006, 2007) and was used to estimate the migration departure from the lower part of the river. Fisheries data were extracted from the “GIRPECH” database (INRAE, Cestas, France) which gathered fisheries data from cooperating professional fishermen (see Castelnaud et al. 2001 for more details). The database included information on fishing activity (e.g., time, fishing zone, gear type, effort) and catch (e.g., species, number of fish captured). Catch data considered in this study were all collected in the “Garonne Fluvial Zone” (hereafter called “GFZ”) located around 100 km downstream of the spawning areas out of the tidal influence (Fig. 1, Online Resource 1). In 2005, 2006, and 2007, cooperating fisheries in this zone involved one fisherman fishing with drift gillnets. Total catch was provided daily and divided by the effort to calculate a daily CPUE (see Online Resource 1). The effort corresponded to the number of fishing gears. The second time series corresponded to the daily average water temperatures

Fig. 1 Map of the Gironde-Garonne-Dordogne system. The river portion in gray is for the fishery area where adult allis shad were captured while migrating to spawning grounds. The river portion in black is for the main spawning grounds. The black dashed line at Casseuil represents the tidal limit and the black plain line represents the Golfech dam where the water temperature was recorded. One degree of latitude is equal to 111 km



(°C). Temperatures were recorded at the control station at the Golfech Dam fish pass located 2 km upstream of the main spawning sites. The temperature was recorded every hour (automatic probe NKE S2 T) and averaged by day. The daily average water temperatures were used as inputs in the survival model to estimate the early-stage survival (see “[Calculation of allis shad early-stage survival for different transit times](#)” section).

More details on time series collected in the Garonne River can be found in Paumier et al. (2019, 2020) (Fig. 1; Online Resource 2).

Over the 38-year period from 1977 to 2018, the annual average water temperature (in °C) and river discharge (in m^3s^{-1}) of a spawning season ranging from the 1st of March to the 31st of August in the Garonne River were 17.4 ± 5.60 °C (mean \pm standard deviation) and 389 ± 323 m^3s^{-1} , respectively. In 2005 and 2007, the water temperature was in the range of the multi-decadal average, with a mean temperature of 17.4 ± 6.39 °C and 17.8 ± 5.05 °C, respectively, for the same period. In 2006, warmer temperatures were recorded, with an annual average of 19.6 ± 6.46 °C. The river discharge was always below the multi-decadal average, with an average of 260 ± 166 m^3s^{-1} , 261 ± 351 m^3s^{-1} , and 353 ± 223 m^3s^{-1} , in 2005, 2006, and 2007, respectively (Arevalo et al. 2020).

The HoOS simulator

Several steps were necessary to test the influence of the migration timing and reproductive timing on the early-stage temperature-dependent survival of shad (Fig. 2). First, 61 time series of adult arrivals at the spawning grounds were simulated by applying different transit times (lags between 0 and 60 days from the downstream part of the river to the spawning grounds) to migration waves defined from the CPUE time series (“[Simulation of arrival time series at the spawning grounds](#)” section). Next, two contrasted spawning timings (“[Definition of two contrasting spawning timings](#)” section) were defined for spawners according to whether or not they could anticipate optimal thermal conditions for reproduction while on the spawning grounds (i.e., the “omniscient” versus the “hasty” reproductive timing). Also, three physiological constraints on the reproductive timing were introduced to modulate the expression of a specific option through time (“[Consideration of constraints](#)

on shad reproductive timing” section). Hence, combinations of spawning days for the “omniscient” and “hasty” reproductive timings were computed for a set of 27 combinations of constraints (“[Determination of spawning day combinations](#)” section). Finally, early-stage temperature-dependent survival was calculated for the 61 time series of adult arrivals on the spawning grounds using the model of Jatteau et al. (2017) and the recorded temperatures of the two possible spawning timings and the 27 combinations of physiological constraints (Fig. 2) (“[Calculation of allis shad early-stage survival for different transit times](#)” section). The mean difference of survival between the two reproductive timings was plotted against the transit time. All the analyses were performed using R version 3.4.4 (R Core Team 2018) (see Online Resource 3 for the R script).

Simulation of arrival time series at the spawning grounds

Simulated arrival time series at the spawning grounds were obtained following a three-step process. First, the start of upstream migration of allis shad from the downstream part of the river was simulated by using the CPUE time series and a Gaussian mixture model (GMM) (Reynolds 2015). Allis shad upstream migration is characterized by intermittent pulses or waves of fish migrating together approximately at the same time, in response more or less, to the same environmental cues over the season, and as such, follows a multimodal distribution (Rochard 2001). Hence, using a Gaussian mixture model to approximate migration events appeared appropriate if the timing of migration is considered a quantitative trait (Jonzén et al. 2006; Knudsen et al. 2007; Miller et al. 2002). Each wave in the upstream migration process was defined by three parameters of the Gaussians: a mean μ corresponding to the day of the migration peak, a standard deviation σ linked to the wave duration (the wave duration was around 4 times the standard deviation), and a relative proportion of fish belonging to each wave π . The Gaussian mixture model resulting from the mixture of several migration pulses of fish was implemented with the R “mixdist” package (Macdonald and Du 2018) using the maximum likelihood method and the iterative expectation–maximization algorithm (McLachlan and Krishnan 2007).

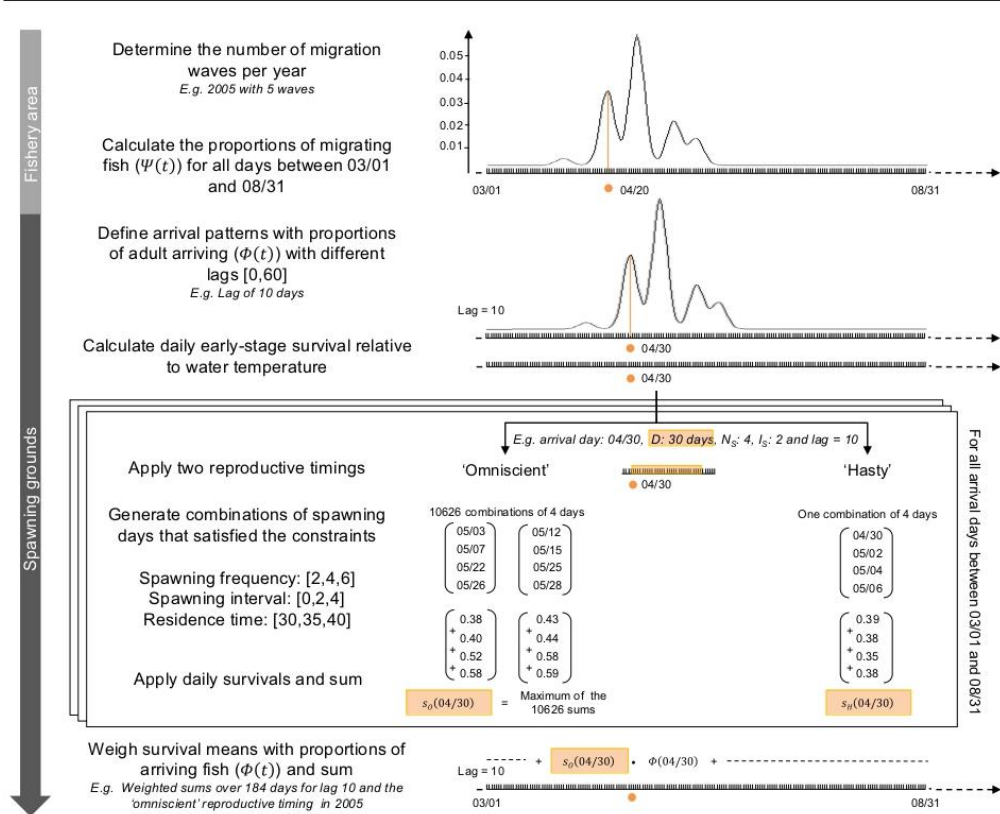


Fig. 2 Conceptual diagram of the HoOS simulator designed to test the relative importance of migration and reproductive timings on early-stage allis shad temperature dependent survival. The procedure was iteratively applied for all lags between 0

and 60, including each of the 27 combinations of physiological constraints on the reproductive timing for 2005, 2006, and 2007

The starting values for the means in the maximization algorithm were defined with a constant interval between migration peaks, i.e., the duration between the first and the last observed migration run (CPUE>0) divided by the number of waves tested. The starting value for the standard deviation was set to 4 days in relation to the tidal influence on the upstream migration (Rochard 2001). The standard deviations were constrained to be equal for all waves in a given year to avoid flat waves. Numbers of waves n_k in a given year were selected between 1 and 6 according to the lowest corrected Akaike information criterion adjusted for small sample size

(AICc) (Burnham and Anderson 1998; Burnham et al. 2011).

Second, the proportions of fish that start migrating each day $\Psi(t)$ were calculated as weighted sums of proportions for all waves in a given year. The proportion of fish starting migration on day t was written as:

$$\Psi(t) = \sum_{k=1}^{n_k} \pi_k \cdot N(t | \mu_k, \sigma_k) |$$

where $N(t | \mu, \sigma)$ is a Gaussian density function of mean μ and standard deviation σ .

Finally, time series of adult arrivals on the spawning grounds were simulated from the 1st of March to the 31st of August to encompass the spawning period commonly observed in the Garonne River, i.e., from mid-March to early July. A transit time before reaching the spawning grounds λ was added to the upstream migratory pattern. As such, for a lag of 3 days, the proportion of fish leaving the downstream part of the river on the 26th of March arrived on the 29th of March 2005. The proportion of fish arriving on the spawning ground on day t was expressed as follows:

$$\Phi(t) = \Psi(t - \lambda)$$

A sequence of transit times from 0 to 60 days were considered to explore the impact of different swimming capabilities of fish. The range of tested transit times was chosen to encompass the migration speeds found in the literature; i.e., shads spend between 2 and 10 days to travel the 100 km from the downstream part of the river to the spawning grounds (Bellariva 1998; Mennesson-Boisneau 1990; Rochard 1992, 2001; Tétard et al. 2016).

Definition of two contrasting spawning timings

Two contrasting spawning timings related to the capacity of fish to time key life history phases with optimal thermal conditions for offspring survival were defined and considered for spawners arriving at the spawning grounds (Lowerre-Barbieri et al. 2011; McNamara et al. 2011). First, the “omniscient” reproductive timing corresponded to hypothetical fish that reproduced based on optimal use of temperature time series at the spawning grounds to maximize the early-stage temperature-dependent survival. As energetic costs linked to this option were not considered, the survival associated with “omniscient” fish was assumed to be maximized. Under this hypothesis, the spawning dates always matched with the best possible timing in terms of temperature for each year. This reproductive timing required foreseeing upcoming thermal conditions by using proximate environmental cues. Contrasting with the first option, the “hasty” reproductive timing was for hypothetical fish that spawned as fast as possible, i.e., right after arrival on spawning grounds as well as the days after in accordance to physiological constraints (see below), but

exempt of the influence of any environmental cues. Allis shad from the Garonne-Dordogne population were strongly suspected of expressing a reproductive timing between the two decision rules described above, though the exact position in the spectrum is unknown (Lambert et al. 2018).

Consideration of constraints on shad reproductive timing

Three physiological constraints were considered in the simulator related to “when” a fish can effectively spawn in the time series depending on its arrival date and its spawning timing: the maximum number of spawning nights (N_s) (also referred as to “spawning frequency” sensu Lowerre-Barbieri et al. (2011)), the minimum interval between spawning nights (I_s) (also referred as to “spawning interval” (Almatar et al. (2004)), and the maximum residence time on the spawning grounds (D). The maximum number of spawning nights and the minimum interval between nights were set to 2, 4, or 6 nights and 0, 2, or 4 nights, respectively. These specific combinations were based on previous studies on allis shad spawning dynamics, suggesting that spawning acts can extend up to 6 nights (Tentelier et al. 2018) and account for shad non-synchronous oocyte development; this means that two reproductive acts must be separated by at least two nights (Olney et al. 2001; Lowerre-Barbieri et al. 2011). The maximum residence time, linked to the physiological stress associated with starvation and osmoregulation in freshwater (Dodson et al. 1972; Glebe and Leggett 1981), was set to 30, 35, or 40 days. Values proposed for D were set to allow all spawning nights to occur for the “hasty” option. As such, the tested values were higher than the longer stay defined by the two other constraints in the simulator, i.e., $6 * (4 + 1)$. The maximum residence time on spawning grounds was defined under the observation that shads spend an average of 29 to 34 days on spawning grounds (Olney et al. 2006; Aunins and Olney 2009). In all cases, the mortality referring to adults on spawning grounds was not considered here.

Determination of spawning day combinations

For the “hasty” reproductive timing, with a number of spawning nights N_s and an interval between spawning

I_s , a fish arriving on day t at the spawning grounds will spawn on day t and then every I_s th day. This corresponded to one vector of length N_s . For the “omniscient” reproductive timing, all the sequences of N_s spawning days separated by I_s days within the residence time D were calculated. Spawning day combinations were calculated for the 27 sets of N_s , I_s , and D for both reproductive timings.

Calculation of allis shad early-stage survival for different transit times

Embryo and larvae survival were computed regarding water temperature using a model derived from Jatteau et al. (2017). Embryos and larvae were obtained from stimulated artificial reproductions, and exposed to several temperatures ranging from 15–35 °C to test for their thermal tolerance. Embryonic survival was determined just prior to hatching, by counting the number of live embryos with respect to temperature. For larvae, the survival was estimated daily by counting the number of dead and alive larvae during the 14 days of larvae rearing (see Jatteau et al. (2017) for more details regarding experimental conditions). Based on these experimental results, a survival model was then developed to predict the survival rates at different temperatures for embryo and larvae up to 14 days post-hatching. The maximal survival rate (i.e., greater than 80%) occurred at temperatures ranging from 16.6 to 24.8 °C.

Embryo survival was assessed using a logistic regression model with a cubic polynomial of temperature. Thermal tolerance of larvae was estimated using a survival model with an exponential distribution (see equations and justifications in Jatteau et al., 2017). This model was applied to the daily water temperature time series at the spawning grounds in the Garonne River in 2005, 2006, and 2007 to calculate the early-stage temperature-dependent survival stages (from hatch to up to 14 days post-hatching) for each day in a year.

Whatever the reproductive timing, the global offspring survival was computed as the sum of offspring survival for each day of spawning adult arrival on the spawning grounds (i.e., 184 days) weighted by the proportion of arrival between the 1st of March and the 31st of August. The offspring survival for each day of arrival on the spawning grounds was the sum of survival for each day of spawning in the sequence:

$$\sum_{t=t_s}^{t_e} \left(\Phi(t) \cdot \sum_{d=d_{t,1}}^{d_{t,N_s}} s(d) \right)$$

where t_s and t_e were the dates of the start and the end of the reproduction season (i.e., 1st of March and 31st of August, respectively), $d_{t,1}$ and d_{t,N_s} the first and last date of spawning for adults arriving on the spawning grounds day t , and $s(d)$ the temperature-dependent survival for the offspring born day d .

For the “hasty” reproductive timing, the sequence of spawning dates had N_s dates that were defined as $d_{i,t} = t + (i - 1)I_s$, with i being an integer between 1 and N_s .

For the “omniscient” reproductive timing, the sequence of spawning dates corresponded to the N_s dates separated by at least I_s days that maximized the sum of survivals for offspring born on these dates. It was computed as follows:

$$(d_{t,1}, \dots, d_{t,N_s}) = \underset{\substack{d_1 \geq t \\ d_{i+1} > d_i + I_s \\ d_{N_s} \leq t + D}}{\operatorname{argmax}} \left(\sum_{d=d_1}^{d_{N_s}} s(d) \right)$$

The global offspring survival for a season was calculated considering the timing of adult arrival on the spawning grounds for different lags comprised between 0 and 60 days as defined in “Simulation of arrival time series at the spawning ground.” The difference in survival (latter called survival gain) between the two spawning timings was plotted for each transit time to highlight antagonistic or synergistic (negative or positive) effects between the migration timing and the spawning timings considering the 27 combinations of constraints. Steps described in “Simulation of arrival time series at the spawning ground,” “Determination of spawning day combinations,” and “Calculation of allis shad early-stage survival for different transit times” were performed for each year separately.

As we explicitly made assumptions on when shad can effectively spawn relative to physiological constraints, inferences from this simulator were drawn using the relative differences between model outcomes (i.e., for both reproductive timings) rather than the absolute values from any one simulation.

Results

Number of migration waves and daily predicted proportions of fish migrating

According to the times series from the drift net fisheries of allis shad, observed spawning runs in the Garonne fluvial zone occurred from March 26 through June 2 in 2005 (68 days), from April 1 through May 23 in 2006 (52 days), and from April 14

through May 26 in 2007 (42 days). A total of 2967, 1915, and 409 shads were actually captured in the nets over these periods (i.e., representing 37, 41, and 21 fishing days with captures, respectively). The AICc criterion allowed selecting the number of migration waves: a 5-wave pattern in 2005 and a 2-wave pattern in 2006 and 2007 (Table 1; Fig. 3). Migration waves lasted 12 days, 25 days, and 21 days in 2005, 2006, and 2007, with all waves of a given year having the same duration. The maximum proportion of

Table 1 Key parameters for upstream migration waves according to the Gaussian Mixture Models run on the 3 years of the CPUE data

Days corresponded to Julian dates (calendar dates). The wave duration was obtained by multiplying by 4 the standard deviation

Wave number	Day of the migration peak (Julian Dates) (mean or μ)			Parameter linked to the wave duration in days (standard deviation or σ)			Relative proportion of fish belonging to each wave		
	2005	2006	2007	2005	2006	2007	2005	2006	2007
1	91	109	114	3.02	6.23	5.20	0.02	0.59	0.62
2	110	130	133	3.02	6.23	5.20	0.26	0.41	0.38
3	122	–	–	3.02	6.23	5.20	0.46	–	–
4	137	–	–	3.02	6.23	5.20	0.16	–	–
5	147	–	–	3.02	6.23	5.20	0.09	–	–

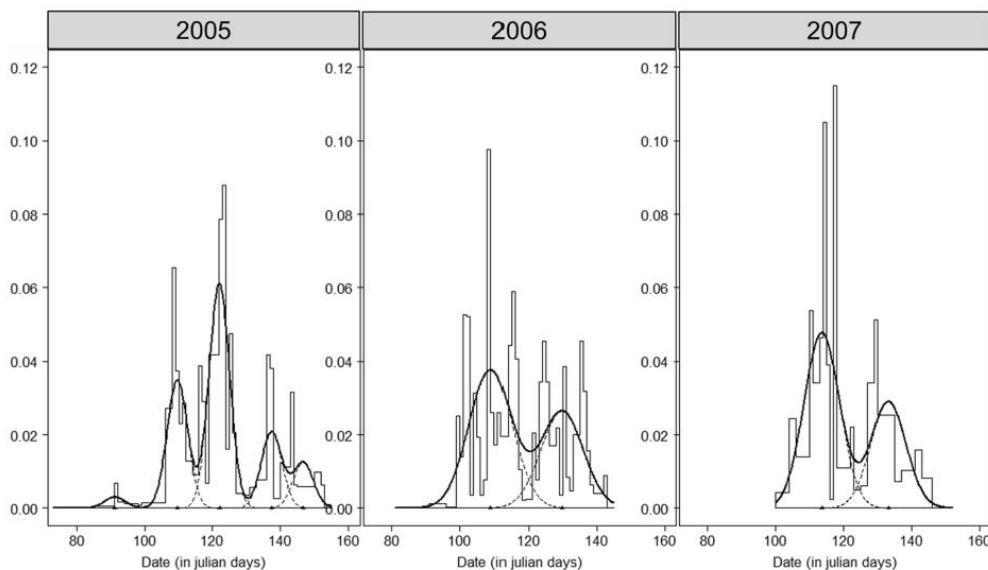


Fig. 3 Departure migration patterns in the downstream part of the river observed and estimated for the 3 years of fisheries data. Years are ordered from 2005 (left) to 2007 (right). Catch Per Unit Effort (CPUE) of adult allis shad used to fit the

Gaussian Mixture Models (GMMs) are in gray step line. The proportions of fish that start migrating each day estimated from the GMMs are depicted with the black curve

fish migrating daily within each season (i.e., weighted sums of proportions for all waves in a given year) was 0.061, 0.038, and 0.048 in 2005, 2006, and 2007 with 37, 40, and 36 days with minimum values equal or above 0.01.

Early-stage temperature dependent survival across transit times

The mean early stage allis shad survival gain of the “omniscient” reproductive timing over the “hasty” reproductive timing ranged between 0.004 and 0.152 over the 3-year period. The early-stage temperature-dependent survival relative to the migration timing was dome-shaped for the two reproductive timings and the 27 combinations of physiological constraints; individuals departing and arriving at intermediate dates achieved the highest success, whereas early and late fish performed less well.

Trade-off between migration and reproductive timings

Unsurprisingly, early-stage survivals corresponding to the “omniscient” reproductive timing were higher than those calculated for the “hasty” reproductive timing regardless of adult transit time up to the spawning grounds and the combination of physiological constraints (Fig. 4). The highest differences in early-stage survival between the two spawning timings were observed for the adult early arrival dates on the spawning grounds (i.e., <20 days of transit time). Likewise, the variability in survival gain between the

two reproductive timings was higher for early arrivals whatever the combination of physiological constraints. For intermediate transit times (i.e., around 40 days), the difference in early-stage temperature-dependent survival between the two reproductive timings reached a minimum. However, these rose again for later arrivals on the spawning grounds, at least in 2 of the 3 years. The omniscient option led to higher offspring survival and more so at the beginning and end of the spawning season.

Discussion

The HoOS simulator: strengths, limits, and related improvements

The HoOS simulator innovatively combined in the same methodological framework both migration and reproductive timings to assess allis shad early-stage temperature-dependent survival. Fish reproductive timing in itself is still relatively unstudied; shad and other anadromous species are no exceptions (Lowerre-Barbieri et al. 2011). As such, the present work constituted one of the first attempts to relate variability in reproductive timing to reproductive success for a wild anadromous population. Other works on the reproductive timing of anadromous species exist, but were mostly designed to study the match-mismatch hypothesis between the timing of spawning and the period of thermal suitability for stocked populations of salmonids (Gerson et al. 2016; Peterson et al. 2020). To circumvent the issue of scarcity in

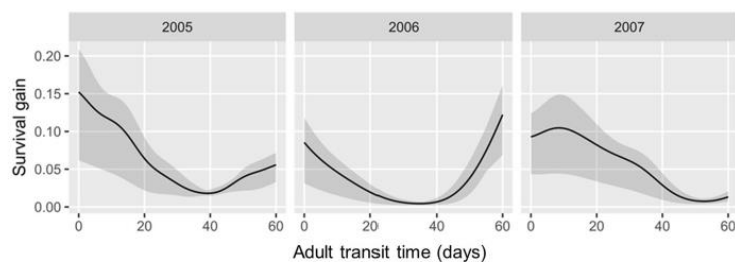


Fig. 4 Early-stage allis shad survival gain of the “omniscient” reproductive timing over the “hasty” reproductive timing for a range of transit times. The three panels represented the three years considered in the analysis. The gray envelop depicted the

variability in the absolute survival gain for the 27 combinations of physiological constraints, and the solid line the mean of the survival gains

corollary data and strengthen our modelling results at the same time, the effect of 27 sets of three potential constraints linked with spawning timing were tested in the present study to provide a range of survival estimates for a given transit time instead of a single value. In addition, two extreme reproductive timings were used to cover a large envelope of situations as the realized timing is still largely unknown. The evidence from this and other studies supports the conclusion that shad have the ability to adjust the spawning behavior to be more effective than a simply random choice of spawning dates (Lambert et al 2018).

Although we modeled the effect of migration and reproductive timing on fish reproductive success in the HoOS simulator, the influence of riverine environmental factors on the upward migration of allis shad was not considered (Acolas et al. 2004; Boisseneau et al. 1985; Tétard et al. 2016). One can imagine a situation in which migration patterns may be altered by the effect of temperature and discharge during the journey to spawning grounds; migration waves could end up superposing due to a delay or acceleration in migration. To test that hypothesis, specific transit times have to be applied to each wave based on environmental conditions. This requires a calibration phase with observations of arrival patterns at the spawning grounds. However, the time series available until now for the Garonne River was composed of seasonal observations of reproductive activities, which are the result of both arrival patterns and spawning timings. So, given the scarcity of relevant empirical data, one option could be to rebuild the pattern of arrivals on the spawning grounds from the recorded time series of reproductive activities and the “realized” spawning timing (i.e., unknown, but in the range between “hasty” and “omniscient” timings). This “realized” spawning timing could be defined as the likely decision rule that optimizes the subsequent temperature-dependent survival of offspring for conditions observed for the last 30 years based on the environmental stimuli that a fish can perceive (i.e., temperature and discharge from the present day and the previous ones; see Paumier et al. (2019) for example. Such a prospect seems conceivable because temporal autocorrelations convey information about future environmental conditions (Sabo and Post 2008). The flexible neural network (Huse et al. 1999) was identified as a potential method as well as the logistic function. Revising the approach with

different transit times for migration waves depending on environmental factors such as river temperature and/or discharge might be of particular relevance, especially in the growing context of climate change (Ellis and Vokoun 2009; Lombardo et al. 2020) and the expected increase in the prevalence of warm water associated with low discharge events for the Garonne River (Arevalo et al. 2020). Such joint environmental changes are likely to strongly impact spring spawners such as allis shad by acting in opposition on their upstream migration and spawning activity. So, efforts should be invested to deal with the spatiotemporal complexity of migration and go beyond univariate analysis by integrating multiple cues simultaneously. If implemented, this improvement would also require venturing into the field of energetic expenditures associated with migration and the subsequent existing trade-offs between investments in migration or reproduction (Leonard and McCormick 1999; Morbey and Hedenström 2020). In addition, no additional mortality was considered during migration despite the fact that these rivers are highly anthropized. Integrating differential mortality rates linked with migration timing was identified as a relevant but more distant simulator improvement.

Highlighting interactions between migration and reproduction, and some considerations in terms of management

The HoOS simulator put reproduction of allis shad in the context of the complex life cycle of anadromous fish. Simulations demonstrated that lower offspring survival calculated for early arrivals on the spawning grounds might be compensated by the adoption of an “omniscient” timing by spawners, while intermediate arrivals resulted in similar early-stage survival for both timings. This explicitly suggested that the optimal use of environmental cues is not necessary once arrivals at the spawning grounds coincided with a period of thermally suitable environmental conditions for reproduction and subsequent early-stage survival. These quantitative modelling findings demonstrated support for the close relationship between migration timing, spawning timings, and reproductive success in anadromous fish; a causal relationship frequently claimed but rarely explored. By neglecting the energetic costs linked to migration and reproduction, our study probably overestimated the survival gain

between the two reproductive timings. Accounting for such trade-offs between migration and reproductive timing (Morbey and Hedenström 2020) would most probably partly offset the selective advantage of adopting an ‘omniscient’ reproductive timing.

Few similar studies linking multiple life stages to reproductive success exist, and more focused on migratory birds. For example, Gienapp and Bregnballe (2012) found that the fitness consequences of arrival times for cormorants were explained by a close positive link between arrival time at the colony and breeding time. A study on river herring (i.e., *Alosa pseudoharengus* and *A. aestivalis* (Mitchill, 1814) statistically examined the extent to which migration timing and duration influenced the timing and duration of spawning, but without assessing the resulting fitness consequences (Rosset et al. 2017). The migration start date and the mean migration timing were found to explain a low but significant amount of the variation in the initial timing of spawning in 20 lacustrine systems inhabited by river herring populations.

If interactions between migration and reproduction are confirmed as an important driver of migratory population resilience, then the HoOS simulator and the information presented here could shed some lights towards more effective management of this species of concern. A suitable approach could be to question the authorities and organizations involved in allis shad management to determine what simulations might be particularly meaningful in their catchment. Investing in this applied research path could help define the optimal time period/window in spring that will allow management efforts to produce the most effective runs in terms of thermal offspring survival. Attention during this period could be put on the conditions experienced by migrating spawners in terms of exposure to stressors (such as stressful dam passages) to produce individuals with the best possible physiological status. This might be worth considering when managing shad populations in a way to improve fitness-related outcomes (Minke-Martin et al. 2018).

Conclusions

In a data-deficient situation, the HoOS simulator allowed for the separation of the reproductive success between the timing of migration and the timing of reproduction. Though there is no information to

support either reproductive timing, the simulations showed that for allis shad, the penalties in terms of reproductive success for arriving early could be compensated by properly timed reproduction. These modelling results called for more information to make the approach more operational for management. Field data collection should focus on the timing of allis shad migration (particularly arrivals at the spawning grounds) and spawning seasonality and frequency for populations across the species range as they show contrasted abundance trends. A comprehensive understanding of variability in migratory and reproductive timing among populations and the potential link with population resilience could be an integral component of the future modelling effort on allis shad population dynamics.

Acknowledgements This study was co-funded by Agence de l’Eau Adour Garonne and Nouvelle-Aquitaine Region within the SHAD’EAU/FAUNA projects (coordination: Françoise Daverat (INRAE)). Thanks go to Hilaire Drouineau (INRAE) and Cédric Tentelier (INRAE) for their crucial advice on the design of the methodology. Many thanks to Betsy Barber (INRAE) who kindly edited this manuscript. We also thank the reviewers and editor whose comments greatly improved the paper.

Author contribution All authors contributed to the study conception, design, and implementation. A first draft was written by Camille Poulet and Alexis Paumier and then all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Funding This study was co-funded by Agence de l’Eau Adour Garonne and Nouvelle-Aquitaine Region within the SHAD’EAU/FAUNA projects (coordination: Françoise Daverat (INRAE)).

Availability of data and material Data used to run the HoOS simulator were made openly available in Online Resources 1 and 2.

Code availability New code was developed for the execution of the study. This code was made openly available in Online Resource 3.

Declarations

Competing interests The authors declare no competing interests.

Ethics approval Not applicable.

Consent to participate Not applicable.

Environ Biol Fish

Consent for publication Not applicable.**References**

- Acolas ML, Bégout-Anras ML, Véron V, Jourdan H, Sabatié MR, Baglinière JL (2004) An assessment of the upstream migration and reproductive behaviour of allis shad (*Alosa alosa* L.) using acoustic tracking. ICES J Mar Sci 61:1291–1304. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.07.023>
- Acolas ML, Véron V, Jourdan H, Bégout ML, Sabatié MR, Baglinière JL (2006) Upstream migration and reproductive patterns of a population of allis shad in a small river (L' Aulne, Brittany, France). ICES J Mar Sci 63:476–484. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.022>
- Almatar SM, Lone KP, Abu-Rezq TS, Yousef AA (2004) Spawning frequency, fecundity, egg weight and spawning type of silver pomfret, *Pampus argenteus* (Euphrasen) (Stromateidae), in Kuwait waters. J Appl Ichthyol 20:176–188. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00546.x>
- Arevalo E, Lassalle G, Tétard S et al (2020) An innovative bivariate approach to detect joint temporal trends in environmental conditions: application to large French rivers and diadromous fish. Sci Total Environ 748:141260. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141260>
- Aunins A, Olney JE (2009) Migration and spawning of American shad in the James River, Virginia. Trans Am Fish Soc 138:1392–1404. <https://doi.org/10.1577/T08-160.1>
- Baglinière J-L, Sabatié MR, Rochard E et al (2003) The allis shad *Alosa alosa*: Biology, ecology, range, and status of populations. Am Fish Soc Symp 2003:85–102
- Baglinière JL, Élie P (2000) Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp) : écobiologie et variabilité des populations. Cemagref, Inra Éditions, Paris
- Baglinière JL (2000) Le genre *Alosa* sp. In: Baglinière JL, Elie P (eds) Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp) : écobiologie et variabilité des populations. Cemagref, INRA Éditions edn., Paris, pp 3–30
- Bellariva G (1998) Contribution à l'étude du déroulement de la migration et de la reproduction de la grande alose (*Alosa alosa* L.) en Garonne: étude prospective de la dévalaison des juvéniles. Thèse de doctorat, ENSA.
- Boisneau P, Mennesson C, Baglinière JL (1985) Observations sur l'activité de migration de la grande alose *Alosa alosa* L. en Loire (France). Hydrobiologia 128:277–284. <https://doi.org/10.1007/BF00006824>
- Boisneau P, Mennesson-Boisneau C, Baglinière JL (1990) Description d'une frayère et comportement de reproduction de la grande alose (*Alosa alosa* L.) dans le cours supérieur de la Loire. Bull Fr Pêche Piscic. <https://doi.org/10.1051/kmae:1990022>
- Burnham KP, Anderson DR (1998) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 1st edn. Springer, New-York
- Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP (2011) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. Behav Ecol Sociobiol 65:23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Castelnaud G, Rochard E, Le Gat Y (2001) Analyse de la tendance de l'abondance de l'aloise *Alosa alosa* en gironde à partir de l'estimation d'indicateurs halieutiques sur la période 1977–1998. Bull Fr Pêche Piscic 362(363):989–1015. <https://doi.org/10.1051/kmae:2001032>
- Chansau M, Castelnaud G, Carry L, Martin-Vandembulcke D, Belaud A (2004) Essai d'évaluation du stock de géniteurs d'aloise *Alosa alosa* du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne sur la période 1987–2001 et comparaison de différents indicateurs d'abondance. Bull Fr Pêche Piscic. <https://doi.org/10.1051/kmae:2004023>
- Cooke SJ, Hinch SG, Farrell AP, Lapointe MF, Jones SRM, Macdonald JS, Patterson DA, Healey MC, Van Der Kraak G (2004) Abnormal migration timing and high en route mortality of sockeye salmon in the Fraser River, British Columbia. Fisheries 29:22–33
- Crozier LG, Hendry AP, Lawson PW, Quinn TP, Mantua NJ, Battin J, Shaw RG, Huey RB (2008) Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon. Evol Appl 1(2):252–270. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00033.x>
- Dahl J, Dannewitz J, Karlsson L, Petersson E, Löf A, Ragnarsson B (2004) The timing of spawning migration: implications of environmental variation, life history, and sex. Can J Zool 82:1864–1870. <https://doi.org/10.1139/z04-184>
- Dickerson BR, Quinn T, Willson MF (2002) Body size, arrival date, and reproductive success of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*. Ethol Ecol Evol 14:29–44. <https://doi.org/10.1080/08927014.2002.9522759>
- Dickerson BR, Brinck KW, Willson MF, Bentzen P, Quinn TP (2005) Relative importance of salmon body size and arrival time at breeding grounds to reproductive success. Ecology 86:347–352. <https://doi.org/10.1890/03-625>
- Dingle H (2014) Migration: the biology of life on the move, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford
- Dodson JJ, Leggett WC, Jones RA (1972) The behavior of adult American shad (*Alosa sapidissima*) during migration from salt to fresh water as observed by ultrasonic tracking techniques. J Fish Res Board Can 29:1445–1449. <https://doi.org/10.1139/f72-223>
- Drouineau H, Carter C, Rambonilaza M, Beaufarou G, Bouleau G, Gassiat A, Lambert P, Le Floch S, Tétard S, de Oliveira E (2018) River continuity restoration and diadromous fishes: much more than an ecological issue. Environ Manag 61:671–686. <https://doi.org/10.1007/s00267-017-0992-3>
- Ellis D, Vokoun JC (2009) Earlier spring warming of coastal streams and implications for alewife migration timing. N Am J Fish Manag 29:1584–1589. <https://doi.org/10.1577/M08-181.1>
- Fenkes M, Shiels HA, Fitzpatrick JL, Nudds RL (2016) The potential impacts of migratory difficulty, including warmer waters and altered flow conditions, on the reproductive success of salmonid fishes. Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 193:11–21. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.11.012>
- Forsythe PS, Scribner KT, Crossman JA, Ragavendran A, Baker EA, Davis C, Smith KK (2012) Environmental

- and lunar cues are predictive of the timing of river entry and spawning-site arrival in lake sturgeon *Acipenser fulvescens*. *J Fish Biol* 81:35–53. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03308.x>
- Gerson MT, Marklevitz SAC, Morbey YE (2016) Timing of spawning and predicted fry emergence by naturalized Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in a Lake Huron tributary. *J Gt Lakes Res* 42:678–686. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.03.008>
- Gienapp P, Bregnballe T (2012) Fitness consequences of timing of migration and breeding in cormorants. *PLoS ONE* 7:e46165. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046165>
- Glebe BD, Leggett WC (1981) Temporal, intra-population differences in energy allocation and use by American shad (*Alosa sapidissima*) during the spawning migration. *Can J Fish Aquat Sci* 38:795–805. <https://doi.org/10.1139/f81-108>
- Huse G, Strand E, Giske J (1999) Implementing behaviour in individual-based models using neural networks and genetic algorithms. *Evol Ecol* 13:469–483. <https://doi.org/10.1023/A:1006746727151>
- ICES (2015) Report of the workshop on lampreys and shads (WKLS), 27–29 November 2014, Lisbon, Portugal
- Jatteau P, Drouineau H, Charles K, Carry L, Lange F, Lambert P (2017) Thermal tolerance of allis shad (*Alosa alosa*) embryos and larvae: modeling and potential applications. *Aquat Living Resour* 30:2. <https://doi.org/10.1051/alr/2016033>
- Jonzén N, Lindén A, Ergon T, Knudsen E, Vik JO, Rubolini D, Piacentini D, Brinch C, Spina F, Karlsson L, Stervander M, Andersson A, Waldenström J, Lehikoinen A, Edvardsen E, Solvang R, Stenseth NC (2006) Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science* 312:1959–1961. <https://doi.org/10.1126/science.1126119>
- Knudsen E, Lindén A, Ergon T, Jonzén N, Vik JO, Knappe J, Roer JE, Stenseth NC (2007) Characterizing bird migration phenology using data from standardized monitoring at bird observatories. *Clim Res* 35:59–77. <https://doi.org/10.3354/cr00714>
- Lambert P, Jatteau P, Paumier A, Carry L, Drouineau H (2018) Allis shad adopts an efficient spawning tactic to optimise offspring survival. *Environ Biol Fishes* 101:315–326. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0700-4>
- Lassalle G, Béguyer M, Beaulaton L, Rochard E (2008) Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: an approach using biogeographical models. *Biol Conserv* 141:1105–1118. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.02.010>
- Leonard JBK, McCormick SD (1999) Effects of migration distance on whole-body and tissue-specific energy use in American shad (*Alosa sapidissima*). *Can J Fish Aquat Sci* 56:1159–1171. <https://doi.org/10.1139/f99-041>
- Limburg K, Waldman JR (2009) Dramatic declines in North Atlantic diadromous fishes. *Bioscience* 59:955–965. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>
- Lombardo SM, Buckel JA, Hain EF, Griffith EH, White H (2020) Evidence for temperature-dependent shifts in spawning times of anadromous alewife (*Alosa pseudoharengus*) and blueback herring (*Alosa aestivalis*). *Can J Fish Aquat Sci* 77:741–751. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0140>
- Lorda E, Crecco VA (1987) Stock-recruitment relationship and compensatory mortality of American shad in the Connecticut river. *Am Fish Soc Symp* 1:469–482
- Lowerre-Barbieri SK, Ganius K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter JR (2011) Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Mar Coast Fish* 3:71–91. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556932>
- Macdonald PDM, Du J (2018) mixdist: finite mixture distribution models. R package version 0.5-5
- Maes GE, Volckaert FAM (2007) Challenges for genetic research in European eel management. *ICES J Mar Sci* 64:1463–1471. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm108>
- Maitland PS, Hatton-Ellis TW (2003) Ecology of the allis and twaite shad: *Alosa alosa* and *Alosa fallax*. English Nature, Peterborough
- Marjadi MN, Roy AH, Jordaan A, Gahagan BI, Armstrong MP, Whiteley AR (2018) Larger body size and earlier run timing increase alewife reproductive success in a whole lake experiment. *Can J Fish Aquat Sci*. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0451>
- Martin-Vandembulcke D (1999) Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (France) : analyse et prévision par modélisation. PhD Thesis, INPT, Toulouse.
- McBride RS, Somarakis S, Fitzhugh GR, Albert A, Yaragina NA, Wuenschel MJ, Alonso-Fernández A, Basilone G (2015) Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish Fish* 16:23–57. <https://doi.org/10.1111/faf.12043>
- McDowall RM (1988) Diadromy in fishes - migrations between freshwater and marine environments. Croom Helm, London
- McLachlan GJ, Krishnan T (2007) The EM algorithm and extensions. Probabilities and statistics, 2nd edn. Wiley, New York
- McNamara JM, Barta Z, Klaassen M, Bauer S (2011) Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecol Lett* 14:1183–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01686.x>
- Menesson-Boisneau C (1990) Migration, répartition, reproduction et caractéristiques biologiques des aloses (*Alosa* sp.) dans le bassin de la Loire. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I
- Menesson-Boisneau C, Arahamian MW, Sabatié MR, Cassou-Leins JJ (2000) Biologie des aloses : remontée migratoire des adultes. In: Baglinière JL, Elie P (eds) Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.): écobiologie et variabilité des populations. Cemagref, Inra Éditions, Paris, pp 55–72
- Miles NG, Walsh CT, Butler G, Ueda H, West RJ (2013) Australian diadromous fishes—challenges and solutions for understanding migrations in the 21st century. *Mar Freshw Res* 65:12–24. <https://doi.org/10.1071/MF12340>
- Miller MW, Greenstone EL, Greenstone W, Bildstein KL (2002) Timing and magnitude of broad-winged hawk migration at Montclair Hawk Lookout, New Jersey, and Hawk Mountain Sanctuary, Pennsylvania. *Wilson Bull* 114:479–484

- Minke-Martin V, Hinch SG, Braun DC, Burnett NJ, Casselman MT, Eliason EJ, Middleton CT (2018) Physiological condition and migratory experience affect fitness-related outcomes in adult female sockeye salmon. *Ecol Freshw Fish* 27:296–309. <https://doi.org/10.1111/eff.12347>
- Morbey YE, Hedenström A (2020) Leave earlier or travel faster? Optimal mechanisms for managing arrival time in migratory songbirds. *Front Ecol Evol*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00492>
- Murua H, Saborido-Rey F (2003) Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J Northwest Atl Fish Sci* 33:23–31. <https://doi.org/10.2960/J.v33.a2>
- Nachón DJ, Bareille G, Drouineau H, Tabouret H, Taverny C, Boisseneau C, Bérail S, Pêchevran C, Clavierie F, Daverat F (2019) 1980s population-specific compositions of two related anadromous shad species during the oceanic phase determined by microchemistry of archived otoliths. *Can J Fish Aquat Sci* 77:164–176. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0444>
- Olney JE, Denny SC, Hoening JM (2001) Criteria for determining maturity stage in female American shad, *Alosa sapidissima*, and a proposed reproductive cycle. *Bull Fr Peche Piscic*. <https://doi.org/10.1051/kmae:2001025>
- Olney JE, Latour RJ, Watkins BE, Clarke DG (2006) Migratory behavior of American shad in the York River, Virginia, with implications for estimating in-river exploitation from tag recovery data. *Trans Am Fish Soc* 135:889–896. <https://doi.org/10.1577/T05-101.1>
- Paumier A, Drouineau H, Carry L, Nachón DJ, Lambert P (2019) A field-based definition of the thermal preference during spawning for allis shad populations (*Alosa alosa*). *Environ Biol Fishes* 102:845–855. <https://doi.org/10.1007/s10641-019-00874-7>
- Paumier A, Drouineau H, Boutry S, Sillero N, Lambert P (2020) Assessing the relative importance of temperature, discharge, and day length on the reproduction of an anadromous fish (*Alosa alosa*). *Freshw Biol* 65:253–263. <https://doi.org/10.1111/fwb.13418>
- Peterson ML, Lee DJ, Montgomery J, Hellmair M, Fuller A, Demko D (2020) Stability in reproductive timing and habitat usage of chinook salmon across six years of varying environmental conditions and abundance. *Fish Manag Ecol*. <https://doi.org/10.1111/fme.12421>
- Plumb JM (2018) A bioenergetics evaluation of temperature-dependent selection for the spawning phenology by Snake River fall chinook salmon. *Ecol Evol* 8:9633–9645. <https://doi.org/10.1002/ece3.4353>
- Quinn TP, Adams DJ (1996) Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon. *Ecology* 77:1151–1162. <https://doi.org/10.2307/2265584>
- R Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Reynolds D (2015) Gaussian mixture models. In: Li SZ, Jain A (eds) *Encyclopedia of biometrics*. Springer, Boston, pp 827–832
- Rochard E (2001) Migration anadrome estuarienne des géniteurs de grande alose *Alosa alosa*, allure du phénomène et influence du rythme des marées. *Bull Fr Peche Piscic* 362(363):853–867. <https://doi.org/10.1051/kmae:2001023>
- Rochard E (1992) Mise au point d'une methode de suivi de l'abondance des amphihalins dans le systeme fluvio-estuarien de la gironde: application a l'etude ecobiologique de l'esturgeon *Acipenser sturio*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes 1 - Cemagref
- Rosset J, Roy AH, Gahagan BL, Whiteley AR, Armstrong MP, Sheppard JJ, Jordaan A (2017) Temporal patterns of migration and spawning of river herring in coastal Massachusetts. *Trans Am Fish Soc* 146:1101–1114. <https://doi.org/10.1080/00028487.2017.1341851>
- Rougier T, Lambert P, Drouineau H, Girardin M, Castelnaud G, Carry L, Aprahamian M, Rivot E, Rochard E (2012) Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES J Mar Sci* 69:1802–1811. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss149>
- Sabo JL, Post DM (2008) Quantifying periodic, stochastic, and catastrophic environmental variation. *Ecol Monogr* 78:19–40. <https://doi.org/10.1890/06-1340.1>
- Shoubridge EA, Leggett WC (1978) Occurrence and adaptive significance of distinct reproductive strategies in local populations of American shad. In: *Final Report Project AFC-10*. National Marine Fisheries Service U.S., Connecticut, USA, pp 25–73
- Tamario C, Sunde J, Petersson E, Tibblin P, Forsman A (2019) Ecological and evolutionary consequences of environmental change and management actions for migrating fish. *Front Ecol Evol* 7:271. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00271>
- Tentelier C, Bouchard C, Bernardin A, Tauzin A, Aymes JC, Rives J (2018) The dynamics of spawning acts by a semelparous fish and its associated energetic expenses. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/436295>
- Tétard S, Feunteun E, Bultel E, Gadais R, Bégout M-L, Trancart T, Lasne E (2016) Poor oxic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuar Coast Shelf Sci* 169:216–226. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.12.010>
- Waldman J, Wilson KA, Mather M, Snyder NP (2016) A resilience approach can improve anadromous fish restoration. *Fisheries* 41:116–126. <https://doi.org/10.1080/03632415.2015.1134501>
- Wilson K, Veneranta L (2019) Data-limited diadromous species—review of European status. *ICES Cooperative Research Report No. 348*. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5253>

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Au-delà des perspectives de conservation que cette étude suggère, des pistes pour de futurs travaux sur le terrain ou en milieu contrôlé sont aussi proposés, illustrant cette boucle itérative d'amélioration des modèles par la collecte de nouvelles données (Figure 10). En effet, la construction du modèle et les résultats de simulation attestent du besoin de recueillir davantage de données sur le terrain pour améliorer notre compréhension de la migration de montaison de la grande alose dans le cours inférieur de la rivière et prévenir les causes possibles du décalage entre la migration des géniteurs et la reproduction.

3.3. LES MODELES DE DISTRIBUTION D'ESPECES : PRINCIPE DE CONSTRUCTION ET CATEGORISATION

Les modèles de distribution d'espèces (*Species distribution Models, SDM*) (Elith and Leathwick 2009) constituent des outils privilégiés pour évaluer l'impact des facteurs environnementaux sur la distribution d'une espèce à différentes échelles spatiales et temporelles puisqu'ils associent les observations géo-référencées d'une variable biotique, telle que l'occurrence ou l'abondance d'une espèce, à des prédicteurs environnementaux (Guisan et Zimmermann 2000). Les modèles de distribution reposent principalement sur la théorie de la niche écologique. La définition de la « niche écologique » a évolué depuis sa première description par Hutchinson en 1957, mais il est aujourd'hui admis qu'elle résulte de l'interaction de trois facteurs : (i) les facteurs environnementaux favorables à l'installation, la survie et la reproduction de l'espèce ; (ii) les facteurs biotiques incluant les phénomènes d'interaction (ex : compétition, prédation) ; et (iii) l'environnement accessible via les processus de dispersion (Hutchinson 1957 ; Soberón et Peterson 2005).

Comme pour toutes approches de modélisation, on « oppose » classiquement, dans le cas des modèles de distribution d'espèces, les approches basées sur les données d'observations (dites, « *data-driven* »), de celles basées sur les processus (dites « *process-driven* »).

3.3.1. MODELES DATA-DRIVEN

Les approches corrélatives ou empiriques (C-SDM) permettent d'établir des relations statistiques entre l'espace géographique occupé par une espèce et les conditions environnementales en utilisant des données relatives à la distribution de l'espèce (ex : abondances, occurrences) associées à des mesures environnementales représentatives du milieu telles que le climat (ex : température, pluviométrie), ou la topographie (ex : altitude). Ces modèles ont pour objectif principal de résumer les données empiriques, plutôt qu'à décrire une relation réaliste de causalité entre les paramètres observés et la réponse prédite. De ce fait, l'ensemble des mécanismes écologiques et évolutifs (ex : dynamique de colonisation de l'espèce, interactions biotiques, existence de perturbations environnementales) à l'origine de la distribution actuelle observée ne sont pas ou peu explicitement pris en compte. Les

modèles corrélatifs de distribution d'espèce ont largement été utilisés pour prédire la distribution future de nombreux taxons, incluant les plantes, les reptiles et les amphibiens (Araújo et al. 2006), les mammifères (Thuiller et al. 2006), les poissons d'eau douce (ex : Buisson et al. 2008), les poissons migrateurs amphihalins (ex : Lassalle et al. (2008a) ; Lassalle and Rochard (2009)), dans un contexte de changement climatique passé et en cours.

3.3.2. *MODELES PROCESS DRIVEN*

Dans un contexte marqué par des changements rapides et sans précédents des conditions environnementales, la prise en compte des processus susceptibles de contraindre l'aire de distribution des espèces semble pertinente. Ainsi, l'utilisation de modèles mécanistes de distribution d'espèce (M-SDM), intégrant les relations entre les traits physiologiques et démographiques, et les conditions environnementales permet de fournir une compréhension approfondie des contraintes limitant la distribution ou l'abondance d'une espèce (Kearney et Porter 2009).

Une des principales contraintes pour les espèces réside dans leurs limites physiologiques. Pour les organismes ectothermes, comme les poissons, la température est un facteur clé, influençant les principaux processus du cycle de vie et les traits d'histoire de vie (Angilletta et al. 2002). La température influence notamment la reproduction (Paumier et al. 2019b), la croissance (Pauly 1979) et la distribution des espèces (Golovanov 2013) puisqu'elle renvoie directement à la dépense énergétique nécessaire à l'accomplissement des processus clés du métabolisme (Liebig and Playfair 1840).

Les approches mécanistes se basent sur les limites de tolérance physiologiques des espèces et permettent la prise en compte explicite des fonctions écologiques et des mécanismes sous-jacents à la dynamique étudiée. Ces modèles sont considérés comme plus généralistes car ils intègrent des relations biologiquement fonctionnelles (Guisan and Zimmermann 2000). Entre autre, ils permettent la prise en compte de mécanismes de dispersion (ex : modèle MetaIBASAM – Metapopulation Individual-Based Atlantic Salmon Model (Buoro et Prévost 2018) ; ou GR3D – Global Repositioning Dynamics for Diadromous Fish Distribution (Rougier et al. 2014)) ou d'exclusion. En revanche, la construction de modèle mécaniste requiert un bon niveau de connaissances des processus en lien avec la survie et la dynamique des populations, et de l'effet de l'environnement (température, débit...) sur ces mêmes processus (Helmuth et al. 2005 ; Kearney and Porter 2009; Buckley et al. 2010).

Compte tenu de la quantité de données et des connaissances nécessaires à la construction d'un modèle mécaniste mono-espèce, ces approches mécanistes conduisent souvent à l'identification de lacunes critiques dans les connaissances et d'opportunités pour de futurs travaux en laboratoire et/ou sur le terrain. Une fois conceptualisés et entièrement paramétrés, les M-SDM fournissent alors un cadre pour tester diverses hypothèses écologiques afin de réduire la gamme des processus écologiques

à étudier ou des hypothèses à tester dans les futurs travaux d'observation/expérimentation (Singer et al. 2016).

3.3.3. *DES APPROCHES COMPLEMENTAIRES*

Si ces deux approches (C-SDM et M-SDM) divergent dans leur mécanique de construction et dans la finesse de la représentation des processus écologiques, leur utilisation combinée, permet d'améliorer l'utilisation des SDM pour guider les politiques de conservation dans le contexte du changement climatique (Rougier et al. 2015). En utilisant des modèles de distribution d'espèces corrélatifs et mécanistes pour prédire la distribution de la grande alose à l'horizon 2100, Rougier et al. (2015) ont démontré la complémentarité de ces deux approches pour la conservation des espèces en général : la comparaison entre les deux approches des tendances dans la favorabilité globale des habitats contribue à l'amélioration des connaissances sur la vulnérabilité des espèces au changement climatique et sur leur état de conservation dans ce nouveau contexte, tandis que la comparaison des limites de distribution simulées par les deux modèles informe sur les mécanismes aux marges de distribution tout en apportant des éléments sur la fiabilité des mesures de conservation envisagées dans ces zones. Les auteurs démontrent alors que les deux approches devraient être utilisées de manière complémentaire, plutôt qu'opposée.

4. LE CAS DU MODEL GR3D (GLOBAL REPOSITIONNING DYNAMICS OF DIADROMOUS FISH DISTRIBUTION) v1.0 EU

4.1. DESCRIPTION GENERALE DU MODELE

Le modèle GR3D (Global Repositionning Dynamics for Diadromous Fish Distribution) (Rougier 2014; Rougier et al. 2014, 2015) a été développé pour explorer la dynamique de repositionnement de populations de poissons migrateurs amphihalins dans un contexte de changement climatique (Rougier et al. 2014). GR3D a été appliqué au cas de la grande alose sur la façade atlantique européenne (Rougier et al. 2015).

Le modèle GR3D est un modèle mécaniste, stochastique et individu-centré puisque chaque individu d'une population est représenté explicitement et suivi de sa naissance à sa mort.

Il a été développé en Java en utilisant le cadriciel « SimAqualife » spécialement conçu pour modéliser la dynamique spatiale des organismes aquatiques (Dumoulin 2007). La majeure partie de ce travail de thèse s'appuyant sur la première version du modèle GR3D (Rougier et al. 2014, 2015) je me limiterai, dans cette partie, à détailler la mécanique de construction du modèle ainsi que les différents processus biologiques pris en compte, sans chercher à justifier les choix de construction ayant conduit à GR3D. Même si la conception de GR3D a été voulue comme générique, le modèle n'a été appliqué qu'au cas d'une espèce anadrome, la grande alose. La suite de la présentation du modèle repose donc sur ce parti-pris.

4.2. ENVIRONNEMENT PHYSIQUE ET DYNAMIQUE DE POPULATION

Le modèle est composé de différentes entités relatives à l'individu (c.-à-d. les poissons) et à l'environnement. L'environnement physique est divisé en deux compartiments distincts dans lesquels se déroulent respectivement les phases du cycle de vie: un compartiment fluvial et un compartiment marin. L'environnement fluvial est constitué d'un réseau de bassins versants (appelés plus loin « River basins ») tandis que l'environnement marin se compose d'un réseau de bassins marins (appelés « Sea basins » dans la suite du manuscrit) associés aux bassins versants. Chaque bassin versant est caractérisé par une toponymie, une surface (km²), une position référencée géographiquement (longitude et latitude), et une chronique de température saisonnière (construite à partir d'observations ou de prédictions climatiques).

Les individus sont décrits par un ensemble de variables biologiques et de traits d'histoire de vie (ex : sexe, âge, état de maturation, taille, nombre de reproductions déjà effectuées).

Le modèle couvre l'ensemble du cycle de vie d'une espèce migratrice amphihaline. GR3D intègre les exigences thermiques de l'espèce considérée, en incluant un effet de la température au sein des différents processus clés du cycle de vie. La dynamique de population de l'espèce est schématisée au

travers de six processus clés du cycle de vie : (1) la reproduction, (2) la croissance, (3) la survie, (4) la migration de dévalaison, (5) la maturation et (6) la migration de montaison. La migration des géniteurs fait intervenir un processus de dispersion distinguant les individus réalisant un « homing », c'est-à-dire retournant dans leur bassin versant de naissance pour se reproduire, des « strayers », c'est-à-dire les individus venant se reproduire dans un bassin versant différent de celui de naissance (Rougier 2014)(Figure 10).

Bien que la variabilité des traits d'histoire de vie puisse avoir une dimension génétique, le modèle considère la variabilité intra-spécifique uniquement comme une réponse plastique aux conditions environnementales changeantes (Rougier et al. 2014). La température, considérée comme le principal facteur à l'origine de cette variabilité, est intégrée dans trois processus du cycle de vie, c.-à-d. la croissance en mer, la survie des géniteurs avant et après le frai, et la survie des premiers stades de vie en rivière (Rougier et al. 2014)(Figure 10).

Le modèle repose sur un pas de temps trimestriel (ou autrement dit saisonnier).

4.2.1. REPRODUCTION

La reproduction a lieu annuellement et simultanément dans l'ensemble des bassins versants. Le nombre de recrues produites par le stock reproducteur dans un bassin versant j a été modélisé comme un processus dépendant de la densité en utilisant une relation stock-recrutement de Beverton et Holt (1957)(appelée par la suite relation BH-SR). La courbe BH-SR permet de relier la production d'œufs et le stock de géniteurs au travers de la fécondité de l'espèce et de paramètres de mortalité dépendant ou non de la densité. L'équation a été spécifiquement adaptée de sorte que la mortalité des recrues dépende de la température de l'eau en suivant une courbe en forme de dôme de Rosso et collaborateurs (Rosso et al. 1995).

La proportion de géniteurs participant effectivement à la reproduction est densité-dépendante, ce qui permet de simuler un effet dépensatoire ou effet Allee. En présence d'un faible nombre de géniteurs, la probabilité de rencontre des partenaires est plus faible, conduisant à un déclin de la biomasse féconde (Courchamp et al. 2008 ; Kramer et al. 2009). La considération d'un effet Allee permet de rendre compte de la difficulté pour une population de s'installer dans un nouvel environnement vierge. Dans le modèle, l'effet Allee est relié à la taille du bassin versant : ainsi, plus le bassin est grand, plus le nombre de géniteurs doit être grand pour maximiser le succès reproducteur (Figure 10). Toutefois, l'existence d'effet dépensatoire dans les populations naturelles est difficile à démontrer (Rougier et al. 2012) et constitue donc une hypothèse biologique explicite du modèle qui peut être discutée.

4.2.2. CROISSANCE, MATURATION ET DISPERSION EN RIVIERE

En mer, la croissance des individus est représentée par une fonction de Von Bertalanffy (ci-après VBGF (Von Bertalanffy 1938)) définie par ses trois paramètres : la longueur asymptotique des poissons dans une population L_{∞} , le coefficient de croissance K , et la longueur initiale au moment du recrutement L_0 . Considérant que les taux de croissance sont susceptibles de varier en fonction de la température de l'eau (Brown et al. 2004), la fonction de VBGF classiquement utilisée a été adaptée pour tenir compte des variations saisonnières de la croissance (Bal et al. 2011). Ainsi, les individus grandissent selon un incrément saisonnier décrit par une distribution log normale. La relation entre la croissance et la température de l'eau ($T^{\circ}\text{C}$) a été donnée par une fonction de Rosso, similaire à celle utilisée pour la reproduction (Rougier et al. 2014).

Dès lors qu'ils atteignent leur taille à maturité, les individus matures entament leur migration de reproduction, se dispersent avant d'entrer dans un bassin fluvial et de se reproduire (Figure 10).

La probabilité de migrer dans le bassin de naissance est identique pour tous les poissons (en particulier quel que soit le bassin de naissance). Après tirage aléatoire suivant cette probabilité, un individu devient un « homer » (c.-à-d. retourne dans sa rivière natale pour frayer) ou devient un « errant » (c.-à-d. colonise un nouveau bassin fluvial différent de son origine natale pour se reproduire). Pour un individu errant, la sélection du bassin de destination dépend de la distance au bassin de naissance, négligeant une possible attractivité des bassins en fonction du débit ou de la présence de partenaires de la même espèce (ex : Vrieze et Sorensen 2001). Le poids de chaque bassin de destination est calculé suivant une fonction logistique de la distance ; la probabilité pour un individu d'entrer dans un bassin correspond au poids relatif de ce bassin. Les géniteurs sélectionnent un bassin versant en fonction d'un tirage multinomial des probabilités des bassins de destination, et survivent dans ce bassin si les conditions sont favorables.

4.2.3. SURVIE

A chaque pas de temps, la probabilité de survie d'un individu est calculée en fonction de sa position le long du continuum terre-mer. En rivière, la survie des géniteurs intervient avant et après leur reproduction. La survie des géniteurs après la reproduction correspond à une probabilité de survie égale à 0.1 pour l'ensemble des bassins versants. La survie des recrues dépend de la température de l'eau en rivière et est incluse dans la relation stock-recrutement par une courbe en forme de dôme de Rosso (Rosso et al. 1995). La survie en mer a lieu à chaque pas de temps.

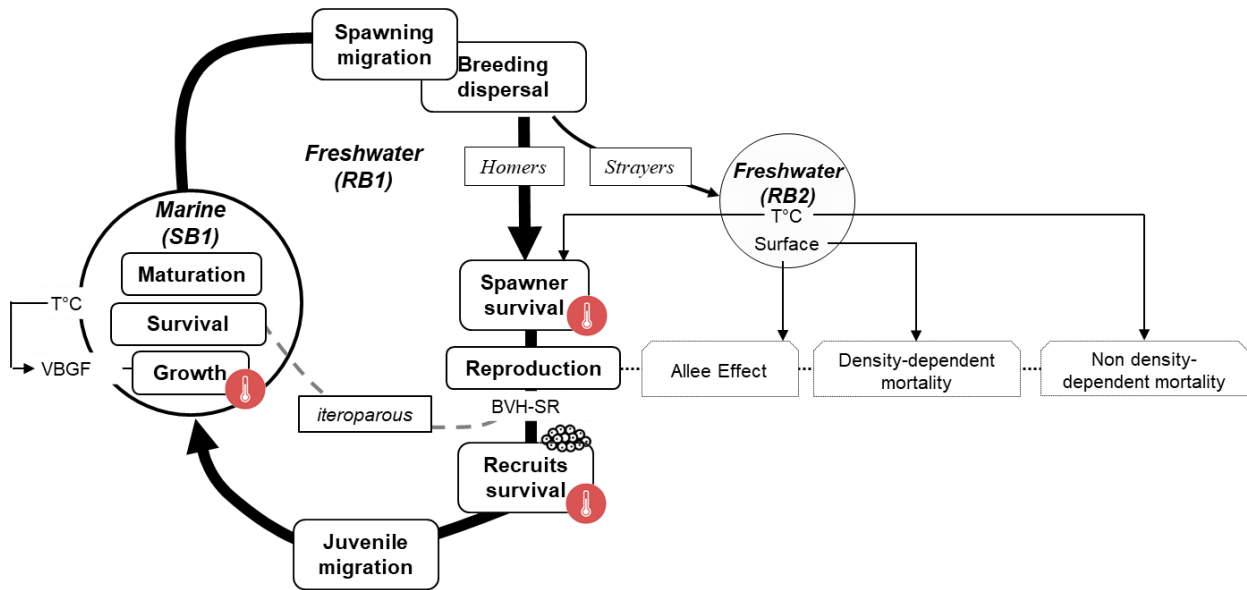


FIGURE 10. Structure du modèle GR3D. Après la reproduction en rivière, les juvéniles entament leur migration vers la mer pour effectuer leur croissance, tandis qu'une partie des géniteurs ayant survécu à la reproduction retournent en mer (« itéropares »). Une fois matures, les adultes se dispersent entre les rivières pour frayer : la plupart des individus retournent dans leur bassin versant de naissance (« homers »), et une minorité migrent vers un nouveau bassin pour s'y reproduire (« strayers »). Le nombre de recrues produites est déterminé par une courbe de Beverton et Holt (BH-SR) et dépend de la température et de la surface du bassin versant. *Adaptée de Rougier et al. (2014).*

4.3. APPORTS DU MODELE GR3D V1.0 POUR LA GRANDE ALOSE EN EUROPE

Les premières applications du modèle GR3D à la grande alose en Europe (Rougier 2014 ; Rougier et al. 2014, 2015) ont fourni des éléments concernant la persistance des populations de grande alose en Europe de l'Ouest. Ces nouveaux éléments sont susceptibles d'orienter les plans de conservation et/ou de gestion de la grande alose, et de favoriser l'intégration de nouvelles connaissances relatives à sa dynamique de population et à son écologie.

En effet, les simulations réalisées avec GR3D sur la période autour de 1900 ont montré une relative cohérence entre les distributions historiques observées et la distribution historique simulée (Rougier 2014), soulignant toutefois la nécessité de poursuivre les travaux sur la variabilité intra-spécifique de la sensibilité aux températures les plus froides (Rougier et al. 2015). En effet, les simulations ne permettent pas la colonisation des bassins versants Nord, au-delà de la France comme le Rhin, la Weser et l'Elbe, pourtant historiquement peuplés (Lassalle 2008). Cela pourrait s'expliquer par des courbes de tolérance à la température incluses dans le modèle qui seraient à revoir sur la base de nouvelles connaissances acquises pour des populations plus septentrionales.

Par ailleurs, en incluant un scénario intermédiaire à pessimiste d'augmentation de la température (scénario SRES A2 ; *Special Report on Emissions Scenarios* maintenant devenu les scénarios RCPs pour *Representative Concentration Pathways*), Rougier et al. (2015) prédisent un repositionnement de l'aire de distribution de l'espèce avec une extension vers le Nord à l'horizon 2100, (Rougier 2014) suggérant que le réchauffement climatique en cours, du moins dans sa composante thermique, ne représente pas la menace principale pour cette espèce. Ces résultats suggèrent que la grande alose possède une gamme de tolérance thermique ainsi que des capacités de dispersion suffisantes pour s'adapter au changement climatique. Une partie de ce constat est d'ailleurs corroboré par les simulations obtenues à l'aide d'un modèle empirique de distribution d'espèces démontrant une favorabilité des bassins versants nord-européens pour la grande alose en 2100 sous le même scénario (Lassalle et Rochard 2009). Toutefois, en l'absence de considération de l'impact de l'anthropisation au sein du modèle GR3D, ces résultats décrivent un « potentiel » de repositionnement.

Aussi, la construction même du modèle a permis de mesurer le manque de connaissances sur la dynamique de l'espèce en mer, reflétant l'importance de poursuivre les travaux relatifs à la phase de vie marine chez les migrateurs amphihalins (ex : préférendas, mode de vie, variations saisonnières) encore très peu connue. De nouvelles connaissances sur la phase de vie marine de la grande alose, sont désormais disponibles (*section 5.1.1*), et pourront être utilisées pour tenter d'améliorer la représentativité de l'environnement marin au sein du modèle dans ce présent travail de thèse (voir *section 5.2*).

5. CONTEXTE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

5.1. LE CAS DES ALOSES DE LA FAÇADE ATLANTIQUE

Parmi les espèces migratrices amphihalines, les aloses (*Alosa* spp) sont des espèces anadromes (McDowall 1988 ; Acolas et Lambert 2016), appartenant à l'ordre des clupéiformes et à la famille des Clupéidés. Parmi les 23 espèces du genre *Alosa* mondialement recensées (Integrated Taxonomic Information System 2004), la grande alose (*A. alosa*) est l'une des deux espèces du genre présente sur la façade atlantique européenne, avec l'alose feinte (*A. fallax*). La côte Est américaine comprend trois espèces : l'alose savoureuse (*A. sapidissima*), l'alose d'été (*A. aestivalis*) et le gaspareau (*A. pseudoharengus*) ; ces deux dernières espèces étant rassemblées sous le nom de « harengs de rivière » (traduits de l'anglais « *river herrings* »). Dans le cadre de mon travail de recherche, je ne m'intéresserai qu'à deux d'entre elles, la grande alose et l'alose savoureuse. Ce choix est motivé par leur proximité génétique démontrée (Bentzen et al. 1993), et par les ressemblances explicites dans l'expression de leur traits d'histoire de vie. Sur la côte Est de Etats-Unis, Leggett and Carscadden (1978) ont montré l'existence d'une relation entre certains traits d'histoire de vie, tels que la fécondité

et le taux d'itéroparité (pourcentage d'individus se reproduisant plusieurs fois) et la latitude chez l'aloise savoureuse. Ces résultats ont été confirmés dans une étude plus récente, démontrant ainsi une corrélation positive entre la croissance des individus, le taux d'itéroparité et la latitude (Limburg et al. 2003). Chez la grande alose, des résultats similaires ont également été observés à l'échelle de l'aire de répartition, avec l'existence d'une corrélation négative significative entre la latitude, l'âge et la taille à maturité (Lassalle et al. 2008b). Ainsi, l'étude comparative de ces deux espèces génétiquement proches ayant évolué dans des environnements distincts et partageant des histoires de vie différentes permettrait d'apporter des bases solides de réflexion quant à la réponse de ces deux espèces aux changements environnementaux et aux mécanismes mis en jeu globalement.

5.1.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES

Les aloses ont bénéficié de nombreuses études au cours des dernières années, que ce soit sur les façades atlantiques américaine ou européenne (ex : Baglinière et al. 2003 ; Limburg et al. 2003). L'expertise ainsi gagnée sur l'écologie de ces deux espèces et sur l'effet de l'environnement sur les différentes phases du cycle de vie en fait de bonnes candidates pour l'utilisation de modèles mécanistes individus-centrés, qui requièrent un bon niveau de connaissances de la dynamique de population de l'espèce en question et de son interaction avec l'environnement (Buckley et al. 2010).

La grande alose est strictement anadrome, bien que certaines populations puissent être confinées dans les lacs (Furnestin 1952). La remontée des adultes en eau douce s'effectue entre décembre et août, selon un gradient latitudinal Sud-Nord (Baglinière et al. 2003a). En France, la migration de reproduction est généralement observée de mars à juillet. La plupart des individus sont semelpares mourant après la reproduction. Seule une faible proportion d'individus, estimée à 10%, serait capable de se reproduire plusieurs fois (Maitland et Hatton-Ellis 2003). La migration de reproduction semble s'amorcer lorsque la température excède 10 à 12°C (Roule 1925). Elle est marquée par un changement de régime alimentaire : les individus adultes cessent de s'alimenter à leur entrée en rivière afin de limiter la dépense énergétique liée à la recherche de nourriture et maintenir des réserves énergétiques suffisantes pour la migration et la reproduction (Baglinière et Élie 2000). Le timing de reproduction dépend également de la latitude : en aire sud de répartition, dans les cours d'eau marocains, la reproduction a lieu précocement (début avril) comparativement aux rivières britanniques, où la reproduction est plus tardive (fin mai) (Baglinière et Élie 2000). La reproduction est nocturne et se traduit par un comportement particulier au cours duquel les géniteurs effectuent des mouvements circulaires à la surface de l'eau, produisant un courant entraînant les œufs fécondés vers le fond (Boisneau et al. 1990). Le développement embryonnaire se fait sur le substrat. Les œufs éclosent au bout de 4 à 8 jours (Baglinière et Élie 2000). Les alosons entament ensuite leur migration de dévalaison vers le milieu marin. Les mâles passeraient entre 3 et 6 ans en mer, contre 3 à 8 ans pour

les femelles. La première maturité est atteinte entre 4 et 6 ans ; la plupart des individus ayant déjà maturé au cours de leur cinquième année (Lambert et al. 2001). Comparativement à la phase de vie fluviale, la phase de vie marine de l'alose est très peu connue. Bien que peu nombreuses, les études en domaine marin ont toutefois permis de mettre en évidence des zones préférentielles de présence en mer. Dans le Golfe de Gascogne, les aloses se répartiraient de manière « agrégative » au niveau des panaches estuariens des principaux bassins versants d'accueil et de certaines baies saumâtres (Taverny et Elie 2001). Ces patrons de distribution seraient structurés par des variables abiotiques variant saisonnièrement telles que la salinité, la température, la bathymétrie ou encore la nature du sédiment (Trancart et al. 2014 ; Dambrine 2017). De même, s'il était jusqu'à présent admis que les aloses restaient à proximité de l'embouchure du fleuve correspondant à leur bassin de naissance, les récentes études réalisées sur la microchimie des otolithes (ou os de l'oreille interne des poissons) attestent d'un comportement plus « dispersif » en mer, suggérant l'existence de deux écotypes : « grégaire résident » et « grégaire dispersif » (Nachón et al. 2019).

Comparativement à son homologue européenne, la phase fluviale du cycle de vie de l'alose savoureuse est mieux documentée (ex : Limburg et al. 2003). La dynamique de population est semblable à celle de la grande alose, malgré une plus forte variabilité des traits d'histoire de vie observée sur l'ensemble de l'aire de distribution. Ces variations incluent notamment des différences dans la période de frai, le taux de croissance et l'itéroparité (Limburg et al. 2003) (Figure 11). En limite sud de l'aire de répartition (Floride), la migration des géniteurs a lieu au mois de décembre, et progresse jusqu'à la fin de l'été à mesure que la température de l'eau augmente. Les populations se reproduisant dans la partie sud de leur aire de répartition sont sémelpares tandis que celles qui fraient au nord sont itéropares (c.-à-d. qu'elles sont capables de se reproduire plus d'une fois au cours de leur vie) (Leggett et Carscadden 1978) (Figure 11).

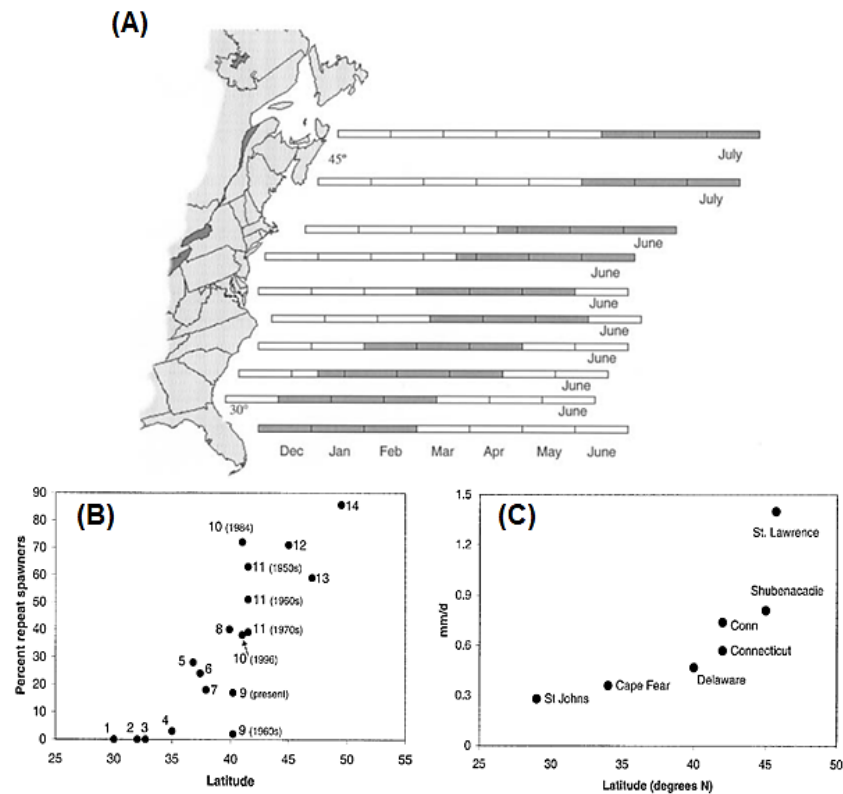


FIGURE 11. Exemple de la variabilité latitudinale des traits d'histoire de vie de l'alse américaine. (A) Périodicité de frai, (B) Pourcentage d'individus itéropares, (C) Taux de croissance apparents (la mortalité et l'émigration ne sont pas inclus) des juvéniles d'alse américaine. Tirée de Limburg et al. (2003).

Après un court séjour en eau douce, la plupart des juvéniles se déplacent vers les eaux marines pour former des bancs le long de la côte (Neves et Depres 1979 ; Greene et al. 2009) tandis que d'autres restent dans les parties inférieures de l'estuaire de leur rivière d'origine pour y passer leur premier été (Hoffman et al. 2008). La dévalaison des juvéniles vers la mer se déroule généralement en automne, malgré une forte variabilité inter- et intra-populationnelle (Greene et al. 2009 ; Walther et Thorrold 2010).

La phase de vie marine de l'espèce est encore mal comprise et connue, mais, contrairement à la grande alose, la distribution spatiale des individus a fait l'objet de suivis télémétriques à long terme (Dadswell et al. 1987). Ces études ont notamment permis d'identifier des zones de regroupement au sein desquelles les individus viendraient séjourner lorsque les températures (ou les conditions trophiques) sont les plus favorables à la croissance. Ainsi, la plupart des individus passeraient l'hiver au large de la côte de la Floride, dans la baie médio-atlantique (*Mid-Atlantic Bight* en anglais) et jusqu'au plateau néo-écossais, et se déplaceraient ensuite vers le nord jusqu'aux zones d'estivage au large de la baie de Fundy, de l'estuaire du Saint-Laurent ou jusqu'aux côtes de Terre-Neuve et du Labrador (Dadswell et

al. 1987). Bien que ces études suggèrent que les individus de la plupart des populations de l'aire de distribution viennent se regrouper dans ces zones, les routes migratoires empruntées et les compositions génétiques des stocks fréquentant ces zones d'hivernage et d'estivage sont encore mal connues.

5.1.2. CONTRACTION DE L'AIRE DE REPARTITION ET EFFONDREMENT DES POPULATIONS

Historiquement, l'aire de répartition de la grande alose s'étendait du Maroc (Sabatié 1993) aux côtes norvégiennes, incluant des cours d'eau des îles britanniques, d'Allemagne, de Hollande, de France, d'Espagne et du Portugal (Baglinière et Élie 2000 ; Baglinière et al. 2003). L'aire de répartition se limite aujourd'hui à certains cours d'eau français (la Loire, le système Gironde – Garonne – Dordogne, l'Adour et quelques fleuves normands et bretons comme la Vire principalement) et portugais (le Minho, le Mondego et le Lima) (Baglinière et Élie 2000 ; Baglinière et al. 2003).

Le même constat est réalisé sur la côte Est des États-Unis, avec l'observation d'une baisse drastique de la reproduction dans certaines rivières (130 rivières historiquement contre 70 seulement actuellement) (ASMFC, 2020). Cette tendance à la baisse est directement observée dans le suivi à long terme de captures par pêche, avec un déclin exponentiel des captures d'alose savoureuse débarquées sur le siècle précédent (Figure 12). A noter que l'alose savoureuse fut introduite avec succès sur la côte pacifique à la fin XIX^{ème} siècle et qu'elle y connaît depuis une dynamique d'espèce « invasive » (Hasselman et al. 2012).

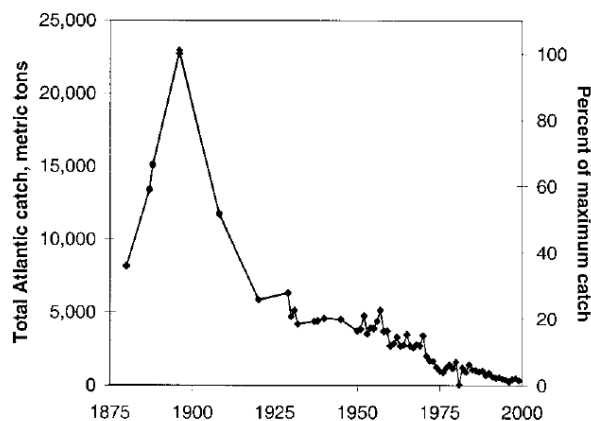


FIGURE 12. Historiques des captures d'alose savoureuse sur l'ensemble des états américains de l'Océan Atlantique de 1880 à 1999. Les données de 1880 à 1945 proviennent de Walburg et Nichols (1967), et celles à partir de 1950 du National Fisheries Service (2002). Tirée de Limburg et al. (2003).

5.2. PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

Comme évoqué précédemment, la majorité des stocks de poissons migrateurs amphihalins de l'Atlantique Nord sont en déclin du fait d'un cumul de pressions s'exerçant sur l'ensemble de leur cycle de vie, menaçant les services qui leur sont associés (Limburg et Waldman 2009). Parmi ces espèces, les aloses ont subi une chute drastique et continue de leurs effectifs malgré des mesures de gestion prises de part et d'autre de l'Atlantique. En Europe, les différents travaux de modélisation réalisés à grande échelle ont permis de fournir des éléments tangibles concernant la réponse de la grande alose face au changement climatique, à travers notamment, la construction et les simulations issues du modèle mécaniste GR3D. Toutefois, l'utilisation de ce modèle dans une approche croisée entre la grande alose et l'aloise savoureuse pourrait permettre une meilleure compréhension des processus qui sous-tendent la distribution de ces espèces dans un environnement global changeant et ainsi être profitable à la conservation de ces deux espèces.

Dans le cadre de cette thèse, la question de la gestion et de la conservation des alosinés se place au sein du paradigme des services écosystémiques, et plus particulièrement, du service de régulation soutenu par ces espèces (c.-à-d. flux de nutriments). Bien que reconnus comme pouvant avoir un rôle majeur dans le fonctionnement des systèmes, les flux de nutriments opérés par les alosinés à large échelle sont rarement quantifiés.

→ Un des premiers objectifs de cette thèse consistait donc à estimer les flux d'azote et de phosphore transportés par la grande alose au cours de sa migration saisonnière en mettant en évidence les connections entre les différents bassins versants induites par la capacité de dispersion de cette espèce. D'un point de vue méthodologique, cette première étape a nécessité des adaptations dans la structure du modèle avec notamment, le développement d'une « routine » estimant les charges d'éléments nutritifs sur la base de la dynamique de population simulée au sein du modèle (*Chapitre I* et Figure 13). Cette étude a fait l'objet d'un premier papier de thèse, publié dans le *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* (IF : 3.051).

Dans un deuxième temps, le travail de recherche s'est orientée sur la phase de vie marine identifiée comme une seconde lacune de connaissance pouvant bénéficier de ce travail de modélisation et, plus particulièrement, de l'approche comparative.

→ Ainsi, l'objectif de ce deuxième travail consistait à améliorer les connaissances existantes sur la distribution marine des deux espèces. Pour la grande alose, le choix d'étudier la distribution spatiale en mer à travers l'utilisation d'analyses géo-spatialisées des données de captures commerciales est apparue pertinente compte tenu du peu d'études réalisées. D'un point de vue méthodologique, ce travail trouvait sa finalité dans l'amélioration de la représentation de l'environnement marin au sein du modèle GR3D et dans la fourniture d'estimations plus réalistes

et robustes des abondances dans chaque bassin versant en tenant compte de la phase de vie marine. Ce travail a fait l'objet d'un stage de M2 (6 mois) et s'appuie notamment sur les conclusions issues des études réalisées sur l'aloise américaine, à savoir l'identification des zones d'estivage et d'hivernage favorables à la croissance, au sein desquelles les individus se regroupent pour former des bancs (*Chapitre II* et Figure 13).

Enfin, pour comparer la réponse des deux espèces à la température, une approche comparative de l'écologie de la grande alose et de l'aloise savoureuse a été réalisée.

→ Ce troisième axe avait pour objectif principal d'élucider le rôle joué par la température dans la distribution spatiale des deux espèces, et plus largement, d'identifier des patrons de réponses des alosinés dans des environnements contrastés.

Dans un premier temps, cette étape a nécessité l'application du modèle GR3D à l'aloise savoureuse (simplifié par la suite par GR3D US) (*Chapitre II* et Figure 13). Pour développer un modèle en accord avec l'écologie de l'espèce en question et les attentes des chercheurs américains, la conception du modèle a été effectuée en se basant sur une élicitation d'experts. Sur la base de cette application « américaine », une analyse de sensibilité a été mise en œuvre pour identifier les processus influençant la structure et la distribution spatiale des populations de l'aloise savoureuse. Ces résultats font l'objet d'une publication co-écrite avec l'ensemble des chercheurs ayant participé à ce projet. La publication sera soumise dans la revue *Ecological Applications* (IF : 4.657) d'ici le mois d'avril. Une fois le modèle « américain » paramétré, la comparaison des réponses des deux espèces d'aloses a été effectuée au travers d'un jeu de simulations croisées simulant la présence de l'aloise savoureuse en Europe et de la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis (*Chapitre III* et Figure 13).

Par ailleurs, le travail relatif au développement du modèle GR3D US, a fait l'objet d'une candidature à une bourse Fulbright (<https://fulbright-france.org/>) en vue d'une mobilité de 4 mois au laboratoire SUNY-ESF (New York, NY). Le projet scientifique, présenté en février 2019 à la commission Fulbright à Paris, figure en annexe de ce manuscrit (*Annexe A*).

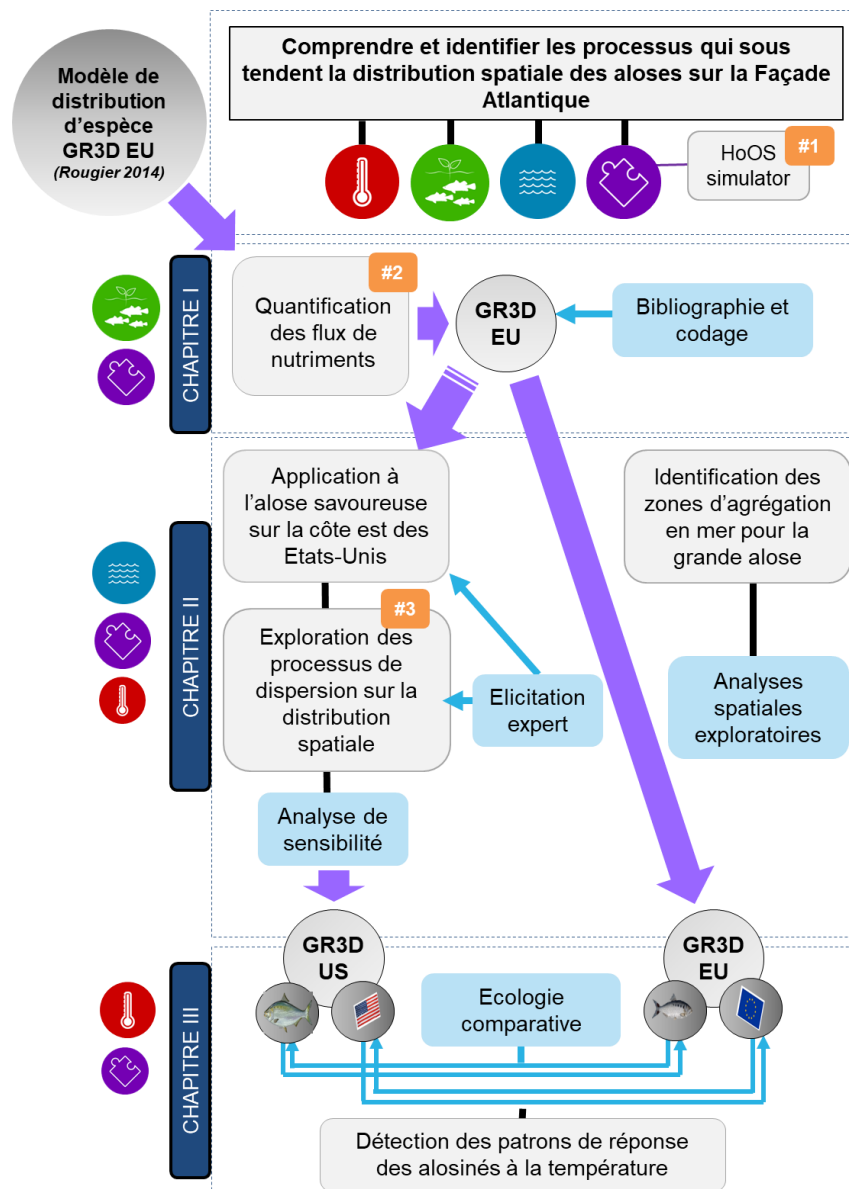


FIGURE 13. Schéma conceptuel de la thèse et des principaux axes abordés. Le manuscrit est structuré en trois chapitres, correspondant respectivement à (1) la quantification du service de régulation associé à la grande alose à l'échelle de son aire de distribution au travers de l'enrichissement du modèle GR3D EU, (2) l'application de ce nouveau modèle à l'aloise savoureuse afin d'améliorer les connaissances de la phase de vie marine chez les deux espèces d'intérêt, et (3) la comparaison de l'écologie des deux espèces au regard de la température *via* des simulations croisées. Ces trois axes principaux permettent de répondre à des questions scientifiques majeures : en rouge : la réponse de ces deux espèces à la température ; en vert, le rôle de l'aloise en tant que fournisseur de services écosystémiques ; en bleu : la répartition spatiale de ces espèces en mer ; et en violet, l'apport de nouvelles connaissances sur leur dynamique. Les différentes méthodes utilisées pour répondre à ces questions sont indiquées quant à elles en bleu. La valorisation de ce travail à travers la production de 3 articles scientifiques est indiquée en orange.

Chapitre I

Service de régulation associé à la grande alose à l'échelle de son aire de répartition : enrichissement du modèle GR3D v1.0 EU²



² Article publié :

Poulet, C., Barber-O'Malley, B.L., Lassalle, G., and Lambert, P. 2021a. Quantification of land–sea nutrient fluxes supplied by allis shad across the species' range. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*: 1–15. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2021-0012.

AVANT-PROPOS

Durant leur phase de croissance en mer, les aloses incorporent des nutriments d'origine marine, tels que l'azote (N) et le phosphore (P) (Haskell 2018). Ces nutriments sont transportés dans les rivières au cours de la migration de reproduction et sont libérés dans le milieu à travers différents processus tels que l'excrétion, l'expulsion de gamètes et la décomposition des carcasses (ex : West et al. 2010 ; Barber et al. 2018) En tant qu'espèce semelpare (c.-à-d. mort des géniteurs juste après la reproduction), les grandes aloses constituent des vecteurs de ces flux vers l'amont et peuvent contribuer à l'enrichissement des milieux dulçaquicoles. Au travers du processus de dispersion entre bassins versants, les aloses distribuent ces nutriments à l'échelle de leur aire de répartition, dans des bassins versants potentiellement éloignés de leur rivière natale. La pérennité de ces apports dépend donc de la capacité des individus à accomplir leur cycle biologique dans un environnement global changeant et, plus particulièrement, de la favorabilité des habitats rencontrés par les individus tout au long de leur cycle biologique (Semmens et al. 2011).

Bien que ce rôle écologique soit évoqué pour la plupart des espèces migratrices amphihalines (Holmlund et Hammer 1999), la quantification de ces flux concerne principalement les espèces anadromes d'Amérique du Nord, telles que les saumons pacifiques (*Oncorhynchus* spp) (Schindler et al. 2003 ; Gende et al. 2004 ; Hood et al. 2019). Elle se limite toutefois à des analyses à l'échelle d'un seul bassin versant. L'interdépendance entre bassins versants en termes de provision de nutriments, induite par le processus d'errance, n'est donc pas prise en considération, malgré les enjeux de conservation qu'elle implique (López-Hoffman et al. 2010).

Dans ce contexte, ce premier chapitre de thèse est consacré à la quantification des flux d'azote et de phosphore opérés par les grandes aloses dans une sélection de rivières d'Europe de l'Ouest. L'intégration d'une routine dans GR3D, calculant les flux de nutriments sur la base des abondances simulées à partir du modèle, permet la prise en compte explicite des connexions entre bassins versants. Ce travail a fait l'objet d'un premier article de recherche, publié dans le *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, et constitue l'essentiel de ce premier chapitre.

D'un point de vue méthodologique, l'intégration de cette routine au sein du modèle a nécessité, au préalable, des changements majeurs dans la structure et la paramétrisation du modèle. En effet, les apports d'azote et de phosphore varient selon le sexe car les mâles et les femelles diffèrent dans leur composition élémentaire et leur masse (Durbin et al. 1979 ; Taverny 1991). Ainsi, la simulation explicite des mâles et femelles au sein du modèle GR3D s'est avérée nécessaire. Ceci a conduit à adapter le processus de croissance aux deux genres. Les principaux changements appliqués au modèle GR3D impliquent également une révision des gammes de tolérance thermique associées à la survie des géniteurs et des recrues en rivière au regard des nouveaux travaux menés sur les

preferenda thermiques des individus de grande aloses pour ces deux stades (Jatteau et al. 2017; Paumier et al. 2019b). L'ensemble de ces changements est récapitulé dans la première partie de ce chapitre et est suivi de l'article associé au format imposé par le *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

1. « DISCRIMINATION » DES MALES ET FEMELLES AU SEIN DU MODELE GR3D v2.1 EU ET CHANGEMENTS ASSOCIES

La version initiale (v1.0) du modèle GR3D (Rougier et al. 2014) ne fait pas mention explicite du genre dans la formulation des processus biologiques.

La relation stock-recrutement (BH-SR) fait intervenir un paramètre, α , lié à la fécondité, qui fournit une estimation du nombre d'œufs produit par un individu (Tableau 1). Dans le cas d'application du modèle GR3D à la grande alose, cette valeur a été fixée à 135 000 œufs par individu (Rougier et al. 2014). En effet, les fécondités pour cette espèce sont comprises entre 100 000 et 250 000 ovules par kg (Keith et al. 2011) soit, pour des géniteurs femelles d'environ 1,5 kg, une fécondité absolue variant entre 150 000 et 375 000 ovules. Il apparaît donc que la fécondité utilisée initialement dans GR3D est deux fois plus faible que les valeurs de la littérature. J'ai donc considéré que l'application initiale de GR3D se focalisait sur la simulation de la dynamique des femelles uniquement.

Au sein du modèle, le passage du stade immature au stade mature est déterministe, et dépend d'une taille seuil, L_{mat} au-delà de laquelle un individu devient mature. Cette valeur seuil était initialement fixée à 40 cm (Rougier et al. 2014). Sur la base d'une revue de la littérature, il est admis que les géniteurs remontent les cours d'eau entre 4,3 et 5,6 ans ($\bar{a} = 4,72$ ans) pour les mâles et 4,4 et 5,9 ans ($\bar{a} = 5,26$ ans) pour les femelles, correspondant respectivement à des tailles moyennes observées variant entre 45,9 et 57,0 cm ($\bar{L} = 51,0$ cm) pour les mâles, et 53,6 à 63,6 cm ($\bar{L} = 58,2$ cm) pour les femelles (Lassalle et al. 2008b). Selon ce critère, GR3D serait alors plus adapté pour la simulation de la dynamique des mâles.

Naturellement, trois paramètres doivent être définis pour chaque genre : le coefficient de croissance optimal ($K_{optGrow}$), la longueur asymptotique (L_{∞}) et la longueur à maturité (L_{mat}) (Tableau 1). Les valeurs de ces trois paramètres pour les deux genres ont été déterminées à l'aide d'optimisations non-linéaires réalisées avec le logiciel R (R Core Team 2018) (Figure 14). En intégrant les deux genres dans le modèle, le nombre de géniteurs nécessaires pour atteindre le recrutement asymptotique a augmenté, conduisant à modifier la valeur de la fécondité de 135 000 œufs à 270 000 œufs par femelle pour garder une cohérence avec l'approche de Rougier et al. (2014) (Table 1).

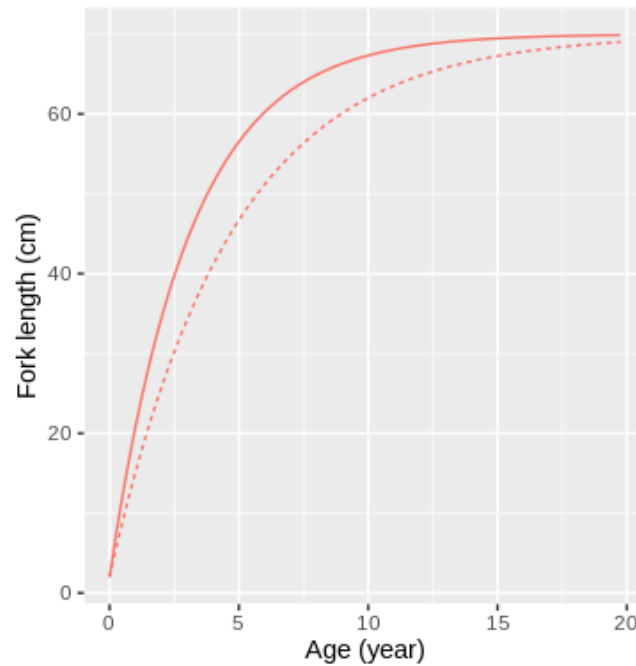


FIGURE 14. Courbes de croissance pour les mâles et les femelles implémentées dans le modèle GR3D (v2.1) à l'issue de la différenciation des genres. La taille est exprimée en cm et correspond à la longueur à la fourche (LF). La courbe de croissance des mâles est représentée en pointillés, et celle des femelles en trait plein.

L'optimisation des courbes de croissance mâle et femelle a été réalisée en tenant compte des tailles observées à maturité pour chacun des sexes, qui dépendent du coefficient de croissance optimal $K_{optGrow}$. Ainsi, l'ajustement des courbes de croissance a conduit à l'obtention de nouvelles valeurs pour les paramètres liés à la croissance et à la maturation, en particulier des tailles à maturité de 40 cm pour les mâles et de 55 cm pour les femelles (Tableau 1).

2. MISE A JOUR DES GAMMES DE TOLERANCE THERMIQUE

La version initiale de GR3D (v1.0) s'appuyait sur des valeurs préliminaires de tolérance thermique des jeunes stades (survie) et de préférendum thermique des géniteurs en reproduction (Rougier et al. 2014). Entre temps, les travaux de recherche ont abouti à de nouvelles courbes de survie des jeunes stades 14 jours après l'éclosion (Jatteau et al. 2017), ainsi que de nouveaux préférendum thermiques des géniteurs au cours de la reproduction (Paumier et al. 2019b). Ainsi, 95% des jeunes stades au cours des 14 premiers jours survivent à des températures comprises entre 10,8°C et 29,8°C avec une survie optimale observée à 20,8°C (Jatteau et al. 2017). De même, 85% de la reproduction annuelle se déroulait entre 10,7°C et 25,7°C pour les rivières Garonne et Dordogne, avec des températures préférentielles comprises entre 14,5°C et 23°C (Paumier et al. 2019b) (Figure 15A).

Compte tenu de la forme de la courbe de réponse et des faibles taux de survie des jeunes stades aux températures les plus froides (c.-à-d. 11°C), les valeurs seuils de la gamme de tolérance thermique dans le modèle ont été définies de manière à assurer 99% de la survie des jeunes stades, correspondant ainsi à des températures minimales et maximales de 9,3°C et 31°C, respectivement (Figure 15B).

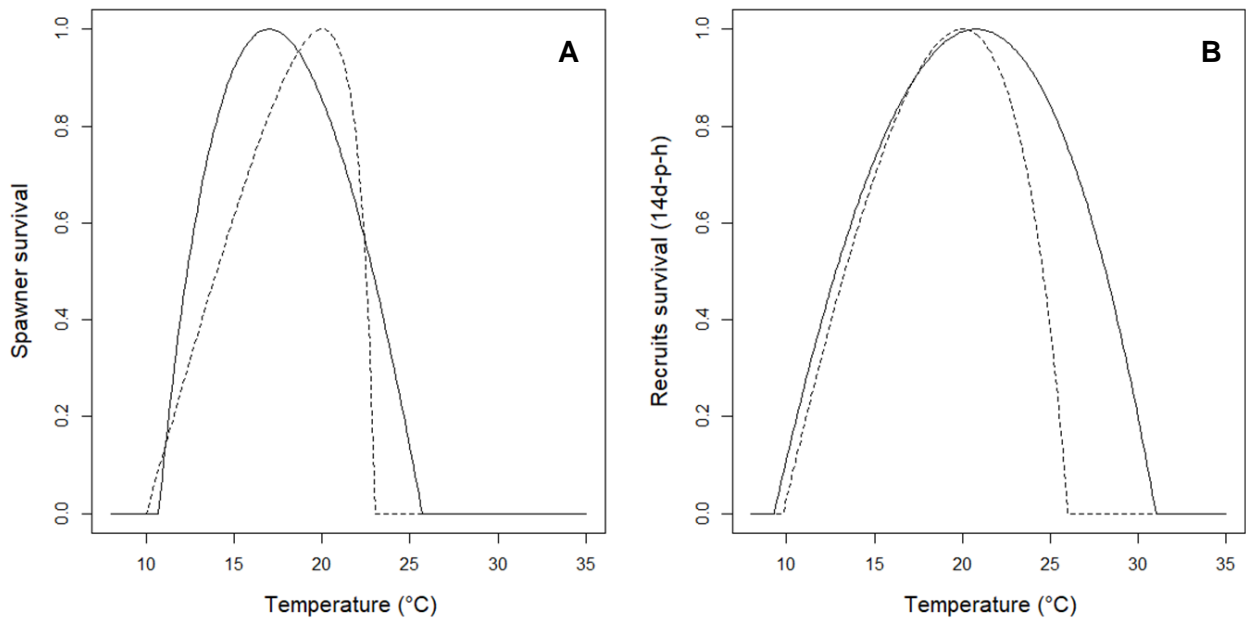


FIGURE 15. Evolution des courbes de réponse de la survie des géniteurs (A) et de la survie des jeunes stades (B) à la température au sein du modèle GR3D (v2.1). Les courbes noires en pointillés correspondent aux courbes initiales (Rougier et al. 2014). Les courbes noires en trait plein correspondent aux nouvelles courbes de réponse ajustées à partir des gammes de température issues de la littérature (Jatteau et al. 2017 ; Paumier et al. 2019).

TABLEAU 1. Description du jeu de paramètres inclus dans le modèle GR3D après différenciation du genre et révision des gammes de tolérance thermique des géniteurs et des jeunes stades.

Parameter name	Description	Nominal value
Reproduction		
<i>repSeason</i>	Season of the reproduction	Spring
Δt_{rec}	Assumed age of juvenile produced by the reproduction (years)	0.33
η	Parameter to relate $S_{95,j}$ and the surface of a spawning place (individuals.km ⁻²)	2.4
θ	Ratio between $S_{95,j}$ and $S_{50,j}$ in each spawning place	1.9
α	Fecundity of the species (eggs.individual ⁻¹)	270 000
<i>surv_{optRep}</i>	Optimal survival rate of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	1×7^{-3}
$T_{minRep}, T_{optRep}, T_{maxRep}$	Water temperature (°C) regulating survival of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	(9.3, 20.8, 31) ^b
λ	Parameter to relate c_j and the surface of a spawning place	4.1×10^{-4}
σ_{rep}	Standard deviation of log-normal distribution of the recruitment	0.2
<i>Sp_{sp}</i>	Survival probability of spawners after reproduction	0.1
Downstream migration		
<i>downMigAge</i>	Age of individual when it runs toward the sea (years)	0.33
<i>downMigSeason</i>	Season of the run toward the sea	Summer
Growth		
L_{ini}	Initial length of juveniles in estuary (cm)	2
$\sigma_{\Delta L}$	Standard deviation of log-normal distribution of the growth increment	0.2
L_{∞}	Asymptotic length of an individual (cm)	70 ^a
$T_{minGrow}, T_{optGrow}, T_{maxGrow}$	Water temperature (°C) regulating the growth	(3, 17, 26)
$k_{optGrowFemale}$	Optimal growth coefficient for females and males	0.3236 ^a
$k_{optGrowMale}$	(cm.season ⁻¹)	0.2141 ^a
Survival		
Z_{sea}	Annual mortality coefficient at sea (year ⁻¹)	0.4
H_{riv}	Annual mortality (different from natural) coefficient in river (year ⁻¹)	0
$T_{minSurvRiv}, T_{optSurvRiv}, T_{maxSurvRiv}$	Water temperature (°C) regulating survival of individuals in river	(10.7, 17, 25.7) ^c
<i>surv_{optRiv}</i>	Optimal natural survival rate of individuals in river (year ⁻¹)	1
Maturation		
$L_{matFemale}$	Length at the first maturity (cm)	55 ^b

$L_{matMale}$		40 ^b
Upstream migration		
$upMigAge$	Age of an individual when it runs toward the river (years)	–
$upMigSeason$	Season of the return of spawners in river for spawning	Spring
p_{hom}	Probability to do natal homing behavior	0.75
$\alpha_{const}, \alpha_{dist}, \alpha_{TL}, \alpha_{WA}$	Parameters of the logit function used to determine the weight of each accessible basin for dispersers/strayers	-2.9, 19.7, 0, 0
$D_{j-birthPlace}, \sigma_{j-birthPlace}, TL, \sigma_{TL}, WA, \sigma_{WA}$	Mean and standard deviation used for standard core values in the logit function	300, 978, -, -, -, -
$w^{deathBasin}$	Weight of the death basin used to introduce a mortality of dispersers/strayers	0.2

Notes : Les lignes en bleu indiquent les paramètres modifiés par rapport à la version originale de GR3D (Rougier et al. 2014) en lien avec le développement de la routine « flux de nutriments ». Les nouvelles valeurs des paramètres ont été obtenues à partir de la littérature ou d'un ajustement offline.

^a Estimé à partir d'un ajustement offline

^b Modifié selon Jatteau et al. (2017)

^c Modifié selon Paumier et al. (2019b)

3. ARTICLE 2 – QUANTIFICATION DES FLUX DE NUTRIMENTS TRANSPORTES PAR LA GRANDE ALOSE DU MILIEU MARIN AU MILIEU CONTINENTAL A TRAVERS SON AIRE DE DISTRIBUTION



Poulet, C., Barber-O'Malley, B.L., Lassalle, G., and Lambert, P. 2021a. Quantification of land–sea nutrient fluxes supplied by allis shad across the species' range. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*: 1–15. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2021-0012.

RESUME DE L'ARTICLE EN FRANÇAIS

Les espèces migratrices amphihalines agissent comme vecteurs de nutriments entre leurs habitats marins et dulçaquicoles. Toutefois, il existe peu d'évaluations de ce service de régulation et aucune à l'échelle des aires de répartition d'espèces. Or, une approche à grande échelle semble particulièrement pertinente pour ces espèces qui traversent des frontières et échangent des individus, puisque la viabilité et la fourniture de services écosystémique de leurs populations pourraient dépendre fortement les unes des autres.

L'élaboration d'une nouvelle routine « flux de nutriments » dans un modèle mécaniste existant de répartition des espèces produit des estimations du « potentiel maximum » de l'alose (*Alosa alosa*), une espèce anadrome, à fournir de l'azote et du phosphore dans les rivières d'Europe de l'Ouest.

Durant leur migration de reproduction saisonnière, les aloses fournissent de petites quantités de nutriments comparativement à des espèces anadromes nord-américaines et aux charges annuelles de nutriments transportées dans les rivières. Ces apports sont cependant livrés sous forme de pulsations concentrés dans l'espace et le temps. Des travaux complémentaires sont donc nécessaires pour évaluer l'importance de ces nutriments dérivés des aloses pour le fonctionnement des écosystèmes fluviaux. L'observation de flux d'individus errants qui fournissent ces nutriments dans plusieurs rivières indique qu'une gestion à grande échelle est à privilégier pour les espèces migratrices amphihalines dans l'optique d'assurer une provision durable de services écosystémiques.



Quantification of land–sea nutrient fluxes supplied by allis shad across the species' range

Camille Poulet, Betsy L. Barber-O'Malley, Géraldine Lassalle, and Patrick Lambert

Abstract: Diadromous species act as nutrient vectors between their marine and freshwater habitats. Few valuations of this regulating service exist and none at the scale of species distribution ranges. This large-scale approach seems particularly relevant for species moving and exchanging individuals across borders and territories as these populations may strongly depend upon each other in terms of population viability and provision of ecosystem services. The development of a new nutrient routine within an existing mechanistic species distribution model provided estimates of the “maximum potential” of the anadromous allis shad (*Alosa alosa*) to provide nitrogen and phosphorus subsidies throughout western Europe. During their seasonal reproductive migration, shad provided low amounts of nutrient subsidies when compared to North American anadromous species and annual riverine nutrient loads. However, these subsidies are delivered as pulses concentrated in space and time, suggesting that more work is needed to figure out the significance of these shad-derived nutrients in terms of riverine ecosystem functioning. The evidence of a substantial flow of strayers delivering nutrient subsidies in several rivers confirmed the need for large-scale management of migratory species to ensure a sustainable provision of ecosystem services.

Résumé : Les espèces diadromes agissent comme vecteurs de nutriments entre leurs habitats marins et d'eau douce. Il existe peu d'évaluations de ce service de régulation et aucune à l'échelle d'aires de répartition d'espèces. Cette approche à grande échelle semble particulièrement pertinente pour les espèces qui traversent des frontières et échangent des individus, puisque ces populations pourraient dépendre fortement les unes des autres en ce qui attrait à leur viabilité et à la fourniture de services écosystémiques. L'élaboration d'une nouvelle routine de traitement des nutriments dans un modèle mécaniste existant de répartition des espèces produit des estimations du « potentiel maximum » de l'alose (*Alosa alosa*), une espèce anadrome, à fournir de l'azote et du phosphore partout en Europe de l'Ouest. Durant leur migration de reproduction saisonnière, les aloses fournissent de petites quantités de nutriments comparativement à des espèces anadromes nord-américaines et aux charges annuelles de nutriments dans les rivières. Ces apports sont cependant livrés sous forme de pulses concentrés dans l'espace et le temps. Plus de travaux sont donc nécessaires pour établir l'importance de ces nutriments dérivés d'aloses pour le fonctionnement d'écosystèmes fluviaux. L'observation de flux considérables d'individus vagabonds qui fournissent ces nutriments dans plusieurs rivières confirme qu'une gestion à grande échelle est nécessaire pour les espèces migratrices afin d'assurer une prestation durable de services écosystémiques. [Traduit par la Rédaction]

Introduction

Diadromous species (land–sea migrating fishes) are cross-border resources; they move between fresh and marine waters to complete their life cycles (McDowall 1988), and population exchange can occur among river basins in different territories and administrative boundaries. Given this complex life cycle, diadromous species have been adversely affected by multiple human activities (e.g., overexploitation, degradation of essential habitats, losses of connectivity, pollution, water withdrawal, climate change). These cumulative pressures led to a generalized decline in abundances across their distribution ranges with drastic losses of associated services provided to local human communities (Limburg and Waldman 2009; Wilson and Veneranta 2019). In terms of provisioning services, diadromous species have been targeted by commercial fisheries over centuries and across continents and are highly prized in aquaculture food production (Kobayashi et al. 2015). They were recognized as one of the major protein and bioavailable micronutrient sources for human communities across

the world (Hicks et al. 2019). For example, Salmonidae contain high percentages of fatty acids essential to human health (Joordens et al. 2014). Diadromous species also provide cultural services and are historically prevalent in cultural practices (e.g., brotherhoods and ceremonies), gastronomy, diet, medicines and material items (e.g., Bolster 2008). Some of these species are described as charismatic, emblematic, and iconic (i.e., cultural keystone species census; Garibaldi and Turner 2004). The relative importance of the cultural services associated with diadromous species is suspected to be growing over time in relation with the global rarefaction of fish populations (Drouineau et al. 2018). As an example, in Sweden, Haro (2009) reported a massive shift from commercial to recreational fisheries due to a declining trend in fish abundances. Consequently, recreational fishing has gradually become a high-value recreational activity across the Baltic region and elsewhere (Hyder et al. 2018).

Besides their well-known significance in terms of provisioning and cultural services, diadromous species have also been recog-

Received 19 January 2021. Accepted 5 July 2021.

C. Poulet, G. Lassalle, and P. Lambert. INRAe, UR EABX, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France.

B.L. Barber-O'Malley.* INRAe, UR EABX, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France; University of Maine, 168 College Avenue, Orono, ME 04469, USA.

Corresponding author: Camille Poulet (email: camille.poulet@inrae.fr).

*Present address: Gomez and Sullivan Engineers, 41 Liberty Hill Road, Henniker, NH 03242, USA.

© 2021 The Author(s). This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author(s) and source are credited.

nized as strong ecological drivers for major biological cycles because of their role as nutrient “conveyor belts”. In particular, anadromous species (which migrate from marine habitats to upstream rivers to spawn; McDowall 1988) accumulate substantial amounts of embodied marine nutrients during their growing phase at sea. These marine-derived nutrients are moved from the ocean into freshwater habitats through migrations and may positively affect estuarine and riverine ecosystem functioning. Of central significance are the semelparous anadromous species (fishes dying after reproduction). After spawning, decomposing carcasses provide a consistent and bioavailable source of nutrients for freshwater communities and food webs at multiple trophic levels (Samways et al. 2015, 2018; Twining et al. 2017). In particular, nutrient enrichment from carcasses increases the overall primary productivity (Durbin et al. 1979), the biomass of biofilm algae and fungi, the bacteria density (Samways et al. 2015) and modifies the macroinvertebrates assemblages at local scale (Guyette et al. 2014; Weaver et al. 2018). Increases in growth and survival of juveniles salmonids were also observed in streams receiving adult salmon subsidies, providing evidence for a positive feedback loop (Bilby et al. 1996; Wipfli et al. 2003; Scheuerell et al. 2005) with suspected evolutionary consequences at the species level (Auer et al. 2018).

Despite being a widely recognized process, quantitative estimates of these regulating services are still scarce, and mainly concern Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) runs in North America. Pacific salmon-derived nutrients are released through the metabolism of spawning fish in the form of excretion and the decay of spawners' carcasses (Naiman et al. 2002; Schindler et al. 2003; Janetski et al. 2009). In the Columbia River, Gresh et al. (2000) estimated that Pacific salmon historically contributed over 3000 metric tons of nitrogen (N) and 360 metric tons of phosphorus (P) each year. Similarly to salmon from the US Pacific coast is the case of alosines (i.e., blueback herring (*Alosa aestivalis*) and alewife (*Alosa pseudoharengus*)) that used to provide large quantities of marine-derived nutrients throughout their native range along the US Atlantic coast (Durbin et al. 1979; Garman 1992; West et al. 2010). These previous works gave critical insights on the ecological roles of diadromous species in the nutrient status of river basins, particularly upper reaches. However, these studies were mostly catchment-specific and were only performed in a limited number of locations throughout the eastern US coast. Although migratory species produce and deliver ecosystem services locally, the dynamics of the species is often triggered by the spatial distribution of resources and thereby depend on habitats that are isolated spatially from the places where services are provided (Kremen et al. 2007). Thus, the supplies received by society from a migratory species are relying on favorable habitats encountered by the species in other parts of the range. On that, “spatial mismatches” are likely to occur between areas where species “provided the most ecosystem services” and those that “support population ability” to provide sustainable services (Semmens et al. 2011, 2018; MEA 2005). For diadromous species that migrate over long distances, “spatial mismatches” can occur within the same country, region, or states or far beyond political boundaries, leading to consider multiple spatial scales, from regional to inter-state, to find the most relevant one for conservation issues. Thus, having estimates of the nutrient subsidies translocated by shads at the scale of the distribution range in catchments for which no data were available is of particular relevance. Assessments and management of ecosystem services linked to diadromous species required consideration of larger spatial scales, and specific methods for estimating the extent to which distinct locations benefit or support the provision of ecosystem services between them. Such challenge requires an explicit consideration of fish movement and their magnitude, so that estimations of services explicitly including metapopulation dynamics and dispersal seem vital to address this management and conservation challenge (López-Hoffman et al. 2010).

In Europe, allis shad (*Alosa alosa*) populations have experienced a persistent and significant decline across their range (ICES 2015). Overfishing, water pollution, dam construction, habitat degradation, and more recently, invasive species can be held responsible for such a decrease (Limburg and Waldman 2009). In the Gironde-Garonne-Dordogne system (GGD) in France, known as the largest allis shad population in Europe, spawning runs of almost 400 000 fish migrating upstream in the 1980s have drastically declined to only thousands of fish at the end of the 20th century (Baglinière and Élie 2000; Castelnaud et al. 2001). Similar to the GGD, annual catches of shad in the Minho River (Spain-Portugal) decreased by about 90% after the 1950s (Mota et al. 2016). Therefore, the species was listed on the Red List of the International Union for the Conservation of Nature (IUCN 2020) and benefits from regional conservation status. Despite this overall decline, allis shad populations in “reference” basins in France, Spain, and Portugal are still considered of high cultural and ecological value, confirming the need for innovative scientific insights and perspectives to enhance management efforts at both local and global scales (see <https://diades.eu>).

In this context, the aim of this study was to provide the first quantification of nutrient imports and exports delivered by shad populations across its distribution range with explicit consideration of connections among different river basins. The case study of allis shad in Western Europe over the early 20th century was considered. A mechanistic species distribution model called GR3D (Global Repositioning Dynamics of Diadromous fish Distribution) was developed for any anadromous species and was first parameterized for allis shad (Rougier et al. 2014, 2015). The model was first used to assess the species range-shift response to the thermal component of climate change, suggesting that allis shad may be able to cope successfully with ongoing climate change that should not be perceived as a major threat to the species long-term persistence (Rougier et al. 2015). Integrating temperature was the most straightforward way to address the climate change issue on fish, given their ectothermic nature. Based on the existing literature, three life cycle processes (i.e., including growth at sea (Gilligan-Lunda et al. 2021), survival of spawners (Paumier et al. 2019), and survival of early life stages in rivers (Jatteau et al. 2017)) were linked to temperature to account for whole-life cycle impacts to global warming (Rougier et al. 2014). To assess the potential for shad to deliver nutrients across European river basins, an original nutrient routine providing estimates of nutrient imports and exports was designed and combined with GR3D. This study focused on evaluating the interdependences among river basins in the provision of nutrients subsidies in the context of metapopulation dynamics demonstrated for shad (Martin et al. 2015; Randon et al. 2018).

Materials and methods

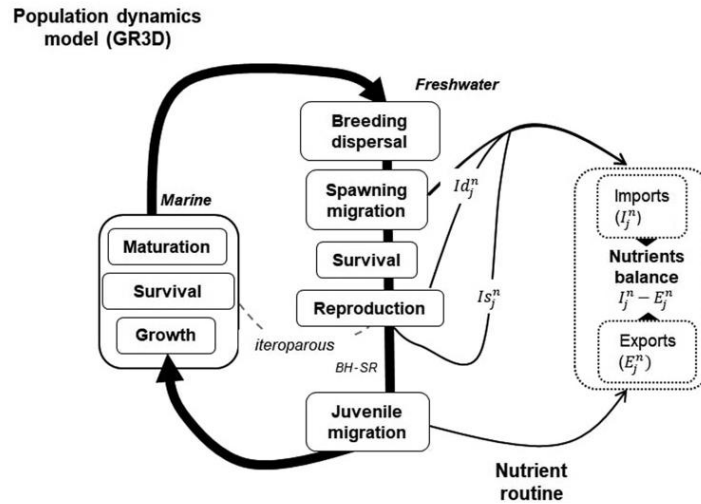
A brief description of the GR3D model and the key updates to improve and test the overall model robustness are provided in sections “GR3D model presentation and main improvements” and “Partial validation of estimated fish abundances”. The new routine added to GR3D to quantify nutrient fluxes is presented in the section “Design of the nutrient routine”. The updated code is available online at <https://github.com/inrae/GR3D/tree/v3.2.1> and <http://doi.org/10.5281/zenodo.4442030>. For a more detailed description of the GR3D model, see Appendix A or Rougier (2014) and Rougier et al. (2014).

GR3D model presentation and main improvements

Population dynamics within the model

GR3D is an individual-based stochastic model. It explicitly combines population dynamics with key life cycle events and climatic requirements. The GR3D model was written in Java using the “SimAqualife” software framework specifically designed for

Fig. 1. Structure of the GR3D model after integration of the new nutrient routine. In the ocean, mature fish disperse in fresh water to spawn. The number of recruits produced is determined by a Beverton–Holt stock–recruitment curve (BH-SR). The nutrient balance is based on adult import derived from dead (I_d^n) or living fish (I_s^n) and out-migrating juvenile export. See Appendix A for a fully detailed description with model equations.



Can. J. Fish. Aquat. Sci. Downloaded from cdns.nrcresearchpub.com by Camille POULET on 01/14/22
For personal use only.

spatialized and individual-based simulations to explore the movements of aquatic species (Dumoulin 2007). The model covers the entire anadromous life cycle and is divided into six sub-models depicting the key events, including (i) reproduction, (ii) growth, (iii) survival, (iv) downstream migration, (v) maturation, and (vi) dispersal and upstream migration (Fig. 1). A set of 42 parameters obtained from the primary literature, expert elicitation, or model calibration was used to define these different processes. Most of the data used in GR3D came from the Garonne River in the south-west of France, which was considered as a “reference” population for shad in Europe (for more details, see Rougier et al. 2014, 2015) (Table A1 and Fig. A1). Three life cycle processes, including growth at sea, survival of spawner before they reproduce, and survival of early life stages in rivers, were linked to water temperature, as further described.

The “physical” environment of GR3D was divided into “two worlds”: the continental and marine compartments, which are split into a set of “river basins” and “sea basins”, respectively. River and sea basins are connected to each other and spatially geo-referenced. This “physical” environment represents the European Atlantic coast from the south of Portugal to the British Isles and Norway that covers the core distribution of the species (Fig. A1). River and sea basins are both characterized by seasonal temperature time series (T , °C), while river basins are also characterized by their surface area (km^2) and geographic position (latitude and longitude at the river mouth).

Fish progressed through the life cycle with a seasonal time step. Reproduction occurred every spring in all rivers when spawners were present. The number of recruits produced by the spawning stock in river basin j was modeled as a density-dependent process using a Beverton and Holt stock–recruitment (BH-SR) relationship (Beverton and Holt 1957) (Fig. 1 and eq. A1). Egg production in basin j was linked to species fecundity (α) and the number of spawners present. The BH-SR relationship was modeled so that recruit mortality was dependent on both temperature and basin size to

consider resource limitations in small basins. The relationship between recruit mortality and temperature follows a dome-shaped curve (Rosso et al. 1995), with the number of recruits decreasing when temperature is below or above an optimal value. The tolerance and optimal thermal ranges are defined as model parameters (Table A1). An “Allee effect” (Stephens et al. 1999), proportional to the river basin size, was also integrated into the stock–recruitment relationship to prevent the formation of a functional population from only a limited number of individuals settling in a river basin.

In early summer, juveniles migrated from their upstream habitats through rivers and estuaries to reach the associated sea basin in the physical environment where they could grow and sexually mature. Fish growth was modeled using a von Bertalanffy growth function (von Bertalanffy 1938) (eq. A2). Since temperature is known to affect growth rate, a dome-shaped curve, similar to the one for reproduction, was used to link the growth coefficient (K , defined as a model parameter; Table A1) to water temperature and introduce seasonal and in-river variability on fish growth (Rosso et al. 1995; Kielbassa et al. 2010; Bal et al. 2011).

After spending several years at sea, ripe individuals started their spawning migration and entered a river basin to reproduce. An individual was assumed to be mature when it reached its size at maturity, L_{mat} , defined as a model parameter (Table A1).

Dispersal from the ocean to a given river basin occurred in three main steps: emigration, transfer, and settlement. Emigration depended on whether individuals adopted a homing behavior (i.e., individuals return to their natal river to reproduce) or a straying behavior (individuals colonize a new river basin that differs from their natal origin to reproduce). The probability of adopting a homing behavior (p_{hom}) was considered as a specific life-history trait and hence did not vary among populations. Consequently, the probability of adopting a straying behavior ($1 - p_{hom}$) was imposed to be the same for all rivers considered in this study. During the transfer phase, individuals adopting a homing behavior simply enter the natal river to spawn. For strayers, the

probability of entering a new river basin in the physical environment was linked to the distance separating the new river basin from the natal river. Then, relatively to the pairwise distances, a weight was assigned to each river basin using a logit function with most parameters defined as model parameters (see Table A1 and eq. A3 for more details). All the weights were then standardized so that the sum of weights equaled 1 providing the probability for each river basin to be selected. Migrating spawners then entered the specific river basin, survived, and reproduced if they found suitable thermal conditions.

At each time step, the probability of survival for each individual was estimated using its location along the land-sea continuum. The seasonal survival probability accounted for annual mortality coefficients at sea and in the river, with the latter depending on the water temperature. After reproduction, the probability of survival for spawners was defined by the Sp_{sp} parameter. As allis shad is a semelparous species and the majority of individuals die after reproduction, the probability of survival was set to a low value of 0.1 (Table A1). Most individuals died after reproduction, with their carcasses remaining in the river to decompose. Surviving spawners returned to the sea to reproduce the following years.

Sex differentiation and main improvements of the GR3D model

The amounts of N and P brought by shads into river systems can vary depending on sex because males and females differ in their elemental composition and mass-at-age (Durbín et al. 1979; Taverny 1991). To address this, GR3D was updated to estimate male and female abundances separately. Based on previous studies addressing allis shad population dynamics (Mennesson-Boisneau 1990; Mennesson-Boisneau et al. 2000), three parameters appeared relevant to differentiate males and females in the model: the optimal growth coefficient ($K_{optGrow}$), the asymptotic length (L_{∞}), and the length at maturity (L_{mat}) (Table A1). The values for the three parameters were directly estimated for both genders using a non-linear optimization performed with R studio software (R Core Team 2018) so that the set of parameters best fits the observations of age and length. The differentiation between males and females in GR3D required a doubling of the previous value used for the fecundity parameter (α) in the BH-SR relationship that had only considered females. When integrating both sex into the model, the number of spawners needed to reach the asymptotic recruitment increased, leading to change the value of fecundity from 135 000 to 270 000 eggs per female to keep the same BH-SR as in Rougier et al. (2014) (Table A1).

Finally, the river temperature ranges ensuring recruitment and egg survival were also modified to take into account new insights on allis shad spawner and larvae thermal tolerances (Jatteau et al. 2017; Paumier et al. 2019) (Table A1).

Environmental and biological data to run simulations

Data regarding the distribution of allis shad used to run simulations were obtained from the EuroDiad 4.0 database, which records the presences and absences of European diadromous species in a total of 350 river basins throughout North Africa, Europe, and the Middle East from 1750 to present day (<https://data.inrae.fr/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.15454/IVVAIC>). Based on this updated version of EuroDiad, 135 basins were integrated into the GR3D physical environment to cover the core range of the species. The major addition from Rougier et al. (2014) was the inclusion of the UK and Irish river basins. River basins were distributed along a latitudinal gradient from Morocco (Oum Er-Rbia (33.3°N)) to northern Scandinavia (Vefsna (65.8°N)), including the British Isles (Figure A1). All of the 135 river basins were characterized by seasonal near-atmospheric surface temperatures at the outlet. Near atmospheric surface temperatures from 1901 to 2018 were extracted from the CRU database (<https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/hrg/#info>), which consists of an atmospheric interpolated

gridded dataset from weather observations with a resolution of $0.5^\circ \times 0.5^\circ$. Data were provided by the FIC (Fundación para la Investigación del Clima; <https://www.ficlma.org/>) as monthly means and stored as NCFD files. The 135 sea basins located in front of each river basin outlet were characterized by seasonal temperatures calculated as the mean between 12 °C (temperature of the Bay of Biscay sea bottom) and the seasonal temperatures in the associated river basin.

Description of simulations

Simulations were run over the period 1800–2010 (i.e., 844 time steps). The model was initialized with an initial population set at 500 000 juveniles in each river basin. Simulations started in the summer of 1800 and were run for 100 years with constant temperature conditions (average temperatures of the 1901–1910 decade) to populate the model and limit the influence of initial conditions on simulations. Then, the model was run from 1900 to 2010 with updated seasonal temperature time series described in above section “Environmental and biological data to run simulations”. At each time step, the model provided estimates of shad abundances in each river basin (e.g., total abundance, abundance of male and female spawners), as well as information on population status, dynamics, and spatial distribution (e.g., number of juveniles in each river basin, colonization range and number of river basins colonized). For the purpose of this study, we focused on the early 20th century, so only seasonal estimates of the first 30 years are presented in the results (i.e., 1900–1930). This period was selected because it refers to a “pristine” situation, in which there was no clear evidence for shifts in the state and functioning of natural systems driven by human activities (also called “the Great Acceleration” of the Anthropocene; Steffen et al. 2015). For shads, the “pristine situation” specifically hinted that populations were still abundant and did not suffer from major human impacts or climate change. Since no anthropogenic pressures were accounted for in the GR3D model, simulation outputs corresponded to a maximum “potential” in terms of fish and nutrients. Simulations were run until 2010 so that model estimates could be compared to observations of shad abundances, as described in the next section.

Partial validation of estimated fish abundances

Nutrient estimates were a function of fish abundances, so it was relevant to test the robustness of GR3D estimates. To do so, model outputs were compared to observed abundances for a set of 13 well-studied river basins located in France, Portugal, and Spain, for which time series of annual abundances were available (Fig. A1). Observations of shad abundances were given for different time periods depending on data availability and monitoring status of the 13 rivers. For most rivers, observations ranged from the end of the 1990s to the early 2000s, with an exception for the Minho River benefiting from fisheries time series dating back to 1914. For each of the 13 rivers, annual abundances were averaged over the sampling period to be compared with abundances derived from our model from the same time range. Data regarding allis shad spawner abundance in these rivers were either derived from fisheries landings, video counting systems at fishways or based on the number of spawning events recorded at the spawning grounds (“splash-based” method). All the data and methods used to estimate observed abundances were fully described in Appendix A.

To assess the coherence between model estimates and observed values, we classified model estimates into four categories. Rivers for which estimates were lower than observations were in “Category 1”. Rivers for which estimates were higher than observations pertained to categories from 2 to 4 depending on how far estimates were from observations. The category number increased with the magnitude of the difference (i.e., less than two (Category 2), less than ten (Category 3), or more than ten times (Category 4)). As no

anthropogenic pressures were included in the simulations, model estimations were considered as “validated” when the output value for a given basin was greater than the observed value but of the same order of magnitude (Categories 2 and 3).

Design of the nutrient routine

The amounts of N and P conveyed by shads were calculated seasonally in each of the 135 rivers through the development of a nutrient calculator implemented in the GR3D model. The routine computes nutrient loads based on the number of living and dead individuals simulated each season. The net nutrient amount E_j^n provided by shads during their seasonal reproductive migration in a given basin j was calculated as the difference between the nutrient imported by migrating spawners I_j^n and nutrient exported by out-migrating juveniles E_j^n (eq. 1). The dynamics of nutrient imports provided by adults was examined in the context of shad reproductive and dispersal processes. Therefore, considering a total nutrient influx of N and P in the river j , we distinguished the contribution of fish produced by the river (hereinafter called “autochthonous”) from the contribution of fish coming from other rivers (hereinafter called “allochthonous”; see section below on “Quantifying nutrient interdependencies among river basins”).

$$(1) \quad E_j^{n \in \{N,P\}} = \sum_{k \in \{\text{auto,allo}\}} I_{k,j}^n - E_j^n$$

with “auto” and “allo” corresponding to autochthonous and allochthonous fish, respectively, as presented in the section below: “Quantifying nutrient interdependencies between river basins”.

Quantifying nutrient imports

Following the approaches of Haskell (2018) and Barber et al. (2018), it was assumed that adults were not feeding after entering rivers to only account for marine-derived nutrient inputs. A fish that has successfully migrated to a river after growing and maturing at sea is likely to (i) die before reaching the spawning grounds and reproducing, (ii) die after reproduction (i.e., semelparous fish), or (iii) survive both reproduction and migration back to the sea (i.e., iteroparous fish). Fish that died prior to or after reproduction were considered as providing the same amount of nutrient inputs. Consequently, total nutrient import $I_{k,j}^n$ corresponded to the sum of the imports from fish dying either before or after reproduction $Id_{k,j}^n$ and fish surviving $Is_{k,j}^n$ the reproduction season (eq. 2), regardless of whether they were autochthonous or allochthonous:

$$(2) \quad I_{k,j}^n = Id_{k,j}^n + Is_{k,j}^n$$

The main sources of nutrient inputs in river basins were assumed to be carcass decomposition, gamete emission, and fish excretion. As there was limited field data available for allis shad, carcasses inputs were computed using the average mass of male and female fish that died before spawning (eq. 3). Gamete contribution was hence implicitly considered in the average total mass of the adults, which included both somatic and unspawned gonadic mass.

$$(3) \quad Id_{k,j}^n = \sum_{s \in \{\text{male, female}\}} Nd_{k,s,j} \times W_s \times (\eta_s^n + RT \times \tau^n)$$

where $Nd_{k,s,j}$ is either the number of male or female spawners (both autochthonous and allochthonous) that died before or after reproduction in a given river basin j , W_s is the average total mass of a male or female spawner, η_s^n is their nutrient content (%N and %P), RT is an estimate of the residence time defined as the average number of days that a fish spent in fresh water, and τ^n is the excretion rate of an adult for the nutrient considered.

Table 1. Inputs used in the nutrient routine for allis shad.

Measurements	Nominal values			
	α	b	%N (wet) ^b	%P (wet) ^b
Female				
W^a	2.6654×10^{-3}	3.343	2.958	0.673
Pre-spawn ovary ^c	528.702×10^{-5}	2.673	3.242	0.320
Post-spawn ovary ^c	132.890×10^{-5}	2.854	—	—
Male				
W^a	4.0958×10^{-3}	3.225	2.941	0.666
Pre-spawn teste ^c	13.9926×10^{-5}	3.384	3.250	0.724
Post-spawn teste ^b	1.2560×10^{-5}	3.833	—	—
Juvenile				
W^a	6.9864×10^{-3}	3.031	2.803	0.887

Note: The two parameters α and b were derived from weight-length relationships. Data sources from which model inputs were derived are indicated in the footnotes.

^aTaverny (1991).

^bHaskell (2018).

^cComputed from data provided by MIGADO (<http://www.migado.fr/>).

W was estimated for both sexes as a function of adult mean length L following the relationship $W = \alpha L^b$, with α and b derived from Taverny (1991) (Table 1). The original relationship was given in $g \cdot mm^{-1}$, so it was converted to $g \cdot cm^{-1}$ (eq. 4a and eq. 4b).

$$(4a) \quad W_m = 4.0958 \times 10^{-3} \times L_m^{3.2252}$$

$$(4b) \quad W_f = 2.6654 \times 10^{-3} \times L_f^{3.3429}$$

Nutrient percent contents η^n were taken from studies on American shad as no data was available for allis shad, with $\eta_m^N = 0.02941$ and $\eta_m^P = 0.00666$ for males and $\eta_f^N = 0.02958$ and $\eta_f^P = 0.0067$ for females (Haskell 2018). Likewise, the excretion rate τ of $2.17 \times 10^{-6} \mu g \cdot N$ and $24.7171 \times 10^{-5} \mu g \cdot P \cdot g \cdot wet \cdot fish \cdot mass^{-1} \cdot h^{-1}$ were based on results for alewife (Post and Walters 2009) (Table 1). Those values were converted in g and then multiplied by 24 h to calculate a daily input. The residence time RT was assumed to be the same regardless of when fish dies and was fixed to 30 days according to shad ecology (Olney et al. 2006; Aunins and Olney 2009).

For iteroparous individuals that survive reproduction, nutrient imports are only a function of gamete inputs and excretion (eq. 5).

$$(5) \quad Is_{k,j}^n = \sum_{s \in \{\text{male, female}\}} Ns_{k,s,j} \times W_{g,s} \times (\eta_{g,s}^n + RT \times \tau^n)$$

where $Ns_{k,s,j}$ is either the number of male and female spawners (both autochthonous and allochthonous) surviving reproduction in basin j , $W_{g,s}$ is the wet mass of testes or ovaries and $\eta_{g,s}^n$ is the nutrient content (%N and %P) of male or female gonads. The total wet mass of gamete inputs W_g was estimated as the difference between spawned and unspawned gonad masses, which were both modeled as a function of length (Table 1; eqs. 6a and 6b). As previously defined for carcass weight W , separate weight-length relationships were defined for each sex. For the unspawned gonad mass, both relationships were derived from fish captured during the 2008–2018 period at Golfech and Tuilières dams on the Garonne and Dordogne rivers, respectively. The relationships for spawned gonad mass were derived from the same geographical location after artificial reproduction at the Bruch experimental station. Data were obtained from the nonprofit association MIGADO (<http://www.migado.fr/>).

$$(6a) \quad W_{g,m} = 13.9926 \times 10^{-5} \times L_m^{3.3838} - 1.2560 \times 10^{-5} \times L_m^{3.8331}$$

$$(6b) \quad W_{g,f} = 528.702 \times 10^{-5} \times L_f^{2.6729} - 132.890 \times 10^{-5} \times L_f^{2.8545}$$

The percent wet mass content of N and P for eggs and sperm were approximated using values for ovaries and testes taken from American shad, with $\eta_{g,m}^N = 0.0325$ and $\eta_{g,m}^P = 0.00724$ for males and $\eta_{g,f}^N = 0.03242$ and $\eta_{g,f}^P = 0.0032$ for females (Haskell 2018) (Table 1).

Quantifying nutrient exports

The total export of nutrients conveyed by out-migrating juveniles from the river to the sea was calculated as follows (eq. 7):

$$(7) \quad E_j^n = N_{O_j} \times W_o \times \eta_o^n$$

The offspring abundance N_{O_j} in basin j derived from GR3D was multiplied by the wet mass of juvenile W_o and its nutrient content η_o^n (%N and %P). As was done for adults spawners, the wet mass of juveniles was described as a function of juvenile length L and was based on the relationship derived from Taverny (1991) (Table 1):

$$(8) \quad W_o = 6.9864 \times 10^{-3} \times L^{3.0306}$$

The percent nutrient content of emigrating juveniles was provided by Haskell (2018) as $\eta_o^N = 0.028$ and $\eta_o^P = 0.00887$.

Quantifying nutrient interdependencies among river basins

Nutrient inputs supported by the population dynamics of spawners across the 135 river basins were computed based on the natal origin of individuals (i.e., donor basins, where fish were born) and the destination where fish are showing up to spawn (i.e., recipient basins, where spawner migrate to reproduce). When the natal basin was also the destination basin, fish were considered "autochthonous". On the other hand, when the natal and destination basins were different, fish were labelled as "allochthonous". Autochthonous fish were homers (i.e., fish coming back to their natal river basin to reproduce), while allochthonous fish were strayers wandering from other river basins. So, for each destination basin j , the import of N and P was computed as the inputs provided by autochthonous fish that either die or survive after reproduction ($Id_{j,auto}^n, Is_{j,auto}^n$) and those related to allochthonous fish ($Id_{j,allo}^n, Is_{j,allo}^n$).

The relative nutrient contribution between autochthonous and allochthonous fish was related to the species dispersal dynamics. For this modeling attempt, we considered the same homing fidelity for all the rivers, so that 75% of fish returned to the natal river to spawn (p_{hom} set to the high value of 0.75; see Table A1 and Rougier et al. (2014) for more details). For strayers, the probability of migrating to a destination basin increased as the distance between natal and destination basins decreased. Therefore, it was more likely for a fish to spawn in neighboring basins than basins located far away from the natal river, as explained in above in the section "Population dynamics within the model".

For each destination basin, the annual input of N and P was averaged over the period 1900–1930 to provide an average estimate of the "maximal potential" for fish to deliver nutrients over this period (eq. 9):

$$(9) \quad \bar{I}_j^n = \frac{1}{31} \times \sum_{t=1900}^{1930} Id_{j,auto}^n(t) + Is_{j,auto}^n(t) + Id_{j,allo}^n(t) + Is_{j,allo}^n(t)$$

The nutrient inputs supported by allochthonous fish (i.e., strayers) over the 135 river basins were represented with a Chord Diagram using the R package "Circlize" (Gu 2014; <https://CRAN.R-project.org/package=circlize>) widely used in population dynamics and genetics

to quantify human migrations or gene flows. River basins were displayed all around a circle and connected with links corresponding to nutrient subsidies related to allochthonous fish. An in-depth analysis of the nutrient dynamics at the river-basin scale was performed using the Garonne River as a case study because the Garonne River was the reference population for shad in Europe and, as such, was carefully studied by the scientific community. Nutrient subsidies moving in and out of the Garonne River basin were represented with a Sankey diagram using the R package "networkD3" (Allaire et al. 2017; <https://CRAN.R-project.org/package=networkD3>). Similar to the range-scale analysis, this method allows displaying the amount of nutrients supplied by fish migrating from one river to another with arrows indicating the magnitude of these inputs.

Results

Partial validation of abundance estimates

For the 13 river basins used to assess the global accuracy of model outputs, estimates of abundance provided by the GR3D model were higher than the observed values in almost all river basins (85%) except for the Vire and Orne rivers in France (Table 2). Nonetheless, the differences in order of magnitude between observations and simulations were highly variable across river basins, reflecting, to some extent, the variety of observational data used for comparison through the study area. Almost half of the 13 river basins (48%) were classified in Category 4, for which model outputs were much higher (i.e., above ten times higher) than the observations and the majority of the remaining river basins (38%) were placed into intermediate categories 2 and 3, for which model outputs and observations were of the same order of magnitude.

Nutrient dynamics in the Garonne River basin case study

Over the 1900–1930 period, allis shad conveyed an average load of $0.324 \pm 0.048 \text{ kg N}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$ and $0.055 \pm 0.008 \text{ kg P}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$ in the Garonne River basin. Shad were net importers of N and P, as the total amount of nutrient subsidies brought by spawners was higher than nutrients exported by out-migrating juveniles ($0.003 \pm 7.862 \times 10^{-4} \text{ kg N}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$ and $9.621 \times 10^{-4} \pm 2.488 \times 10^{-4} \text{ kg P}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$). Regarding the source–sink dynamics, most shad-derived nutrients were imported by autochthonous fish (97.1% of the total nutrient imports) and, to a lesser extent, by fish originating from neighboring river basins such as the Dordogne (1.91%), Charente (0.47%), and Loire (0.21%) rivers (Fig. 2). The other donor river basins contributed less than 0.1% each to the amount of nutrients imported in the Garonne over 1900–1930. The Garonne River basin produced more strayers than it received. Most of the strayers from the Garonne River basin migrated to the Charente, Seudre, Dordogne, Lay, Sèvre Niortaise, Auzance and Leyre river basins, all in France.

Nutrient flows at the Atlantic area scale

A noticeable variability in annual net budget (import minus export) was calculated across river basins for both nutrients, ranging from 8×10^{-6} to $1.2 \times 10^4 \text{ kg N}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$ and 1.4×10^{-6} to $2.1 \times 10^3 \text{ kg P}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$. Most river basins received both allochthonous and autochthonous individuals. The contribution of autochthonous individuals to the total import was also highly variable, ranging from 2.09% in the Taff River (UK) to 99.23% in the Loire River (France) (Fig. 3). The Chord Diagram distinguished among river basins that produced more strayers than they received (source-like) and river basins that received more strayers than they produced (sink-like) (Fig. 4). River basins located at the southern edge of the distribution, such as the Guadalquivir, Guadiana, Tagus, and Douro rivers in the Iberian Peninsula, as well as the Loire and Garonne rivers in France, were identified as the main producers of strayers. On the contrary, the Piedras, Tinto, Odiel, and Sado rivers in Spain and Portugal appeared as the main destinations for strayers along the Atlantic Area.

Pagination not final (cite DOI) / Pagination provisoire (citer le DOI)

Poulet et al.

7

Table 2. Comparison between GR3D estimated abundances and observed data for 13 river basins along the European Atlantic coast.

River basin name (country)	Year	Observations		GR3D outputs		Quality code
		Abundance (annual mean with minimum and maximum values in number of fish)	Data type	Abundance (annual mean with minimum and maximum values in number of fish)		
Lima (Portugal)	1990s	3000 (1000–5000)	Fisheries ^a	57 851 (50 036–66 328)		4
Minho (Spain)	1914–1944	78 400 (15 000–105 000)	Fisheries ^{a,b}	123 761 (100 979–163 581)		2
Nivelle (France)	1998–2008	300 (29–688)	Entrapment–video counting at fishways ^c	6975 (6105–8048)		4
Adour (France)	1985–1999	11 176 (NA)	Professional fisheries ^{a,d}	86 961 (66 131–112 105)		3
Garonne (France)	1996–2006	94 392 (46 409–161 306)	Video counting at Golfech and splash-based estimations ^c	446 096 (369 249–497 017)		3
Charente (France)	2010–2016 ^h	26 046 (16 893–38 502)	Splash-based estimations ^f	106 831 (90 080–134 357)		3
Loire (France)	1998–2008	10 320 (1200–31 418)	Video counting at fishways ^c	669 405 (555 001–781 317)		4
Vilaine (France)	1996–2006	918 (54–2618)	Video counting at Arzal ^{c,g}	103 951 (92 436–118 848)		4
Scorff (France)	1996–2006	39 (2–188)	Entrapment–video counting at Moulin des Princes ^g	28 501 (24 810–33 057)		4
Aulne (France)	2000–2010	3353 (399–6714)	Video counting at Chateaulin ^{c,g}	8967 (7229–10 005)		3
Elorn (France)	2007–2010	380 (202–508)	Video counting at Kerhamon ^{c,g}	4464 (4273–4735)		4
Vire (France)	2002–2010	4258 (1751–8000)	Video counting at Claies de Vire ^{c,g}	198 (109–276)		1
Orne (France)	2002–2010	201 (50–406)	Video counting at Feuguerolles ^{c,g}	51 (28–74)		1

Note: Seasonal model outputs and observations were averaged over the same time period, with minimum and maximum values provided. River basins were ordered by latitude from Portugal to France. A quality code ranging from Category 1 to Category 4 was used to highlight the agreement between model estimates and observed values. Category 1 indicated model outputs were lower than observed values and thus judged as inaccurate. Categories 2, 3, and 4 indicated model outputs were higher than observed values with increasing differences. The highest agreement was seen for intermediate categories 2 and 3. Data sources are indicated in the footnotes.

^aCES (2015).

^bMota (2014).

^cP. Jatteau (personal observations, 2015).

^dBaginière and Élie (2000).

^eLogrami (<http://www.logrami.fr/>).

^fEPTB Charente (<https://www.fleuve-charente.net/>).

^gPlagepomi (<http://www.observatoire-poissons-migrateurs-bretagne.fr/>).

^hGR3D estimates were provided for the 1996–2006 period, as there is no temperature available after 2010 in the CRU database.

Discussion

Strengths and limits of the methodology

By combining a nutrient routine with a mechanistic species distribution model, the capacity of shad to move N and P subsidies between marine and freshwater ecosystems across their distribution range was quantitatively assessed. This work constituted one of the first evaluations of the regulating services associated with a diadromous fish species across its distribution range. Compared to river basin-specific assessments, this study brought substantial insights into the interdependencies among river basins regarding nutrient supplies related to anadromous species.

As our model was calibrated on historical presences and absences, abundance estimates provided by the model required validation using observed data (Table 2). These results suggested a somewhat limited agreement between model outputs and existing data, with estimated abundances much higher than observations in half of the 13 river basins used for validation (i.e., Category 4). For rivers with monitoring data included both shad species, model overestimation would likely be higher by considering a relatively low number of allis shad. However, the model coherence would remain the same, according to the validation index used. One explanation for these large differences is that reliable monitoring of shad populations started at the end of the 20th century (after 1950), when significant declines in most spawning stocks had already occurred. The GR3D simulations did not integrate anthropogenic pressures, meaning that abundance estimates represented a “maximum potential”. In addition, observations were mostly based on a single data source that cannot be representative of the overall fish stock. For abundance estimates derived from counting at fishways, the data reliability is depending on the location of the device. If fish mostly spawn downstream of the dam, fish may not cross the barriers and

therefore would not be counted by the device. These points, in addition to any inherent biases in the monitoring data, indicated that the comparison between observed and estimated abundances was only valid if the sign and magnitude of the differences were considered and not the absolute values. Using this criterion, the partial model validation indicated overall confidence in the abundance estimates in the central and southern parts of the species range. However, simulations using previous and current GR3D versions indicated that the model estimates are less reliable throughout the northern range of allis shad, underestimating fish abundances in northern France (the Vire and Orne rivers in Table 2) up to Germany (Rougier et al. 2014).

The nutrient balance in the Garonne River basin: a local analysis

Our model calculated that allis shad historically imported an average of 0.324 ± 0.048 kg N·km⁻²·year⁻¹ and 0.055 ± 0.008 kg P·km⁻²·year⁻¹ in the Garonne River basin. These values are far below the total amounts of N and P loaded from external sources. For instance, the total nutrient export from the Garonne River basin into the coastal zone was estimated to be 5792 t·month⁻¹ for N and 224 t·month⁻¹ for P over the period 1991–1995 (Romero et al. 2013). These numbers for allis shad were also lower than the N and P loadings reported for other diadromous species. By comparison, Haskell (2018) found that the closely related American shad (*Alosa sapidissima*) imported over 15 000 kg N and 3000 kg P annually in the John Day Reservoir (JDR) in the lower Columbia River over the 1997–2015 time period. Considering that the JDR has a surface area of 222.6 km², the total amount of N and P associated with American shad spawning runs would be 67.38 kg N·km⁻²·year⁻¹ and 13.48 kg P·km⁻²·year⁻¹. However, these estimates were for a specific reservoir within the Columbia River watershed, while the nutrients subsidized by allis shad were for the entire Garonne

Fig. 2. Sankey diagram of the nitrogen flows associated with the Garonne River basin. All the river basins listed on the left were “natal basins”, and all the river basins on the right were “destination basins”. The light grey band represented fish originating from the Garonne River basin and returning to the Garonne River basin (autochthonous fish). The four lines at the bottom indicated the origins of the allochthonous fish entering the Garonne River basin. Lines above the light grey band indicated the destinations of Garonne strayers in the Atlantic area. Lines were proportional to the net nitrogen import. River basins on the right were ordered by latitude, with the exception of the Garonne River basin.

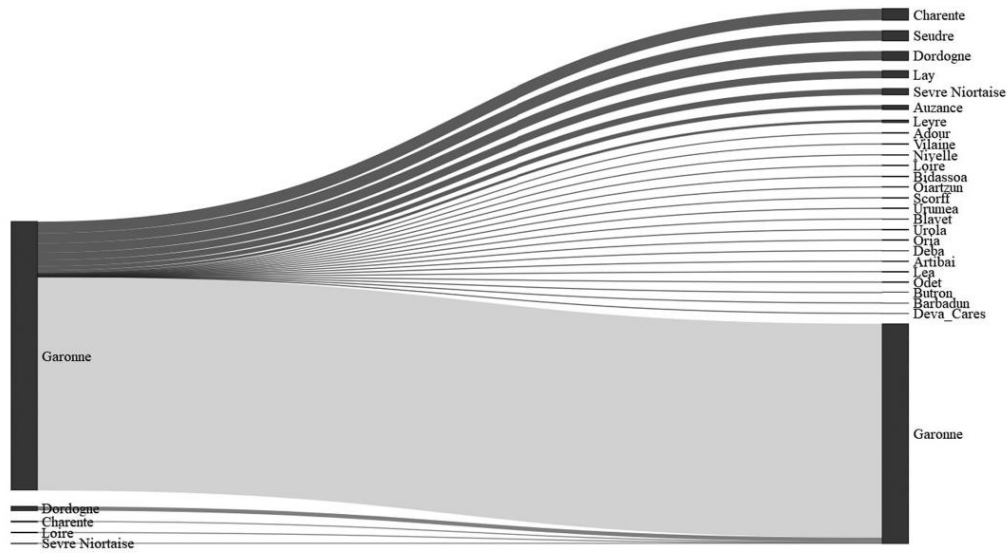
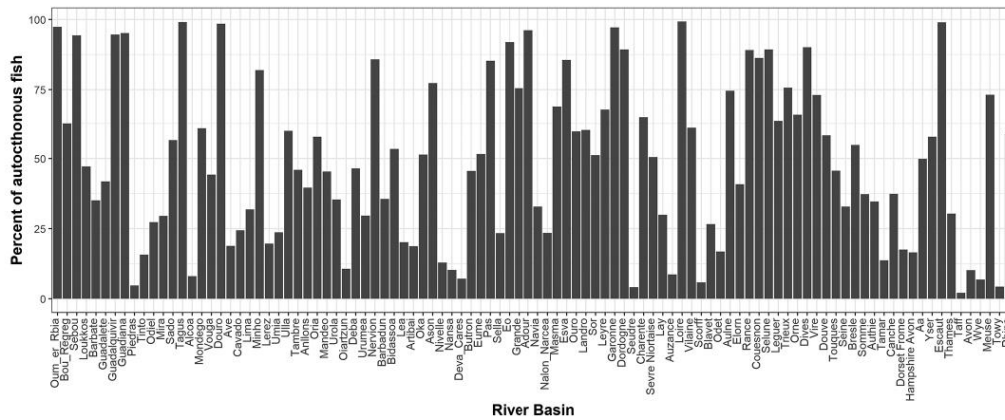


Fig. 3. Contribution of the autochthonous fish (in %) to the total import of nitrogen over the period 1900–1930 in the river basins colonized by shads in the GR3D physical environment. The remaining percent was for inputs derived from strayers coming from other rivers. River basins were ordered along a latitudinal gradient from Morocco to Germany.



watershed. To be consistent, nutrient estimates must be displayed at a similar scale. Considering water surface only covers 1% of the whole Garonne River watershed (BD TOPAGE: <https://bdtopage.eaufrance.fr/>), the amount of N and P load by allis shad population would be over 31.130 kg N·km⁻²·year⁻¹ and 5.290 kg P·km⁻²·year⁻¹.

These values were still below those founded for the American shad in the JDR but were supported by a smaller population size (467 000 for almost 1 billion entering the JDR; Haskeil 2018).

The ecological meaning of these nutrient subsidies is a function of the baseline nutrient levels of riverine waters. For oligotrophic

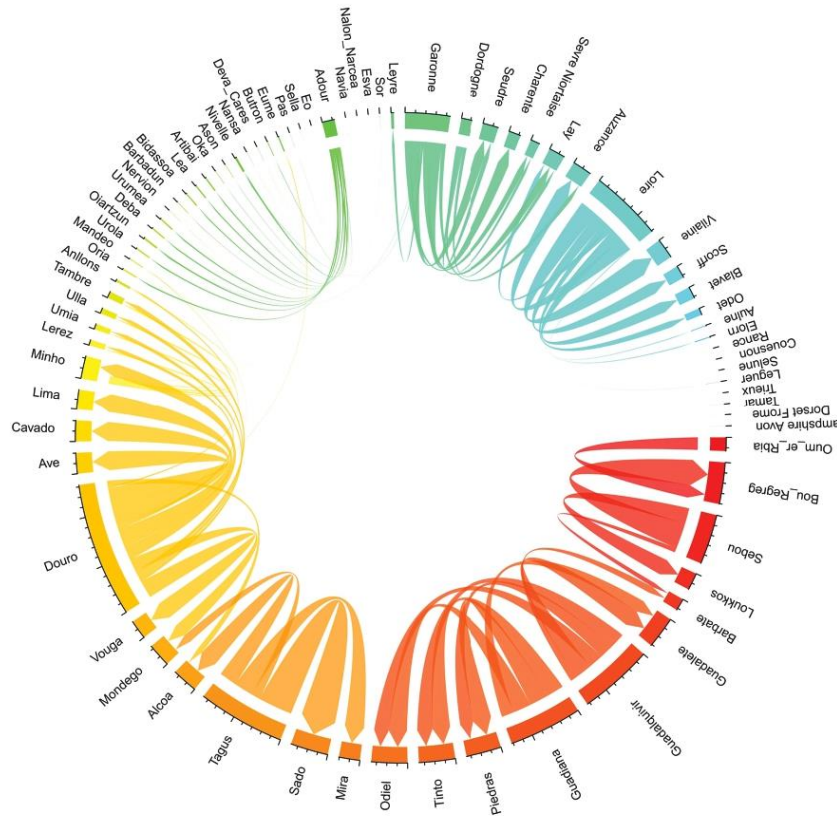
Can. J. Fish. Aquat. Sci. Downloaded from cdnsciencepub.com by Camille POULET on 01/14/22 For personal use only.

Pagination not final (cite DOI) / Pagination provisoire (citer le DOI)

Poulet et al.

9

Fig. 4. Interdependencies among river basins in nitrogen supplies provided by allochthonous allis shad straying from one to another river (kg N) over the period 1900–1930. Each intermediate tick mark increases by 800 kg N, starting from 0. River basins were ordered clockwise along a latitudinal gradient, ranging from the Oum Er-Rbia river basin at the southern edge of the distribution in Morocco (red) to the Avon River basin at the northern edge of the distribution in the UK (blue). To ease interpretation, only the nitrogen supplies provided by allochthonous fish contributing more than 10% of the total nutrient subsidies imported in each river basin were represented in the figure. The magnitude and flow of each relationship were indicated by arrow size and direction, respectively. A latitudinal colour gradient was used to distinguish among arrows from different basins. The contribution of autochthonous fish was not represented in the Chord Diagram.



Can. J. Fish. Aquat. Sci. Downloaded from cdnsciencepub.com by Camille POULET on 01/14/22
For personal use only.

ivers where N and P tend to be limiting resources, even low levels of enrichment by migratory organisms such as shad would be significant enough to increase the ecosystem productivity (Durbin et al. 1979). Although, for the Garonne River, the significance of these nutrient subsidies should be examined by considering the timing to which resources are delivered and where. Anadromous species spawn seasonally in specific and restricted areas, so they provide a condensed pulse of nutrients over a short period of time (Weber and Brown 2018). In rivers, the availability of N and P to an aquatic organism varies according to its trophic status, the season, riverine inputs, and biogeochemical and bacterial activity.

Along the European Atlantic coast, allis shad spawn in the spring when primary productivity in rivers is starting to increase, and riverine inputs of N and P from upstream reaches start to become relatively low due to decreasing river discharge. Under

such environmental conditions, carcasses were unlikely to be washed out or moved downstream over substantial distances from the spawning grounds (Garman 1992). Hence, carcass decomposition may provide a relatively steady source of nutrients for several weeks, and N and P subsidies delivered in spring and summer may have a larger impact on ecosystem functioning than suggested by the total annual amounts alone.

This study provided the first quantification of nutrient fluxes transported by allis shad from marine to freshwater ecosystems at the distribution range scale, but it did not investigate the trophic pathways of marine-derived nutrients incorporation into riverine food webs. Previous studies have explored the contribution of fish-derived nutrients into riverine and lacustrine food webs using stable isotope analyses (Kohler et al. 2012; Guyette et al. 2014; Samways et al. 2018). Marine-derived nutrients enter food webs either through direct consumption of marine-derived

organic matter (e.g., carcasses or eggs) by predators and scavengers or through indirect uptake of dissolved nutrients by bacteria and other autotrophic organisms (Samways et al. 2018). For several anadromous species, both pathways were suggested as a primary source of nutrients, depending on the location of populations. In a small Alaskan system, Gende et al. (2004) demonstrated that almost 50% of the salmonids derived-nutrients in the stream was directly incorporated into the riverine food web through predation by bears. Like salmonids, alewives may also subsidize higher trophic levels directly as a food resource for a wide variety of aquatic predators (Flecker et al. 2010) or may be incorporated via the bottom-up trophic pathways. For instance, Walters et al. (2009) showed that the indirect uptake by periphyton of dissolved nutrients released from excretion and carcass decomposition was then delivered to higher trophic levels such as macroinvertebrates.

So far, the contribution of allis shad to riverine food webs remains unexplored. Given the species' semelparous existence, with most fish dying after reproduction, allis shad-derived nutrients would be first incorporated through direct consumption of carcasses by macroinvertebrates (Fenoglio et al. 2010). In the Rappahannock River system (Virginia), MacAvoy et al. (2000) did not find evidence of shad-derived marine nutrients at lower trophic levels, suggesting that shad would have a greater influence acting as prey for carnivorous fish and birds (Garman and Macko 1998; MacAvoy et al. 2000; Haskell 2018).

Diadromous species as valuable cross-border resources

By examining the nutrient dynamics related to shad throughout its entire distribution range, this study mapped the main locations of nutrient provision and destination across the European coast of the Atlantic Ocean. Most river basins in GR3D received substantial N and P subsidies imported by strayers from the marine system, suggesting that each river basin supports the provision of ecosystem services in other locations but some more than others. Since the straying rate was the same for all the river basins considered, these differences were mainly driven by the size of the catchment. Large catchments produced more spawners and thus more individuals that would stray to nearby rivers. Similarly, depending on the location of the rivers along the Atlantic arc, the size, and the number of neighboring basins, contributions of autochthonous or allochthonous species are expected to change accordingly.

These findings are partly corroborated by the study conducted by Randon et al. (2018). Using otolith microchemistry and a Bayesian approach, these authors identified major "source" and "sink" subpopulations across 18 rivers sampled in France and Portugal. Results suggested that multiple exchanges occurred among rivers, contrasting with the high level of homing presumed for this species (Jolly et al. 2012; Martin et al. 2015). In their study, the Dordogne and Minho rivers appeared to be sources, defined as a river "which produced more individuals than received", while the Loire, Garonne, and Mondego rivers received a high percent of strayers compared to homers. The Garonne River basin appeared as a main sink with 99.9% of fish being strayers from neighboring rivers. Conversely, the present modeling results revealed that 98% of N and P inputs in the Garonne River basin were historically provided by homers. Nonetheless, in the current study, most of the allochthonous spawners coming to the Garonne river basin were, in fact, born in the Dordogne River basin, as was seen in the study of Randon et al. (2018). In addition, some of the largest river basins such as the Douro and Tagus in Portugal, known as important allis shad populations, were not considered by Randon et al. (2018), forcing the reallocation by the Bayesian model of adults into other chemically similar rivers and limiting the interpretation of exchanges based on microchemistry analyses.

These two studies put together confirmed that conservation efforts in the Gironde–Garonne–Dordogne system would benefit from the recognition of linkages between these two river basins

even if the intensity of this relationship is still to be determined. More broadly, the amount of nutrient flow sustained by the meta-population dynamics of spawners in the present study argues for cross-border cooperative management efforts instead of catchment-specific measures (www.diades.eu).

Implications for management in a globally changing environment

The management of migratory species is a complex issue as it raises questions on the scale necessary for such operations (Runge et al. 2014). As seen in the present results, the significant exchanges of individuals among river basins, delivering and receiving nutrient subsidies from fish produced at various locations, confirmed the need to shift from local (river basin-specific) to cross-jurisdictional and cross-border cooperative strategies for managing allis shad populations (Semmens et al. 2011; www.diades.eu). This change of perspective is especially urgent when considering the shifts in distribution observed and predicted for many animal and plant species under climate change, including diadromous species impacted by changes in temperature and precipitation patterns (Parmesan and Yohe 2003; Lassalle and Rochard 2009). The situation is obviously changing, causing new socioeconomic and ecological interactions among territories that might increase the spatial mismatches between areas where services are produced and consumed (Semmens et al. 2011).

This study provided estimates of the maximum capacity of shad to convey nutrients across the landscape. However, despite abundant shad stocks calculated by the model in the early 20th century with no anthropogenic pressures at play, the level of nutrients delivered by "pristine" populations seemed low compared to those estimated for other related species and from other sources (e.g., atmospheric deposition, fertilizers, and wastewater). However, one should consider the timing of such inputs (i.e., spring–summer) and the concentration of fish at specific places (i.e., spawning grounds) before concluding that allis shad provide a negligible nutrient subsidy. Considering the massive decline of spawning populations that occurred over the last century and the projected reduction in fish body size (Daufresne et al. 2009), nutrient inputs could be even more reduced by the end of the century (Twining et al. 2017).

Contributors' statement

All authors contributed to the study conceptualization and writing. A first draft was written by CP, and then all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript. CP and PL contributed to the software development.

Funding statement

This research was co-funded by Agence de l'Eau Adour Garonne and Nouvelle Aquitaine Region within the SHAD'EAU/FAUNA projects (coordination: Françoise Daverat (INRAE)) and the Atlantic Area Interreg Project DiadES (coordination: Géraldine Lassalle (INRAE) and Patrick Lambert (INRAE)).

Competing interests statement

The authors declare there are no competing interests.

Data availability statement

The updated GR3D code can be openly accessed at <http://doi.org/10.5281/zenodo.4442030> or directly following the URL <https://github.com/inrae/GR3D/tree/v3.2.1>.

Acknowledgements

This study was co-funded by Agence de l'Eau Adour Garonne and Nouvelle Aquitaine Region within the SHAD'EAU/FAUNA

projects (coordination: Françoise Daverat (INRAE)) and the Atlantic Area Interreg Project DiadES (coordination: Géraldine Lassalle (INRAE) and Patrick Lambert (INRAE)). Many thanks go to the Fundación para la Investigación del Clima (FIC; <https://www.ficlma.org/>) for providing the CRU database temperature extraction. We are grateful to the French nonprofit association MIGADO (<http://www.migado.fr/>) for giving us access to shad biological characteristics at the Bruch experimental station. We also thank Sébastien Boutry (INRAE) for his sound advices in data visualization technics and the two anonymous reviewers for their constructive remarks on the manuscript.

References

- Allaire, J.J., Gandrud, C., Russell, K., and Yetman, C.J. 2017. NetworkD3: D3 JavaScript Network Graphs from R. R package version 0.4. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=networkD3>.
- Auer, S.K., Anderson, G.J., McKelvey, S., Bassar, R.D., McLennan, D., Armstrong, J.D., et al. 2018. Nutrients from salmon parents alter selection pressures on their offspring. *Ecol. Lett.* **21**(2): 287–295. doi:10.1111/ele.12894.
- Aunins, A., and Olney, J.E. 2009. Migration and spawning of American shad in the James River, Virginia. *Trans. Am. Fish. Soc.* **138**: 1392–1404. doi:10.1577/T08-160.1.
- Baglinière, J.-L., and Élie, P. 2000. Les aloses, *Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.: écobiologie et variabilité des populations. Institut national de la recherche agronomique, Paris.
- Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piau, C., and Baglinière, J.L. 2011. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *J. Fish Biol.* **78**(4): 1002–1022. doi:10.1111/j.1095-8649.2011.02902.x.
- Barber, B.L., Gibson, A.J., O'Malley, A.J., and Zydlewski, J. 2018. Does what goes up also come down? Using a recruitment model to balance alewife nutrient import and export. *Mar. Coast. Fish.* **10**(2): 236–254. doi:10.1002/mcf2.10021.
- Beverton, R.J.H., and Holt, S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. H.M. Stationery Off. London.
- Bilby, R.E., Fransen, B.R., and Bisson, P.A. 1996. Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**(1): 164–173. doi:10.1139/f95-159.
- Bolster, W.J. 2008. Putting the ocean in Atlantic history: maritime communities and marine ecology in the Northwest Atlantic, 1500–1800. *Am. Hist. Rev.* **113**(1): 19–47. doi:10.1086/ahr.113.1.19.
- Castelnaud, G., Rochard, E., and Le Gat, Y. 2001. Analyse de la tendance de l'abondance de l'aloise *Alosa alosa* en gironde à partir de l'estimation d'indicateurs halieutiques sur la période 1977–1998. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **362–363**: 989–1015. doi:10.1051/skmae:2001032.
- Daufresne, M., Lengfellner, K., and Sommer, U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **106**(31): 12788–12793. doi:10.1073/pnas.0902080106.
- Drouineau, H., Carter, C., Rambonilaza, M., Beaufaron, G., Bouleau, G., Gassiat, A., et al. 2018. River continuity restoration and diadromous fishes: much more than an ecological issue. *Environ. Manage.* **61**(4): 671–686. doi:10.1007/s00267-017-0992-3. PMID:29330607.
- Dumoulin, N. 2007. SimAqualife: un cadriciel pour la modélisation de la dynamique spatiale d'organismes aquatiques. *Tech. Sci. Inform.* **26**(6): 701–721. doi:10.3166/tsi.26.701-721.
- Durbin, A.G., Nixon, S.W., and Oviatt, C.A. 1979. Effects of the spawning migration of the Alewife, *Alosa pseudoharengus*, on freshwater ecosystems. *Ecology*, **60**(1): 8–17. doi:10.2307/1936461.
- Fenoglio, S., Bo, T., Cammarata, M., Malacarne, G., and Del Frate, G. 2010. Contribution of macro- and micro-consumers to the decomposition of fish carcasses in low-order streams: an experimental study. *Hydrobiologia*, **637**: 219–228. doi:10.1007/s10750-009-9998-z.
- Flecker, A., McIntyre, P.B., Moore, J.W., Anderson, J., Taylor, B., and Hall, R. 2010. Migratory fishes as material and process subsidies in riverine ecosystems. *Am. Fish. Soc. Symp.* **73**: 559–592.
- Garibaldi, A., and Turner, M. 2004. Cultural keystone species: implications for ecological conservation and restoration. *Ecol. Soc.* **9**(3): 1. doi:10.5751/ES-00669-090301.
- Garman, G.C. 1992. Fate and potential significance of postspawning anadromous fish carcasses in an Atlantic coastal river. *Trans. Am. Fish. Soc.* **121**(3): 390–394. doi:10.1577/1548-8659(1992)121<0390:EAPSOP>2.3.CO;2.
- Garman, G.C., and Macko, S.A. 1998. Contribution of marine-derived organic matter to an Atlantic coast, freshwater, tidal stream by anadromous clupeid fishes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **17**(3): 277–285. doi:10.2307/1468331.
- Gende, S.M., Quinn, T.P., Willson, M.F., Heintz, R., and Scott, T.M. 2004. Magnitude and fate of salmon-derived nutrients and energy in a coastal stream ecosystem. *J. Freshw. Ecol.* **19**(1): 149–160. doi:10.1080/02705060.2004.9664522.
- Gilligan-Lumda, E.K., Stich, D.S., Mills, K.E., Bailey, M.M., and Zydlewski, J.D. 2021. Climate change may cause shifts in growth and instantaneous natural mortality of American shad throughout their native range. *Trans. Am. Fish. Soc.* **150**(3): 407–421. doi:10.1002/tafs.10299.
- Gresh, T., Lichatowich, J., and Schoonmaker, P. 2000. An estimation of historic and current levels of salmon production in the Northeast Pacific ecosystem: evidence of a nutrient deficit in the freshwater systems of the Pacific Northwest. *Fisheries*, **25**(1): 15–21. doi:10.1577/1548-8446(2000)025<0015:AEOHAC>2.0.CO;2.
- Gu, Z., Gu, L., Eils, R., Schlesner, M., and Brors, B. 2014. Circlize implements and enhances circular visualization in R. *Bioinformatics*, **30**: 2811–2812. doi:10.1093/bioinformatics/btu393.
- Guyette, M.Q., Loftin, C.S., Zydlewski, J., and Cunjak, R. 2014. Carcass analogues provide marine subsidies for macroinvertebrates and juvenile Atlantic salmon in temperate oligotrophic streams. *Freshw. Biol.* **59**(2): 392–406. doi:10.1111/fwb.12272.
- Haro, A. 2009. Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment. *American Fisheries Society*.
- Haskell, C.A. 2018. From salmon to shad: shifting sources of marine-derived nutrients in the Columbia River Basin. *Ecol. Freshw. Fish.* **27**(1): 310–322. doi:10.1111/eff.12348.
- Hicks, C.C., Cohen, P.J., Graham, N.A.J., Nash, K.L., Allison, E.H., D'Lima, C., et al. 2019. Harnessing global fisheries to tackle micronutrient deficiencies. *Nature*, **574**(7776): 95–98. doi:10.1038/s41586-019-1592-6.
- Hyder, K., Weltersbach, M.S., Armstrong, M., Ferter, K., Townhill, B., Ahvonen, A., et al. 2018. Recreational sea fishing in Europe in a global context — participation rates, fishing effort, expenditure, and implications for monitoring and assessment. *Fish. Fish.* **19**(2): 225–243. doi:10.1111/faf.12251.
- ICES. 2015. Report of the Workshop on Lampreys and Shads (WKLS), 27–29 November 2014, Lisbon, Portugal. ICES CM 2014/SSGEF:13.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020.3. Available from <https://www.iucnredlist.org>.
- Janetski, D.J., Chaloner, D.T., Tieg, S.D., and Lamberti, G.A. 2009. Pacific salmon effects on stream ecosystems: a quantitative synthesis. *Oecologia*, **159**(3): 583–595. doi:10.1007/s00442-008-1249-x.
- Jatteau, P., Drouineau, H., Charles, K., Carry, L., Lange, F., and Lambert, P. 2017. Thermal tolerance of allis shad (*Alosa alosa*) embryos and larvae: modeling and potential applications. *Aquat. Living Resour.* **30**: 2. doi:10.1016/alr/2016033.
- Jolly, M.T., Aprahamian, M.W., Hawkins, S.J., Henderson, P.A., Hillman, R., O'Maoilidigh, N., et al. 2012. Population genetic structure of protected allis shad (*Alosa alosa*) and twaite shad (*Alosa fallax*). *Mar. Biol.* **159**(3): 675–687. doi:10.1007/s00227-011-1845-x.
- Joordens, J.C.A., Kuipers, R.S., Wanink, J.H., and Muskiet, F.A.J. 2014. A fish is not a fish: patterns in fatty acid composition of aquatic food may have had implications for hominin evolution. *J. Hum. Evol.* **77**: 107–116. doi:10.1016/j.jhevol.2014.04.004.
- Kielbassa, J., Delignette-Muller, M.L., Pont, D., and Charles, S. 2010. Application of a temperature-dependent von Bertalanffy growth model to bullhead (*Cottus gobio*). *Ecol. Modell.* **221**(20): 2475–2481. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.07.001.
- Kobayashi, M., Msangi, S., Batka, M., Vannuccini, S., Dey, M.M., and Anderson, J.L. 2015. Fish to 2030: the role and opportunity for aquaculture. *Aquacult. Econ. Manage.* **19**(3): 282–300. doi:10.1080/13657305.2015.994240.
- Kohler, A.E., Pearsons, T.N., Zandt, J.S., Mesa, M.G., Johnson, C.L., and Connelly, P.J. 2012. Nutrient enrichment with salmon carcass analogs in the Columbia River Basin, USA: a stream food web analysis. *Trans. Am. Fish. Soc.* **141**(3): 802–824. doi:10.1080/00028487.2012.676380.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., et al. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* **10**(4): 299–314. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x.
- Lassalle, G., and Rochard, E. 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe. *North Africa and the Middle East. Global Change Biol.* **15**(5): 1072–1089. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01794.x.
- Limburg, K.E., and Waldman, J.R. 2009. Dramatic declines in North Atlantic diadromous fishes. *BioScience*, **59**(11): 955–965. doi:10.1525/bio.2009.59.11.7.
- López-Hoffman, L., Varady, R.G., Flessa, K.W., and Balvanera, P. 2010. Ecosystem services across borders: a framework for transboundary conservation policy. *Front. Ecol. Environ.* **8**(2): 84–91. doi:10.1890/070216.
- MacAvoy, S.E., Macko, S.A., McIninch, S.P., and Garman, G.C. 2000. Marine nutrient contributions to freshwater apex predators. *Oecologia*, **122**(4): 0568. doi:10.1007/s004420050980.
- Martin, J., Rougemont, Q., Drouineau, H., Launey, S., Jatteau, P., Bareille, G., et al. 2015. Dispersal capacities of anadromous Allis shad population inferred from a coupled genetic and otolith approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **72**(7): 991–1003. doi:10.1139/cjfas-2014-0510.
- McDowall, R.M. 1988. Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments. *Croom Helm*.
- Menesson-Boisneau, C. 1990. Migration, répartition, reproduction et caractéristiques biologiques des aloses (*Alosa* sp.) dans le bassin de la Loire. Thèse de Doctorat, université de Rennes 1.
- Menesson-Boisneau, C., Aprahamian, M.W., Sabatié, M.R., and Cassou-Iséns, J.J. 2000. Biologie des aloses: remontée migratoire des adultes. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.): écobiologie et variabilité des populations*. Edited by J. L. Baglinière and P. Elie. Cemagref, Inra Editions, Paris. pp. 55–72.

- Millennium Ecosystem Assessment 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, D.C.
- Mota, M. 2014. Biology and Ecology of Allis Shad, *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758), in the Minho River. Ph.D. thesis, Porto University, Porto, Portugal.
- Mota, M., Rochard, E., and Antunes, C. 2016. Status of the diadromous fish of the Iberian Peninsula: past, present and trends. *Limnetica*, **35**: 1–18. doi:10.23818/limn.35.01.
- Natman, R.J., Bilby, R.E., Schindler, D.E., and Helfield, J.M. 2002. Pacific salmon, nutrients, and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems. *Ecosystems*, **5**(4): 399–417. doi:10.1007/s10021-001-0083-3.
- Olney, J.E., Latour, R.J., Watkins, B.E., and Clarke, D.G. 2006. Migratory behavior of American shad in the York River, Virginia, with implications for estimating in-river exploitation from tag recovery data. *Trans. Am. Fish. Soc.* **135**(4): 889–896. doi:10.1577/T05-101.1.
- Parnesan, C., and Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**: 37–42. doi:10.1038/nature01286.
- Paumier, A., Drouineau, H., Carry, L., Nachón, D.J., and Lambert, P. 2019. A field-based definition of the thermal preference during spawning for allis shad populations (*Alosa alosa*). *Environ. Biol. Fishes*, **102**(6): 845–855. doi:10.1007/s10641-019-00874-7.
- Post, D.M., and Walters, A.W. 2009. Nutrient excretion rates of anadromous alewives during their spawning migration. *Trans. Am. Fish. Soc.* **138**(2): 264–268. doi:10.1577/T08-1111.
- Randon, M., Daverat, F., Baraille, G., Jatteau, P., Martin, J., Pecheyran, C., and Drouineau, H. 2018. Quantifying exchanges of allis shads between river catchments by combining otolith microchemistry and abundance indices in a Bayesian model. *ICES J. Mar. Sci.* **75**(1): 9–21. doi:10.1093/icesjms/fsx148.
- R Core Team 2018. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.R-project.org>.
- Romero, E., Garnier, J., Lassaletta, L., Billen, G., Le Gendre, R., Riou, P., and Cugier, P. 2013. Large-scale patterns of river inputs in southwestern Europe: seasonal and interannual variations and potential eutrophication effects at the coastal zone. *Biogeochemistry*, **113**(3–4): 481–505. doi:10.1007/s10533-012-9778-0.
- Rosso, L., Lobry, J.R., Bajard, S., and Flandrois, J.P. 1995. Convenient model to describe the combined effects of temperature and pH on microbial growth. *Appl. Environ. Microbiol.* **61**(2): 610–616. doi:10.1128/aem.61.2.610-616.1995.
- Rougier, T. 2014. Repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens dans un contexte de changement climatique: une approche exploratoire par modélisation dynamique mécaniste. Ph.D. thesis, University of Bordeaux.
- Rougier, T., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. 2014. The GR3D model, a tool to explore the global repositioning dynamics of diadromous fish distribution. *Ecol. Modell.* **283**: 31–44. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.03.019.
- Rougier, T., Lassalle, G., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. 2015. The combined use of correlative and mechanistic species distribution models benefits low conservation status species. *PLoS ONE*, **10**(10): e0139194. doi:10.1371/journal.pone.0139194.
- Runge, C.A., Martin, T.G., Possingham, H.P., Willis, S.G., and Fuller, R.A. 2014. Conserving mobile species. *Front. Ecol. Environ.* **12**(7): 395–402. doi:10.1890/1523-1739-130237.
- Samways, K.M., Quiñones-Rivera, Z.J., Leavitt, P.R., and Cunjak, R.A. 2015. Spatiotemporal responses of algal, fungal, and bacterial biofilm communities in Atlantic rivers receiving marine-derived nutrient inputs. *Freshw. Sci.* **34**(3): 881–896. doi:10.1086/681723.
- Samways, K.M., Soto, D.X., and Cunjak, R.A. 2018. Aquatic food-web dynamics following incorporation of nutrients derived from Atlantic anadromous fishes: nutrients from anadromous fishes. *J. Fish Biol.* **92**(2): 399–419. doi:10.1111/jfb.13519.
- Scheuerell, M.D., Levin, P.S., Zabel, R.W., Williams, J.G., and Sanderson, B.L. 2005. A new perspective on the importance of marine-derived nutrients to threatened stocks of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**(5): 961–964. doi:10.1139/f05-113.
- Schindler, D.E., Scheuerell, M.D., Moore, J.W., Gende, S.M., Francis, T.B., and Palen, W.J. 2003. Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* **1**(1): 31–37. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0031:PSATEO]2.0.CO;2.
- Semmens, D.J., Diffendorfer, J.E., López-Hoffman, L., and Shapiro, C.D. 2011. Accounting for the ecosystem services of migratory species: quantifying migration support and spatial subsidies. *Ecol. Econ.* **70**(12): 2236–2242. doi:10.1016/j.ecolecon.2011.07.002.
- Semmens, D.J., Diffendorfer, J.E., Bagstad, K.J., Wiederholt, R., Oberhauser, K., Ries, L., et al. 2018. Quantifying ecosystem service flows at multiple scales across the range of a long-distance migratory species. *Ecosyst. Serv.* **31**: 255–264. doi:10.1016/j.ecoser.2017.12.002.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., and Ludwig, C. 2015. The trajectory of the Anthropocene: the Great Acceleration. *Anthropocene Rev.* **2**(1): 81–98. doi:10.1177/2053019614564785.
- Stephens, P.A., Sutherland, W.J., and Freckleton, R.P. 1999. What is the Allee effect? *Oikos*, **87**(1): 185–190. doi:10.2307/3547011.
- Taverny, C. 1991. Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses: *Alosa alosa* et *Alosa fallax* dans le système fluvio-estuarien de la Gironde: pêche, biologie et écologie. Étude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines. Doctorat Biologie des populations et écosystèmes, Université de Bordeaux I, 1991.
- Twining, C.W., Palkovacs, E.P., Friedman, M.A., Hasselman, D.J., and Post, D.M. 2017. Nutrient loading by anadromous fishes: species-specific contributions and the effects of diversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **74**(4): 609–619. doi:10.1139/cjfas-2016-0136.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Hum. Biol.* **10**(2): 181–213.
- Walters, A.W., Barnes, R.T., and Post, D.M. 2009. Anadromous alewives (*Alosa pseudoharengus*) contribute marine-derived nutrients to coastal stream food webs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **66**(3): 439–448. doi:10.1139/F09-008.
- Weaver, D.M., Coghlan, S.M., and Zydlewski, J. 2018. Effects of sea lamprey substrate modification and carcass nutrients on macroinvertebrate assemblages in a small Atlantic coastal stream. *J. Freshw. Ecol.* **33**(1): 19–30. doi:10.1080/02705060.2017.1417168.
- Weber, M.J., and Brown, M.L. 2018. Effects of resource pulse magnitude on nutrient availability, productivity, stability, and food web dynamics in experimental aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*, **814**(1): 191–203. doi:10.1007/s10750-018-3536-9.
- West, D.C., Walters, A.W., Gephard, S., and Post, D.M. 2010. Nutrient loading by anadromous alewife (*Alosa pseudoharengus*): contemporary patterns and predictions for restoration efforts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **67**(8): 1211–1220. doi:10.1139/F10-059.
- Wilson, K., and Veneranta, L. (Editors). 2019. Data-limited diadromous species? Review of European status. ICES. doi:10.17895/ICES.PUB.5253.
- Wipli, M.S., Hudson, J.P., Caouette, J.P., and Chaloner, D.T. 2003. Marine subsidies in freshwater ecosystems: salmon carcasses increase the growth rates of stream-resident salmonids. *Trans. Am. Fish. Soc.* **132**(2): 371–381. doi:10.1577/1548-8659(2003)132<0371:MSIFES>2.0.CO;2.

Appendix A. Detailed description of the GR3D model and its physical environment

Overall model description

GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution) was developed to assess the repositioning of diadromous species under climate change over large spatial and temporal scales. It was written in Java using the “SimAqualife” software framework especially designed for spatialized and individual-based simulations of aquatic life movements. GR3D is an individual-based stochastic model. It integrates and combines population dynamics with explicit formulation of key life-history processes and climatic requirements.

GR3D was developed to cover the entire life cycle of any diadromous fish species. The model was divided into six sub-models consistent with the life cycle events and processes of any diadromous species (i.e., reproduction, growth, survival, downstream migration, maturation, dispersal and upstream migration). A set of 42 parameters is associated to the different processes with parameter values obtained either from literature, expert elicitation or calibration (Table A1). The model was first parameterized for allis shad (*Alosa alosa*) in western Europe.

Population dynamics within the model

Individuals reproduce every spring in a river basin and produce juveniles. The number of recruits R_j produced by the spawning stock S_j in a given basin j is assumed to follow a Beverton–Holt stock–recruitment relationship of parameters α_j and β_j (BH-SR; eq. A1). The recruitment r_0 is linked to species fecundity (α) and depends on the number of spawners S_j in the spawning basin j . The BH-SR included in GR3D differs from the traditional BH-SR in two aspects:

- (1) An “Allee effect” is included within the reproductive process to simulate difficulties to settle a functional population with limited numbers of individuals in new habitats. Depensation strength (i.e., the number of spawners that effectively participate in reproduction) is depending on the river basin surface (w_a) through the η and θ parameters. The intensity of the “Allee effect” is positively correlated to parameter η and negatively correlated to parameter θ .
- (2) The mortality from eggs to recruits is modeled as a function of temperature and spawning basin surface. The non-density-

Table A1. Description of the GR3D parameters with nominal values for the 42 parameters included in the model.

Parameter name	Description	Nominal value
Reproduction		
repSeason	Season of the reproduction	Spring
Δt_{rec}	Assumed age of juvenile produced by the reproduction (years)	0.33
η	Parameter to relate S_{0S_j} and the surface of a spawning place (individuals·km ⁻²)	2.4
θ	Ratio between S_{0S_j} and $S_{20,j}$ in each spawning place	1.9
α^*	Fecundity of the species (eggs·individual ⁻¹)	270 000
$SURV_{optRep}$	Optimal survival rate of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	1×7^{-3}
T_{minRep}^* , T_{optRep} , T_{maxRep}^*	Water temperature (°C) regulating survival of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	(9.3, 20.8, 31) ^f
λ	Parameter to relate ζ_j and the surface of a spawning place	4.1×10^{-4}
σ_{rep}	Standard deviation of log-normal distribution of the recruitment	0.2
Sp_{sp}	Survival probability of spawners after reproduction	0.1
Downstream migration		
downMigAge	Age of individual when it runs toward the sea (years)	0.33
downMigSeason	Season of the run toward the sea	Summer
Growth		
L_{inf}	Initial length of juveniles in estuary (cm)	2
$\sigma_{\Delta L}$	Standard deviation of log-normal distribution of the growth increment	0.2
L_{∞}	Asymptotic length of an individual (cm)	70 ^b
$T_{minGrow}^*$, $T_{optGrow}$, $T_{maxGrow}^*$	Water temperature (°C) regulating the growth	(3, 17, 26)
$k_{optGrow}^*$	Optimal growth coefficient for females and males (cm·season ⁻¹)	0.3236 ^b
$k_{optGrow}^*$		0.2141 ^b
Survival		
Z_{sea}	Annual mortality coefficient at sea (year ⁻¹)	0.4
H_{riv}	Annual mortality (different from natural) coefficient in river (year ⁻¹)	0
$T_{minSurvRiv}^*$, $T_{optSurvRiv}$, $T_{maxSurvRiv}^*$	Water temperature (°C) regulating survival of individuals in river	(10.7, 17, 25.7) ^c
$SURV_{optRiv}$	Optimal natural survival rate of individuals in river (year ⁻¹)	1
Maturation		
L_{mat}^*	Length at first maturity (cm)	55 ^b
L_{mat}^*		40 ^b
Upstream migration		
upMigAge	Age of an individual when it runs toward the river (years)	—
upMigSeason	Season of the return of spawners in river for spawning	Spring
β_{hom}	Probability to do natal homing behavior	0.75
α_{const} , α_{dist} , α_{TL} , α_{WA}	Parameters of the logit function used to determine the weight of each accessible basin for dispersers–strays	-2.9, 19.7, 0, 0
$D_{j-birthPlace}$, $\sigma_{j-birthPlace}$, TL , σ_{TL} , \overline{WA}	Mean and standard deviation used for standard core values in the logit function	300, 978, —, —, —
σ_{WA}		—, —
$w_{deathBasin}$	Weight of the death basin used to introduce a mortality of dispersers–strays	(0.2–0.6)

Note: An asterisk marked parameters modified from the original GR3D version (Rouquier et al. 2014). New parameters values were obtained from either literature or offline calibration.

^aModified from Jatteau et al. (2017).

^bComputed from offline calibration.

^cModified from Paumier et al. (2019).

dependent mortality is a function of temperature (α_j and β_j). The relationship between the non-density mortality and the water temperature follows a dome-shaped curve. Thus, T_{minR} and T_{maxR} define the range in which temperature ensures recruitment and egg survival, with an optimal survival at T_{optR} . The density-dependent mortality of the BH-SR depends on basin surface (through a population parameter λ) to consider resource limitations in small basins.

$$(A1) \quad R_j = \frac{\alpha_j S_j \left\{ \frac{1}{1 + e^{\left[-\ln(19) \frac{S_j - (1/\theta) W_{A_j}}{\eta W_{A_j} - (1/\theta) W_{A_j} \right]}} \right\}}{\beta_j + S_j \left\{ \frac{1}{1 + e^{\left[-\ln(19) \frac{S_j - (1/\theta) W_{A_j}}{\eta W_{A_j} - (1/\theta) W_{A_j} \right]}} \right\}}$$

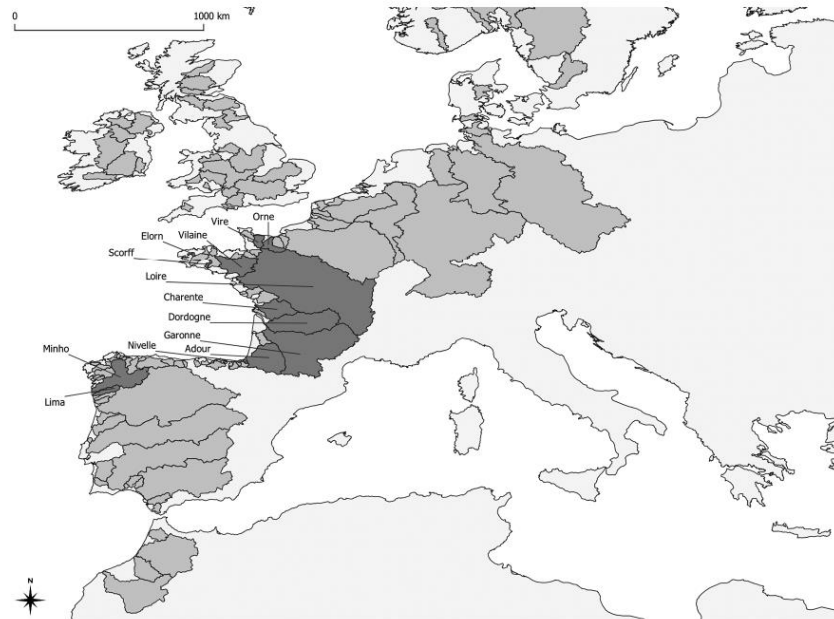
After the reproduction, the probability of spawners to survive is given through the Sp_{sp} parameter. For semelparous species dying after reproduction, this probability is set to a low value of 0.1.

Growth of individuals is modeled as a von Bertalanffy growth function. An effect of water temperature (T , °C) on the growth coefficient k is introduced in the process through a dome-shaped relationship as it was described above for reproduction (eq. A2). Thus, at $T_{optGrow}$, the growth coefficient is optimum ($k_{optGrow}$) and becomes null when T is out of the range defined by $T_{minGrow}$ and $T_{maxGrow}$:

$$(A2) \quad k = k_{optGrow} \frac{(T - T_{minGrow})(T - T_{maxGrow})}{(T - T_{minGrow})(T - T_{maxGrow})(T - T_{optGrow})}$$

After spending several years at sea, ripe individuals (here an individual is assumed to be mature when it reaches its size at

Fig. A1. Map of the 135 European river basins implemented into the GR3D physical environment. The 13 rivers basins used for model partial validation are represented in dark grey. Sources: European Commission (2007) and Lehner et al. (2008). Projection: WGS 84.



maturity, L_{mat}) start their spawning migration and enter a river basin to reproduce. The upstream migration included an original dispersal process that is designed as a three-stage process with (1) emigration, (2) transfer, and (3) settlement phases.

1. During the emigration phase, individuals have a probability to adopt a homing behavior (p_{hom}) or a straying behavior ($1 - p_{hom}$), with p_{hom} defined as a model parameter.
2. During the transfer phase, individuals that do not adopt a straying behavior, simply migrate to their natal river. For strayers, the probability to migrate in each river basin is assumed to be a function of its accessibility. Accessibility is assumed to depend on dispersal distance between the natal basin and the new basin j . Then, relatively to an individual, a weight is calculated for each river basin using a logit function with some parameters defined as model parameters. Assuming that the individuals may not find a basin and simply die during transfer, a virtual "death basin" with a fixed weight ($w^{deathBasin}$) is also introduced. The probability to choose each river basin (including the death one) was obtained by standardizing all the weights so that their sum equals 1. The choice of a destination basin is then modeled by a simple multinomial process.
3. During the settlement phase, individuals enter in the destination basin, survive if conditions are suitable and reproduce if they find mating requirements.

The dispersal was then modeled by eq. A3:

$$(A3) \quad w_{j_1 \rightarrow j_2} = \frac{1}{1 + e^{\alpha_0 + \alpha_1 \frac{(D_{j_1 \rightarrow j_2} - \mu_D)}{\sigma_D}}}$$

where $D_{j_1 \rightarrow j_2}$ is the distance between the departure and destination basins, α_0 and α_1 are the kernel parameters, and μ_D and σ_D are the mean and standard deviation for the inter-basin distances.

At each time step, the probability of each individual to survive is estimated regarding its location along the land-sea continuum. The seasonal survival probability (Sp_{sea}) is based on the annual mortality coefficients Z_{sea} and H_{river} , which depend on age and water temperature.

Description of the physical environment

The physical environment of the model is composed of a set of both river and sea basins connected to each other and spatially geo-referenced. Both river and sea basins are characterized by seasonal temperature time series (T , °C), while river basins are also characterized by their surface (km^2). The physical environment included 135 river basins along the European Atlantic coast, ranging from the south of Portugal to the British Isles and Norway (Fig. A1).

Description of the data used to compare model estimates and observations of allis shad abundances in the 13 well-studied rivers

Data regarding allis shad spawner abundance were derived from several sources.

Pagination not final (cite DOI) / Pagination provisoire (citer le DOI)

Poulet et al.

15

For the Lima, Minho, and Adour rivers, abundances were estimated from annual commercial fishery landings (e.g., Mota et al. 2015).

For the Lima and Adour rivers, landings were given in kilograms of fish caught, so biomass was divided by an average mass of fish; $W = 2.1$ kg in the Lima and $W = 1.7$ kg in the Adour, respectively (ICES 2015), to broadly estimate fish abundances in both rivers.

For the Garonne and the Charente rivers, abundances were derived from the counting of spawning events. During the reproduction, shads exhibit a circular and noisy movement, hereinafter called “splash” at the water surface, that can be recorded to monitor the spawning activity (Mennesson-Boisneau 1990). The number of “splashes” recorded is often used as a good estimator to assess the spawning stock.

For the other rivers, a video-counting system at fishways was used to assess the spawning stock. Video-counting provide reliable estimates of migrating adults, because systems are usually located downstream of the main spawning grounds but some fish may not cross the barriers and therefore are not counted by the device (P. Jatteau, personal observation).

For several rivers, data do not discriminate between *A. fallax* and *A. alosa* and provide a net annual balance between adults migrating upstream and juveniles migrating downstream.

References

- European Commission. 2007. Joint Research Centre. Institute for Environment and Sustainability. A pan-European river and catchment database. Publications Office, LU. Available from <https://data.europa.eu/doi/10.2788/35907>.
- ICES. 2015. Report of the Workshop on Lampreys and Shads (WKLS), 27–29 November 2014, Lisbon, Portugal. ICES CM 2014/SSGEF:13.
- Jatteau, P., Drouineau, H., Charles, K., Carry, L., Lange, F., and Lambert, P. 2017. Thermal tolerance of allis shad (*Alosa alosa*) embryos and larvae: Modeling and potential applications. *Aquat. Living Resour.* **30**: 2. doi:10.1051/alr/2016033.
- Lehner, B., Verdin, K.L., and Jarvis, A. 2008. New global hydrography derived from spaceborne elevation data. *Eos*, **89**: 93–94. doi:10.1029/2008EO100001.
- Mennesson-Boisneau, C. 1990. Migration, répartition, reproduction et caractéristiques biologiques des aloses (*Alosa* sp.) dans le bassin de la Loire.
- Mota, M., Bio, A., Bao, M., Pascual, S., Rochard, E., and Antunes, C. 2015. New insights into biology and ecology of the Minho River Allis shad (*Alosa alosa* L.): contribution to the conservation of one of the last European shad populations. *Rev. Fish Biol. Fish.* **25**(2): 395–412. doi:10.1007/s11160-015-9383-0.
- Paumier, A., Drouineau, H., Carry, L., Nachón, D.J., and Lambert, P. 2019. A field-based definition of the thermal preference during spawning for allis shad populations (*Alosa alosa*). *Environ. Biol. Fishes.* **102**(6): 845–855. doi:10.1007/s10641-019-00874-7.
- Rougier, T., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. 2014. The GR3D model, a tool to explore the global repositioning dynamics of diadromous fish distribution. *Ecol. Model.* **283**: 31–44. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.03.019.

Chapitre II

Phase de vie marine et processus de dispersion : amélioration des connaissances via l'application du modèle GR3D aux deux espèces d'aloses³



³ Article en préparation :

Poulet, C., Lassalle, G., Jordaan, A., Limburg, K.E., Nack, C.C., Nye, J.A., O'Malley, A., O'Malley-Barber, B.L., Stich, D.S., Waldman, J.R., Zydlewski, J., and Lambert, P. Effect of dispersal capacities and reproductive strategies on the structure of American shad populations across the species native range: an exploration based on a mechanistic species distribution model.

Soumission prévue dans *Ecological Application* (IF : 4,657).

« La perfection est atteinte, non pas lorsqu'il n'y a plus rien à ajouter, mais lorsqu'il n'y a plus rien à retirer » Antoine de Saint-

Exupéry

AVANT-PROPOS

Dans le premier chapitre, l'implémentation d'un calculateur au sein du modèle mécaniste de distribution GR3D (v2.1) a permis de fournir une première estimation des flux d'azote et de phosphore opérés par la grande alose à l'échelle de son aire de répartition dans la première moitié du 19^{ème} siècle (Poulet et al. 2021a). Ces apports sont apparus relativement faibles, comparativement à ceux importés par les anadromes d'Amérique du Nord dans les systèmes dulçaquicoles de ces régions, et en particulier, par son homologue américaine l'alose savoureuse (Haskell 2018). Toutefois, la dynamique spatio-temporelle de ces apports et leur devenir dans le réseau trophique constituent des points majeurs à approfondir pour statuer plus avant sur le rôle joué par les aloses au sein des écosystèmes dulçaquicoles de nos régions tempérées. Néanmoins, les résultats ont mis en évidence une forte interdépendance entre les bassins versants dans la provision de ce service de régulation, justifiant la pertinence de mener des initiatives de recherche et de gestion à large échelle spatiale (Runge et al. 2014). Cette première étude constitue donc un premier pas vers une meilleure identification et compréhension des processus qui sous-tendent la distribution spatiale des aloses et des services associés.

Un enjeu majeur pour avancer dans cette problématique réside dans la phase de vie marine qui, bien que majoritaire dans le cycle de vie des aloses, reste encore peu connue (Convention pour la protection de l'environnement marin de l'Atlantique Nord-Est – OSPAR 2009). L'alose américaine a bénéficié d'un suivi télémétrique approfondi, identifiant des zones de regroupement en mer, et des possibles trajectoires empruntées entre zones d'hivernage et d'estivage (Neves et Depres 1979 ; Dadswell et al. 1987). Les informations concernant la grande alose et l'alose feinte dans ce milieu sont moins nombreuses, malgré une intensification des travaux et initiatives sur la question, notamment la collecte et la bancarisation de l'information sur les migrateurs en mer (ex : programme Obsmer⁴, programme COMIMER⁵, base de données MigrenMer⁶) et l'évaluation de la favorabilité des habitats marins sur la base de ces « nouvelles » données (Trancart et al. 2014 ; Dambrine 2017 ; Elliott et al. 2020).

Afin de pallier à ce manque d'information pour les aloses européennes, et dans le but de comparer *in fine* la réponse aux forçages environnementaux de plusieurs espèces d'aloses (*Chapitre III*), ce chapitre II présente le premier cas d'application du modèle GR3D à une autre espèce que la

⁴ Programme d'Observation es captures en Mer ; <https://sih.ifremer.fr/Ressources/ObsMer>

⁵ Programme COMIMER : Connaissances des migrateurs en Mer : aloses et salmonidés sur la façade de la Nouvelle-Aquitaine porté par CAPENA qui est le Centre pour l'Aquaculture, la Pêche et l'Environnement en Nouvelle-Aquitaine(COMIMER)

⁶ Portée par le pôle R&D OFB-Agrocampus Ouest-UPPA-INRAE pour bancariser l'ensemble des données de captures issus des campagnes scientifiques et pêcheries professionnelles

grande alose, à savoir, l'alose savoureuse. Plus particulièrement, l'application à l'espèce américaine *via* le modèle GR3D (c.-à-d. GR3D US) conduira à améliorer les processus clés de croissance et de maturation en mer. En retour, les observations et hypothèses issues de l'exploration de la phase marine du cycle de vie de cette application à une espèce proche serviront de point de départ pour une nouvelle conceptualisation de la phase marine du modèle pour la grande alose (appelé GR3D EU).

Comme évoqué dans le chapitre introductif (*section 5.2.*), l'application du modèle GR3D à l'alose savoureuse devait faire l'objet d'une mobilité aux Etats-Unis (*Annexe A*). Cette mobilité avait pour principal objectif de recueillir l'opinion et les connaissances d'un panel d'experts défini au préalable, dans le but de conceptualiser un modèle en accord avec l'écologie et la dynamique de population de l'alose savoureuse, et les attentes des organismes de recherche américains. Bien que les différentes tentatives de financement et de déplacement n'aient pas abouti (compte-tenu de la situation sanitaire essentiellement), la volonté de concevoir un modèle sur la base d'opinions d'expert est restée inchangée.

1. LA DEMARCHE ANALOGIQUE COMME SUPPORT DE CONCEPTION DES MODELES

Afin de renforcer notre compréhension des processus écologiques identifiés comme limitants dans l'élaboration du modèle GR3D aux deux cas d'application, le choix d'une approche faisant intervenir un raisonnement par analogie a été privilégié. Le raisonnement analogique repose sur l'utilisation de l'information acquise sur un objet dont le fonctionnement est plus connu, ou accepté par la communauté scientifique, pour étayer la compréhension d'un autre, pour lequel les connaissances et la compréhension sont limitées (Haider et Haider 2018). L'analogie repose donc sur l'identification de points de ressemblance entre ces deux objets, compte tenu des différences qui les distinguent.

Dans le cadre de cette thèse, la conception du nouveau modèle appliqué à l'espèce américaine, GR3D US, et la conception d'une nouvelle phase de vie marine pour le modèle GR3D EU repose sur cette approche analogique, et en particulier sur les similarités observées dans les traits d'histoire de vie et l'écologie de ces deux espèces (voir *Chapitre Introductif, section 5.1.1*). En pratique, cette analogie s'est principalement traduite par le transfert, *sensu stricto*, du modèle GR3D EU à l'aloise savoureuse, en conservant sa structure et les principaux processus impliqués (Figure 16). En suivant ce même raisonnement, la définition d'un nouvel environnement marin pour la grande alose à la manière de son homologue américaine se regroupant en mer dans des habitats favorables à sa croissance a été envisagée. Néanmoins, ce « retour » vers GR3D EU n'a pas pu être validé comme explicité dans la suite de ce chapitre (*section 3.4*).

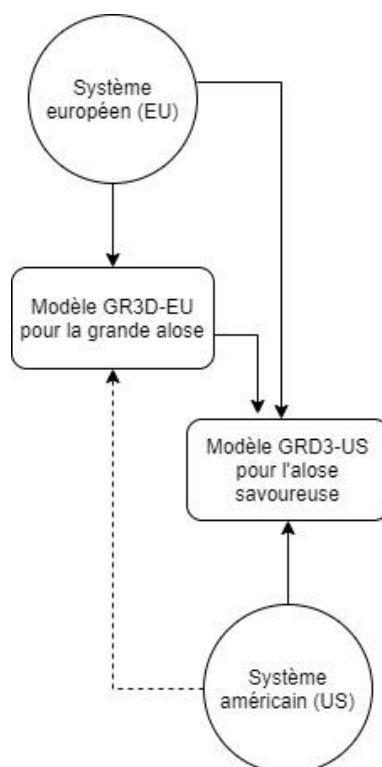


FIGURE 16. Raisonnement analogique effectué entre l'écologie des deux espèces pour la conception respective des modèles appliqués à l'aloise savoureuse (GR3D US) et la grande alose (GR3D EU). Les traits en tirets indiquent des objectifs envisagés mais non atteints.

2. DEVELOPPEMENT DU MODELE GR3D US (v2.1) : LE CAS DE L'ALOSE SAVOUREUSE SUR LA COTE EST DES ETATS-UNIS

2.1. PRINCIPAUX ENJEUX METHODOLOGIQUES

La variabilité des traits d'histoire de vie chez l'aloise savoureuse observée sur la façade atlantique (ex : Leggett et Carscadden 1978 ; Limburg et al. 2003; voir également *Chapitre Introductif, section 5.1.1*) est une question scientifique majeure et un objectif méthodologique clé dans la représentativité de sa dynamique au sein de modèles de distribution comme GR3D.

D'une manière générale, les modèles sont constitués de quatre éléments principaux : des variables d'entrée (« *inputs* »), des variables de sortie (« *outputs* »), des valeurs de paramètres et des équations, auxquels sont associés des niveaux d'incertitude (Makowski 2013). L'objectif principal des modèles étant de représenter, de manière plus ou moins simplifiée, des systèmes réels souvent complexes, des incertitudes peuvent se retrouver à la fois dans la structure du modèle (échelle, chronologie), dans les processus (dû à un manque de connaissances du processus en question), dans la valeur des paramètres (erreurs d'estimations, d'observations) et dans les variables d'entrées (Faivre et al. 2013). De ce fait, la représentativité d'un modèle dépend donc, de manière indirecte, de la justesse

et de la précision des connaissances des processus en jeu, dont le degré varie fortement selon les processus étudiés.

Le modèle GR3D US ayant été conçu sur la base d'une version préexistante calibrée sur la dynamique de population de la grande alose (GR3D v2.1 EU), l'application de celui-ci à l'alose savoureuse requérait l'estimation de certains paramètres (c.-à-d. la paramétrisation) impliqués dans les différentes équations du modèle. La paramétrisation d'un modèle est basée, en premier lieu, sur des valeurs déjà disponibles dans la littérature. Si cette information n'est pas ou peu disponible, les paramètres peuvent être estimés par un processus itératif appelé calibration. En pratique, ce processus consiste à rechercher la valeur des paramètres qui produit un ajustement raisonnable des sorties du modèle à des données d'observation. Enfin, comme alternative à la connaissance établie et à la calibration se trouve l'élicitation d'experts (O'Hagan 2006; Martin et al. 2012) avec différents moyens à disposition dont les questionnaires.

2.2. L'OPINION D'EXPERTS COMME SUPPORT POUR LA CONCEPTION DU MODELE

2.2.1. DEFINITIONS, CONCEPTS ET METHODES DE L'ELICITATION D'EXPERTS

Le recours à des connaissances d'expert dans les modèles écologiques a connu un certain essor au cours des quinze dernières années (ex : O'Neill et al. 2008 ; James et al. 2010 ; Tableau et al. 2013). Son utilisation croissante est motivée principalement par la nécessité de caractériser des systèmes dynamiques et complexes, dans un contexte où les moyens de collecte de nouvelles données empiriques sont limités et où les décisions concernant la conservation des espèces et des écosystèmes doivent être prises, le plus souvent, dans l'urgence (Sutherland 2006 ; Kuhnert et al. 2010 ; Martin et al. 2012). Ainsi, les connaissances d'experts constituent la clé vers une meilleure compréhension des processus écologiques complexes lorsque les données empiriques font défaut et peuvent être décisionnaires dans le cas de la mise en place de mesure de gestion (Kuhnert 2011).

Les experts peuvent être sollicités pour fournir des informations à tout moment au cours du processus de gestion et/ou de modélisation ; allant de la définition et la structuration du problème (ex : Pressey 2003) à l'interprétation des résultats (McBride and Burgman 2012). Plus spécifiquement, l'utilisation d'opinions d'experts dans le cadre du développement de modèle permet d'éclairer la sélection de données/variables et d'émettre des hypothèses sur les relations fonctionnelles entre ces variables (ex : Pearce et al. 2001), d'informer sur certains paramètres peu connus, de quantifier l'incertitude, et ainsi, d'améliorer le pouvoir explicatif et prédictif des modèles en l'absence de données empiriques (ex : Martin et al. 2005).

Tout comme l'acquisition des données d'observation, le recueil de l'opinion d'experts est réalisé selon un protocole défini et rigoureux, visant à limiter les biais (ex : biais cognitif, de

motivation, qui sont liés aux croyances et/ou à l'expérience personnelle de l'expert en question) (voir Kuhnert et al. (2010) ; Kuhnert (2011)) pour des exemples illustrant l'impact de ces biais au sein des modèles) (Martin et al. 2012).

En écologie, la méthode la plus classiquement utilisée est la méthode Delphi (Delbecq et al. 1975 ; MacMillan and Marshall 2006) et ses dérivés. La méthode de Cooke peut également être employée (Cooke 1991).

La méthode Delphi sollicite des estimations individuelles et permet ensuite à chaque expert d'ajuster ses estimations à la lumière des réponses des autres experts en conservant l'anonymat. Dans le cas de l'utilisation de la méthode de Cooke, l'opinion de chaque expert est pondérée en fonction de sa précision (*cf.* Martin et al. (2012) et les références incluses pour une description détaillée des deux méthodes). Quelle que soit la méthode utilisée, la démarche est réalisée pour limiter les biais inhérents à ce type de méthodes (Martin et al. 2012).

De manière générale, une approche d'élicitation d'experts comprend 5 étapes : le choix de la connaissance à éliciter et la manière dont cette information sera utilisée, la conception du processus d'élicitation, la mise en pratique, et l'encodage de l'information. Ces cinq étapes seront résumées ici sous la forme de 3 questions : (1) Quelles sont les informations nécessaires ? (2) Quel est le protocole à mettre en place pour les collecter ? et (3) Comment utiliser ces informations dans le modèle ? La première question renvoie aux objectifs, c.-à-d. l'identification du sujet et des informations nécessaires à sa réalisation. Le choix du protocole fait intervenir, à la fois, sa conception, sa réalisation, et la traduction de l'information pour l'utilisation dans le modèle (Martin et al. 2012).

La procédure réalisée dans le cadre de ce travail de thèse ne s'intègre pas exactement dans le cadre des principales méthodes décrites précédemment. En effet, il ne s'agit pas d'une application méthodologique stricte d'une des méthodes mais de la mise en commun des connaissances d'experts, sans prise en considération explicite des biais (Martin et al. 2012). Par soucis de rigueur, je n'utiliserai donc pas le terme « élicitation d'experts », mais le terme « panel d'experts » ou « opinion d'experts ». Avant de décrire la méthodologie utilisée dans la sollicitation de ce panel d'experts, il convient de définir les termes qui seront utilisés dans cette section, à savoir « expert » et « connaissances d'experts » (c.-à-d. « *expert knowledge* » en anglais). Un expert peut être défini comme une personne détenant des connaissances/informations spécifiques sur un sujet donné ; et à qui il faut s'en remettre pour l'interprétation de ces informations (Martin et al. 2012). Ces connaissances (c.-à-d. les connaissances d'expert) sont le résultat du savoir de l'expert, qui peut être dérivé de leur formation, de leur recherche, de leur pratique ou de leur expérience personnelle (Burgman et al. 2011). Ainsi, les experts sont généralement identifiés sur la base de leurs qualifications, de leur expérience, de leur corps de profession ou de la reconnaissance de leurs pairs (Pearce et al. 2001).

2.2.2. METHODOLOGIE UTILISEE DANS CE CAS D'ETUDE

Dans cette étude, l'utilisation des connaissances d'experts est le point de départ pour la conceptualisation du modèle GR3D v2.1 US appliqué à l'alose savoureuse et la définition des paramètres impliqués dans ce modèle. Six experts américains, identifiés comme spécialistes de l'écologie de l'espèce, ou plus largement, des alosinés, de leur dynamique de populations ou de leur distribution, ont été contactés (*Annexe B*, Table B1). Dans un premier temps, un premier workshop a permis d'évaluer le degré de complexité à intégrer dans le modèle de l'alose savoureuse sur la côte Est Atlantique compte tenu de la variabilité des traits d'histoire de vie observée pour cette espèce.

Chaque expert a ensuite été invité à répondre individuellement à un questionnaire en ligne, incluant neuf questions relatives aux principaux points soulevés lors de la première discussion collective. Le questionnaire était ainsi divisé en deux principales rubriques regroupant un ensemble de questions liées à la reproduction (c.-à-d. itéroparité et effet Allee), et la migration et la distribution en mer (c.-à-d. dispersion, croissance et environnement physique du modèle). Pour chaque question, les experts étaient alors invités à sélectionner parmi un ensemble de propositions, l'estimation ou l'hypothèse jugée la plus probable. Les questions relatives au processus de reproduction concernaient essentiellement la manière de conceptualiser l'effet Allee et l'itéroparité au sein du modèle GR3D US. Pour l'itéroparité, la conceptualisation du phénomène au sein de GR3D relevait principalement des mécanismes à l'origine de la variabilité latitudinale observée le long de la côte Est (ex : température, taille du bassin versant). Concernant les mécanismes de dispersion, les experts devaient se prononcer sur la proportion d'individus errants, les distances de dispersion et les mécanismes à l'origine du choix d'un bassin versant de destination si autre que le bassin natal. Concernant la phase de croissance, les experts avaient simplement à valider ou invalider le schéma de croissance en mer proposé. Enfin, dans une dernière rubrique, les experts devaient identifier les points d'incertitudes ou les points clés pour l'exploration du modèle *via* une analyse de sensibilité. Pour chaque question, les experts avaient également la possibilité de s'exprimer librement dans un espace commentaire dédié.

Le questionnaire est accessible en ligne, sur le lien ci-dessous ou en Annexe de ce mémoire (Annexe B1) :

<https://docs.google.com/forms/d/1mcRCqiHBcTO2NCu7WdTXx7dOgoCOIp8cosv4Y7sjlO8/edit>

Pour les questions qualitatives (choix d'une hypothèse écologique/biologique, ex : représentation de l'effet Allee et de l'itéroparité au sein du modèle), la réponse la plus fréquente a été retenue. Pour les questions quantitatives (ex : le pourcentage de « homers » ou la distance à laquelle 50% des errants ont trouvé un bassin de destination), la valeur médiane des réponses a été utilisée pour la paramétrisation et la calibration du modèle.

Dans la mesure où l'incertitude liée aux réponses n'a pas été prise en compte, une analyse de sensibilité du modèle, visant à déterminer l'influence des hypothèses biologiques retenues sur les sorties du modèle, a été effectuée. Cette analyse exploratoire fait l'objet d'une publication (en cours de finalisation) co-écrite avec l'ensemble des experts ayant participé à ce projet et sera soumise au *Journal Ecological Application* (IF : 4.657) d'ici le mois d'avril. La publication est présentée, en l'état, dans la section 2.5. de ce deuxième chapitre.

Les résultats issus du panel d'experts n'ont volontairement pas été présentés dans ce chapitre mais dans l'Annexe B2, dans la mesure où l'ensemble des choix et hypothèses retenus à la suite du workshop et du questionnaire ont été intégrés dans le modèle et sont donc décrits dans la section suivante 2.3. Les hypothèses alternatives n'ayant pas été retenues ont été testées, pour la plupart, lors de l'analyse de sensibilité et sont ainsi décrites dans la section 2.5.

2.3. CHANGEMENTS DANS LA STRUCTURE DU MODELE GR3D (GR3D v2.1. US)

La plupart des éléments développés dans cette section figurent dans la publication présentée dans la section 2.5. Toutefois, il me semblait pertinent de décrire, de manière plus approfondie, les principales étapes de la paramétrisation de ce modèle pour mettre en évidence les principaux changements apportés par rapport à GR3D v2.1 EU. Ces modifications concernent majoritairement le processus de croissance, et la survie des géniteurs après la reproduction.

2.3.1. REPRODUCTION, SURVIE ET MECANISME DE DISPERSION DES GENITEURS EN RIVIERE : DES PROCESSUS INCHANGES CONFORMEMENT AU PANEL D'EXPERTS

Comme dans GR3D v2.1 EU, la reproduction a lieu chaque année simultanément dans tous les bassins fluviaux pendant la saison de reproduction définie dans le jeu de paramètre du modèle (Tableau 3). Le gradient latitudinal (ou cline) observé dans la phénologie de migration de montaison et de reproduction sur la côte Est des Etats-Unis n'est donc pas pris en compte (Limburg et al. 2003). En effet, le modèle ayant été construit initialement selon un pas de temps saisonnier (Rougier 2014 ; Rougier et al. 2014), l'intégration de ces clines nécessiterait de « refondre » le modèle et l'ensemble de ces processus sur un pas de temps mensuel. Cette évolution du pas de temps a été jugée trop coûteuse compte tenu des contraintes temporelles inhérentes à mon travail de thèse. Par ailleurs, la phénologie de la reproduction n'est pas apparue comme un élément nécessaire à intégrer au sein du modèle pour la majorité des experts (*Annexe B2*).

Le nombre de recrues produites par le stock reproducteur dans chaque bassin versant est modélisé comme un processus dépendant de la densité en utilisant une relation stock-recrutement de Beverton et Holt (BH-SR, Beverton and Holt (1957)). La relation BH-SR a été modifiée par la prise en compte d'un effet dépendant (ou effet Allee) et d'une fonction dépendante de la température relative

à la mortalité des jeunes stades (du stade œuf au stade larvaire) mais indépendante de la densité (Rougier 2014 ; Rougier et al. 2014, 2015). L'effet Allee est représenté par la proportion de géniteurs participant efficacement à la reproduction et est calculé avec une fonction logistique dont les paramètres sont liés à la taille du bassin versant de reproduction (Tableau 3). Le choix de conserver un effet Allee proportionnel à la taille du bassin versant, identique à GR3D v2.1 EU, découle du panel d'experts (voir Annexe B2). Le calcul de la probabilité de survie des géniteurs après la reproduction Sp_{sp} a été modifié de façon à intégrer le patron d'itéroparité de l'espèce (voir section 2.3.3.)

De même, la dispersion des géniteurs en rivière est simulée par un processus différencié selon si les individus se reproduisent dans leur rivière natale (homing *versus* straying). Conformément aux réponses du panel d'experts (Annexe B2), la distance entre le nouveau bassin versant de destination et les bassins fluviaux d'origine a été considérée comme le principal facteur de « choix » d'un bassin versant de destination, même si celui-ci peut résulter également d'autres facteurs physiques tels que le débit (ex : Vrieze et Sorensen (2001)) ou la présence de congénères (ex : Wagner et al. 2009)

2.3.2. DISTRIBUTION ET CROISSANCE EN MER : DEFINITION D'UN NOUVEL ENVIRONNEMENT MARIN

Dans la version GR3D v2.1 EU, la croissance des individus intervient tout au long du cycle de vie. Elle est modélisée par une fonction de croissance de Von Bertalanffy (VBGF ; Von Bertalanffy, 1938). La croissance est stochastique ; les incréments de croissance saisonniers ΔL suivent une distribution log-normale de paramètres $\mu_{\Delta L}$ et $\sigma_{\Delta L}$ (Tableau 3). La moyenne de l'incrément $\mu_{\Delta L}$ est exprimée comme suit :

$$\mu_{\Delta L,gender} = \log \left((L_{\infty} - L_t) \cdot (1 - e^{-k_{gender} \cdot \Delta t}) \right) - \frac{\sigma_{\Delta L}^2}{2} \quad eq.1$$

où L_t est la longueur totale des poissons à l'âge t , L_{∞} la longueur asymptotique, k le coefficient de croissance pour un sexe donné, Δt la durée d'un pas de temps, c.-à-d. la saison. La longueur initiale de l'individu à l'âge A_{rec} est L_0 (Tableau 3).

Le coefficient de croissance est supposé varier avec la température ($T^{\circ}\text{C}$) à la position où les individus se trouvent. La relation entre le coefficient de croissance k et la température de l'eau était initialement décrite par une courbe de Rosso (Rosso et al. 1995).

Désormais, celle-ci est décrite par une fonction plateau de Lehman modifiée (Svirezhev et al. 1984):

$$k_{gender} = \begin{cases} k_{opt,gender} \cdot e^{-4.6 \times \left(\frac{T_{opt}-T}{T_{opt}-T_{min}}\right)^4}, & T < T_{opt} \\ k_{opt,gender} \cdot e^{-4.6 \times \left(\frac{T-T_{opt}}{T_{max}-T_{opt}}\right)^4}, & T \geq T_{opt} \end{cases} \quad eq.2$$

où $k_{opt,gender}$ est le coefficient de croissance optimal pour un sexe donné, T la température à l'emplacement du poisson, T_{min} , T_{opt} et T_{max} les caractéristiques de température de la croissance, indépendamment du sexe. À T_{opt} , $k_{gender} = k_{opt,gender}$. A T_{min} et T_{max} , $k_{gender} = 0.01 \times k_{opt,gender}$.

Le choix de modifier la relation entre la croissance et la température de l'eau repose principalement sur les difficultés rencontrées lors de la calibration du processus de croissance pour l'aloise savoureuse (section 2.4.1).

Les individus passant la majeure partie de leur cycle de vie en milieu marin, la croissance dépend essentiellement des conditions environnementales rencontrées en mer ; implicitement des habitats marins fréquentés. Au cours de leur phase de vie marine, les aloses savoureuses effectuent des migrations saisonnières pour rejoindre des zones spécifiques plus productives à une saison donnée (c.-à-d. zones d'hivernage et d'estivage) réparties le long de la côte et plus au large (Dadswell et al. 1987). La diversité des origines natales des individus au sein de ces zones de croissance saisonnières (Dadswell et al. 1987 ; Waldman et al. 2014) suggère que les populations sont susceptibles d'expérimenter des températures contrastées au cours de leur croissance en mer. Selon Dadswell et al. (1987), la plupart des individus passeraient l'hiver au large de la côte de la Floride, dans la baie médio-atlantique (« *Mid-Atlantic Bight* » en anglais) et jusqu'au plateau néo-écossais, et se déplaceraient ensuite vers le nord jusqu'aux zones d'estivage au large de la baie de Fundy, de l'estuaire du Saint-Laurent ou jusqu'aux côtes de Terre-Neuve et du Labrador (Dadswell et al. 1987). Plus spécifiquement, les poissons originaires du sud, du centre et, dans une moindre mesure, du nord de leur aire de répartition ont été observés dans la baie de Fundy tandis que les populations les plus septentrionales du plateau continental néo-écossais se déplaceraient aussi jusqu'à l'estuaire du Saint-Laurent ou au large de Terre-Neuve-et-Labrador (Dadswell et al. 1987).

Au sein du modèle GR3D v2.1 US, ce schéma migratoire a été traduit comme suit : après la dévalaison, les juvéniles se déplacent dans le bassin d'hivernage le plus proche du bassin versant d'origine (Figure 20). Les poissons migrent ensuite vers l'un des trois bassins d'estivage selon les routes de migration définies par Dadswell et al. (1987) et traduites en connexions entre zones de croissance dans GR3D US (Tableau 2). Ainsi, les trois zones d'hivernage connues ont été connectées à la zone d'estivage Baie de Fundy, et deux connexions supplémentaires vers l'estuaire du Saint-Laurent

et du Labrador ont été rajoutées pour la zone d'hivernage du plateau néo-écossais (« *Scotian Shelf* » en anglais) dans GR3D v2.1 US (Tableau 2).

TABLEAU 2. Connexions entre les zones d'hivernage et d'estivage fréquentées par les aloses savoureuses basées sur les routes migratoires identifiées par suivis télémétriques (Dadswell et al. 1987)

Wintering offshore basin name	Summering offshore basin name
⁽¹⁾ Off Florida	⁽⁴⁾ Bay of Fundy
⁽²⁾ Mid-Atlantic Bight (MAB)	⁽⁴⁾ Bay of Fundy
⁽³⁾ Scotian shelf	⁽⁴⁾ Bay of Fundy ⁽⁵⁾ St Lawrence Estuary ⁽⁶⁾ Newfoundland and Labrador

L'observation de ces routes migratoires a permis la conception d'un nouvel environnement physique marin dans GR3D US, incluant les zones d'hivernage et d'estivage identifiées. En suivant la nomenclature utilisée par Rougier (2014) pour la dénomination des bassins fluviaux et marins (appelés respectivement « *River* » and « *Sea Basin* »), ces nouveaux bassins composant l'environnement physique marin, ont été renommés « *Inshore Basins* » et « *Offshore basins* ». Parmi les « *Offshore basins* », la distinction a été faite entre les zones d'hivernage (« *Wintering offshore basins* ») et les zones d'estivage (« *Summering offshore basins* ») (Tableau 2 ; Figure 17). Les « *Inshore Basins* », comme les anciens « *Sea Basin* », représentent l'embouchure des bassins fluviaux considérés dans le modèle.

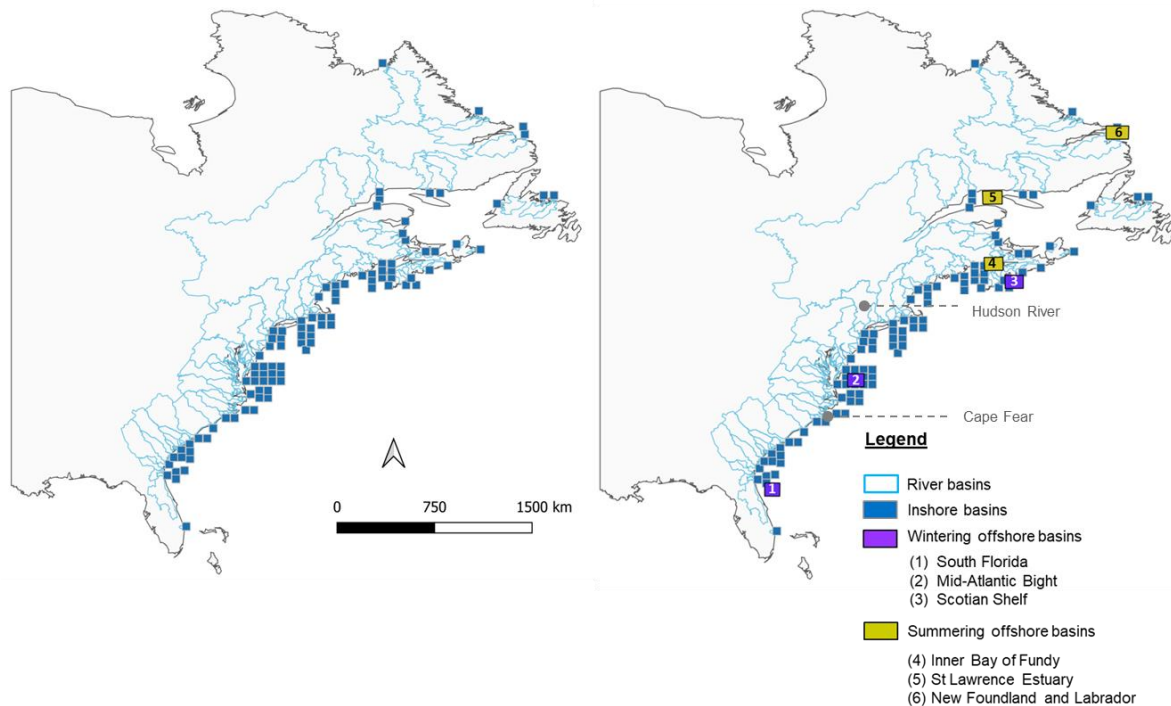


FIGURE 17. Implémentation du nouvel environnement marin comprenant désormais des zones d'hivernage (violet) et d'estivage (jaune) définies selon Dadswell et al. (1987). La carte de gauche est donnée à titre indicatif afin de montrer ce qu'aurait été l'environnement physique dans GR3D US sans révisions.

Pour chaque bassin fluvial du modèle, l'effet de la température a été calculé en fonction de l'âge des individus, de la saison et de la localisation. Indépendamment de la forte variabilité observée dans le calendrier migratoire des aloses (Hoffman et al. 2008), j'ai supposé que tous les juvéniles passaient leur premier été dans leur rivière natale, avant d'émigrer vers la mer pour passer l'automne dans le bassin côtier (c.-à-d. « *Inshore basin* ») situé à l'entrée principale de la rivière de naissance (Figure 20). Au travers des différences de température observées dans les rivières et les « *Inshore basins* » le long de la façade atlantique, cette hypothèse de séjour sur les premiers six mois de vie permet d'intégrer une partie de la variabilité de croissance observée sur l'ensemble de l'aire de distribution (Hoffman et al. 2008).

2.3.3. SURVIE DES GENITEURS APRES LA REPRODUCTION : UN PROCESSUS REVISE DEPENDANT DE LA TEMPERATURE

Comme évoqué au début de ce chapitre II (*section 2.1*), les aloses américaines présentent une forte variabilité latitudinale de leurs traits d'histoire de vie sur la côte Est des Etats-Unis. Cette

variabilité s'illustre notamment dans l'expression de stratégies de reproduction différentes selon la latitude : dans les rivières du sud, c'est-à-dire les populations qui fraient au sud du Cap Hatteras, les aloses ne se reproduisent qu'une seule fois alors que les populations du nord fraient à de multiples reprises (Leggett et Carscadden 1978 ; Limburg et al. 2003) (Figure 18). Ces différences dans le taux d'itéroparité associées à des différences et ressemblances génétiques entre les populations ont permis la définition de « métapopulations » (ASMFC 2020 ; Hasselman et al. (2013)). Ainsi, les rivières localisées au sud de Cape Fear sont considérées comme sémelpares et forment la métapopulation « Sémelpares » ; les rivières comprises entre Cape Fear et la rivière Hudson constituent la métapopulation « Itéropares Sud » tandis que les rivières plus au Nord appartiennent à la métapopulation « Itéropares Nord » (ASMFC 2020) (voir la Figure 17 pour la position de points de repère).

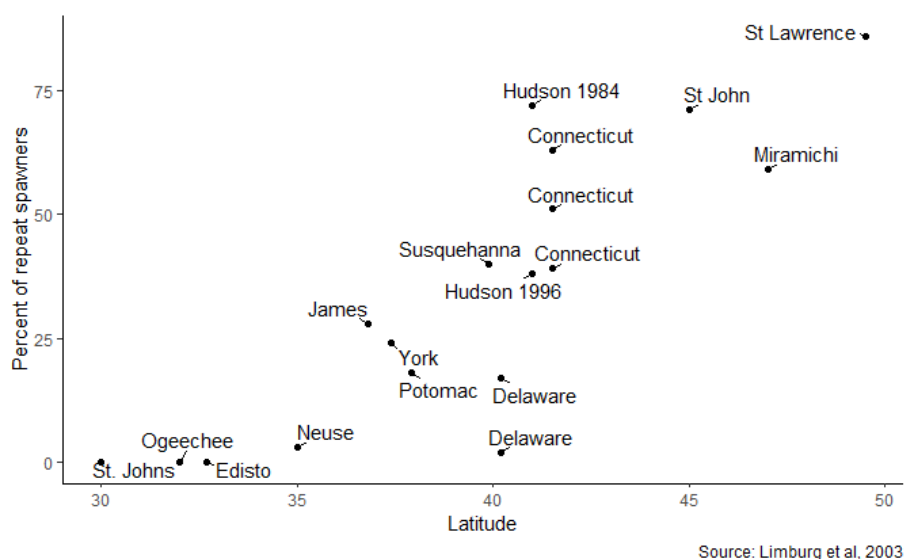


Figure 18. Pourcentage d'individus itéropares en fonction de la latitude dans 14 bassins versants de la côte Est des Etats-Unis. Tirée de Limburg et al. (2003).

Selon Leggett and Carscadden (1978), ces différences Nord-Sud dans le taux d'itéroparité pourraient être expliquées par les différences de conditions de température expérimentées par les larves. Ainsi, les rivières sud associées à des températures plus chaudes et à des environnements plus stables favoriseraient la sémelparité, tandis que les changements imprévisibles des conditions thermiques et de débit dans les rivières du nord conditionneraient le frai répété (Leggett et Carscadden 1978).

En suivant cette explication, j'ai supposé que l'itéroparité était une conséquence de la survie des géniteurs après la reproduction, par le biais d'un lien avec la température de l'eau.

Dans la mesure où le modèle GR3D n'intègre pas une composante démogénétique, la survie des géniteurs après la reproduction est simulée comme une réponse plastique aux variations de température.

D'un point de vue écologique, les aloses savoureuses remontent les cours d'eau au printemps pour se reproduire dans les bassins versants du centre de la distribution (Limburg et al. 2003), et certains géniteurs sont observés dans les cours d'eau au cours de l'été (John Waldman, Queens College, observations personnelles). Sur la base de ces observations, j'ai ainsi considéré que la mortalité des géniteurs intervenait en été lors de la migration vers les eaux marines.

Au vu du gradient latitudinal observé sur les 14 rivières étudiées par Limburg et al. (2003) (Figure 18), et de l'ensemble de ces observations sur le lien avec la température et la saisonnalité, la probabilité de survie des géniteurs après la reproduction a ainsi été modélisée par une régression logistique dont l'expression mathématique est la suivante :

$$Sp_{Sp} = \frac{\beta}{1 + e^{\frac{\log(19)(T_j - T_r)}{T_{minObs} - T_r}}} \quad eq.3$$

où $\frac{\log(19)}{T_{minObs} - T_r}$, simplifié sous le terme de *alpha* dans la suite du manuscrit, correspond à la pente de la fonction logistique, β correspond à la survie théorique maximale, T_{minObs} représente la température à laquelle la survie des géniteurs est égale à 5 % de la survie théorique maximale, T_j est la température du bassin versant j en été, et T_r est calculé comme la moyenne des températures estivales pour l'ensemble des 98 bassins fluviaux considérés dans GR3D US.

Sur la base de cette équation, la survie des géniteurs après la reproduction est faible pour les températures les plus élevées et, par conséquent, l'itéroparité est également faible à ces températures (Figure 19).

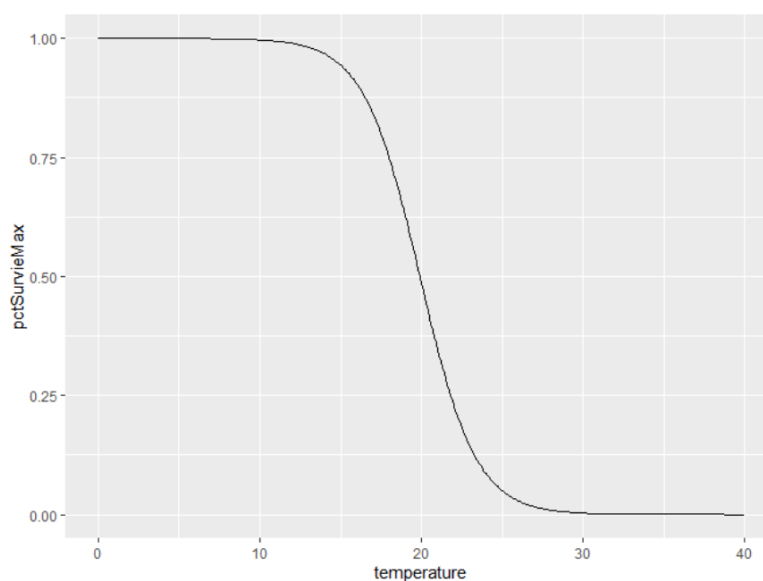


FIGURE 19. Courbe de réponse de la survie des géniteurs après la reproduction en fonction de la température de l'eau de rivière en été.

Cette modification constitue une évolution importante par rapport à GR3D EU. Dans GR3D EU (v1.0 et v2.1), la probabilité de survie des géniteurs après la reproduction, qui détermine le pourcentage d'individus itéropares, est fixée à 10% pour l'ensemble des bassins versants, sans possibilité de simuler un gradient latitudinal d'itéroparité (le cas de la grande alose n'en nécessitant pas) (Rougier et al. 2014).

2.3.4. RECAPITULATIF DU DEROULE DES MIGRATIONS AU SEIN DU MODELE

Afin de rendre compte de la dynamique spatio-temporelle des populations d'aloise savoureuse intégrée dans GR3D US, les principales « migrations » entre les différents compartiments du modèle (c.-à-d. qui correspondent aux différents milieux de vie de l'espèce) ont été schématisées (Figure 20).

Comme vu plus haut, à la fin de l'été, les juvéniles quittent la rivière pour rejoindre le bassin côtier (« *Inshore basin* ») à l'embouchure de leur rivière natale pour y passer l'automne. Les juvéniles se déplacent ensuite vers la mer et atteignent les « bassins d'hivernage au large » (« *Wintering Offshore Basins* ») les plus proches pour passer les mois d'hiver. Au début du printemps, les juvéniles et les sub-adultes se déplacent ensuite vers l'un des trois « bassins d'estivage au large » (« *Summering Offshore Basins* ») pour grandir en suivant les routes de migration définies par Dadswell et al. (1987) et effectuent ce mouvement pendulaire jusqu'à ce qu'ils atteignent leur taille à la maturité. Après avoir passé 4-5 ans en mer selon cette dynamique, les individus matures commencent leur migration de frai et retournent au « bassin côtier » près de leur rivière natale, et entrent dans un « bassin fluvial » (« *River Basin* ») pour y frayer (Figure 20).

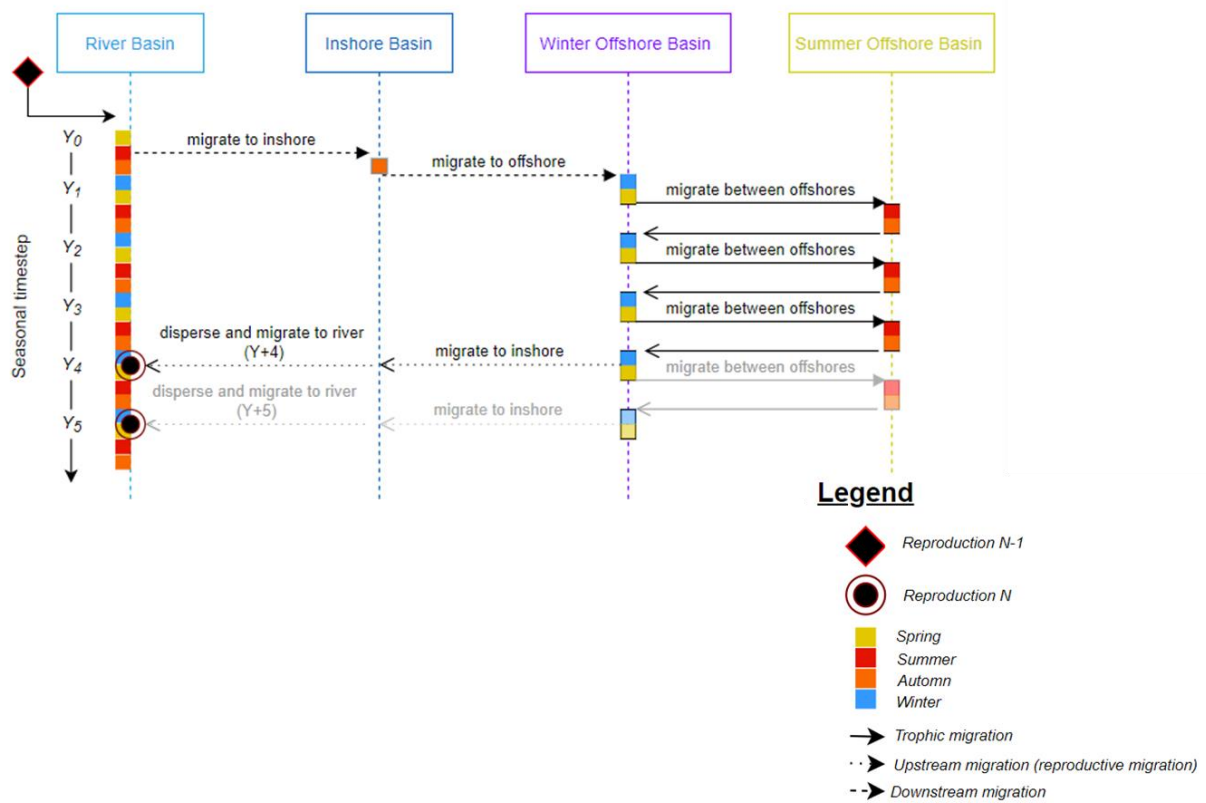


FIGURE 20. Diagramme séquentiel des différentes migrations effectuées par les individus entre les différents compartiments composant l'environnement physique du modèle GR3D.

2.4. PARAMETRISATION DU MODELE POUR L'ALOSE SAVOUREUSE

Le modèle GR3D US contient initialement 44 paramètres, listés dans le Tableau 3 en fonction des processus dans lesquels ils sont impliqués. La plupart des valeurs de ces paramètres ont été initialement fixées sur la base de la littérature sur l'alose savoureuse et des valeurs existantes dans GR3D EU, et ont ensuite été optimisées/calibrées sur la base de données d'observations issues de la littérature, ou en utilisant les connaissances expertes (Figure 21 ; Tableau 3).

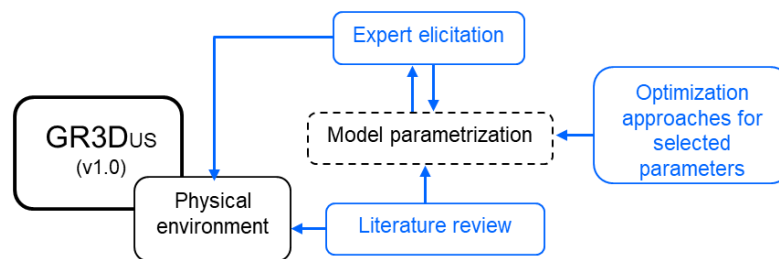


FIGURE 21. Schéma conceptuel de la paramétrisation du modèle GR3D US. En bleu, les différentes sources d'information utilisées.

L'ensemble du jeu de paramètres et des valeurs utilisées pour le modèle GR3D US sont présentées dans le Tableau 3. Les valeurs de paramètres ayant fait l'objet, par la suite, d'une procédure d'optimisation, figurent en bleu et les valeurs finales seront reportées dans le Tableau 4. La procédure d'optimisation utilisée par chacun d'eux est néanmoins précisée dans une colonne attenante « optimization method and remarks » (Tableau 3).

TABLEAU 3. Description des paramètres du modèle GR3D US et des valeurs initiales établies à partir de la littérature sur l'aloise savoureuse avant application, pour certains, d'une procédure d'optimisation.

Parameter name	Description	Nominal value	Optimization method and remarks
Reproduction			
<i>repSeason</i>	Season of the reproduction	Spring	—
Δt_{rec}	Assumed age of juvenile produced by the reproduction (years)	0.33	—
η	Parameter to relate $S_{95,j}$ and the surface of a spawning place (individuals.km ⁻²)	2.4	—
θ	Ratio between $S_{95,j}$ and $S_{50,j}$ in each spawning place	1.9	—
α	Fecundity of the species (eggs.individual ⁻¹)	250 000 [110 000 – 550 000] ^a	—
<i>surv_{optRep}</i>	Optimal survival rate of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	1×7^{-3}	—
T_{minRep} , T_{optRep} , T_{maxRep}	Water temperature (°C) regulating survival of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	(10, 17 [15-25], 27) ^{b,c,d,e}	GAM based on the presences and

			absences observed in the river basin colonized by the species
λ	Parameter to relate c_j and the surface of a spawning place	4.1×10^{-4}	—
σ_{rep}	Standard deviation of log-normal distribution of the recruitment	0.2	—
Sp_{sp}	Survival probability of spawners after reproduction	$[0 - 0.85]^a$	Became a “new” process based on the water temperature to account for the latitudinal gradient in the percent of iteroparous fish. R-optimization based on the observations at which no repeat spawning is occurring

Downstream migration

$downMigAge$	Age of individual when it runs toward the sea (years)	0.33	—
$downMigSeason$	Season of the run toward the sea	Summer	—

Growth

L_{ini}	Initial length of juveniles in estuary (cm)	$2.8^{f,g}$	R-optimization based on the growth curves available in Gilligan-Lunda et al. (2021)
$\sigma_{\Delta L}$	Standard deviation of log-normal distribution of the growth increment	0.2	
L_{∞}	Asymptotic length of an individual (cm)	76^d	
$T_{minGrow}, T_{optGrow}, T_{maxGrow}$	Water temperature (°C) regulating the growth	(3, 17, 26)	
$k_{optGrowFemale}$	Optimal growth coefficient for females and males (cm.season ⁻¹)	0.3236	
$k_{optGrowMale}$		0.2141	

Survival

Z_{sea}	Annual mortality coefficient at sea (year ⁻¹)	0.4	—
H_{riv}	Annual mortality (different from natural) coefficient in river (year ⁻¹)	0	—
$T_{minSurvRiv}, T_{optSurvRiv}, T_{maxSurvRiv}$	Water temperature (°C) regulating survival of individuals in river	(8, [14 - 21], 26) ^c	GAM based on the presences and absences observed in

			the river basin colonized by the species
$surv_{optRiv}$	Optimal natural survival rate of individuals in river (year ⁻¹)	1	–
Maturation			
$L_{matFemale}$		45 [41 - 47] ^h	R-optimization based on ogives maturation available in ASMFC (2020)
	Length at the first maturity (cm)		
$L_{matMale}$		40 [36 - 43] ^h	
Upstream migration			
$upMigAge$	Age of an individual when it runs toward the river (years)	–	
$upMigSeason$	Season of the return of spawners in river for spawning	Spring	
p_{hom}	Probability to do natal homing behavior	0.97 ^{ij}	–
$\alpha_{const}, \alpha_{dist}, \alpha_{TL}, \alpha_{WA}$	Parameters of the logit function used to determine the weight of each accessible basin for dispersers/strays	-2.9, 19.7, 0, 0	R-optimization based on expert knowledge about mean and maximum distances of straying obtained from the online questionnaire
$D_{j-birthPlace}, \sigma_{j-birthPlace}, TL, \sigma_{TL}$	Mean and standard deviation used for standard core values in the logit function	300, 978, -, -, -	
$WA, \sigma_{WA}, W^{deathBasin}$	Weight of the death basin used to introduce a mortality of dispersers/strays	0.2	

Note : Les lignes en couleur bleue indiquent les paramètres modifiés par rapport à la version GR3D EU (v2.1) avec la méthode d'optimisation appliquée. En gris, figurent les valeurs de paramètres définies pour l'aloise américaine sur la base de la littérature. Les lignes blanches sont les valeurs de paramètres communes au modèle GR3D EU. Les lettres indiquent la source d'information utilisée en première intention pour la paramétrisation :

^a Limburg et al. (2003) ; ^b Leim (1924) ; ^c Walburg and Nichols (1967) ; ^d Bradford et al. (1968) ; ^e Ross et al. (1993) ; ^f Klauda et al. (1991) ; ^g McCormick et al. (1996) ; ^h Leggett et Carscadden (1978) ; ⁱ Melvin et al. (1986) ; ^j Walther et Thorrold (2010)

Afin d'alléger le manuscrit et de ne pas complexifier d'avantage ce chapitre, je détaillerai uniquement l'optimisation du processus de croissance et de survie des géniteurs après reproduction. La calibration du processus de dispersion ne sera pas détaillée dans la mesure où l'optimisation suit la

même méthodologie que celle utilisée pour les processus de croissance et de maturation, à savoir, la minimisation des sommes des écarts entre les sorties du modèles et les données de référence, sous R. La révision des courbes de tolérance à la température de la survie des géniteurs et des jeunes stades, sera présentée succinctement.

2.4.1. CROISSANCE ET MATURATION

Pour rappel, la croissance des individus en mer dépend des conditions de température rencontrées dans les habitats marins, des migrations trophiques préalablement identifiées entre les différents compartiments, et des seuils de tolérance thermique de l'espèce à travers les paramètres $T_{minGrow}$, $T_{optGrow}$ et $T_{maxGrow}$.

Dans GR3D v1.0 EU (Rougier et al. 2014) et v.2.1 EU (Poulet et al. 2021a) l'effet de la température était modélisée par une fonction de Rosso (Rosso et al. 1995). Cette courbe en cloche impose une croissance optimale restreinte à une gamme de température relativement réduite, avec un taux de croissance qui augmente et puis décroît rapidement vers les températures minimales et maximales respectivement (Figure 23). Au vu de l'étendue de la gamme de température expérimentée par les individus en mer chez l'aloise savoureuse (Figure 22), une fonction permettant une croissance optimale sur une gamme de température plus étendue est apparue plus pertinente pour notre cas d'étude. Un examen préliminaire des fonctions de croissance existantes a permis d'identifier la fonction de Lehman comme pouvant répondre à ces exigences (Svirezhev et al.1984)(Figure 23).

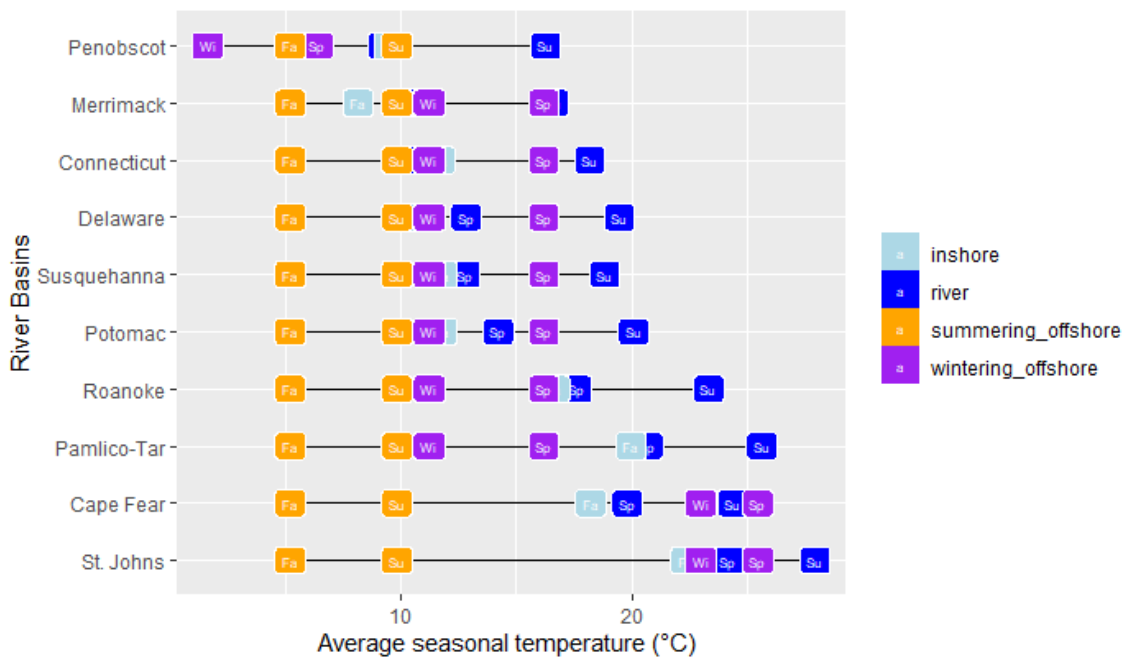


FIGURE 22. Gammes des températures expérimentées par les individus au sein du modèle GR3D

US dans les différents compartiments constitutifs de l'environnement physique sur les 14 rivières étudiées par Limburg et al. (2003) en vue de l'optimisation du processus de croissance.

Les couleurs indiquent les différents compartiments marins : en bleu foncé « *River Basin* », en bleu ciel « *Inshore Basin* », en violet « *Wintering Offshore Basin* » et en orange « *Summering Offshore Basin* ». La saison durant laquelle les poissons sont présents dans chacune des zones est indiqué dans chaque encart coloré par une abréviation : printemps « *Sp* », été « *Su* », automne « *Fa* » et hiver « *Wi* ».

Dans un premier temps, la gamme de préférence thermique de l'aloise savoureuse a été définie comme étant la gamme des températures observées sur l'ensemble des bassins versants où la présence de cette espèce était historiquement reportée (Leggett et Carscadden 1978), considérant une croissance possible des individus pour ces températures. Les seuils de température ont donc préalablement été définis comme $T_{minGrow} = 1,6^{\circ}\text{C}$ et $T_{maxGrow} = 27,9^{\circ}\text{C}$ (Figure 23).

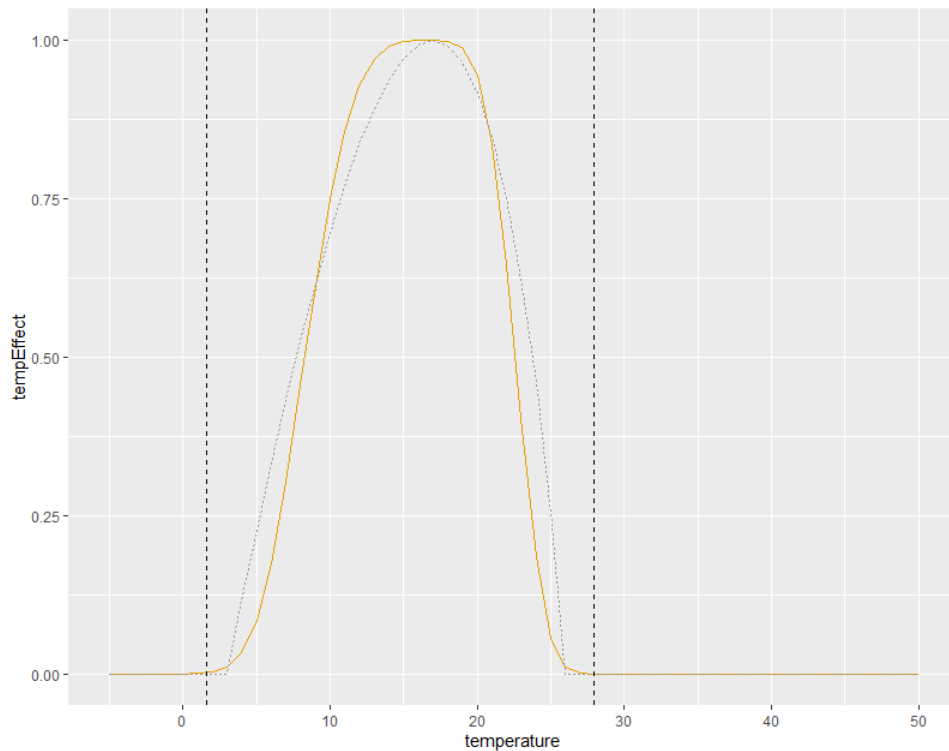


FIGURE 23. Comparaison des courbes de Rosso (pointillés gris) et de Lehman (jaune) utilisées pour modéliser l'effet de la température sur la croissance des aloses atlantiques au sein du modèle GR3D EU et GR3D US, respectivement.

Gilligan-Lunda et al. (2021) ont estimé les tailles moyennes asymptotiques et les coefficients de croissance à l'échelle des trois métapopulations (c.-à-d. « sémelpares », « itéropares sud », et « itéropares nord ») et de l'aire de répartition de l'espèce. Ces informations ont été utilisées pour calibrer les courbes de croissance indépendamment du sexe, pour chacune des trois métapopulations dans GR3D US. La définition de courbes de croissance distinctes entre métapopulations permet de tenir compte de la variabilité observée dans les taux de croissance et les tailles à maturité entre les populations Sud et les populations les plus au Nord.

Afin de définir chaque courbe par métapopulation, les 98 bassins versants constitutifs de l'environnement physique de GR3D US ont été regroupés selon les métapopulations auxquelles ils appartenaient (voir *section 2.3.3*). Pour chaque métapopulation, les valeurs de paramètres des courbes de croissance, L_{∞} , L_0 et K_{opt} , ont été ajustées aux valeurs de Gilligan-Lunda et al. (2021) en minimisant la somme des carrés des écarts entre les tailles aux âges pour chacune des trois métapopulations (Figure 3.9). Pour ce faire, une matrice, représentant les trajectoires de taille de 1000 individus, de 0 à 15 ans, a été construite ; une cellule de la matrice $L_{i,j}$ représentant la longueur d'un individu j à l'âge i .

$$\sum_j (L_{i,j} < L_{mat}) \quad eq.4$$

A l'âge $i = 0$, la longueur de l'individu $L_{0,j} = L_0$ et cela est vrai pour tous les individus. La longueur de l'individu j pour les âge supérieurs est ensuite calculée en tenant compte d'un incrément saisonnier notée $I_{i,j}$. Elle est exprimée par $L_{i,j} = L_{i-1,j} + I_{i,j}$ avec $I_{i,j}$ correspondant à l'incrément de croissance de l'individu j à l'âge i . L'incrément de croissance est tiré au sein d'une distribution log-normale dont la moyenne μ_i dépend de la taille à l'âge précédent $L_{i-1,j}$ et des paramètres de croissances K_{opt} et L_∞ .

$$I_{i,j} \sim \text{LogNormal}(\mu_i(L_{i-1,j}, k_{opt}, L_\infty), \sigma) \quad eq.5$$

Les courbes de croissances obtenues à la suite de la calibration sont présentées ci-dessous (Figure 24).

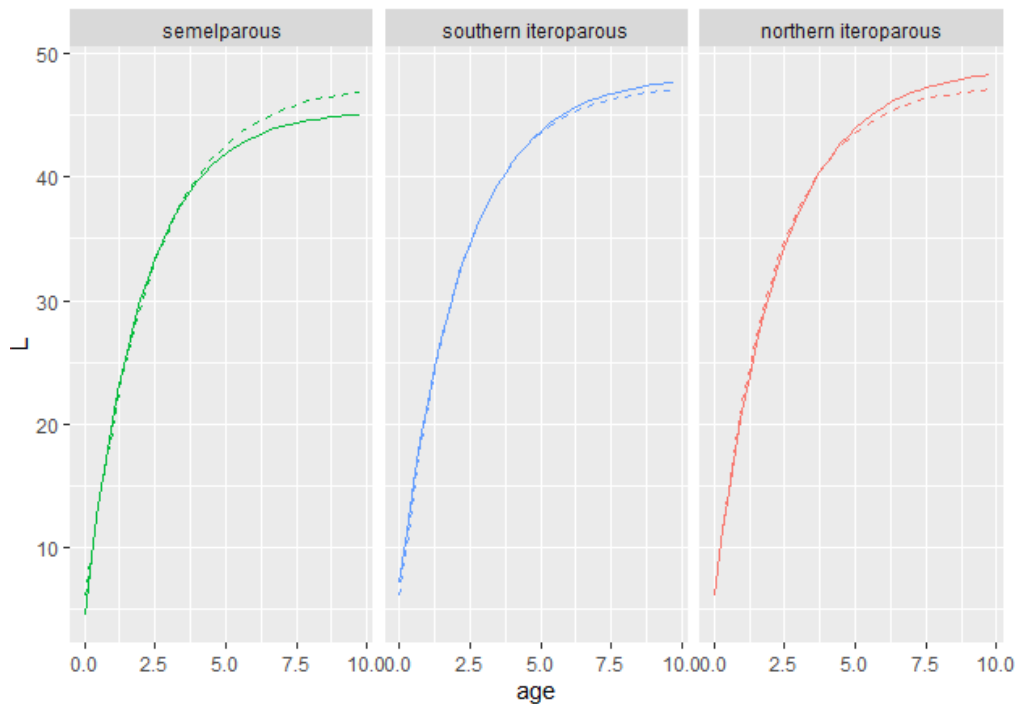


FIGURE 24. Ajustements des courbes de croissance par métapopulation obtenues à l'issue de la phase d'optimisation sur la base des courbes de Gilligan-Lunda et al. (2021). La longueur est donnée en cm et l'âge en année. En pointillés, la courbe simulée et en trait plein la courbe de la littérature.

Les courbes de croissance ajustées pour chaque métapopulation ne sont pas différenciées selon le sexe. Pour tenir compte de ces différences dans le processus de croissance, et par conséquent en lien avec le processus de maturation, je me suis appuyée sur les ogives de maturité des mâles et des femelles disponibles pour chaque métapopulation (ASMFC 2020).

L'ogive de maturité d'une population a été calculée comme étant les proportions d'individus matures, parmi un ensemble d'individus matures et immatures, à travers l'ensemble des classes d'âge remontant le fleuve pour se reproduire (Heino et al. 2019).

Sur la base de la matrice des tailles calculée précédemment et en considérant l'âge à maturité $L_{mat,gender}$ d'un sexe au sein d'une population sémelpare, la proportion d'individus matures à l'âge i est décrite comme la proportion d'individus dont la taille est supérieure à la taille à maturité à laquelle on soustrait la proportion d'individus s'étant déjà reproduits (c.-à-d. les individus dont la taille est supérieure à la taille à maturité L_{mat} à l'âge $i-1$) :

$$\sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat}) \quad eq.6$$

La proportion d'individus immatures à l'âge i correspond aux individus dont les tailles sont inférieures à L_{mat} . La proportion d'individus matures à l'âge i , notée $o(i)$ est calculé comme suit :

$$o(i) = \frac{\sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat})}{\sum_j (L_{i,j} < L_{mat}) + \sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat})} \quad eq.7a$$

Et peut être simplifiée :

$$o(i) = \frac{\sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat})}{\sum_j (L_{i-1,j} < L_{mat})} \quad eq.7b$$

Sur la base de cette optimisation, la proportion d'individus matures à chaque âge a été optimisée de manière à minimiser à la fois la somme des écarts entre les proportions d'individus observées et celles prédites sur la base des classes de tailles définies dans GR3D US, c.-à-d. de 0 à 15 ans, et les tailles simulées à partir de l'observation des valeurs de la littérature (Figure 25).

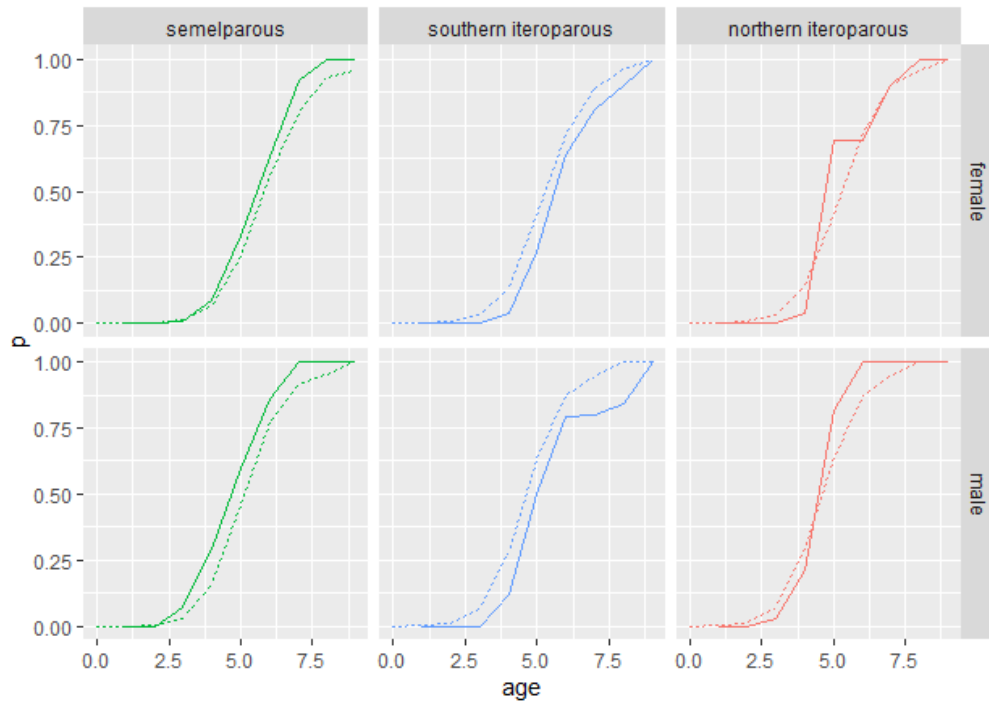


FIGURE 25. Ajustements des ogives à maturité pour les trois métapopulations obtenues à l'issue de la phase d'optimisation. En trait plein, les ogives observées et en tiret celles simulées.

Trois courbes de croissances mâles et femelles, pour chaque sexe dans chaque métapopulation, ont été alors obtenues (Figure 26). Les valeurs des paramètres correspondant ont été reportées dans le Tableau 4.

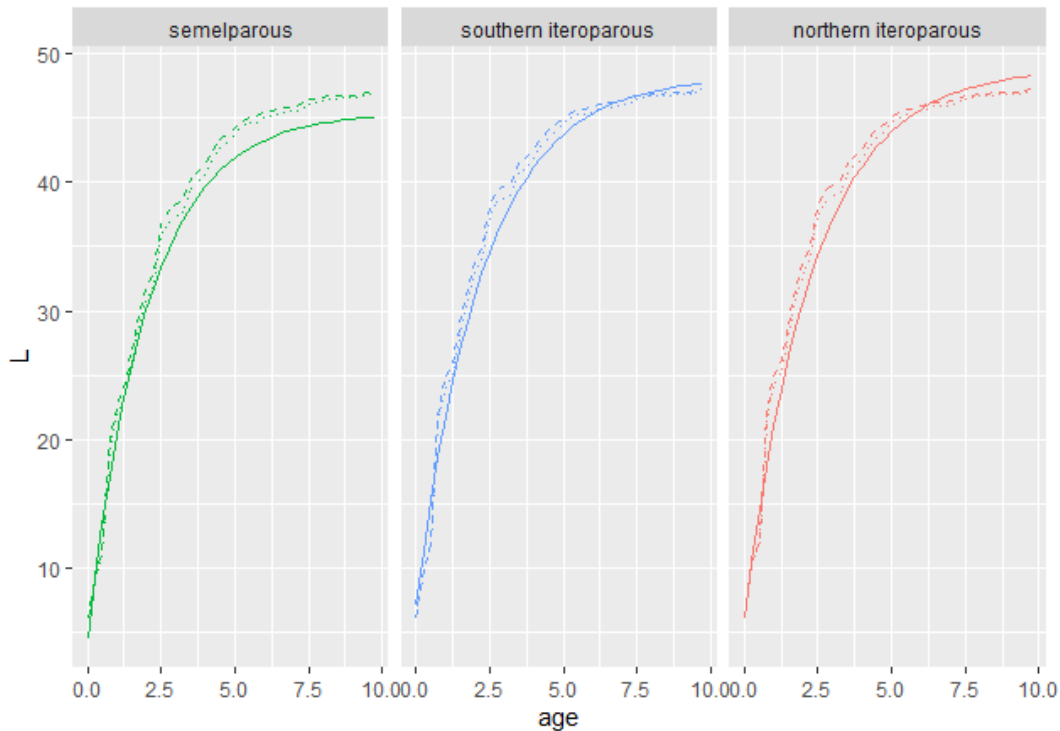


FIGURE 26. Courbes de croissance différenciées mâles et femelles obtenues à la suite de l'optimisation du processus de croissance et de maturation et introduites dans le modèle GR3D US. En trait plein, la courbe de croissance des deux sexes confondus (c.-à-d. indifférenciée), en tirets, celles des femelles et en pointillées celle des mâles.

2.4.2. SURVIE DES GENITEURS APRES LA REPRODUCTION

Comme évoqué dans la section 2.3.3, les aloses présentent des stratégies de reproduction différentes selon la latitude (Leggett et Carscadden 1978 ; Limburg et al. 2003). Pour tenir compte de ces variations au sein du modèle GR3D US, la probabilité de survie des géniteurs après la reproduction a été reliée à la température de l'eau à travers un nouveau paramètre $T_{refSurvPostSpawn}$ et fait intervenir deux nouveaux paramètres α et β (eq.1) (Tableau 4).

D'une part, la valeur seuil T_{minObs} fixée à 25°C, correspond à la température minimale observée dans la Rivière St. Johns (Floride) en été sur la période 1900-1950. Cette valeur correspond, sur notre période de simulation, à la plus faible température estivale dans une rivière connue pour n'abriter que des individus sémelpares. Ainsi, en deçà de cette valeur, les individus meurent après la reproduction dans le modèle. D'autre part, la survie théorique maximale β a été optimisée en utilisant R, afin d'obtenir une survie moyenne de 10% sur l'ensemble des 98 bassins versants pour conserver une cohérence avec le modèle de Rougier et al. (2014). La valeur de β après optimisation est de 0.18 (Tableau 4).

L'inclusion du processus de survie de géniteurs après reproduction dépendant de la température a donc permis de simuler un gradient latitudinal d'itéroparité au sein du modèle, comparable à celui décrit dans la littérature (Limburg et al. 2003) (Figure 18).

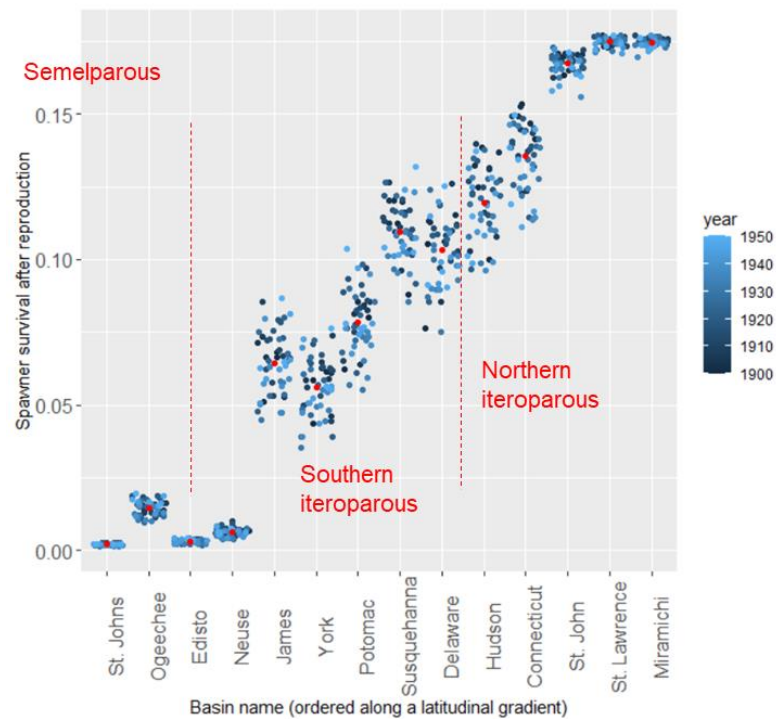


FIGURE 27. Survie annuelle des géniteurs après la reproduction dans GR3D US pour 14 rivières étudiées par Limburg et al. (2003). Les points rouges correspondent aux valeurs moyennes sur la période 1900-1950 pour chaque bassin versant. Les délimitations des métapopulations selon l'ASMFC (2020) ont été ajoutées à titre d'indication.

2.4.3. SURVIE DES GENITEURS AVANT REPRODUCTION ET LA SURVIE DES JEUNES STADES EN RIVIERE

La survie des jeunes stades au cours de la reproduction et celle des géniteurs avant reproduction sont décrites par des courbes en cloche dépendantes de la température et définies par les paramètres $T_{minSurv}$, $T_{optSurv}$, $T_{maxSurv}$ et T_{minRep} , $T_{moptRep}$, T_{maxRep} respectivement. Les seuils de tolérance thermique ont été optimisés sur la base des données de présence/absence historiques de l'alose savoureuse (Walburg et Nichols 1967). En effet, j'ai considéré que la présence historique d'aloses dans un bassin résultait d'un succès de la survie des géniteurs et des recrues dans ce même bassin versant, impliquant des températures compatibles avec les limites de tolérance des deux stades.

Les valeurs des paramètres pour la survie des jeunes stades et des géniteurs avant reproduction ont été obtenues à l'aide de modèles additifs généralisés (Generalized Additive Models, GAM) (Hastie

et Tibshirani 1990). Les observations de présence/absence au cours de la période 1900-1950 (distribution quasi « pristine ») ont été prédites en fonction des séries chronologiques de températures printanières moyennes observées dans les 98 bassins versants américains pour les jeunes stades, et des températures estivales moyennes pour les géniteurs (Figure 28). Les quantiles 1% et 99% ont été fixés pour définir les seuils de tolérance thermique de la survie des géniteurs ($T_{minSurv}$ et $T_{maxSurv}$) et des jeunes stades (T_{minRep} et T_{maxRep}), soit des températures de 5,43°C et 25,7°C pour $T_{minSurv}$ et $T_{maxSurv}$, et de 5,1°C et 24,36°C pour T_{minRep} et T_{maxRep} (Tableau 4).

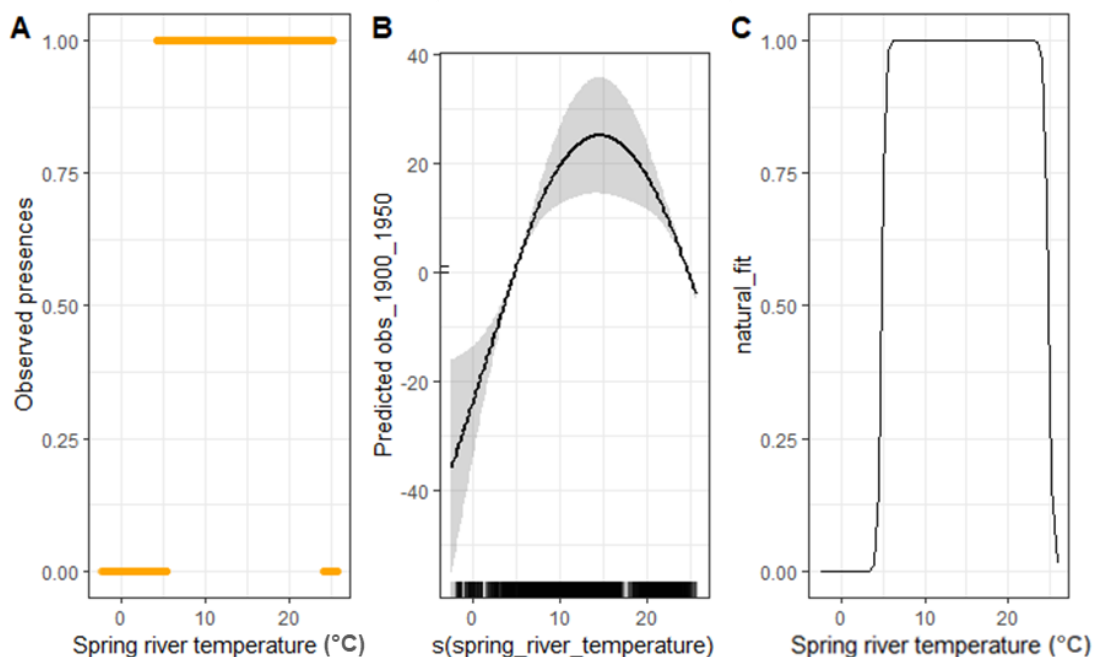


FIGURE 28. Courbes de réponse de la survie des jeunes stades en fonction de la température moyenne printanière obtenues par GAM. (A) Présences/Absences de la grande alose observées en fonction de la température, (B) et (C) probabilité de présence en fonction de la température prédite par le modèle GAM (panel B, application d'un spline et panel C, échelle naturelle).

TABLEAU 4. Description des paramètres et des valeurs optimisées dans le modèle GR3D US.

Parameter name	Description	Nominal value after optimization	Optimization method and remarks
Reproduction			
$repSeason$	Season of the reproduction	Spring	—
Δt_{rec}	Assumed age of juvenile produced by the reproduction (years)	0.33	—
η	Parameter to relate S_{95j} and the surface of a	2.4	—

θ	spawning place (individuals.km ⁻²) Ratio between $S_{95,j}$ and $S_{50,j}$ in each spawning place	1.9	—
α	Fecundity of the species (eggs.individual ⁻¹)	250 000	—
$surv_{optRep}$	Optimal survival rate of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	1×7^{-3}	—
T_{minRep} , T_{optRep} , T_{maxRep}	Water temperature (°C) regulating survival of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	(5.1, 13.5, 24.3)	GAM based on the presences and absences observed in the river basin colonized by the species
λ	Parameter to relate c_j and the surface of a spawning place	4.1×10^{-4}	—
σ_{rep}	Standard deviation of log-normal distribution of the recruitment	0.2	—
β	Maximal survival rate of spawners after reproduction	0.18	Became a new process based on the water temperature to account for the latitudinal gradient in the percent of iteroparous.
$alpha$		-0.58	R-optimization based on the observations at which no repeat spawning is occurring
$T_{refSurvPostSpawn}$	Temperature (°C) at which there is no repeat spawning	19.9	
Downstream migration			
$downMigAge$	Age of individual when it runs toward the sea (years)	0.33	—
$downMigSeason$	Season of the run toward the sea	Summer	—
Growth			
L_{ini}	Initial length of juveniles in estuary (cm)	2.8	R-optimization based on the growth curves available in Gilligan-Lunda et al. (2021)
$\sigma_{\Delta L}$	Standard deviation of log-normal distribution of the growth increment	0.705	
L_{∞}	Asymptotic length of an individual (cm)	47.51	
$T_{minGrow}$, $T_{optGrow}$, $T_{maxGrow}$	Water temperature (°C) regulating the growth	(-4.66, 5.94, 46.58)	
$k_{optGrowFemale}$	Optimal growth coefficient for females and males (cm.season ⁻¹)	0.50	
$k_{optGrowMale}$		0.47	

Survival

Z_{sea}	Annual mortality coefficient at sea (year ⁻¹)	0.4	–
H_{riv}	Annual mortality (different from natural) coefficient in river (year ⁻¹)	0	–
$T_{minSurvRiv}$, $T_{optSurvRiv}$, $T_{maxSurvRiv}$	Water temperature (°C) regulating survival of individuals in river	(5.4, 16.7, 27.5) ^c	GAM based on the presences and absences observed in the river basin colonized by the species
$surv_{optRiv}$	Optimal natural survival rate of individuals in river (year ⁻¹)	1	–

Maturation

$L_{matFemale}$	Length at the first maturity (cm)	44.2	R-optimization based on ogives maturation available in ASMFC (2020)
$L_{matMale}$		41.6	

Upstream migration

$upMigAge$	Age of an individual when it runs toward the river (years)	–	
$upMigSeason$	Season of the return of spawners in river for spawning	Spring	
p_{hom}	Probability to do natal homing behavior	0.97 ^{i,j}	–
α_{const} , α_{dist} , α_{TL} , α_{WA}	Parameters of the logit function used to determine the weight of each accessible basin for dispersers/strays	-40.8, 35.8, 0, 0	R-optimization based on expert knowledge about mean and maximum distances of straying obtained from the questionnaire
$D_{j-birthPlace}$, $\sigma_{j-birthPlace}$, TL , σ_{TL}	Mean and standard deviation used for standard core values in the logit function	300, 978, -, -, -, -	
\overline{WA} , σ_{WA} , $w^{deathBasin}$	Weight of the death basin used to introduce a mortality of dispersers/strays	0.5	

2.5. *ARTICLE 3 – EFFET DE LA DISPERSION ET DES STRATEGIES DE REPRODUCTION SUR LA STRUCTURE DES POPULATIONS D’ALOSE SAVOUREUSE A L’ECHELLE DE L’AIRE DE DISTRIBUTION : UNE EXPLORATION BASEE SUR UN MODELE MECANISTE DE DISTRIBUTION*



INPREPARATION

Poulet, C., Lassalle, G., Jordaan , A., Limburg, K.E., Nack, C.C., Nye, J.A., O’Malley, A., O’Malley-Barber, B.L., Stich, D.S., Waldman, J.R., Zydlewski, J., and Lambert, P. Effect of dispersal capacities and reproductive strategies on the structure of American shad populations across the species native range: an exploration based on a mechanistic species distribution model.

Effect of dispersal capacities and reproductive strategies/tactics on the structure of American shad populations across the species native range: an exploration based on a mechanistic species distribution model

Camille Poulet^{1,††}, Géraldine Lassalle¹, Adrian Jordaan⁴, Karin E. Limburg², Christopher C. Nack², Janet A. Nye⁶J, Andrew O'Malley⁹, Betsy O'Malley-Barber^{8,9}, Dan S. Stich⁵, John R. Waldman³, Joseph Zydlewski⁷ and Patrick Lambert¹

¹: INRAe, UR EABX, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

²: Department of Environmental and Forest Biology, State University of New York College of Environmental Science and Forestry, Syracuse, NY, USA

³: Biology Department, Queens College, City University of New York, 65-30 Kissena Boulevard, Queens, NY, 11367-1597, USA

⁴: Department of Environmental Conservation, University of Massachusetts Amherst, 160 Holdsworth Way, Amherst, MA 01003, USA

⁵: Biology Department and Biological Field Station, State University of New York College at Oneonta, Oneonta, NY 13820, USA

⁶: School of Marine and Atmospheric Science, Stony Brook, NY, USA

⁷: US Geological Survey, Maine Cooperative Fish and Wildlife Research Unit and The University of Maine Department of Wildlife,

Fisheries, and Conservation Biology, Orono, ME 04469, USA

⁸: University of Maine, 168 College Avenue, Orono, ME 04469, USA

⁹: Gomez and Sullivan Engineers, 41 Liberty Hill Road, Henniker, NH 03242, USA

†† Corresponding author: camille.poulet@inrae.fr

Phone: +33 (0)5 57 89 08 00

Abstract

Ecological modeling initiatives at the species distribution range are building up, providing innovative insights for a sustainable management of migratory biological resources in a globally changing environment. In this paper, we used a mechanistic species distribution model called GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution) to examine the interconnected dynamics of American shad (*Alosa sapidissima*) populations across their native range along the Eastern U.S coast where the species demonstrates latitudinal variations in life histories and reproductive strategies. First, the initial design of the model was adapted and the model parameterized to fit the species ecology in its native range. Then, a sensitivity analysis was performed to test the influence of likely combinations/scenarios of uncertain processes regarding American shad distribution at sea, dispersal and reproduction on key characteristics of the species distribution. The sensitivity analysis showed the influence of the Allee effect (i.e. 'depensatory' process) and the homing rate (i.e. fidelity to the breeding sites) on the probability of presence and abundances estimated in catchments and number of metapopulations calculated by the model. Contrary to the homing rate, the distance covered by strayers to reach a new destination basin did not significantly contribute to changes in the calculated number of metapopulations or abundances. Furthermore, the integration of complex migration patterns during the marine phase (i.e. wintering and summering offshore areas) provided better estimates of the species overall distribution. Overall, our study illustrated the need for a deeper understanding of factors governing the large-scale distribution of migratory species to improve the management of local units.

Key-words: species distribution models, knowledge gaps, sensitivity analysis, anadromous, population dynamics, eastern U.S coast

Introduction

Mechanistic species distribution models (M-SDMs) that integrate the population dynamics across a species range with spatially-explicit environmental data triggering the species responses to environmental conditions (Kearney and Porter 2009) could help in reducing the uncertainties remaining around the targeted species ecology and biology. Given the amount of data and knowledge required for building a species-specific M-SDM, such initiatives often led to the identification of critical knowledge gaps and opportunities for future field and lab works. When conceptualized and fully parameterized, M-SDMs then provide a solid framework to test various ecological hypotheses with the objective to narrow down the range of potential ecological processes to prioritize in future observational/experimental works (Guisan and Zimmermann 2000; Winsberg 2003; Gaucherel et al. 2014). Due to their complex life cycle between fresh- and marine waters, and the increasing human pressures acting on aquatic environments, diadromous species (McDowall 1988) have experienced severe population extirpations at the scale of their distribution range, with most populations being now of high conservation concern (Limburg and Waldman 2009; Wilson and Veneranta 2019). In this context, the M-SDM named GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution) (Rougier et al. 2014) was built to assess the repositioning dynamics of diadromous species in a global changing environment with estimations of population size at the species distribution range. First applications of this model to Allis shad (*Alosa alosa* Linnaeus 1758) in Europe pointed towards the need of working on the intraspecific variability in the sensitivity to colder temperatures. If underestimated, this process may affect the success of future conservation schemes involving stocking activities across the species range (Rougier et al. 2015).

The American shad (*Alosa sapidissima* Wilson 1811) is an anadromous fish species native from the Eastern Atlantic coast of North America and widely distributed from the St. Johns River (Florida) to the St. Lawrence River (Canada) (Limburg et al. 2003). In response to a combination of overfishing, inadequate fish passages at dams, water pollution and climate change, the species collapsed dramatically throughout its range (Limburg and Waldman 2009). American shad spend most

of their life at sea, feeding and growing in suitable areas before returning into rivers to spawn. Its life-history traits and population dynamics vary with latitude (Glebe and Leggett 1981). Latitudinal variations include changes in spawning periodicity, fecundity, 'reproductive strategies' and growth rate (Limburg et al. 2003). At the southern edge of the species range, in Florida, the upward spawning migration begins in winter but not before May of June in the north (Limburg et al. 2003). Populations spawning in the southern extent of their range are semelparous (i.e. reproduce once and then die) while those spawning north are iteroparous (i.e. capable of reproducing more than once in a life time) (Leggett and Carscadden 1978c). By examining 33 populations of American shad, Hasselman et al. (2013) revealed that this pattern resulted in two genetics groups: central and northern iteroparous populations *versus* southern semelparous populations. However, experts of the 2020 American Shad Benchmark Stock Assessment launched by the Atlantic States Marine Fisheries Commission (ASMFC 2020) agreed on three geographically-based zones: (1) semelparous metapopulation, occurring from Florida to Cape Fear; (2) the southern iteroparous metapopulation including populations north of Cape Fear to the Hudson River, and (3) the northern iteroparous metapopulation occurring north of the Hudson River (ASMFC 2020). Even well known for its life history variations with latitude, some aspects of its ecology remain more open to speculations/debate.

After a short freshwater residency, most juveniles move into marine waters to form schools/shoals along the coast (Neves and Depres 1979; Greene et al. 2009), while some individuals remain in the lower estuarine reaches of their natal rivers to spend their first summer (Hoffman et al. 2008). Emigration towards the sea commonly occurs in fall, although there is a high degree of inter- and intra-population variability, with juveniles from northern rivers emigrating seaward first during the year (Greene et al. 2009; Walther and Thorrold 2010). Previous studies suggested that American shad then travel to offshore areas to find suitable temperature conditions for feeding and growth depending of the season (Dadswell et al. 1987). Most American shad go off the Florida coast, in the Mid-Atlantic Bight and as far as the Scotian Shelf to spent winter. Then, fish move northward to summering offshore areas in the Bay of Fundy, St Lawrence estuary or up to the coasts of Newfoundland and Labrador (Dadswell et al. 1987). Populations from many river systems are thought to travel and mix in these regions, although the trajectories at sea and the composition of the discrete aggregates are still

poorly documented. After 4 to 5 years of marine residency, most mature American shad enter their natal rivers and tributaries to spawn while some individuals stray to non-natal river systems (Melvin et al. 1986). A rate of 3% of strayers is commonly admitted but this estimate was based on a single study from Canada involving only one shad population (Melvin et al. 1986). This straying behavior allows individuals to move to new suitable areas within their environmental niche, and therefore this potential confers a way for the species to adapt to changing environmental conditions. Another factor linked to the reproduction dynamics might also influence how a species is distributed in space and time. The Allee effect (Stephens et al. 1999) is a concept broadly referred as a decrease in population growth rate at low densities of mates. This ‘depensatory’ process/dynamics is recognized as a possible explanation for population extirpations/collapses (Courchamp et al. 2008; Rougier et al. 2012).

In this study, our goal was to provide a deeper understanding of the main biological factors governing the species large-scale distribution. To achieve this, we adapted the existing GR3D model to fit the American shad ecology and population dynamics in its native range. Then, we run a sensitivity analysis to test likely combinations of uncertain biological processes on model outputs related to shad distribution and metapopulation structuring. Main knowledge gaps and data limitations to test in the sensitivity analysis were chosen in accordance with difficulties encountered when adapting the model to the species and by consulting species experts. We assessed the influence of the reproductive strategies/tactics and dispersal/homing behavior on the American shad population dynamics across its native range while considering two distinct patterns of migration at sea (c.-à-d. with and without offshore areas). Implications of these modelling results in terms of future observational studies and management options were finally discussed.

Material and Methods

1. Presentation and adaptation of the M-SDM design

1.1. GR3D main features

GR3D combines the whole population dynamics of an anadromous species through six key biological processes, and thermal requirements to account for the effect of temperature on the species dynamics/biological life cycle. The six original key biological processes included: (1) reproduction, (2) growth, (3) survival, (4) downstream migration, (5) maturation, and (6) dispersal and upstream migration. A major update of the model for the present work consisted in the addition of a seventh biological process particularly relevant for the American shad life at sea: (7) trophic migrations between summering and wintering oceanic habitats. Though variability of life-history traits might have a genetic dimension/heritage, GR3D only argues variability as a plasticity to changing environmental conditions (Rougier et al. 2014). More precisely, plastic responses to temperature concerned three biological processes in the model, i.e. growth at sea, survival of spawners, both before and after spawning, and survival of early-life stages in rivers.

To apply GR3D to the American shad, the overall model design was mainly kept the same but most model inputs were changed and some processes were also adapted to fit the American shad ecology and life history across its native range. Only the major changes relative to this application case were addressed through the Material and Method section. For a more detailed description of the initial model design and modeling choices, see the reference publication of (Rougier et al. 2014, 2015).

1.2. Overview of the populations dynamics within the model

1.2.1. *Reproduction*

Reproduction occurred simultaneously in all river basins each spring. Variations in American shad spawning phenology taking place along the Eastern U.S coast (Limburg et al. 2003) was not addressed since it would have required changes in the model temporal time step, i.e. from seasonal to monthly. The number of recruits produced by the spawning stock in a river basin was modeled as a density-dependent process using a modified Beverton and Holt stock-recruit curve (BH-SR) (Beverton and Holt 1957) (Appendix 1, eq.A1a-f). The relationship between the recruit mortality and

temperature followed a dome-shape curve (Rosso et al. 1995) with recruit survival decreasing outside the range of thermal and optimal temperatures defined for the species (Appendix 1, eq.A1f and Table A1).

1.2.2. *Growth, maturation and dispersal into the rivers*

Growth of individuals was modeled using a Von Bertalanffy growth function (hereafter VBGF; Von Bertalanffy 1938) with stochasticity of seasonal growth increment described by a lognormal distribution (Appendix 1, eq.A2a, and Table A1).

Assuming that growth likely depends on water temperature (Brown et al. 2004), we provided an extension of the common VBGF function to account for seasonal variations in growth (Bal et al. 2011). The seasonal growth increment was modulated by water temperature (T) using a modified Lehman function (Svirezhev et al. 1984) (Appendix 1, eq.A2b).

Fish remained in the ocean until they reach the size at maturity, and then dispersed to enter a river basin and reproduced. For homers (c.-à-d. fish individuals returning to the natal river to spawn), the probability of migrating into the natal river basin was given through a constant probability (Table A1). For strayers (c.-à-d. individuals colonizing a new river basin which differs from their natal origin to reproduce), we assumed that the distance between the new destination catchments and the natal river basins was the only driver, even though attractiveness could result of multiple physical factors such as river discharge or presence of conspecifics (e.g., Vrieze and Sorensen 2001). (Appendix 1, eq.A3a). The probability of entering a new destination basin to reproduce was described by a logit kernel function on the standardized distance between the departure and the destination basins (Appendix 1, eq.A3b and Table A1).

1.2.3. *Survival*

At each time step, the probability of survival for each individual was estimated using its location along the land-ocean continuum and accounted for annual mortality coefficients at sea and in the river. The natural mortality coefficient in river was assumed to be dependent on water temperature. In river, survival occurred for spawners before and after they reproduced; the latter depending on the

number of reproduction in a lifetime (c.-à-d. iteroparity). In comparison to the original version of the model (Rougier et al. 2014), the probabilities of repeat spawning for the American shad were assessed through a survival probability of spawners after they reproduced. For recruits, the probabilities of survival were computed both from hatch to 14 days post-hatching and during their stay in river. Survival of recruits in river was dependent on the water temperature and was included in the stock-recruitment relationship through a dome-shape curve (Rosso et al. 1995)(Appendix 1, Table A1). Once they migrate at sea, the juvenile survival was calculated based on the annual mortality coefficients at sea as previously mentioned.

2. Model parameterization for the American shad

2.1. Distributional and environmental data

2.2.1. Species distribution

Historical presences of American shad in rivers used to run simulations were gathered from the literature (Walburg and Nichols 1967). Data of presences and absences were reported in 98 river basins ranging from the Peace River (26.94°South, Florida) to the George River (58.61°North, Northern Canada) (Figure 1). Due to a lack of knowledge about the distribution of shads in mixing zones at sea, positions (latitudes and longitudes) of the wintering and summering habitats (2 × 3 ‘offshore basins’) were based on Dadswell et al. (1987) and approximated to be areas of 10.000 km² located at preferred depths for the species comprised between 50m for shallowest areas (e.g. Bay of Fundy) to 200m for deeper areas (e.g. Mid Atlantic Bight) (Neves and Depres 1979) (Figure 1; Table 1). Bathymetric contours used to position the wintering and summering areas along the Atlantic coast, from Florida extending to the Gulf of Maine, were derived from the U.S department of Geological Survey (USGS, <https://www.usgs.gov/>). For the Bay of Fundy, bathymetric data were provided by the Commonwealth’s Bureau of Geographic Information (MassGIS, <https://www.mass.gov/orgs/massgis-bureau-of-geographic-information>).

2.2.2. Temperature data

Temperature time series used to link life-history traits of the American shad to water temperatures were compiled from 1901 to 1950. For the 98 river basins, we used the mean between

monthly near-atmospheric surface temperatures and sea surface temperatures (SST) at the outlet (hereafter called ‘SST_{outlet}’). Monthly near-atmospheric surface temperatures were extracted from the CRU TS v.4.03 database (<https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/hrg/#info>, DOI: <https://catalogue.ceda.ac.uk/uuid/10d3e3640f004c578403419aac167d82>), which consists of an atmospheric interpolated gridded dataset from weather observations with a resolution of 0.5°degree. SST for the ‘inshore’ and ‘offshore’ basins hereafter simplified as SST_{outlet} and SST_{offshore}, were extracted from the CHORE_AS database. It is a reanalysis performed by the CMCC (Centro Euro-Mediterraneo sui Cambiamenti Climatici, <http://c-glors.cmcc.it/>) (Yang et al. 2017) reconstructing ocean variables from 1900 to 2010 at a resolution of 0.5°degree. Monthly time series of air temperature and SST were averaged over a 3-month period to provide seasonal temperatures.

2.2. Biological input parameters

Model parameters were calibrated using available field or laboratory data from the literature or were derived from expert knowledge. A panel of experts including scientists working on shads, river herrings or at least, with a thorough background on anadromous fish population dynamics have been invited to answer an online questionnaire regarding the model conceptualization and parameterization, and to guide the selection of combinations of uncertain processes to test in the sensitivity analysis (see Appendix 2 for the online questionnaire).

Each fish in the model was assigned to a river basin according to its natal origin and sorted into one of the three regions based on the reproductive strategies (*sensus Hasselman*), i.e. ‘semelparous’ from Florida to Cape Fear; ‘southern iteroparous’, north of Cape Fear to the Hudson River, NY; and ‘northern iteroparous’, north of the Hudson River; following the ASMFC (2020) classification (Appendix 3).

3. Sensitivity analysis

The influence on the overall shad population distribution of two key biological processes for which uncertainty remains, *c.-à-d.* dispersal and reproduction, was examined through changing: (1) the Allee effect, (2) the spawner survival after reproduction, (3) the medium distance for straying, and (4) the homing rate (Figure 2). The choice of these inputs was guided by the main knowledge gaps

identify by the panel of experts through the questionnaire and discussions during workshops, and the levels of factors/modalities were defined to fit with observations of likely parameters values.

The sensitivity analysis consisted here of varying the model parameters linked to the uncertain biological processes considering two distinct physical environment at sea (section 3.1.1). Fifty-year simulations (i.e. from 1900 to 1950) were performed to test the influence of dispersal and reproduction on shad population spatial distribution and structure. An ANOVA-based global sensitivity analysis (Ginot et al. 2006) was conducted to evaluate how the model outputs react to changes in input parameters used in the population dynamics model (Figure 2). More specifically, ANOVA assessed the average contribution (main effect) of each input parameter to the overall outcome variance by also considering the interactions (Saltelli et al. 2000).

3.1. Ecological assumptions behind the sensitivity analysis

3.1.1. *Simulation of shad migration routes and growth at sea*

Considering the currently limited knowledge on the marine stage for shad, we suggested two likely scenarios for shad migration routes at sea.

The first hypothesis, the “River-Inshore” hypothesis (hereafter simplified as ‘RI’) considered that shad remain in the vicinity of their natal river to grow. Accordingly, we defined the ‘inshore basins’ located along the coast at the main entrance of each of the 98 river basins (Figure 1). Under this assumption, juveniles emigrated from their river basin in summer to enter the ‘inshore basin’ and remained there until going back to river at maturity (Figure 1A).

An alternative assumption was to consider that shad exhibited seasonal trophic migration route at sea searching for suitable conditions to grow. This assumption was partially corroborated by results from tagging studies suggesting that shad from different origins mixed at sea in spatially-aggregated areas (Dadswell et al. 1987). Since there is a lack of data suggesting otherwise, we considered the juveniles to remain in the vicinity of their natal river (i.e.. in the ‘inshore basins’) to spend summer and fall, and then move to overwintering sites (called ‘wintering offshore basins’) to spend winter. The ‘offshore basins’ were spatially structured based on the three sites where shad seasonally occur.

‘Wintering offshore basins’ included a region south of Florida, the Mid-Atlantic Bight (simplified as ‘MAB’), and the Scotian shelf. During spring and summer, shad moved to better conditions to grow that were identified in the model as ‘Summering offshore basins’ including the Inner Bay of Fundy, St Lawrence estuary, and Newfoundland and Labrador (Figure 1B). This implied that shad experienced different thermal conditions depending on the migration patterns (i.e. migration routes and locations at which fish school).

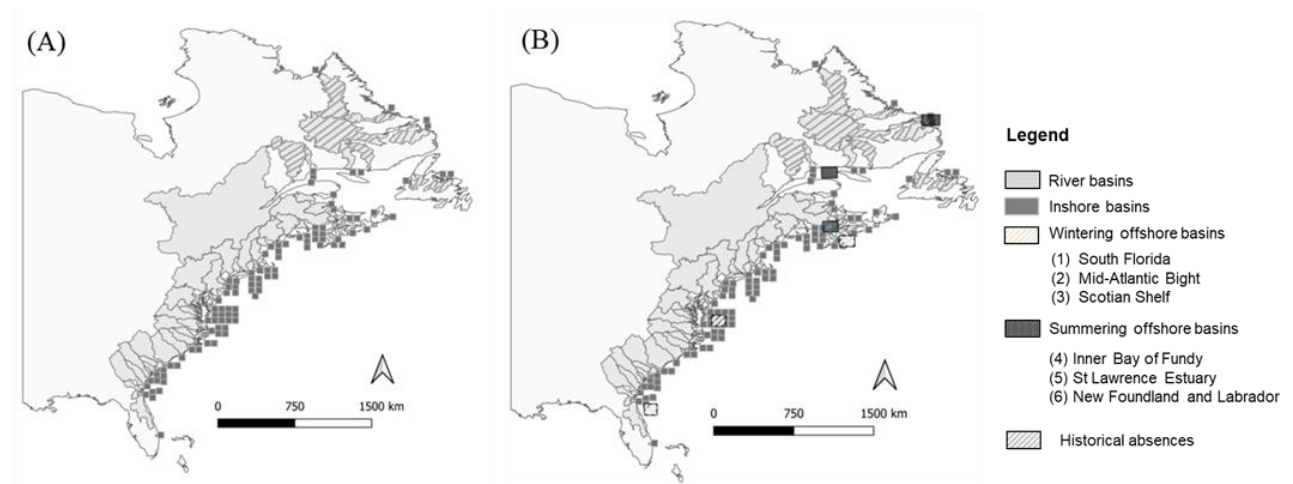


Figure 1. Physical environments of the GR3D model tested in the sensitivity analysis. Figure 1A and 1B represented the two alternatives tested into the experimental design. (A) The ‘River Inshore’ (RI) hypothesis argued that shad do not mix into the ocean and stay in the vicinity of their natal river to grow. The physical environment was therefore composed of a set of 98 ‘inshore basins’ connected to 98 river basins. (B) The ‘River Inshore Offshore’ (RIO) hypothesis suggested fish formed mixed schools in the ocean overwintering in suitable habitats (named ‘wintering’ and ‘summering’ offshore basins). ‘Summering’ and ‘wintering’ offshore basins broadly corresponded to summer and winter aggregations defined by Dadswell et al. (1987). Therefore, the physical environment included offshore basins where juveniles and sub-adults grew, and ‘inshore basins’ from which spawners dispersed.

The choice of the wintering offshore basin when leaving a river basin was driven by the closest distance separating the river basin from the wintering areas. Fish then migrate to one of the

three summering offshore basins according to migration routes defined by Dadswell et al. (1987). Fish native from the southern, middle, and to a lower extent northern extent of their range mixed into the Bay of Fundy, while northernmost populations move as far as the St Lawrence estuary or off Newfoundland and Labrador (Table 1, Appendix 4).

Table 1. Connections between the wintering and summering sites in which shad seasonally grow based on the migration routes identified by tagging studies (Dadswell et al. 1987).

Wintering offshore basin name	Summering offshore basin name
⁽¹⁾ Off Florida	⁽⁴⁾ Bay of Fundy
⁽²⁾ Mid-Atlantic Bight (MAB)	⁽⁴⁾ Bay of Fundy
	⁽⁴⁾ Bay of Fundy
⁽³⁾ Scotian Shelf	⁽⁵⁾ St Lawrence Estuary
	⁽⁶⁾ Newfoundland and Labrador

Growth parameters were calibrated to fit the observed growth curves for the three regional metapopulations regardless of fish gender (ASMFC 2020; Gilligan-Lunda et al. 2021). These observed growth curves were based on a set of 10 river basins for which data were available and belonging to one of the three metapopulations (Appendix 3). Accounting for variability in growth and age at maturity between genders, length at maturity for both males and females were calibrated using the maturity ogives defined by the benchmark experts (ASMFC 2020) (Appendix 1, eq A4-A7b).

3.1.2. *Spawners dispersal in rivers*

For dispersal, we considered either high or low homing rate, meaning that a large proportion of mature fish returned to their natal river to spawn. The homing rate was set to 0.95 (high value, simplified as ‘H’ in Figure 2) according to the straying rate commonly provided into the literature for the American shad (Melvin et al. 1986; Walther and Thorrold 2010) while the value of 0.75 (low value, simplified as ‘L’ in Figure 2) was derived from the European shad populations with a lower fidelity to their natal systems (Rougier et al. 2014).

The relative distance to which half of the strayers were likely to disperse was set to high, medium and low values (simplified as ‘H’, ‘I’ and ‘L’ respectively in Figure 2), c.-à-d. 88.3km, 53.6km and 19km respectively based on the expert answers to the questionnaire (group averages) (Appendix 2).

3.1.3. Reproduction dynamics

Since no evidence for or against an Allee effect for shad exists, both options were tested. In case of an Allee effect, we considered two options. The first one stated that the minimum number of spawners to have a reproduction was the same in all the 98 river basins (i.e. a constant Allee Effect, simplified as ‘cst’ in Figure 2). The second option considered that the proportion of spawners actually participating to reproduction was proportional to the river basin size (i.e. size proportional, simplified as ‘SP’ in Figure 2). This assumption reflected the fact the probability to encounter conspecifics for reproduction decreased in large rivers when spawners were scarce.

3.1.4. Spawner survival after reproduction

Latitudinally-correlated variations in the percent of repeat spawners (Leggett and Carscadden 1978c) are thought to be the consequence of unfavorable environmental conditions during shad early-life stages. Southern rivers are associated to warmer temperatures and more stable environments that are expected to foster semelparity, while unpredictable changes in thermal and flow conditions in northern rivers are suspected to promote repeat spawning (Leggett and Carscadden 1978). Therefore, we assumed that iteroparity was a consequence of survival of spawners after reproduction, through a linkage with the water temperature (c.-à-d. the survival was temperature-dependent, simplified as ‘TD’ in Figure 2). The probability of survival was then expressed as follows:

$$Sp_{Sp} = \frac{\beta}{1 + e^{\frac{\log(19)(T_j - T_r)}{T_{minObs} - T_r}}} \quad eq.1$$

Where $\frac{\log(19)}{T_{minObs} - T_r}$ corresponded to the slope of the logistic function ; T_{minObs} was the temperature above which there was no repeat spawning (25°C), T_j was the temperature in the river basin in summer and T_r the averaged summer temperature for all the river basins considered, and β the theoretical maximal survival. The probability of shad to survive reproduction was thereby set to low values for highest temperatures and high values for coldest temperatures.

To assess the influence of the spawner survival on the distribution and structure of the populations, we tested an alternative hypothesis stating that an average of 10% of individuals survived the reproduction across the distribution range, as proposed in the allis shad GR3D application (Rougier et al. 2014).

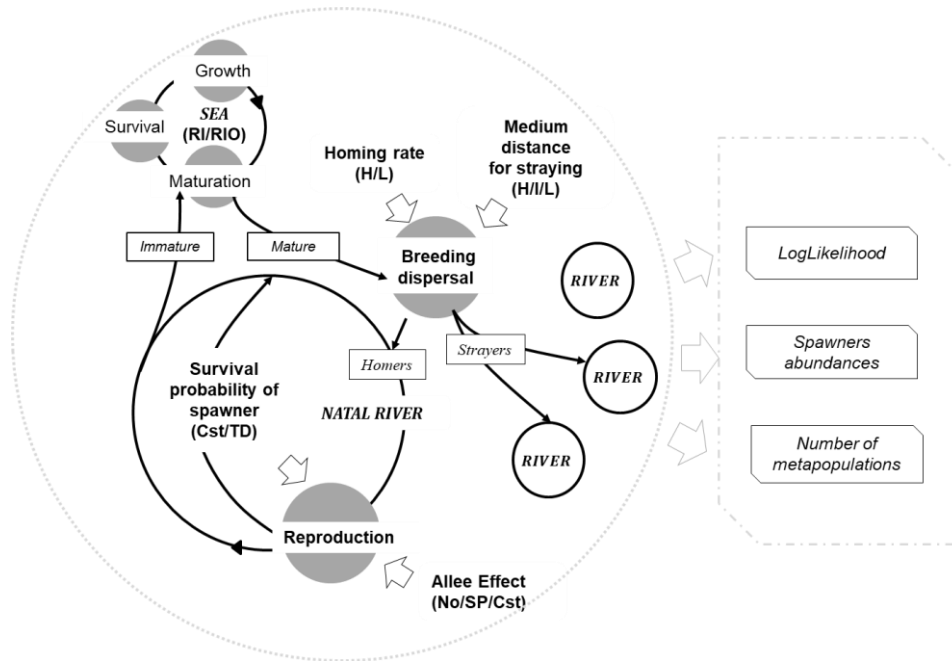


Figure 2. Conceptual diagram of the experimental design used to investigate the effect of reproduction and dispersal on the species distribution and metapopulation structure. Grey circles represented the biological processes targeted by the sensitivity analysis with the free texts in bold corresponding to the uncertain processes and their modalities. The three rectangles on the right represented the three model outputs examined.

3.2. Model outputs in the sensitivity analysis

The simulated spatial distribution was examined through (1) the log-likelihood (hereafter ‘LogL’) and (2) the spawner abundances while the metapopulation structure was mainly assessed by (3) the number of emerging metapopulations (Figure 2). The log-likelihood was defined as the predicted probability of presence in a river basin j calculated as the proportion of reproductions leading to a recruitment of above 50 recruits over the last ten years of simulations (Rougier et al.

2015). It provided information on the global model accuracy regarding presences and absences. The spawner abundance relied on the number of spawners entering the river in spring to reproduce across the entire species distribution range (here 98 river basins), and provided an estimation of the size of the overall spawning runs. We posited that each catchment contained a transient local population so that the metapopulation resulted from the interactions between individual populations through dispersal (Hanski 1998). For this modelling attempt, we assumed that a metapopulation was occurring when local populations exchanged more than 5% of individuals between them. The rationale for this threshold was quite arbitrary, even though there is a general assumption in genetics to support this value. Exchanges of fish among the 98 river basins were computed based on the natal origin of individuals (i.e. rivers where individuals were born) and the destination basin (i.e. rivers where spawners migrated to reproduce). When straying occurred, fish entered a different river from their natal river to reproduce, and were labelled as 'allochthonous'. Instead, fish returning to their natal river to spawn were labelled as 'autochthonous'. The percent of 'autochthonous' fish was computed in each river for each seasonal time step. Rivers with the lowest percent of 'autochthonous' were then gathered/clustered with the rivers with which it shared the most individuals. Computation ended when all groups shared less than 5% of individuals.

3.3. Experimental design

We used a complete factorial design and assessed the average contribution of each input factor, c.-à-d. uncertain processes, to the overall outcome variance and first-order interaction using an analysis of variance (ANOVA) (Ginot et al. 2006). The complete simulation design plan required 360 simulations (Figure 2; three parameters with three levels, two parameters with two levels and ten replications: $(3*3*2*2)*10 = 360$). Over the 360 individual simulations, one was retained to build the reference parameter set that best described the population dynamics of the American shad. This parameter set was specifically used to provide simulations of the shad historical distribution and abundances in the results section.

Simulations were run over 1900-1950. This period was thought to be a reference point, as there is no clear evidence for shift in the state or functioning of natural systems caused by human activities (Steffen et al. 2015). The model was initialized with an initial population set at 500 000 juveniles in each river basin. Simulations were run for 100 years with constant temperature conditions (c.-à-d. average temperatures of the 1901-1910 decade) to populate the model and limit the influence of initial conditions on simulations. Then, the model was run from 1900 to 1950 with updated seasonal temperature time series described in section 2.1.2. At each seasonal time step, the model provided estimates of shad abundances in each river basin as well as information on population status, dynamics, and spatial distribution (e.g. colonization range and number of river basins colonized).

The ANOVAs were performed using the free software R (R Core Team, 2019). For each model output, first order indices (SI) and total sensitivity index (TSI) (Saltelli 2008; Faivre et al. 2013) were computed to measure the amount of variance explained by each parameter alone and assessed their contribution with all the other inputs respectively. Both SI and TSI vary between 0 and 1; TSI being higher than SI as it includes interaction effects. In this case, SI and TSI were expressed in percentage, so it implicitly assumed that the highest indices had the greatest impact on the model outputs.

Results

Simulated historical distributions and metapopulations structuring

Simulations of the American shad distribution were run using the set that included an Allee effect proportional to the catchment size, a high homing rate associated to low distance dispersal, and a survival of spawners linked to water temperature. All the river basins with historical presences of shad have been ‘populated’ by the model up to the Restigouche River (48°N) under both hypotheses regarding trophic migration patterns at sea (i.e. ‘*RI*’ and ‘*RIO*’, Figure 1) (Figure 3).

The log-likelihood and the overall spawner abundances under the ‘*RIO*’ simulations were higher than under the ‘*RI*’ hypothesis, with $9.29 \pm 0.57 \times 10^6$ spawners entering the rivers across the overall range compared to $7.38 \pm 0.56 \times 10^6$ under the ‘*RI*’ hypothesis (Table 2).

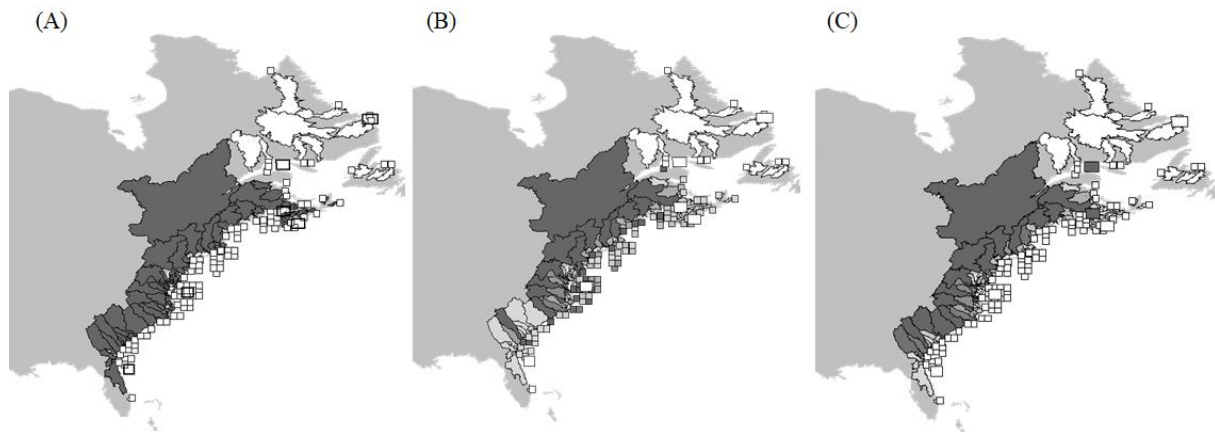


Figure 3. Comparison between the simulated distributions under ‘*RI*’ and ‘*RIO*’ hypotheses (right panels, A and B respectively) of the American shad across its native range over the historical period 1900 – 1950. Simulated distributions were taken from summer 1915. The abundances of shad into each catchment were represented by a continuous scale of grays, with each shed being an increase of 0.1×10^6 spawners. The scale started with 0 (light gray) and ended with dark gray (1×10^6).

Table 2. Simulated values of the three model outputs considered under both hypotheses of shad distribution at sea after the 360 simulations, with $LogL$ being the log likelihood, S_p the number of spawners and N_m the number of emerging metapopulations. Mean values were given with their standard deviations.

Models outputs	Physical environment for shad at sea	
	<i>RI</i>	<i>RIO</i>
$LogL$	-18.2 ± 17.4	-12.4 ± 8.88
N_m	19.9 ± 7.43	21.4 ± 7.84
S_p	$7.38 \times 10^6 \pm 0.56$	$9.29 \times 10^6 \pm 0.57$

Sensitivity analysis main effects

ANOVAs between the output variables $LogL$, N_m , and S_p and the input parameters explained 86.29%, 98.89%, 66.11% of the deviance respectively under the ‘ RI ’ hypothesis; and 89.22%, 99.17% and 57.89% of the model deviance under the alternative hypothesis ‘ RIO ’ (Appendix 5, Table A1). When considering first order interactions, the deviance explained by the model was always higher, ranging between 59.38% and 99.57% of the model variability. In both cases, the lowest deviances were observed for spawner abundance S_p while the highest scores were for the number of emerging metapopulations N_m (Appendix 5, Table A1).

Results from the ANOVAs indicated that both the straying rate and the Allee effect significantly impacted the three output variables under both hypotheses ‘ RI ’ and ‘ RIO ’ (p-value < 0.05) while the survival after reproduction only had a significant effect on the log-likelihood and the spawner abundances when considering the ‘ RIO ’ hypothesis. The straying distance did not explain the variability of none of the model outputs (Appendix 5, Table A2).

Influence of the reproduction and dispersal dynamics on the American shad spatial distribution and metapopulation structure

By examining the sensitivity indices (Figure 4A – 9A and Appendix 6), the Allee effect was the most influential parameter regarding the log-likelihood ($LogL$) by explaining 85% of the variability under both hypotheses (Figure 4A and 4B). The $LogL$ was also strongly influenced by the homing rate and other factors in interaction (12.34% acting as the main factor, and 23.25% when considering interactions under the ‘ RI ’ hypothesis) (Figure 4A). The Allee effect negatively played on the $LogL$ by decreasing the predicted probability of presence in a river basin compared to observations of presences and absences if there was no Allee effect. The lowest $LogL$ was obtained when the Allee effect was set to the same value across the river basins. Similarly, the $LogL$ was lower when considering a lower homing rate (Figure 5A and 5B).

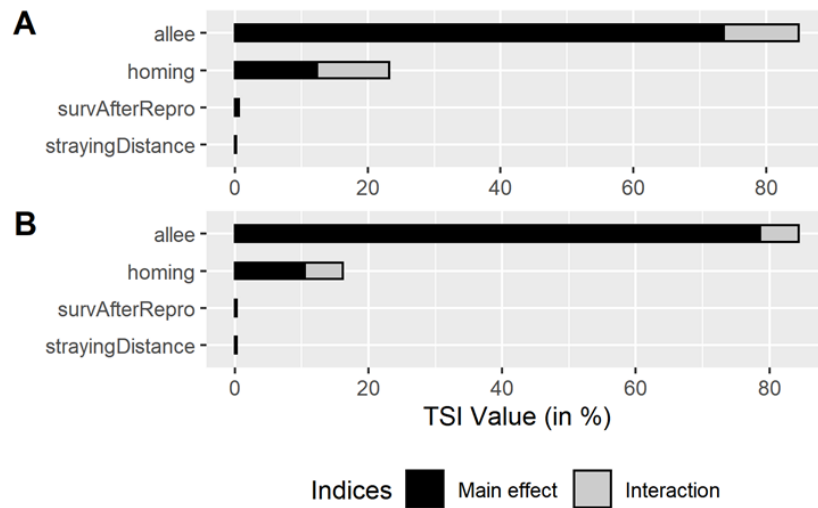


Figure 4. TSI values (in %; the higher the percentage the more sensitive the model outputs were to the input factor considered) for the *LogL* under the ‘*RI*’ (A) and ‘*RIO*’ (B) hypothesis calculated from the ANOVAs.

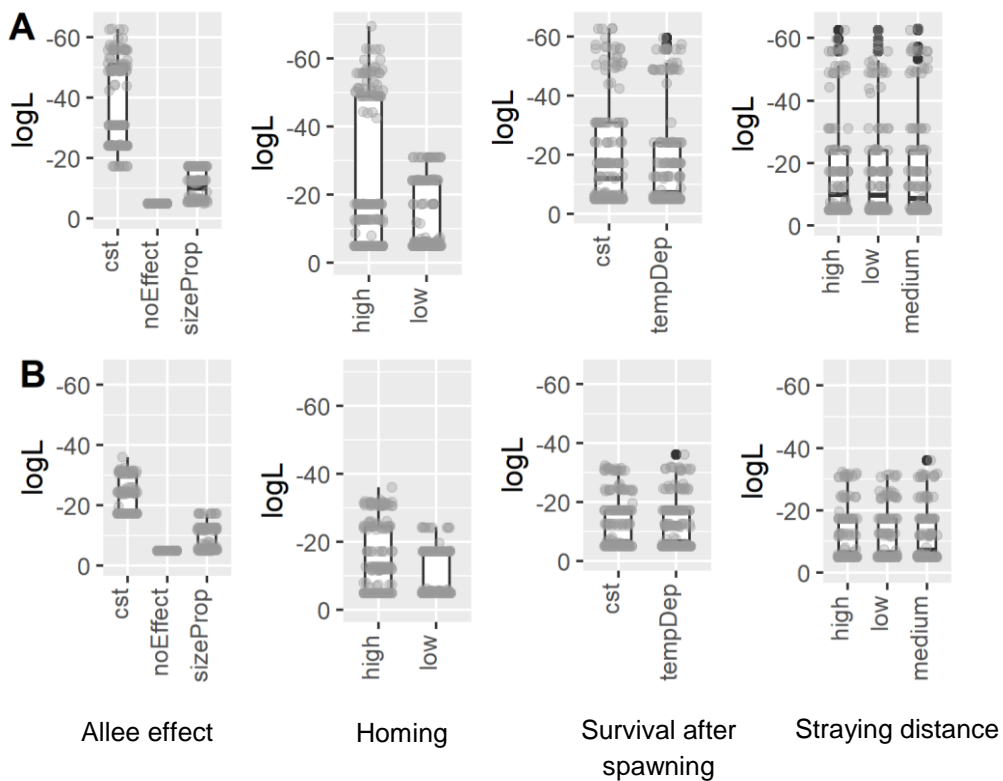


Figure 5. Variability of the *LogL* depending on the input modalities considered. The four panels indicated the input factors used to test the sensitivity of model outputs with each modality listed along

the x-axis for the ‘*RI*’ hypothesis (A) and the ‘*RIO*’ hypothesis (B). Results from the 360 simulations were represented by the scatter plots in grey.

The spawner abundances was also highly influenced by the homing rate factor (>50 % of the deviance), and, to a lower extent, by the Allee effect and the spawner survival after reproduction (Figure 6). This was especially true when considering the ‘*RI*’ model, with both factors contributing together to around 23% of the output variability (Figure 6A). The spawner abundance decreased with the homing rate, the presence of an Allee effect proportional to the catchment size and a constant probability of survival after reproduction (Figure 7).

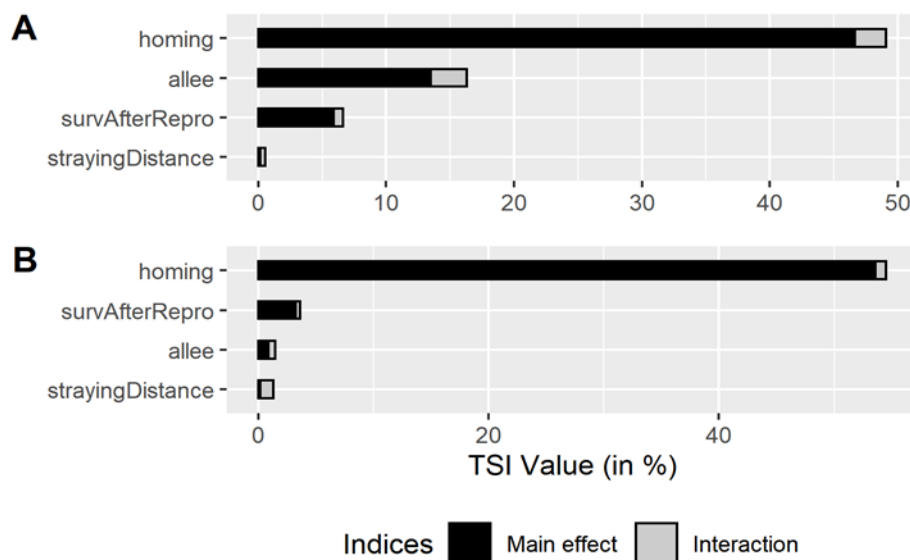


Figure 6. TSI values (in %; the higher the percentage the more sensitive the model outputs were to the input factor considered) for the overall spawner abundances under the ‘*RI*’ (A) and ‘*RIO*’ (B) hypothesis calculated from the ANOVAs.

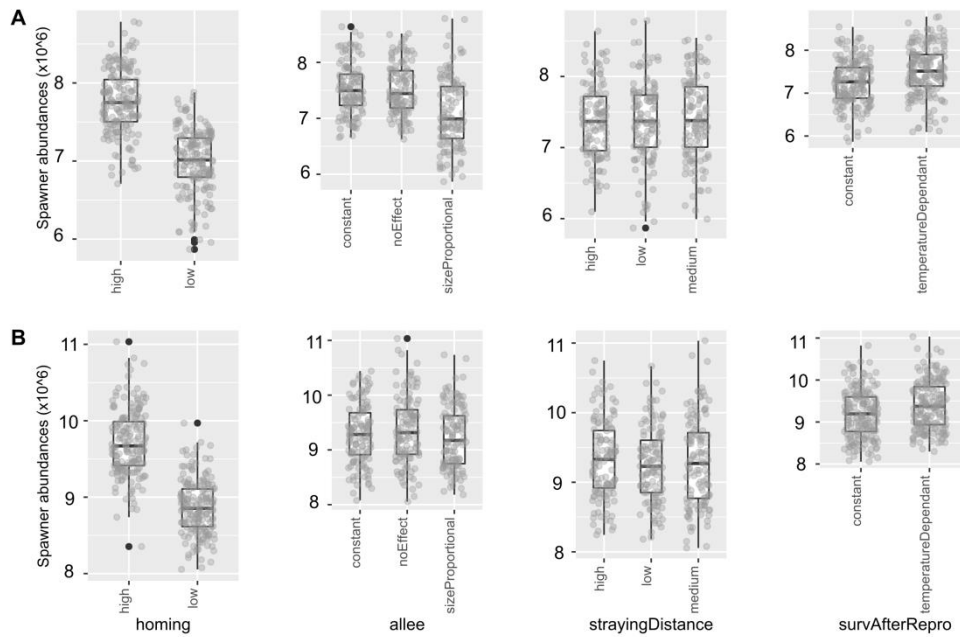


Figure 7. Variability of the spawner abundances ($\times 10^6$) depending on the input modalities considered. The four panels indicated the inputs factors used to test the sensitivity of this model output with each modality listed along the x-axis for the ‘*RI*’ hypothesis (A) and the ‘*RIO*’ hypothesis (B). Results from the 360 simulations were represented by the scatter plots in grey.

The homing rate was the most influential factor (96.50% and 98.80% under the ‘*RI*’ and ‘*RIO*’ hypotheses respectively) impacting the number of emerging metapopulations N_m . Unsurprisingly, a high homing rate significantly increased the number of metapopulation, since this parameter was directly linked to the straying/homing dynamics set into the simulation.

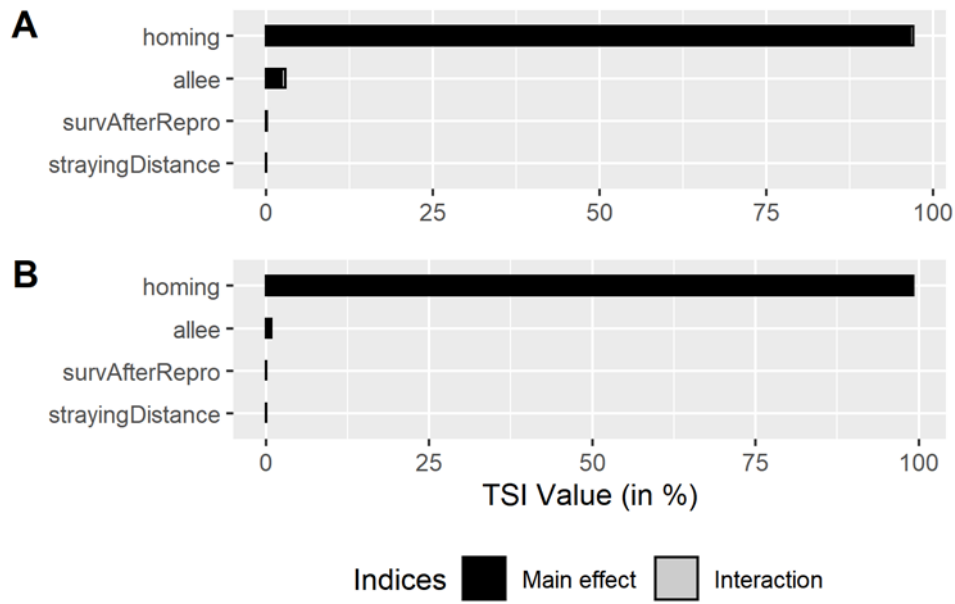


Figure 8. TSI values (in %; the higher the percentage the more sensitive the model outputs were to the input factor considered) for the number of emerging metapopulation under the 'RI' (A) and 'RIO' (B) hypothesis calculated from the ANOVAs.

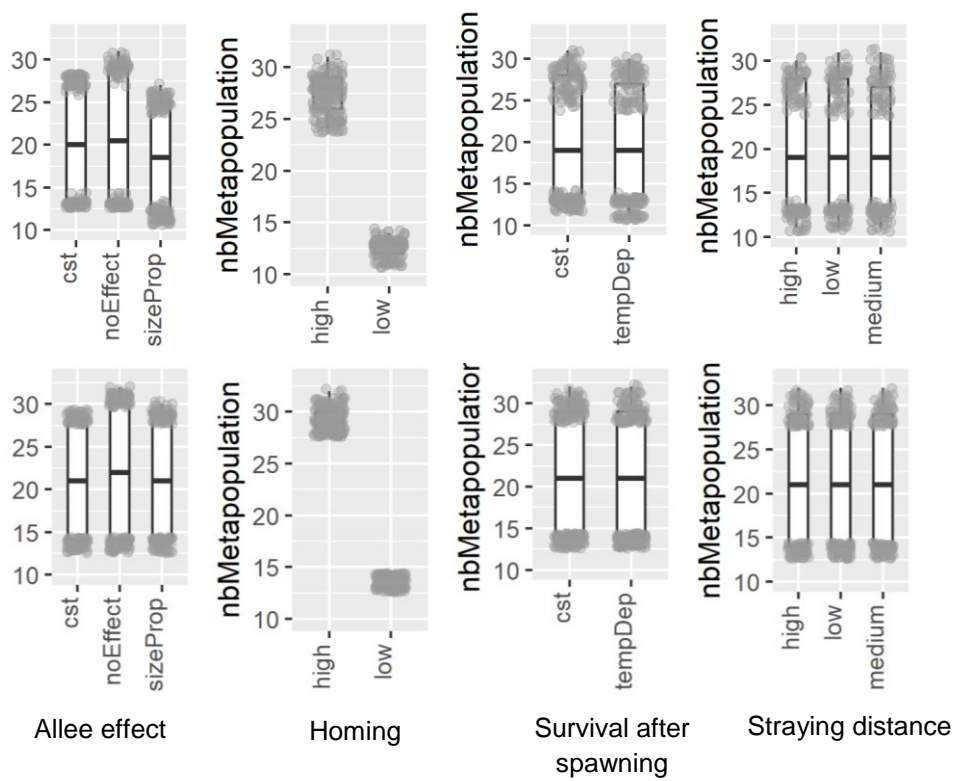


Figure 9. Variability of the number of metapopulation depending on the input modalities considered. The four panels indicated the input factors used to test the sensitivity of model output with each modality listed along the x-axis for the ‘*RI*’ hypothesis (A) and the ‘*RIO*’ hypothesis (B). Results from the 360 simulations were represented by the scatter plots in grey.

Discussion

New perspectives regarding shad distribution at sea

Range-wide studies integrating the complex life history of the target species have the potential to improve information available to scientists and managers for decision making (Guisan et al. 2013). By exploring likely assumptions regarding uncertain processes in shad population dynamics, our study brought modelling support for possible causes and consequences of variability in American shad life history. Our results indicated that the species dispersal dynamics, particularly the migration routes at sea and straying rate, should be considered to manage American shad populations, as both factors strongly influenced the GR3D model predictions in terms of distribution and number of metapopulations. In this study, we either assumed that individuals from multiple populations grouped in offshore areas for growth, making genetic mixing possible (‘*RIO*’ hypothesis) (Dadswell et al. 1987), or simply remained in the vicinity of their natal rivers, promoting segregated populations (‘*RO*’ hypothesis) (Taverny and Elie 2001; Rougier et al. 2014). Although drastically contrasted in their ecological interpretations, both assumptions seemed likely regarding the low level of existing knowledge on American shad distribution at sea. A third hypothesis close to the ‘*RIO*’ option might also make sense with a scientific work suggesting that fish from all the river basins travel to the Gulf of Maine together before returning to their natal rivers to spawn (Neves and Depres 1979). Despite the evident limitations, the present study supported the most complex assumption regarding shad dispersal at sea, as the ‘*RIO*’ hypothesis provided better estimates of the historic species distribution. These findings suggested that a detailed characterization of oceanic migrations patterns for this species might be worth to investigate in future observational studies. More precisely, further research are needed to better characterize both the habitat use by juvenile and adult shad at sea, identify the natal origin of individuals composing the mixed-stock fisheries occurring in the Inner Bay of Fundy (Waldman et al.

2014) and predict future changes in marine migrations with climate change (Gilligan-Lunda et al. 2021). These new information might be useful to the next benchmark assessment.

New insights on shad metapopulation structure

Integration of stock structure into metapopulations is also fundamental regarding the species management. Unsurprisingly, results from the sensitivity analysis indicated that the homing rate strongly influenced the population structure, by increasing the number of simulated meta-populations at high-fidelity level. This result was triggered by the fact that higher fidelity in the model led to a reduction in fish exchanges among individual populations. Based on the threshold of maximum 5% exchange between metapopulations, this study revealed a higher number of metapopulations (i.e. 11 to 30) than the three initially outlined in the last benchmark assessment (ASMFC 2020). This discrepancy between observations and simulations raised the question of the definition of the metapopulation concept and the influence of contemporary factors that may also influence the population structure. Regarding the concept definition, there is a general agreement that genetic differentiations among populations cannot be detected fewer than 5% of microsatellite polymorphism, but formal evidences to support this threshold are still lacking. Nonetheless, without any ambiguity, higher threshold values would have resulted in a significant reduction in the number of emerging metapopulations in the model. The difference between the observed and simulated numbers of metapopulations may also be the consequence of human-mediated gene flows over decades. Indeed, the considerable and regular inter-stock transfers of shad, especially within the northern part of the species range (i.e. iteroparous metapopulation), were suggested as a possible cause for weak genetic differentiations among iteroparous populations (Hasselman et al. 2013). In addition, GR3D simulations showed that a higher straying rate decreased the number of metapopulations, implicitly suggesting that the current straying rate in nature may be higher as suspected, possibly driven by human activities. Indeed, geographic proximity between rivers may promote straying, as it is commonly observed that more exchanges occur between relatively close rivers (e.g. Jonsson et al. (2003) for salmonids and Martin et al. (2015) for the allis shad). This pattern are thought to be the consequence of a more similar ecological setting between adjacent rivers (Keefer and Caudill 2014)

but also implicitly suggested that straying is promoted by shorter distances between rivers hosting a population. On that, we expected to observe less metapopulations in the simulations by increasing the mean distance at which strayers disperse, as it also enabled longer-distance dispersal. However, the present results did not support this assumption since the number of metapopulations was globally similar regardless the high or low straying distance considered during our simulations. However, it is important to note that the model incorporated only 98 river basins corresponding to a simplified topology of river basins that might bias the statistical distribution of inter-distance between catchments for the Eastern U.S. coast towards high values and limit as such the influence of straying distance in the modelled results and ecological interpretations.

Importance of the Allee forces in population dynamics

The sensitivity analysis underlined the importance of the Allee effect and its interactions with the homing rate on the species population dynamics. Integrating an Allee effect further constrained the simulated species distribution, leading to a lower fit with observed historical presences. This conclusion underscored the interest in considering the risk of a ‘depensatory’ effect in population extirpations as a major research focus in the future, especially because the ‘depensatory’ mechanism has not been acknowledged as crucial in American shad spatial distribution. Such finding might be exacerbated considering the current low level of population stocks, especially in large rivers (Kramer et al. 2009). Recent studies conducted on a French shad population suggested that the stock-recruitment relationship including an Allee effect gave rise to a demographic collapse and when combined to overexploitation could explain the population collapse in the Gironde-Garonne-Dordogne (Rougier et al. 2012). Evidences from population extirpations related to an Allee effect have been observed for the Northwest stocks of the Atlantic cod *Gadus morhua*. The authors found that the increasing mortality experiences by Atlantic cod were sufficient to alter the density-dependent population regulation and impede stock recovery (Kuparinen and Hutchings 2014).

Allee forces, even if recognized as powerful drivers, do not always result in population extirpations in the short-term. In some case, they are buffered through a combination of truncation of the migration season or geographic range resulting in the maintenance of populations at low levels of abundance.

Role of iteroparity

The overall spawner abundances have increased when considering a temperature-dependent survival of spawners after reproduction. This conclusion is straightforward since we considered that survival probability of spawners increased when temperature decreased, resulting in higher mortality in the species southernmost distribution range. This latitudinal pattern is thought to be the consequence of unfavorable environmental conditions during shad early-life stages (Leggett and Carscadden 1978). For ectotherms, like fish, temperature is one of the proximate factors/regulators influencing the major life-cycle processes (Huey and Berrigan 2001; Angilletta et al. 2002). In response to environmental changes, fish might exhibit plasticity by adjusting their behavior and therefore become more able to face a wide variety of ecological situations. Hence, geographic variations in iteroparity may result from either phenotypic plasticity (i.e. the ability of a given genotype to displays changes in phenotypes when exposed to different environmental conditions (Pigliucci 2006)) or be direct consequences of genetic modifications (i.e. adaptation) (Fox et al. 2019).

In this study, the iteroparity was assessed through a survival probability that depends on the water temperature, suggesting implicitly that spawner survival after reproduction was a plastic response to temperature variations, rather than a specific life-history trait. This assumption allowed to partially ‘mimic’ the latitudinal variability of repeat spawning and therefore supported the postulate that iteroparity may be plasticity plastic response for shad.

Missing drivers related to human activities

One limitation in the present study was the absence of explicit consideration of human influences on natural patterns in GR3D. Dam construction or removal, stocking as well as pollution or clean-up measures are current examples of human forcing/driving fish population functioning. For instance, the efficiency of downstream passages over dams may increase the mortality of fish through migratory delay, entrapment (Keefer et al. 2012) or increased predation. Also, previous research suggested a strong relationship between downstream passages, spawner abundances and rates of iteroparity (Leggett et al. 2004; Castro-Santos and Letcher 2010; Kahnle and Hattala 2012; Stich et al. 2019). Indeed, delays at dams might extend the upstream migration and increase the related energy

expenditures, while also lead to more susceptibility to passage-induced mortality (Castro-Santos and Letcher 2010). On the opposite, efforts to restore fish migration might positively influence in-river survival and iteroparity. On that, we expected our estimates to be conservative, because factors associated with human influence were not included in our model. Nonetheless, integrating such human-induced factors into modeling attempts in addition to natural trends observed in pristine populations may be one-step further towards a better understanding of the effect of human activities on population dynamics.

Possible management implications

American shad has historically been managed at the watershed scale by states and federal agencies due to the high fidelity of the species to natal rivers. However, regional and coast-wide approaches were recently developed to face locally data-poor situations (ASMFC 2020). Incorporating information about the species dynamics from range-wide studies such as this one may bring new insights for decision-making; especially conclusions regarding the metapopulation aspects as suggested for river herrings (Hare et al. 2021). In particular, in the simulations, the straying rate was positively correlated to the number of metapopulations, which are known to contribute to the resilience and persistence of local populations facing environmental stochasticity (Bowlby and Gibson 2020a). Though this study provided some modelling evidence to support the causal relationship between life-history variability and population dynamics, more research are needed to design inter-states management programs and conservation efforts at the scale of the species' range (Hare et al. 2021).

Acknowledgments

This study was co-funded by Agence de l'Eau Adour Garonne and Nouvelle Aquitaine Region within the SHAD'EAU/FAUNA projects (coordination: Françoise Daverat (INRAE)). We thank the Fundación para la Investigación del Clima (FIC; <https://www.ficlina.org/>) for providing the CRU database temperature extraction. We would like to thank Ryan Woodland (UMCES), Kayla Smith and Cara Hodkin (SUNY-ESF) for their early contributions to this project.

References

- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., and Navas, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27(4): 249–268. doi:10.1016/S0306-4565(01)00094-8.
- ASMFC. 2020. American Shad Benchmark Stock Assessment and Peer Review Report. Atlantic States Marine Fisheries Commission. Arlington, VA. 1208 p.
- Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piou, C., and Baglinière, J.-L. 2011. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of fish biology* 78: 1002–22. doi:10.1111/j.1095-8649.2011.02902.x.
- Beverton, R.J.H., and Holt, S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. London : H.M. Stationery Off. Available from <https://trove.nla.gov.au/version/25601182>
- Bowlby, H.D., and Gibson, A.J.F. 2020. Evaluating whether metapopulation structure benefits endangered diadromous fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 77(2): 388–400. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2019-0001.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., and West, G.B. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* 85(7): 1771–1789. doi:<https://doi.org/10.1890/03-9000>.
- Castro-Santos, T., and Letcher, B.H. 2010. Modeling migratory energetics of Connecticut River American shad (*Alosa sapidissima*): implications for the conservation of an iteroparous anadromous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67(5): 806–830. doi:10.1139/F10-026.
- Courchamp, F., Berec, L., and Gascoigne, J. 2008. Allee Effects in Ecology and Conservation. OUP Oxford.
- Dadswell, M., Melvin, G., Williams, P.J., and Themelis, D.E. 1987. Influences of origin, life history, and chance on the Atlantic coast migration of American shad. *American Fisheries Society Symposium* 1: 313–330.
- Faivre, R., Iooss, B., Mahévas, S., and ScholarVox (Cyberlibris). 2013. Analyse de sensibilité et exploration de modèles : application aux sciences de la nature et de l’environnement. Editions Quae, Paris. Available from <https://cyberlibris-bdeb.proxy.collecto.ca/catalog/book/88817345>.
- Fox, R.J., Donelson, J.M., Schunter, C., Ravasi, T., and Gaitán-Espitia, J.D. 2019. Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374(1768): 20180174. Royal Society. doi:10.1098/rstb.2018.0174.

Gauchere, C., Houllier, F., AUCLAIR, D., and Houet, T. 2014. Dynamic Landscape Modelling : The Quest for a Unifying Theory. *Living reviews in landscape Research* 8(2): 5–31. doi:10.12942/lrlr-2014-2.

Gilligan-Lunda, E.K., Stich, D.S., Mills, K.E., Bailey, M.M., and Zydlewski, J.D. 2021. Climate Change May Cause Shifts in Growth and Instantaneous Natural Mortality of American Shad Throughout Their Native Range. *Trans Am Fish Soc* 150(3): 407–421. doi:10.1002/tafs.10299.

Ginot, V., Gaba, S., Beaudouin, R., Aries, F., and Monod, H. 2006. Combined use of local and ANOVA-based global sensitivity analyses for the investigation of a stochastic dynamic model: Application to the case study of an individual-based model of a fish population. *Ecological Modelling* 193(3): 479–491. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.08.025.

Glebe, B.D., and Leggett, W.C. 1981. Latitudinal Differences in Energy Allocation and Use During the Freshwater Migrations of American Shad (*Alosa sapidissima*) and Their Life History Consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38(7): 806–820. NRC Research Press. doi:10.1139/f81-109.

Greene, K.E., Zimmerman, J.L., Laney, R.W., and Thomas-Blate, J.C. 2009. Atlantic Coast Diadromous Fish Habitat: A Review of Utilization, Threats, Recommendations for Conservation, and Research Needs. : 484.

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P., Tulloch, A., Regan, T., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T., Rhodes, J., Maggini, R., Setterfield, S., Elith, J., Schwartz, M., Wintle, B., Broennimann, O., Austin, M., and Buckley, Y. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology letters* 16: 1424–1435. doi:10.1111/ele.12189.

Guisan, A., and Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2): 147–186. doi:10.1016/S0304-3800(00)00354-9.

Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396(6706): 41–49. Nature Publishing Group. doi:10.1038/23876.

Hare, J.A., Borggaard, D.L., Alexander, M.A., Bailey, M.M., Bowden, A.A., Damon-Randall, K., Didden, J.T., Hasselman, D.J., Kerns, T., McCrary, R., McDermott, S., Nye, J.A., Pierce, J., Schultz, E.T., Scott, J.D., Starks, C., Sullivan, K., and Beth Tooley, M. 2021. A Review of River Herring Science in Support of Species Conservation and Ecosystem Restoration. *Marine and Coastal Fisheries* 13(6): 627–664. doi:10.1002/mcf2.10174.

- Hasselman, D.J., Ricard, D., and Bentzen, P. 2013. Genetic diversity and differentiation in a wide ranging anadromous fish, American shad (*Alosa sapidissima*), is correlated with latitude. *Molecular Ecology* 22(6): 1558–1573. doi:10.1111/mec.12197.
- Hoffman, J.C., Limburg, K.E., Bronk, D.A., and Olney, J.E. 2008. Overwintering habitats of migratory juvenile American shad in Chesapeake Bay. *Environ Biol Fish* 81(3): 329–345. doi:10.1007/s10641-007-9204-y.
- Huey, R.B., and Berrigan, D. 2001. Temperature, Demography, and Ectotherm Fitness. : 7.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Hansen, L.P. 2003. Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* 62(3): 641–657. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00053.x.
- Kahnle, A., and Hattala, K. 2012. Relative Sensitivity of New England American Shad to Fishing, Discard Mortality, and Dam Passage Failure or Mortality. *Marine and Coastal Fisheries* 4(1): 294–301. doi:10.1080/19425120.2012.675981.
- Kearney, M., and Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12(4): 334–350. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x.
- Keefer, M.L., and Caudill, C.C. 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates. *Rev Fish Biol Fisheries* 24(1): 333–368. doi:10.1007/s11160-013-9334-6.
- Keefer, M.L., Caudill, C.C., Peery, C.A., and Moser, M.L. 2012. Context-dependent diel behavior of upstream-migrating anadromous fishes. *Environ Biol Fish* 96(6): 691–700. doi:10.1007/s10641-012-0059-5.
- Kramer, A.M., Dennis, B., Liebhold, A.M., and Drake, J.M. 2009. The evidence for Allee effects. *Popul Ecol* 51(3): 341. doi:10.1007/s10144-009-0152-6.
- Kuparinen, A., and Hutchings, J.A. 2014. Increased natural mortality at low abundance can generate an Allee effect in a marine fish. *R. Soc. open sci.* 1(2): 140075. doi:10.1098/rsos.140075.
- Leggett, W., Savoy, T., and Tomichek, C. 2004. The Impact of Enhancement Initiatives on the Structure and Dynamics of the Connecticut River Population of American Shad. *American Fisheries Society Monograph*. Available from https://scholarworks.umass.edu/fishpassage_journal_articles/1373.
- Leggett, W.C., and Carscadden, J.E. 1978. Latitudinal Variation in Reproductive Characteristics of American Shad (*Alosa sapidissima*): Evidence for Population Specific Life History Strategies in Fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35(11): 1469–1478. doi:10.1139/f78-230.

- Limburg, K., Hattala, K.A., and Kahnle, A. 2003. American shad in its native range. *Biodiversity, Status, and Conservation of the World's Shads 2003*: 125–140.
- Limburg, K.E., and Waldman, J.R. 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience* 59(11): 955–965. doi:10.1525/bio.2009.59.11.7.
- Martin, J., Rougemont, Q., Drouineau, H., Launey, S., Jatteau, P., Bareille, G., Berail, S., Pécheyran, C., Feunteun, E., Roques, S., Clavé, D., Nachón, D.J., Antunes, C., Mota, M., Réveillac, E., and Daverat, F. 2015. Dispersal capacities of anadromous Allis shad population inferred from a coupled genetic and otolith approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72(7): 991–1003. doi:10.1139/cjfas-2014-0510.
- McDowall, R.M. 1988. Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments. Croom Helm. Available from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=NZ8900042>
- Melvin, G., Dadswell, M., and Martin, J. 1986. Fidelity of American Shad, *Alosa sapidissima* (Gupeidae), to its River of Previous Spawning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 640–646. doi:10.1139/f86-077.
- Neves, R.J., and Depres, L. 1979. The oceanic migration of American Shad, *Alosa sapidissima*, along the atlantic coast.
- Pigliucci, M. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology* 209(12): 2362–2367. doi:10.1242/jeb.02070.
- Rosso, L., Lobry, J.R., Bajard, S., and Flandrois, J.P. 1995. Convenient Model To Describe the Combined Effects of Temperature and pH on Microbial Growth. *Appl. Environ. Microbiol.* 61(2): 610.
- Rougier, T., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. 2014. The GR3D model, a tool to explore the Global Repositioning Dynamics of Diadromous fish Distribution. *Ecological Modelling* 283: 31–44. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.03.019.
- Rougier, T., Lambert, P., Drouineau, H., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., Aprahamian, M., Rivot, E., and Rochard, E. 2012. Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES Journal of Marine Science* 69(10): 1802–1811. doi:10.1093/icesjms/fss149.
- Rougier, T., Lassalle, G., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. 2015. The Combined Use of Correlative and Mechanistic Species Distribution Models

- Benefits Low Conservation Status Species. PLOS ONE 10(10): e0139194. doi:10.1371/journal.pone.0139194.
- Saltelli, A. (Editor). 2008. Global sensitivity analysis: the primer. John Wiley, Chichester, England ; Hoboken, NJ.
- Saltelli, A., Chan, K., and Scott, E.M. (Editors). 2000. Sensitivity analysis. Wiley, Chichester ; New York.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., and Ludwig, C. 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. The Anthropocene Review 2(1): 81–98. doi:10.1177/2053019614564785.
- Stephens, P.A., Sutherland, W.J., and Freckleton, R.P. 1999. What Is the Allee Effect? Oikos 87(1): 185–190. [Nordic Society Oikos, Wiley]. doi:10.2307/3547011.
- Stich, D.S., Sheehan, T.F., and Zydlewski, J.D. 2019. A dam passage performance standard model for American shad. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 76(5): 762–779. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2018-0008.
- Svirezhev, Yu.M., Krysanova, V.P., and Voinov, A.A. 1984. Mathematical modelling of a fish pond ecosystem. Ecological Modelling 21(4): 315–337. doi:10.1016/0304-3800(84)90066-8.
- Taverny, C., and Elie, P. 2001. Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alse feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. doi:10.1051/kmae:2001020.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). Human Biology 10(2): 181–213.
- Vrieze, L.A., and Sorensen, P.W. 2001. Laboratory assessment of the role of a larval pheromone and natural stream odor in spawning stream localization by migratory sea lamprey (*Petromyzon marinus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58(12): 2374–2385. NRC Research Press. doi:10.1139/f01-179.
- Walburg, C.H., and Nichols, P.R. 1967. Biology and Management of the American Shad and Status of the Fisheries, Atlantic Coast of the United States, 1960. Monographie ou série, United States Department of the Interior, Washington, D.C. Available from <http://aquaticcommons.org/7934/>
- Waldman, J., Hasselman, D., Bentzen, P., Dadswell, M., Maceda, L., and Wirgin, I. 2014. Genetic Mixed-Stock Analysis of American Shad in Two Atlantic Coast Fisheries: Delaware Bay, USA, and Inner Bay of Fundy, Canada. North American Journal of Fisheries Management 34(6): 1190–1198. doi:10.1080/02755947.2014.954067.

Walther, B.D., and Thorrold, S.R. 2010. Limited diversity in natal origins of immature anadromous fish during ocean residency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67(10): 1699–1707. doi:10.1139/F10-086.

Wilson, K.; And Veneranta, L. (Eds.). 2019. Data-limited diadromous species ? review of European status. ICES. doi:10.17895/ICES.PUB.5253.

Winsberg, E. 2003. Simulated Experiments: Methodology for a Virtual World. *Philosophy of Science* 70: 105–125. doi:10.1086/367872.

Yang, C., Masina, S., and Storto, A. 2017. Historical ocean reanalyses (1900–2010) using different data assimilation strategies. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 143(702): 479–493. doi:10.1002/qj.2936.

List of Appendix

Appendix 1. Description of the GR3D model and the parametrization and optimization steps required to apply the model to the American shad

Appendix 2. Online questionnaire proposed to the panel of expert to help us to define parameters related to American shad population dynamics that will be included in the GR3D model

Appendix 3. Distribution of the 3 metapopulations identified by the ASMFC (2020) and the 10 rivers used for growth calibration into the GR3D model

Appendix 4. Connectivity matrix between river basins and wintering offshore basins located at sea

Appendix 5. Summary statistics of the ANOVAs performed under the both hypothesis of shad dispersal at sea

Appendix 6. Comparison of the ANOVA global sensitivity Index (TSI) for the 4 uncertain process relative to shad dispersal and reproduction on the loglikelihood ($LogL$), the number of emerging metapopulations (Nm) and the spawner abundances (S_p) under the two hypotheses regarding shad distribution at sea (' RI ' versus ' RIO '). High TSI scores indicating a greater influence of inputs factors on model outputs are in bold and underlined.

Appendix 1: Description of the GR3D model and parametrization and optimization steps required to apply the model to the American shad

Reproduction

The reproduction occurs yearly during the reproduction season defined in the parameter set. The number of recruits produced by the spawning stock in a river basin j is modeled as a density-dependent Beverton and Holt stock-recruitment relationship (BH-SR) (Beverton and Holt 1957), modified by considering a depensatory effect (or Allee effect) and a density-independent mortality from eggs to recruits function of temperature.

The Allee effect is represented through the proportion of actual spawners, i.e. spawners that efficiently participate to the reproduction. The number of active spawners S'_j at a stock level S_j is calculated with a logistic function which parameters are related to the size of the catchment:

$$S'_j = \frac{S_j}{1 + e^{\left(-\ln(19) \frac{S_j - (\eta/\theta) \cdot wa_j}{\eta \cdot wa_j - (\eta/\theta) \cdot wa_j}\right)}} \quad eq.A1a$$

where wa_i is the surface area of the catchment j , η and θ are parameters defined so that $\eta \cdot wa_j$ and $\eta/\theta \cdot wa_j$ correspond to stock level where 95% and 50% of the spawners participate to the reproduction respectively.

The BH-SR becomes:

$$R_j = \frac{\alpha_j \cdot S'_j}{\beta_j + \alpha \cdot S'_j} \quad eq.A1b$$

with

$$\alpha_j = \frac{b_j e^{-b_j \Delta t_{rec}}}{c_j \cdot (1 - e^{-b_j \Delta t_{rec}})} \quad eq.A1c$$

And

$$\beta_j = \frac{b_j e^{-b_j \Delta t_{rec}}}{a \cdot c_j \cdot (1 - e^{-b_j \Delta t_{rec}})} \quad eq.A1d$$

where a is related to fecundity, b_j and c_j are the density-independent and density-dependent mortalities between eggs and recruits during the recruitment duration Δt_{rec} .

The density-dependent mortality is function of the catchment size:

$$c_j = \frac{\lambda}{w a_j} \quad eq.A1e$$

and the density-independent mortality depends on catchment temperature (T_j) through a dome-shape curve of Rosso et al. (1995)

$$b_j = -\frac{1}{\Delta t_{rec}} \cdot \log \left(s_{optRep} \cdot \frac{(T_j - T_{minRep}) \cdot (t_j - T_{maxRep})}{(T_j - T_{minRep}) \cdot (t_j - T_{maxRep}) - (T_j - T_{optRep})^2} \right) \quad eq.A1f$$

where T_{minRep} , T_{optRep} and T_{maxRep} are the temperature characteristics of the tolerance curve.

At $T_j = T_{optRep}$, egg to recruit survival is optimal and there is no recruitment out of the range defined by T_{minRep} , T_{maxRep} .

Stochasticity in the reproduction process is introduced by drawing the value of the effective recruitment in a lognormal distribution of standard deviation σ_{rep} around the stock–recruitment relationship.

Survival probability of the spawners after reproduction Sp_{sp} allows to integrate the iteroparity pattern of the studied species.

Growth

Growth of individuals is modeled using a Von Bertalanffy growth function (hereafter VBGF; Von Bertalanffy 1938). The growth in GR3D is stochastic with seasonal growth increments ΔL following a lognormal distribution with mean $\mu_{\Delta L}$ and standard deviation $\sigma_{\Delta L}$. The mean of growth increment is expressed as follows:

$$\mu_{\Delta L,gender} = \log \left((L_{\infty} - L_t) \cdot (1 - e^{-k_{gender} \cdot \Delta t}) \right) - \frac{\sigma_{\Delta L}^2}{2} \quad eq.A2a$$

where L_t is the total length of fish at age t , L_{∞} the asymptotic length, k the growth coefficient for one gender, Δt the duration of a time step. The initial length of individual at age Δ_{rec} is L_0 . The growth coefficient is supposed to vary with temperature (T) where the fish is located through a plateau curve given by a modified Lehman function (Svirezhev et al. 1984):

$$k_{gender} = \begin{cases} k_{opt,gender} \cdot e^{-4.6 \cdot \left(\frac{T_{opt} - T}{T_{opt} - T_{min}} \right)^4}, & T < T_{opt} \\ k_{opt,gender} \cdot e^{-4.6 \cdot \left(\frac{T - T_{opt}}{T_{max} - T_{opt}} \right)^4}, & T \geq T_{opt} \end{cases} \quad eq.A2b$$

where $k_{opt,gender}$ is the optimal growth coefficient for one gender, T the temperature at fish location, T_{opt} , T_{min} and T_{max} the temperature characteristics of growth, regardless the gender.

At T_{opt} , $k_{gender} = k_{opt,gender}$. At T_{min} and T_{max} , $k_{gender} = 0.01 \cdot k_{opt,gender}$.

Maturation

An individual becomes mature as soon as its length reaches the length at first maturity $L_{mat,gender}$ depending of its gender.

Dispersal and upstream migration

Spawners disperse between river basins and enter into a river basin to reproduce. For homers (i.e. fish individuals returning to the natal river to spawn), the probability of migrating into the natal river basin is given through a constant probability (P_{hom}). For strayers (i.e. individuals which colonize a new river basin which differs from their natal origin to reproduce), the distance between the new destination catchment and the natal river basin is the main driver for fish ‘decision’, neglecting possible attraction from river discharge or presence of conspecifics. Then, relatively to the pairwise distance, a weight is assigned to each river basin using the following logit function:

$$w_{j_1 \rightarrow j_2} = \frac{1}{1 + e^{\alpha_0 + \alpha_1 \frac{(D_{j_1 \rightarrow j_2} - \mu_D)}{\sigma_D}}} \quad eq.A3a$$

where $D_{j_1 \rightarrow j_2}$ is the distance between the departure j_1 and destination basins j_2 , α_0 and α_1 the kernel parameters, μ_D and σ_D the mean and standard deviation of the inter-basin distances to

standardise distance. A virtual “death basin” with a fixed weight $w_{deathBasin}$ is introduced to take into account the fact that some individuals may not find any basin.

Weights are divided by the total weight sum, providing the probability for each river basin to be selected as destination. Therefore, the probability for a strayer of entering a new destination basin to reproduce is then given by:

$$p_{j_1 \rightarrow j_2} = \frac{w_{j_1 \rightarrow j_2}}{w_{deathBasin} + \sum_{k \neq j_1} w_{j_1 \rightarrow k}} \quad eq.A3b$$

Spawners migrate upstream then survive and reproduce if they found suitable thermal conditions.

Survival

At each time step, the probability of survival for each individual is calculated using its location along the land-sea continuum. In river, spawner survival occurs before and after they reproduce, and for recruits during reproduction. Survival of recruits depends on water temperature (see stock recruitment relationship above). The survival at sea is calculated using a constant annual mortality at sea.

Growth and age at first maturity calibration

We build a matrix representing the length trajectories between 0 and 15 years of 1000 individuals: one cell, $L_{i,j}$, was the length at age i for individual j .

$$\sum_j (L_{i,x} < L_{mat}) \quad eq.A4$$

At age 0, $L_{0,j} = L_0$ for all individuals. Then for older age, the length was calculated with $L_{i,j} = L_{i-1,j} + I_{i,j}$ with $I_{i,j}$ the growth increment at age i for individual j (see above). The growth increment was drawn from a lognormal distribution with the mean μ_i (depending of the length at previous age $L_{i-1,j}$, and the two growth parameters K_{opt} and L_∞) and a standard deviation σ :

$$I_{i,j} \sim \text{LogNormal}(\mu_i(L_{i-1,j}, K_{opt}, L_\infty), \sigma) \quad \text{eq.A5}$$

A population's maturity ogive was estimated as the proportions of mature individuals among all individuals, mature and immature, across all ages (Heino et al. 2019).

Based on the length matrix and considering the age at maturity $L_{mat,gender}$ for a semelparous species, the proportion of mature fish at age i was the number of fish longer than $L_{mat,gender}$ minus the number of fish that have already spawned (longer than L_{mat} at age $i-1$):

$$\sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat}) \quad \text{eq.A6}$$

The proportion of immature at age i was the number of fish smaller than L_{mat} . The proportion of mature fish at age i was then calculated as follows:

$$o(i) = \frac{\sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat})}{\sum_j (L_{i,j} < L_{mat}) + \sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat})} \quad \text{eq.A7a}$$

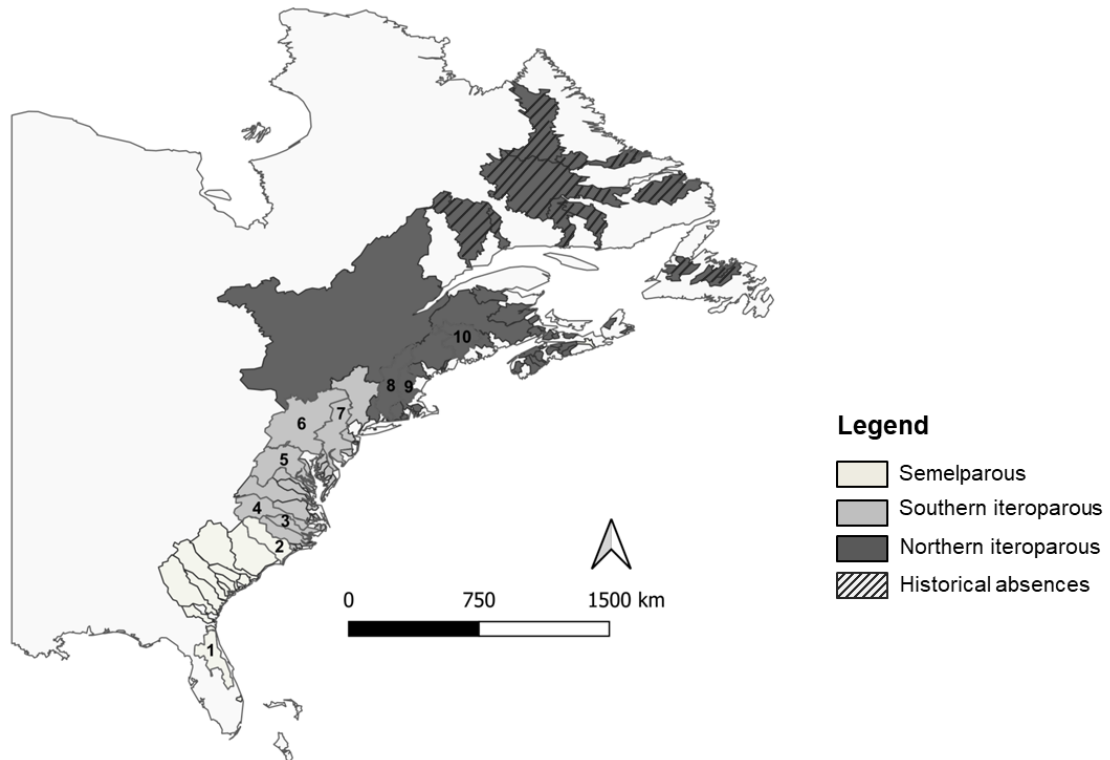
which simplified into:

$$o(i) = \frac{\sum_j (L_{i,j} \geq L_{mat}) - \sum_j (L_{i-1,j} \geq L_{mat})}{\sum_j (L_{i-1,j} < L_{mat})} \quad eq.A7b$$

Appendix 2. Online questionnaire proposed to the panel of expert to help us to define parameters related to American shad population dynamics that will be included in the GR3D model

[Cette annexe n'est pas présentée ici dans la mesure où elle constitue l'Annexe B du manuscrit]

Appendix 3: Distribution of the three metapopulations identified by the ASMFC (2020) and the 10 rivers used for growth calibration into the GR3D model: (1) St. Johns, (2) Cape Fear, (3) Pamlico-Tar, (4) Roanoke, (5) Potomac, (6) Susquehanna, (7) Delaware, (8) Connecticut, (9) Merrimack, and (10) Penobscot.



Appendix 4. Connectivity matrix between river basins and wintering offshore basins located at sea

inshore_basin_id,inshore_basin_name,wintering_offshore_basin_id,wintering_offshore_ba:	
39,White Oak,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	77,Avon,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
20,Paskamanset,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	47,Chowan,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
81,Mersey,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	72,John,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary
37,Alligator,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	59,Coosawatchie,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
6,Penobscot,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	31,Palmer,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
13,Susquehanna,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	109,Humber,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary
108,Exploits,3,Scotian Shelf,5,Off Newfoundland and Labrador	49,Pee Dee,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
60,Salkehatchie,1,Off Florida,4,Bay of Fundy	3,Altamaha,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
54,Patuxent,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	100,Richibucto,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary
65,Petitcodiac,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	32,Taunton,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
103,St. Marguerite,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary	8,Cape Fear,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
55,St. Marys,1,Off Florida,4,Bay of Fundy	1,St. Johns,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
61,Cooper,1,Off Florida,4,Bay of Fundy	51,Nanticoke,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
11,Santee,1,Off Florida,4,Bay of Fundy	74,Musquodoboit,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
12,James,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	58,Pokomoke-Western Lower Delmarva,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
26,Manasquan,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	2,Ogeechee,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
92,Loxahatchee,1,Off Florida,4,Bay of Fundy	70,Margaree,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary
82,Cornwallis,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	84,St. Lawrence,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary
52,Choptank,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	42,New,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
36,Pawcatuck,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	80,Tusket,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
56,Nassau,1,Off Florida,4,Bay of Fundy	22,Hammonasset,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
27,Metedeconk,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	50,Edisto,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
62,Raritan,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	64,Miramichi,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary
78,Maccan-Hebert-LaPlanche,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	63,Saco,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
19,Blackstone-Providence,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	33,Wicomico,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
101,Philip,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary	46,York,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
79,Kennetcook,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	69,LaHave,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
5,Potomac,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	76,Annapolis,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
35,Blackwater,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	9,Roanoke,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
110,Romaine,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary	57,Housatonic,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
75,Medway,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	83,Mira,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary
71,Shubenacadie,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	30,Sheepscoot,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
4,Merrimack,3,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	41,Pasquotank,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
7,Neuse,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	53,Chester-Sassafras,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
18,Sakonnet,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	38,Satilla,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
44,Hudson,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	48,Pamlico-Tar,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
102,Gander,3,Scotian Shelf,5,Off Newfoundland and Labrador	45,Rappahannock,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
112,Eagle,3,Scotian Shelf,5,Off Newfoundland and Labrador	21,Farm,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
15,Connecticut,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	23,Menuketesuck,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
68,Restigouche,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary	107,George,3,Scotian Shelf,5,Off Newfoundland and Labrador
40,Perquimans,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	73,St. Mary's,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
106,Manicouagan,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary	10,Savannah,1,Off Florida,4,Bay of Fundy
66,St. John,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	16,Kennebec,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
67,St. Croix,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy	43,Thames,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
14,Delaware,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	25,Shark,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy
104,Natashquan,3,Scotian Shelf,6,St. Lawrence Estuary	17,Nonesuch,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
105,Churchill,3,Scotian Shelf,5,Off Newfoundland and Labrador	29,Pleasant,3,Scotian Shelf,4,Bay of Fundy
28,Mullica,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	111,Kanairiktok,3,Scotian Shelf,5,Off Newfoundland and Labrador
24,Nissequogue,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy	34,Transquaking,2,Mid-Atlantic Bight,4,Bay of Fundy

Appendix 5: Summary statistics of the ANOVAs performed under both hypothesis of shad dispersal at sea

Table A1. Percentage of variance explained by the input factor main effects with and without interactions applied to the three main output variables considered in the experimental design. *LogL* was the log likelihood, S_p the number of spawners and N_m the number of emerging metapopulations

Deviance explained (%)	Model outputs					
	'RI'			'RIO'		
	<i>LogL</i>	N_m	S_p	<i>LogL</i>	N_m	S_p
Main effect	86.29	98.89	66.17	89.22	99.17	57.89
With interactions	97.57	99.47	69.35	95.13	99.57	59.38

Table A2. Summary table of the statistical significance of input factors from the multivariate analysis (ANOVA) applied to the three output variables. The number of '*' indicated the significance according to the p-value: ns = not significant, * = p-value <0.05, ** p-value <0.01, *** = p-value < 2.10^{e-16}

Inputs factors	Model outputs					
	'RI'			'RIO'		
	<i>LogL</i>	N_m	S_p	<i>LogL</i>	N_m	S_p
Allee Effect	***	***	***	***	***	*
Survival after spawning	**	***	***	*	ns	***
Homing	***	***	***	***	***	***
Straying distance	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Appendix 6: Comparison of the ANOVA global sensitivity Index (TSI) for the four uncertain processes in relation with shad dispersal and reproduction on the log-likelihood ($LogL$), the number of emerging metapopulations (N_m) and the spawner abundances (S_p) under the two hypotheses regarding shad distribution at sea (' RI '

Inputs factors	Model outputs					
	' RI '			' RIO '		
	$LogL$	N_m	S_p	$LogL$	N_m	S_p
Allee Effect	<u>84.88</u>	2.86	16.31	<u>84.39</u>	0.76	1.45
Survival after spawning	0.57	0.16	<u>6.09</u>	0.29	0.02	<u>3.60</u>
Homing	23.25	<u>97.01</u>	49.10	16.12	<u>99.18</u>	54.52
Straying distance	0.15	0.21	<u>0.52</u>	0.22	0.02	<u>1.30</u>

versus ' RIO '). High TSI scores indicating a greater influence of inputs factors on model outputs were in bold and underlined.

3. TENTATIVE DE REVISION DU MODELE GR3D v2.1 EU : FOCUS SUR LA DISTRIBUTION EN MER DE LA GRANDE ALOSE A L'ECHELLE DU GOLFE DE GASCOGNE

3.1. PRINCIPAUX ENJEUX : UNE UTILISATION DES HABITATS MARINS COMPARABLES ENTRE LES DEUX ESPECES ?

Au regard de l'effondrement des populations de grande alose observé sur l'ensemble de son aire de distribution, de nombreux travaux ont été menés pour comprendre les causes de ce déclin (ex : Lassalle et al. 2008a ; Boisneau et al. 2011 ; Rougier et al. 2012 ; Paumier et al. 2019b). Si la plupart de ces travaux ont conduit à une description relativement détaillée du déroulé de la vie continentale, et des possibles effets du changement climatique, peu se sont intéressés à la phase de vie marine pourtant majoritaire dans le cycle de vie des aloses. De fait, la nécessité de mieux appréhender l'usage fait par cette espèce de l'espace marin a été soulignée dès 2011 par un comité d'experts (GRoupe d'Intérêt Scientifique sur les poissons AMphihalins ; GRISAM) en vue d'améliorer les mesures de conservation mises en place. Dans le cadre notamment du programme de connaissance Natura 2000 en mer (volet poissons amphihalins), des études se sont intéressées à la répartition marine de cette espèce pour apporter de nouveaux éléments dans la compréhension de leur distribution en lien avec la couverture spatiale des aires marines protégées (Acou et al. 2013 ; Trancart et al. 2014 ; Dambrine 2017). Depuis, l'idée d'un observatoire des migrateurs en mer a vu le jour améliorant encore les connaissances sur la répartition, la phénologie et la sensibilité aux pressions anthropiques dans ce milieu (ex : Khaled 2018; Elliott et al. 2020)

Dans le Golfe de Gascogne, les grandes aloses et les aloses feintes se répartiraient de manière « agrégative » au niveau des panaches estuariens des principaux bassins versants d'accueil et de certaines baies saumâtres (Taverny et Elie 2001). Toutefois, l'application de modèles de distribution ont mis en évidence une variation saisonnière de la distribution des habitats favorables, qui seraient essentiellement côtiers de mars à août et localisés plus loin sur le plateau continental à l'automne (Dambrine 2017). Ces patrons de distribution seraient structurés par des variables abiotiques variant saisonnièrement telles que la salinité, la température, la bathymétrie ou encore la nature du sédiment (Trancart et al. 2014 ; Dambrine 2017). De même, s'il était jusqu'à présent supposé que les aloses restaient à proximité de l'embouchure du fleuve correspondant à leur bassin de naissance, les récentes études réalisées sur la microchimie des otolithes attestent d'un comportement plus « dispersif » en mer, suggérant l'existence de deux écotypes « grégaire résident » et « grégaire dispersif » (Nachón et al. 2019).

Dans la continuité de ces travaux, l'objectif de ce sous-chapitre est de déterminer l'existence de zones de regroupement en mer, telles que décrites chez l'alose savoureuse (voir *Chapitre II, section 2*) avec les zones d'hivernage et d'estivage réparties le long de la côte et plus au large (Dadswell et al. 1987). La détection et l'identification de ces habitats marins présentent un double enjeu.

Premièrement, l'intégration de ces nouvelles connaissances au sein de GR3D EU permettrait d'affiner la conception du compartiment marin et fournir des estimations plus robustes des abondances dans chaque bassin versant. Plus en termes de perspective que réellement traitée dans ce travail de thèse, une meilleure compréhension de la distribution marine de l'espèce est primordiale pour identifier les zones à fort enjeux de conservation, et estimer plus avant l'efficacité du réseau d'aires marines protégées français (AMP) (Dambrine 2017 ; Robin 2021).

Ce chapitre dédié à l'amélioration de l'environnement physique marin de GR3D EU s'appuie sur les résultats du stage de Salomé MIALON, stagiaire de Master 2 de l'Université de Bordeaux, que j'ai encadrée durant 6 mois (Mars – Août 2020).

3.2. TENTATIVE D'IDENTIFICATION DES HABITAS MARINS SUR LES COTES FRANÇAISES POUR LA GRANDE ALOSE

3.2.1. METHODOLOGIE

L'identification de patrons de distribution marins repose sur l'utilisation des données ObsMer qui répertorient les captures accidentelles de grande alose et d'alose feinte sur un échantillonnage des actions de pêche des pêcheries professionnelles françaises opérant à proximité des façades maritimes métropolitaines.

A. DONNEES ISSUES DES CAPTURES DE PECHE (OBSMER)

Les données de captures accidentelles d'aloses en mer sont issues du programme d'observation ObsMer qui associe depuis 2003 la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (DMPA), l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), et les pêcheurs professionnels maritimes via le Comité National des Pêches Maritimes et des Élevages Marins (CNPMM). Ce programme s'appuie sur un réseau d'observateurs indépendants embarqués à bord des navires de pêche commerciaux et formés à l'identification et la détermination des espèces.

Les données de captures ont été collectées sur la période 2003-2018 selon un plan d'échantillonnage établi annuellement sur l'ensemble des côtes métropolitaines et couvrent quatre zones maritimes distinctes : la Manche, le Golfe de Gascogne, une partie de la Mer du Nord et la Mer Celtique auxquelles sont associées un total de 22 subdivisions CIEM⁸ (Figure 29, 27.4b – 27.8e).

⁸ Comité International pour l'Exploration de la Mer ou ICES for International Council for the Exploration of the Sea ; <https://wwz.ifremer.fr/peche/Le-monde-de-la-peche/La-gestion/ou/Zones-CIEM>

Depuis 2009, l'échantillonnage est soumis à un protocole standardisé défini par la Directive Cadre pour la collecte des données (Data Collection Framework, DCF). De ce fait, les données antérieures à cette période sont considérées comme moins fiables, et n'ont donc pas été prises en compte dans le cadre de cette étude. Dans le contexte de la DCF, les observateurs choisissent aléatoirement un navire de pêche professionnel pour embarquer. A bord, l'échantillonnage est réalisé de manière aléatoire. Les informations relatives à l'activité de pêche (ex : date, latitude, longitude, engin) et la composition des captures sont recueillies pour chaque trait de filet ou opération de pêche. Les captures de chaque opération de pêche sont pesées et dénombrées, soit en totalité soit par sous-échantillonnage. Pour la plupart, néanmoins, les captures, qu'elles soient débarquées ou rejetées sont identifiées pour permettre de dénombrer, peser (kg) et mesurer (mm) chaque individu. Lorsque les captures sont trop nombreuses, ces mesures sont prises pour un échantillon et extrapolées à l'ensemble de la capture. Les traits de filet ne contenant pas d'individus de grande alose ou d'alose feinte sont répertoriés dans la base de données ObsMer et ont été conservés partiellement pour tenir compte des absences.

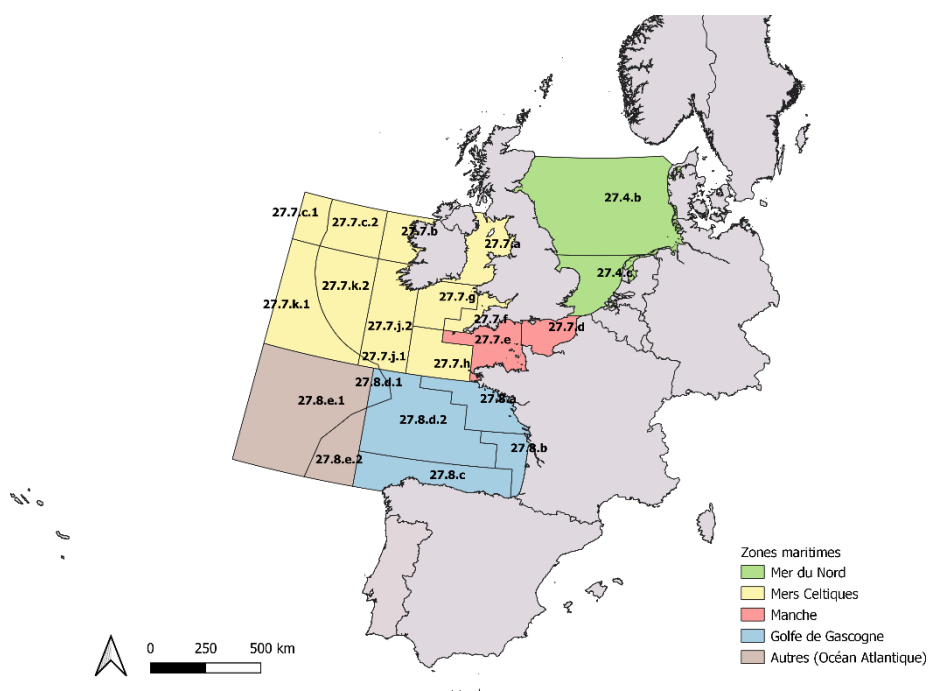


FIGURE 29. Couverture spatiale des données ObsMer utilisées pour la détection de zones de concentration de grande alose et d'alose feinte en mer. Les zones sont représentées par différentes couleurs et associées au subdivisions correspondantes, respectivement en vert : Mer du Nord; en jaune : mer Celtique ; en rouge : Manche ; en bleu : Golfe de Gascogne ; et en gris : Océan Atlantique.

B. REPRESENTATIVITE DES CAPTURES ET SELECTIVITE DES ENGINS DE PECHE

Sur la période 2009-2018, 29 engins différents, incluant principalement des filets maillants, des filets maillants et emmêlants dérivants, des trémails, des chaluts de fond et chaluts pélagiques, des sennes et des palangres, ont été répertoriés dans la base de données ObsMer (Figure 30).

La capture d'une alose vraie ou feinte est un évènement rare. Afin d'améliorer le taux d'occurrence dans le jeu de données, les opérations de pêche dont les profondeurs étaient supérieures à la profondeur maximale de capture d'une alose dans la base de données (c.-à-d. 243m), ainsi que les engins n'ayant jamais conduit à la capture d'une alose n'ont pas été conservés (c.-à-d. 13/29 engins ont été conservés). Ces 13 engins ont ensuite été regroupés selon la Classification Statistique Internationale Type des Engins de Pêche (CSITEP), en six groupes : (1) filets maillants et filets emmêlants, (2) lignes et hameçons, (3) chaluts de fond, (4) chaluts pélagiques, (5) chaluts jumeaux à panneaux, et (6) sennes (halées à bord). Sur les six groupes d'engins sélectionnés, seuls trois, avec une couverture spatiale homogène et un nombre suffisant de traits, ont été conservés pour limiter les biais relatifs à l'effort d'échantillonnage : les filets maillants et emmêlants (1), les chaluts pélagiques (4) et chaluts de fond (5). Ces captures ont été regroupées et traitées conjointement pour s'assurer d'avoir un nombre suffisamment important de captures sur l'ensemble de la zone d'étude. De même, les traits dont l'échantillonnage est partiel, c.-à-d. l'ensemble des individus de la capture n'ont pas été mesurés et pesés, ont été écartés (environ 10% des données).

C. RASTERISATION ET CALCUL DES INDICES D'OCCURRENCE ET D'ABONDANCES

Les données de captures de pêche sont référencées spatialement par la latitude et la longitude de début et de fin du trait de pêche. Afin d'obtenir des données ponctuelles de présence/absence, la localisation d'une capture a été approximée par le centroïde de l'opération/trait de pêche. Le nombre de capture totale étant relativement faible, la zone d'étude a été subdivisée en une grille de résolution $0.5^\circ \times 0.25^\circ$, soit $\frac{1}{4}$ de rectangles statistiques CIEM (Figure 30).

Pour chaque cellule de la grille, deux variables basées sur les données de présence/absence (pourcentage d'occurrence) et les données de capture (abondance) ont été calculées. Le pourcentage d'occurrence de traits positifs, O , a été défini, pour chaque cellule j , comme le ratio du nombre de traits positifs Np_j (c.-à-d. ayant conduit à la capture d'une alose) sur le nombre total de traits Nt_j

$$O_j = \frac{Np_j}{Nt_j} \times 100$$

L'abondance n'étant pas directement renseignée dans la base de données, le nombre d'individus dans chaque trait a été utilisé comme proxy de l'abondance. Les données de capture ont

été standardisées en fonction de l'effort d'échantillonnage (CPUE, Capture par Unité d'Effort) correspondant ici au nombre de traits totaux dans la cellule j :

$$A_j = \frac{N_j}{Nt_j} \times 100$$

Avec N_j le nombre d'individus mesurés dans chaque cellule j .

Pour pallier à l'hétérogénéité de l'effort de pêche, c.-à-d les cellules ne contiennent pas le même nombre total de traits, et limiter plus spécifiquement le poids accordé aux cellules ayant trop peu de traits dans l'analyse statistique, seules les cellules contenant au minimum dix traits de pêche ont été conservées.

D. DETECTION DE PATRONS SPATIAUX EN MER

Pour statuer sur l'existence de zones de regroupement d'aloses en mer, nous avons choisi d'utiliser deux indicateurs statistiques : le I de Moran Global (Moran 1948) et le Getis-Ord-Gi* (Ord and Getis 1995) appliqués aux indices d'occurrence, O , et d'abondance, A (Figure 30). Le choix de combiner un indice global et un indice local permet d'assurer la détection de clusters quelles que soit leur résolution spatiale, et ainsi de limiter le risque de conclure à l'absence de clusters qui existeraient en réalité mais à une échelle spatiale non couverte par l'analyse statistique.

L'application du I de Moran Global permet de mesurer l'autocorrélation spatiale (Griffith 1987) en regardant la différence entre la valeur d'une variable en un point x donné et la moyenne des valeurs de cette même variable sur l'ensemble de la zone d'étude. L'indice I correspond donc au ratio entre la covariance des observations, définie grâce à une matrice de connexion entre les voisins, et la variance totale de l'échantillon. Dans notre cas, son utilisation permet de déterminer si les faibles valeurs de l'indice et/ou les fortes valeurs sont regroupées spatialement dans la zone d'étude ou suivent une répartition aléatoire. Le regroupement de valeurs similaires de O ou de A indique une autocorrélation spatiale positive. L'indice de Moran, I , varie entre -1 (dispersion ; autocorrélation négative) et 1 (présence d'un cluster ; autocorrélation positive). Un indice I de Moran proche de 0 indique une répartition aléatoire des points ou absence d'autocorrélation spatiale, correspondant au modèle Complete Spatial Randomness (CSR).

Ainsi, pour chaque cellule j de la grille, une liste des voisins, représentée sous la forme d'une matrice de connexion, a été établie. Dans notre cas, les cellules ne sont pas uniquement jointives et il n'existe pas d'a priori sur la taille des agrégats. La liste des voisins de chaque cellule a donc été établie selon la méthode des plus proches voisins et fixée à huit comme suggéré par Cleasby et al. (2020). La

matrice obtenue à partir de cette liste est donc asymétrique; un point pouvant être voisin d'un autre sans que la réciproque soit vraie.

Compte tenu de la distribution non-normale et de la forte proportion d'absences, les résultats du I de Moran ont été confirmés par un test de permutation de Monte-Carlo (Manly 1997). Les valeurs de chaque indice (c.-à-d. O et A) ont été réattribuées au hasard à chacune des cellules de la zone d'étude pour simuler une distribution aléatoire des points dans l'espace. Au total, 1000 permutations ont été effectuées pour comparer les valeurs de I obtenues à partir des distributions de la variable d'intérêt simulées avec les valeurs de l'indice I de Moran basées sur les données de captures.

Pour détecter la présence de clusters à l'échelle locale, nous avons utilisé l'indice de Getis-Ord G_i^* , considéré comme « un indicateur local d'autocorrélation spatiale » (Anselin 1995)(Figure 30). L'indice permet d'identifier des régions dans lesquelles on observe des groupes de densités différentes, autrement dit, des zones dans lesquelles « la valeur d'une variable est fortement en lien avec ce qui l'entoure » (Harris et al. 2017). Généralement, ces zones sont appelés « hotspots » ou « points chauds ». L'indice traduit d'un regroupement en comparant la somme des valeurs d'une variable et ses voisins à la somme de tous les points de la zone d'étude. La détection d'un « hotspot » ou d'un « coldspot » résulte dans la valeur de l'indice (Z-score) et sa significativité (p-value associée). En suivant la méthode de Nelson and Boots (2008), un Z-score >2 permet de détecter un « hotspot ». A l'inverse, lorsque le Z-score <2 , nous avons conclu qu'il s'agissait d'un « coldspot ». Plus la valeur du Z-score est élevée et plus l'agrégation est forte.

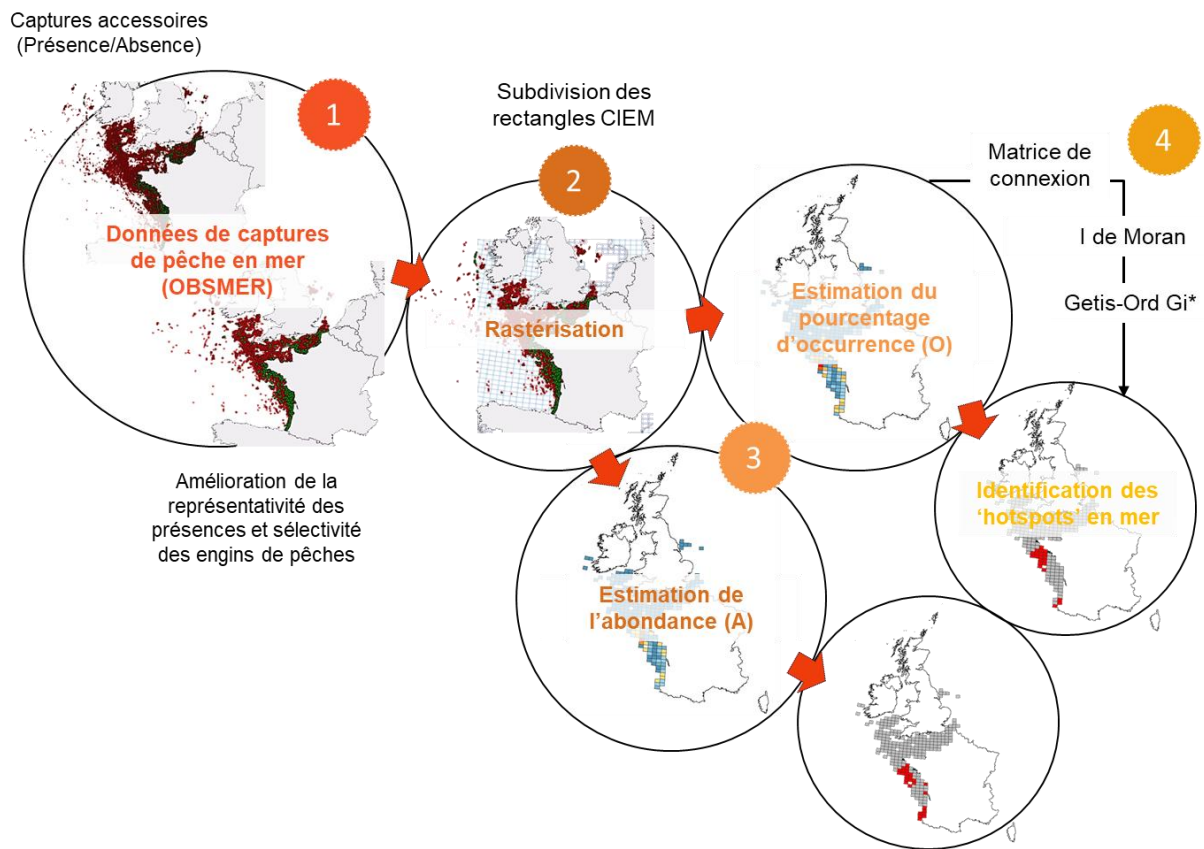


FIGURE 30. Cheminement des différentes étapes ayant conduit à l'identification de zones de regroupement en mer sur l'ensemble du Golfe de Gascogne, Manche, une partie de la Mer du Nord et Mer Celtique.

3.2.2. RESULTATS

Bien que l'étude ait été menée pour les deux espèces d'aloses européennes, la grande alose et l'alose feinte, seuls les résultats relatifs à la distribution en mer de la grande alose seront détaillés dans la section résultat.

A. EFFORT DE PECHE

Les multiples filtres appliqués sur les données pour améliorer la représentativité des présences et limiter les biais relatifs à l'hétérogénéité de l'effort d'échantillonnage ont conduit à réduire le nombre total de traits de 79 507 à 33 468, soit la conservation de 42% du nombre total de traits. Le nombre de traits ayant conduit à la capture d'une grande alose ou d'une alose feinte est passé de 729 à 472 et de 830 à 542 respectivement, soit la conservation d'environ 65% des traits. La sélection opérée sur les cellules de la grille conservant un nombre minimal de 10 traits totaux a permis de conserver 98% des traits, malgré une forte diminution de la couverture spatiale. En effet, le nombre de cellules a été réduit de 439 à 240 cellules, représentant une perte d'environ 45% de la couverture spatiale. Comparativement, la conservation des trois groupes d'engin a permis de conserver 494 traits positifs sur les 538 répertoriant une présence dans la base de données pour la grande alose. Pour l'alose feinte, le nombre de traits positifs passent de 602 à 547.

L'effort d'échantillonnage n'est pas uniforme, avec un nombre de traits par cellule variant de 10 à 2177 traits ($\bar{x} = 139 \pm 58$ traits/cellule) (Figure 31). Les opérations de pêche sont plus largement côtières (profondeur <50 m) et principalement localisées dans les eaux françaises. Les côtes irlandaises et britanniques sont peu échantillonnées par la flottille française (Figure 31).

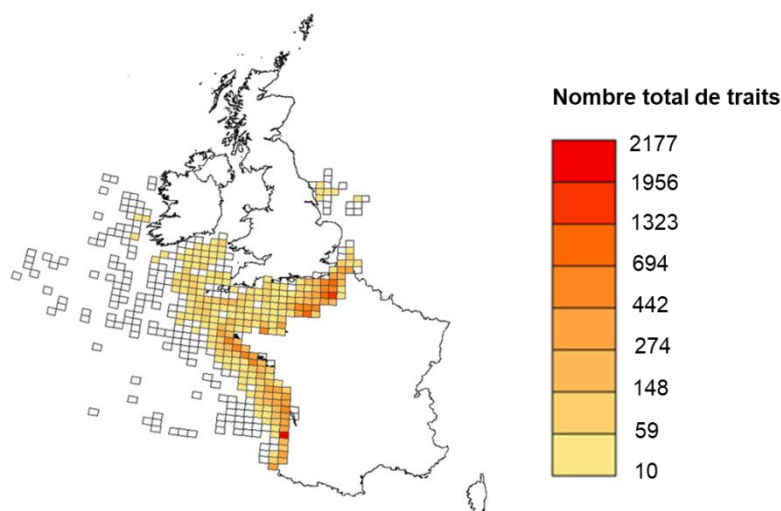


FIGURE 31. Répartition du nombre de traits par cellule de la grille sur la zone d'étude pour l'espèce *Alosa alosa* sur la période 2009-2018. Les cellules en blanc ont été retirées de l'analyse après les différentes sélections.

B. LOCALISATION DES HOTSPOTS EN MER

Les résultats des tests de Moran I et de permutations de Monte-Carlo attestent de la présence d'autocorrélation spatiale positive sur l'ensemble de la zone d'étude (p -value < 0.05 ; et $I > 0$) pour les deux variables testées, indiquant que les points de même valeur d'occurrence et d'abondance ne sont pas réparties aléatoirement dans l'espace (Tableau 5).

TABLEAU 5. Résultats du test de Moran et des p -values associées (p -value) sur la distribution observée (*Moran's I*) et simulée (*Test de permutation de Monte-Carlo*) des occurrences et abondances de la grande alose sur l'ensemble de la zone d'étude. Le nombre d'étoiles renseigne sur la significativité de l'indice : p -value > 0.05 ns ; p -value < 0.05 * ; p -value < 0.01 ** ; p -value < 0.001 ***

Variable	Indice de Moran I (p -value)	Test de permutation Monte-Carlo (p -value)
Pourcentage d'occurrence (O)	0,25318 *** ($< 2,2 \cdot 10^{-16}$)	0,25318 *** (0,0009)
Abondance (A)	0,18633 *** ($2,618 \cdot 10^{-14}$)	0,18633 *** (0,0009)

L'utilisation de l'indice Getis-Ord G_i^* local a permis de mettre en évidence l'existence de zones à forte occurrence et abondance (Z -score > 2 et p -value < 0.05) localisées (1) au sud de la

péninsule bretonne, (2) à l’embouchure de l’Adour à la frontière avec la péninsule Ibérique et s’étendant jusqu’au Bassin de Parentis, et (3) dans le Pertuis Breton et l’embouchure de la Gironde (Tableau 6, Figure 32A). A l’exception de la zone (3), ces résultats sont similaires à ceux obtenus en utilisant la variable d’abondance, puisque les zones de fortes occurrences sont également des zones à fortes abondances (Figure 32B).

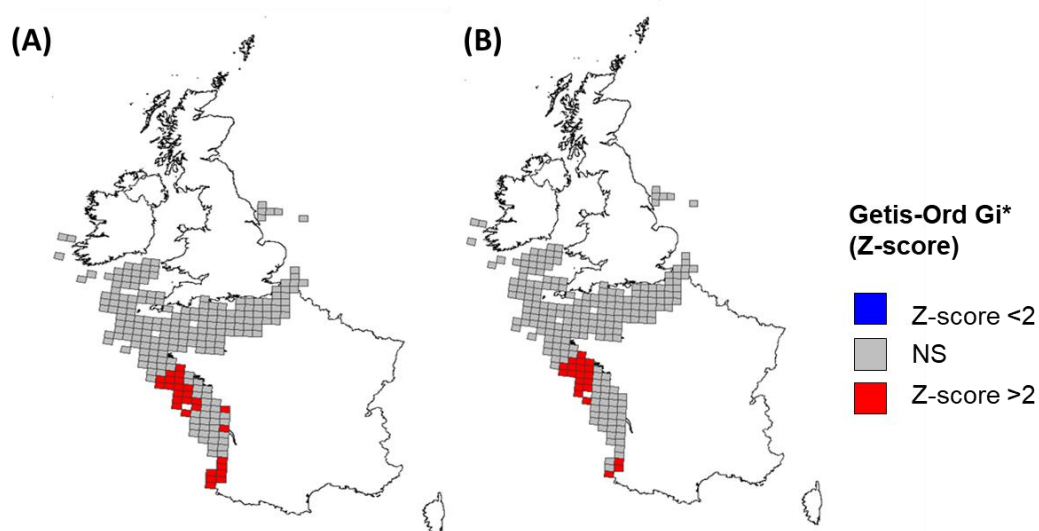


FIGURE 32. Localisation des « hotspots » de capture (% d’occurrence, (A)) et d’abondance (B) de grande alose dans la zone d’étude. Les cartes ont été obtenues en utilisant l’indicateur Getis-Ord G_i^* .

TABLEAU 6. Récapitulatif des caractéristiques et de la localisation des différents « hotspots » identifiés à l’issu du test de Getis-Ord G_i^* .

Localisation	Hotspot (id)	Nombre total de traits	Pourcentage d’occurrence (%) ou abondance
Sud-Bretagne	O ₁	1249	43
	A ₁	2279	128
Gironde-Charente	O ₂	591	19
	O ₃	1314	53
Adour	A ₃	892	27

3.3. DISCUSSION ECOLOGIQUE AUTOUR DES RESULTATS

Cette étude a permis de mettre en évidence des zones à plus forte densité dans lesquelles les individus semblent se regrouper. La présence de ces zones et leurs localisations varient selon la variable utilisée (pourcentage d'occurrence ou abondance) avec néanmoins deux zones communes localisées au sud de la Bretagne et au niveau de l'Adour. Le fort pourcentage de capture et d'abondance des individus du sud de la Bretagne concorde avec les précédents travaux menés dans le Golfe de Gascogne dans les années 80 qui rapportent des captures plus importantes de grande alose au niveau des côtes bretonnes (Nachón et al. 2019). En utilisant la microchimie des otolithes et un modèle de mélange Bayésien, les auteurs ont montré que les individus proviendraient majoritairement de l'Adour ou de la Gironde, par confusion dans la signature microchimique de ces deux bassins versants (Nachón et al. 2019). L'absence d'individu provenant des rivières du nord comparativement aux rivières du sud du Golfe de Gascogne a été expliquée par les auteurs comme étant directement corrélée à l'état des populations de grande alose dans les fleuves bretons. Les populations des rivières normandes et bretonnes étaient presque éteintes dans les années 80 et les populations de Loire très peu abondantes comparativement à la situation dans les populations sud telles que l'Adour, la Garonne ou encore la Charente (Nachón et al. 2019). La pertinence de ces conclusions sur l'origine des individus pour la période récente peut toutefois être contestée compte tenu de l'effondrement des stocks de ces populations sud au cours des dernières décennies (Rougier et al. 2012 ; COGEPOMI Adour-Garonne).

L'identification de « hotspots » dans le Golfe de Gascogne tend à confirmer l'hypothèse selon laquelle certains individus restent à proximité des embouchures de fleuves (définis comme « grégaires résidents » selon Nachón et al. (2019)), ou effectuent des migrations plus importantes pour se regrouper dans des zones d'hivernage (définis comme « grégaires dispersifs » selon Nachón et al. (2019)). Dans le Golfe de Gascogne, des travaux antérieurs relient la présence d'individus de grande alose à des profondeurs allant de 15 m à 115 m (Trancart et al. 2014), en accord avec les observations de Taverny et Elie (2001). Cette distribution, plutôt côtière et localisée au niveau du plateau continental, est également observée au nord de la Péninsule Ibérique, et au Maroc, où les présences côtières pourraient s'expliquer par la présence d'upwelling dans ces deux régions (ex : Sabatié (1993) ; Nachón et al. (2016)).

Au regard de ces travaux, ces zones côtières pourraient être ainsi constituées d'individus provenant d'un même bassin versant d'origine situé à proximité de cet agrégat, tandis que les regroupements plus au large (c.-à-d. Sud Bretagne) seraient associées à des individus provenant de différents bassins versants. Cette hypothèse a d'ailleurs été démontrée chez l'alose américaine, avec des regroupements moins homogènes dans l'origine des individus aux plus grandes profondeurs (Neves and Depres 1979 ; Dadswell et al. 1987). La formation de ces zones plus au large reflète la

capacité de dispersion des espèces et donc potentiellement d'adaptation face aux changements de conditions environnementales.

En effet, chez l'aloise savoureuse, les patrons de distribution semblent positivement corrélés à la présence de conditions environnementales favorables en mer. Les agrégats identifiés seraient liés à des habitats assurant des fonctions différentes, probablement en lien avec la croissance ou le déplacement (corridors) (Dadswell et al. 1987). Il peut ainsi être supposé que les zones les plus côtières seraient majoritairement utilisées par les juvéniles (+1) en tant que zones de nourricerie, et les adultes sexuellement matures qui reviendraient sur les côtes à proximité de leur bassin de naissance avant d'entamer leur migration de reproduction. De même, les habitats plus profonds pourraient servir de zone de croissance et de maturation pour les individus sub-adultes. Cette interprétation de ces agrégats repose finalement sur une discrimination en fonction de la longueur (ou de l'âge).

Dans cette étude, en l'absence de prise en compte de la longueur ou de l'âge, il n'a pas été possible de corroborer ces hypothèses de fonctionnalité des habitats identifiés. Toutefois, avec la base de données ObsMer, il est envisageable de considérer deux classes de longueur, inférieure et supérieure à 40 cm ; longueur discriminant les animaux immatures de matures (Taverny 1991). La distinction de ces groupes permettrait ainsi de regarder la répartition des deux classes de taille au sein des zones d'agrégations identifiées. Par ailleurs, l'étude de la saisonnalité associée à l'analyse des classes de taille constitue également un bon indicateur de la fonctionnalité de ces zones, en permettant d'identifier d'une part des patrons spatiaux-temporels dans l'utilisation de ces habitats, et d'autre part, d'estimer leur fréquence d'utilisation.

3.4. CONSEQUENCES POUR LA STRUCTURE DU MODELE GR3D ET PERSPECTIVE DE RECHERCHE

Comme évoqué précédemment, les captures d'aloses répertoriées dans la base de données ObsMer constituent simplement des prises accessoires puisque cette espèce n'est pas directement ciblée par les pêcheries. De plus, ces données sont le fruit du travail d'observateurs embarqués dont la présence à bords des bateaux est soumise à certaines contraintes (ex : administratives, météorologiques). Ce constat amène donc à une réflexion sur la validité des patrons de distribution observés en mer à partir de ces données, à savoir s'ils traduisent un biais lié à la pression d'observation, ou s'ils sont le reflet de l'écologie de l'espèce en question. Les sélections opérées sur le jeu de données, visant à améliorer la représentativité des présences dans la base de données en enlevant notamment les « fausses absences », ont permis de limiter, au moins partiellement, ces biais.

A ce premier biais d'observation lié à l'activité de pêche en elle-même, s'ajoute celui relatif aux observateurs embarqués. En effet, il n'est pas rare que l'échantillon ne soit pas représentatif de l'activité de pêche. L'embarquement d'observateurs est soumis à certaines contraintes, météorologiques par exemple, qui affectent l'échantillonnage. Les données de capture de pêche, constituent donc souvent une vision partielle, ponctuelle et biaisée de la réalité mais une des meilleures dont nous disposons à l'heure actuelle. Cette disparité dans l'effort d'échantillonnage, est d'ailleurs bien observée sur la Figure 31, avec des zones relativement bien échantillonnées à proximité des côtes françaises, et des zones peu échantillonnées au large, et sur les côtes irlandaises, rendant la robustesse de ces agrégats discutable.

Ce constat de disparité dans la pression d'observation permet également de rendre compte de la limite d'utilisation de ce travail, dont les conclusions se concentrent sur le Golfe de Gascogne pour une utilisation dans un modèle de distribution d'espèce à l'échelle de l'aire de distribution. Les données ObsMer couvrent seulement l'activité des pêcheurs français. Leur couverture spatiale n'est donc pas suffisante pour identifier la présence de zones de regroupement vers les îles britanniques ou les côtes de la mer du Nord, telles que reportées pour l'aloise feinte (Davies et al. 2020).

Compte-tenu de la faible robustesse dans l'interprétation des regroupements spatiaux en l'absence de traitements statistiques supplémentaires notamment sur la longueur et la saisonnalité, et du peu de cohérence avec l'échelle spatiale de GR3D EU, les résultats de cette étude n'ont pas été retenus pour la conceptualisation de la phase marine du modèle GR3D EU.

Chapitre III

**Ecologie comparative de la grande alose et de l'aloise
savoureuse par simulations croisées**



AVANT-PROPOS

Dans le chapitre précédent, l'adaptation du modèle GR3D à l'alose savoureuse a permis de fournir une nouvelle exploration des mécanismes impliqués dans la distribution spatiale de l'espèce en se focalisant sur des processus clés de son cycle de vie, tels que la dynamique dépendante, la croissance et la dispersion en mer, pour lesquels nous disposons de peu d'informations. En particulier, le modèle GR3D US appliqué à l'alose savoureuse a permis de tester *in silico* diverses hypothèses écologiques en lien avec ces processus et d'en améliorer ainsi les connaissances (Poulet et al, en préparation).

En parallèle, l'application du modèle à ce nouveau cas d'étude a permis de formuler des hypothèses sur la phase de vie marine de la grande alose en Europe de l'Ouest par transposition des connaissances de l'alose savoureuse à l'espèce européenne. Ainsi, la répartition spatiale de la grande alose a fait l'objet d'une étude connexe sur l'ensemble du Golfe de Gascogne et de la Manche pour identifier des zones marines au sein desquelles les grandes aloses se regrouperaient pour se nourrir, croître et mûrir (Mialon 2020), à la manière de ce qui a été observé pour l'alose savoureuse avec les zones d'hivernage et d'estivage (Dadswell et al. 1987b). Bien que les résultats de ce travail de stage n'aient pas permis d'établir un nouvel environnement « alternatif » au sein du modèle GR3D EU, ils ont néanmoins permis d'approfondir les connaissances relatives à la vie marine de l'espèce en mettant en évidence de possibles zones à plus fortes occurrences/abondances des grandes aloses en mer. Ainsi, les deux applications du modèle GR3D ont permis, conjointement, de renforcer notre compréhension de leur dynamique de population de part et d'autre de l'Océan Atlantique, et d'identifier des points à adresser pour avancer vers une gestion plus adaptée de ces espèces « globales ».

Pour la grande alose, la collecte de données en mer au moyen de nouvelles techniques et la bancarisation de ces informations au niveau supranational est apparue nécessaire pour la caractérisation des « habitats favorables » et la délimitation des zones prioritaires dans la conservation/restauration de l'espèce. Pour l'alose savoureuse, les résultats ont souligné le rôle important joué par l'errance, processus positivement corrélé au nombre de métapopulations simulées, et pour lequel peu d'estimations sont disponibles. Ainsi, l'amélioration des connaissances sur la dynamique de dispersion semble être une étape nécessaire pour concevoir des programmes de gestion inter-états efficaces.

Afin d'étoffer la compréhension des processus sous-jacents impliqués dans la distribution des alosinés dans l'optique de prioriser les efforts de conservation pour ces deux espèces, une approche comparative de l'écologie de la grande alose et de l'alose savoureuse a été menée. Ce travail permettra notamment d'étayer les conclusions sur le rôle joué par la température et la dispersion dans la répartition spatiale des deux espèces.

D'un point de vue méthodologique, cette comparaison a été abordée au travers de simulations croisées, simulant la dynamique de l'aloise savoureuse dans l'arc atlantique européen et de la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis respectivement. Ainsi, ce chapitre III permet de mettre en évidence, de manière explicite, les différences de traits d'histoire de vie et de tolérance thermique entre les deux espèces, et les conséquences en termes d'aire de distribution et de structure en métapopulations. De manière plus générale, les résultats issus de ces simulations croisées permettent d'initier une réflexion sur l'introduction de nouvelles espèces migratrices amphihalines dans des zones non-natives et, sur un autre plan plus méthodologique, de pointer du doigt certaines des limites de l'utilisation du modèle GR3D. Ces limites seront par ailleurs abordées de manière détaillée dans la discussion générale de ce manuscrit.

D'un point de vue rédactionnel, ce chapitre est structuré au format article scientifique (c.-à-d. Introduction, Matériel & Méthodes, Résultats et Discussions) en anticipation de la rédaction d'un papier sur ce travail. En cela, il diffère donc de la structure des précédents chapitres.

1. INTRODUCTION : LA « METHODE COMPARATIVE », UN OUTIL CLE AU SERVICE DE L'ÉCOLOGIE

Utilisée dans de nombreuses disciplines scientifiques telles que l'écophysiologie, la physiologie, l'anatomie, la biochimie, ou l'éthologie, la comparaison d'espèces constitue un outil heuristique dans le développement de la pensée écologique (McIntosh 1985; Brooks et al. 1991).

En biologie, les études comparatives font appel à une philosophie d'investigation appelée communément la « méthode comparative » (pour une revue détaillée des préceptes de la méthodologie comparée à son utilisation actuelle, voir Sanford et al. (2002)). La comparaison d'espèces est un concept relativement ancien qui repose sur le constat initial qu'un organisme est mieux décrit et compris si l'on s'intéresse à la diversité de ses composantes à travers les différents taxons (Sanford et al. 2002). Ainsi, Aristote (384 – 322 av. J.-C) recherchait des caractères communs aux espèces comme moyen de classification ; et Galien (129 – 201 ap. J.-C) s'est inspiré de la dissection d'autres mammifères pour illustrer son ouvrage dédié à l'anatomie humaine « *On Anatomical Preparations* »⁹ (Gardner 1972).

Les études comparatives, même dans leur forme la plus élémentaire – basée sur la recherche de similarités et de différences (ex : anatomiques, physiologiques, biochimiques) – ont permis des avancées majeures dans la compréhension des organismes biologiques et ont, parfois, révolutionné les fondements de l'écologie. La théorie de l'évolution, proposée par Darwin dans son ouvrage « *L'Origine des espèces* »¹⁰, suggère que les similarités observées entre deux espèces sont héritées d'un ancêtre commun. Depuis Darwin, la méthode comparative (c'est-à-dire la comparaison d'individus – de populations – d'espèces) est devenue un des principaux outils pour comprendre le fonctionnement des organismes et les processus évolutifs impliqués dans la variabilité phénotypique en corrélant ces différences/similarités avec les facteurs écologiques (Futuyma 1986).

Bien que ces associations entre variables environnementales et caractères phénotypiques puissent témoigner de l'existence de processus adaptatifs, leur utilisation en biologie évolutive reste très controversée. En effet, la plupart des études comparatives utilisant ces associations pour étudier les adaptations évolutives ne tiennent pas compte des conditions environnementales passées auxquelles les lignées ont été confrontées. Selon Terjung (2011), cela s'apparenterait à une expérience en milieu naturel dont les conditions environnementales sont « inconnues » et « non-contrôlées ». Dans ce cas, l'utilisation de l'écologie comparée ne permet pas de conclure si les différences/ressemblances entre les espèces comparées sont la suite d'évolutions à partir d'un ancêtre

⁹ Cl. Galeni Pergameni De anatomicis administrationibus libri IX (1990), Claude Galien (0131?-0201?), Cambridge (Mass.) : Omnisys, [ca 1990]. Il n'existe pas de traduction française de ce livre.

¹⁰ Darwin, C. (2013). *L'Origine des espèces*. Texte intégral de la première édition de 1859. Média Diffusion

commun, ou si elles reflètent des adaptations évolutives récentes à des conditions environnementales contrastées.

L'approche d'écologie comparative telle que développée dans le cadre de ma thèse s'apparente à une étude descriptive dont l'objectif est de mettre en évidence les variations et les similarités dans les traits d'histoire de vie des deux espèces et leurs conséquences en termes de distribution sans évoquer l'adaptation. Ainsi, son utilisation semble ici être appropriée et s'affranchit des biais d'interprétation fréquemment mentionnés lors des comparaisons limitées à deux espèces (Garland and Adolph 1994).

Pour une compréhension approfondie de la dynamique de population de ces espèces, le recours à des modèles se focalisant sur les traits d'histoire de vie et les processus biologiques en réponse à certaines variables environnementales comme la température semble être une première étape pertinente. Ainsi, l'approche d'écologie comparative se limitera à deux cas d'étude pour lesquels deux modèles mécanistes de distribution ont été développés : l'alose savoureuse (GR3D v2.1 US) et la grande alose (GR3D v2.1 EU).

2. METHODOLOGIE

2.1. LES MODELES DE DISTRIBUTION D'ESPECES GR3D EU ET GR3D US

Les similitudes et les différences écologiques des deux espèces ayant été décrites dans le *Chapitre introductif (section 5.1.)*, et leur traduction au sein des modèles dans les *Chapitres I et II*, respectivement, je rappellerai ici simplement les processus fondamentaux qui diffèrent entre ces deux modèles, à savoir les seuils de tolérance thermique des espèces et la dispersion.

Pour rappel, la construction du modèle GR3D EU et GR3D US repose sur l'intégration de processus clés du cycle de vie de chacune des espèces dont certains dépendent de la température. Ces processus dépendants de la température incluent la croissance, la survie des juvéniles au cours de la reproduction, et celle des géniteurs en rivière. Pour chacun de ces processus, des gammes de tolérance et des préférences thermiques ont été définies sur la base de l'écologie de l'espèce, et des températures observées dans les bassins versants où l'espèce était présente historiquement. Par conséquent, ces gammes diffèrent nécessairement entre les deux espèces.

La dispersion constitue un deuxième point majeur de divergence entre les deux modèles ; avec un taux de retour au bassin d'origine des individus d'alose savoureuse plus élevé (97% contre 75 % chez la grande alose, voir Tableau 4 et Tableau 1, respectivement), et une distance moyenne de dispersion moins importante. Chez l'alose savoureuse, 95% des individus errants trouvent un bassin

versant avant 111 km avec 50% des individus errants ne se dispersant plus au-delà de 19,08 km (Tableau 4). Chez la grande alose, ces valeurs sont bien plus importantes, avec une dispersion de 50% des individus errants à 88,3 km et de 243,2 km en considérant 95% des individus errants (Tableau 1).

D'un point de vue de l'environnement physique du modèle, deux environnements physiques marins existent dans GR3D, à savoir « *RI* » et « *RIO* ». Le premier « *RI* » pour « *River – Inshore* » connecte chaque bassin fluvial à un bassin marin situé à l'embouchure du bassin fluvial (c.-à-d. « *Inshore basin* »). Il y a donc autant de bassins fluviaux que de bassins marins côtiers (Rougier et al. 2014; Poulet et al. 2021a). Ce schéma soutient l'hypothèse que les aloses se répartissent à l'embouchure des fleuves sans mélange (Taverny et Elie 2001 ; Rougier et al. 2014).

Le second « *RIO* » pour « *River – Inshore – Offshore* » inclue, en complément, des zones d'hivernage et d'estivage plus au large formant l'hypothèse de zones d'assemblages mixtes en mer (voir *Chapitre II, section 2.3.2.*). Ce second schéma constitue l'environnement physique marin de GR3D US appliqué à l'alose savoureuse.

Dans le but de comparer l'écologie des deux espèces à la température, les valeurs T_{min} , T_{opt} et T_{max} des processus dépendants de la température, figurant dans les tableaux de paramètres de chaque espèce (voir Tableaux 1 et 4), ont été représentées et les gammes de températures comparées visuellement.

2.2.SIMULATIONS CROISEES

Afin d'améliorer la compréhension des conséquences de la variabilité des traits d'histoire de vie observée entre les deux espèces sur l'ensemble de leur aire de distribution, six simulations croisées, mimant la dynamique de population de la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis, et celle de l'alose savoureuse en Europe de l'Ouest, ont été effectuées selon le design expérimental présenté ci-dessous (Figure 33).

Comme pour les simulations précédentes, les simulations croisées ont été effectuées sur la période historique, allant de 1900 à 1950. La dynamique de la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis a été simulée selon les deux environnements physiques marins testés précédemment sur l'alose savoureuse. La dynamique de l'alose savoureuse en Europe n'a été simulée que selon le schéma de distribution en mer à la côte (c.-à-d. « *RI* »), du fait de la nécessité d'approfondir la détection de zones de possibles agrégats en mer (*Chapitre II, section 3* ; Mialon 2020).

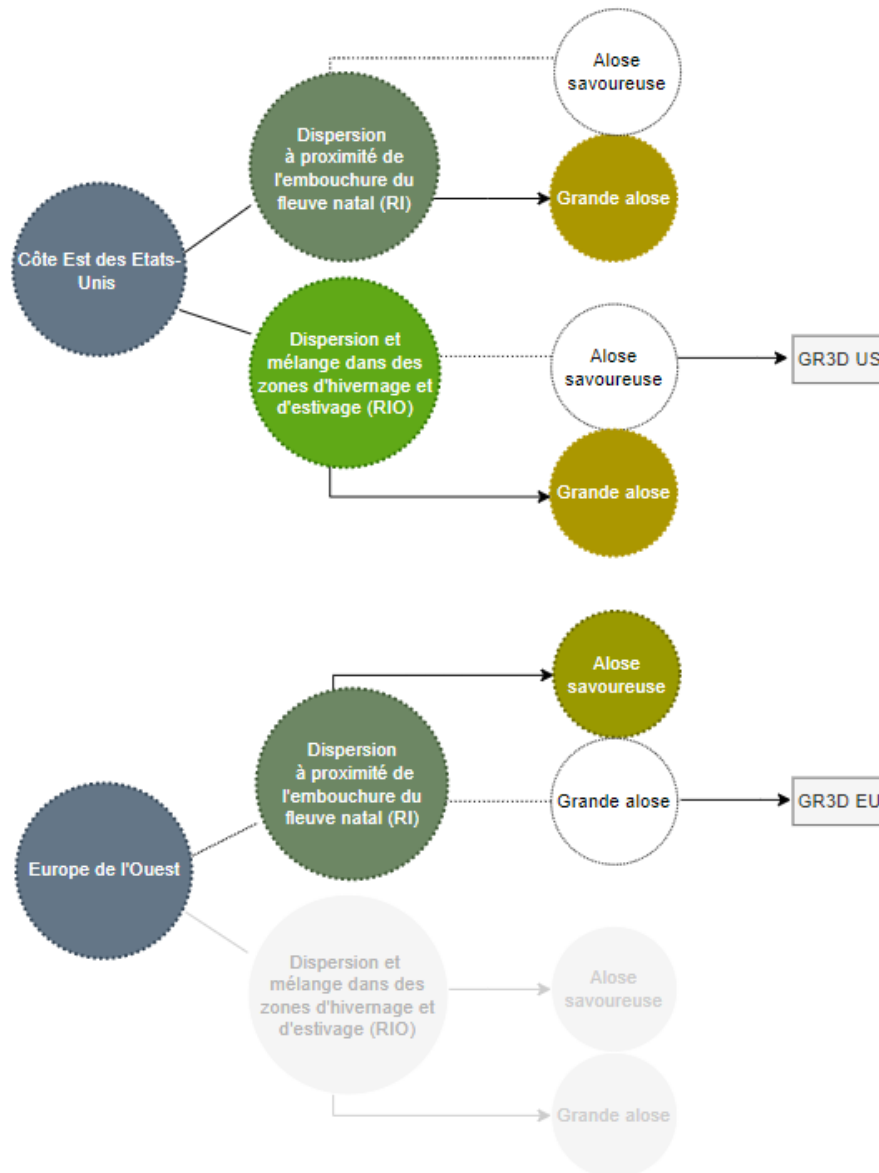


FIGURE 33. Schéma expérimental des simulations croisées effectuées dans le cadre de l'approche comparative. Les ronds de couleur indiquent les simulations croisées considérées au sein de ce chapitre et simulant des « introductions » d'espèce ; les ronds blancs et les flèches en pointillées indiquent les simulations relatives aux modèles GR3D EU et GR3D US avec les espèces endémiques. En gris clair, sont représentées les simulations n'ayant pas été conduites, compte tenu du manque d'informations écologiques nécessaires pour supporter la présence de zones de croissance offshore dans le Golfe de Gascogne et la Manche (voir *Chapitre II, section 3* ; Mialon 2020).

2.3. INFLUENCE DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION SUR LA DISTRIBUTION ET LA STRUCTURE DES POPULATIONS

Les aires de distribution issues de ces simulations ont été comparées à l'aide de trois métriques : la limite Nord de colonisation qui représente la latitude de l'exutoire du dernier bassin versant « colonisé » selon le gradient latitudinal Sud-Nord ; l'abondance totale de géniteurs sur l'ensemble des bassins versants, et le centroïde de distribution des géniteurs en rivière au printemps basé sur les abondances totales.

Pour la limite Nord de colonisation, un bassin versant est considéré comme étant « colonisé » lorsque la reproduction y est assurée de manière récurrente, avec un nombre de géniteurs sur frayères suffisamment important pour sortir de la trappe dépendante (ou effet Allee ; Stephens et al. (1999)). Dans le modèle, cela se traduit par une reproduction ayant conduit à plus de 50 recrues, en moyenne, sur les dix dernières années de simulation, conformément à Rougier et al. (2015), soit sur la période 1940-1950 dans mes simulations.

La structure des populations a été examinée à travers le nombre et la composition des métapopulations simulées par le modèle pour chacune des simulations présentées dans le plan d'expérience (Figure 33). Pour le calcul du nombre de métapopulations, j'ai considéré que chaque bassin versant contenait initialement une population locale et que l'émergence de métapopulations résultait des interactions entre les populations individuelles au travers de la dispersion (Hanski 1998). Sur la base de ce postulat, deux populations locales qui échangent plus de 5% des individus entre elles sont regroupées dans une même métapopulation. Le processus itératif se termine lorsque tous les groupes identifiés (c.-à-d. les métapopulations) partagent moins de 5% des individus (voir *Chapitre II, section 2.5* pour plus de précision concernant la compilation des métapopulations).

3. RESULTATS

3.1. GAMME DE TOLERANCE DES DEUX ESPECES A LA TEMPERATURE

Les préférences thermiques de l'aloise savoureuse et de la grande alose se recoupent pour l'ensemble des 3 processus dépendants de la température inclus dans le modèle ; la croissance « *Grow* », la survie des géniteurs avant la reproduction, « *SsurvB* », la survie des jeunes stades « *Osurv* », et pour l'aloise savoureuse, la survie des géniteurs après la reproduction comme l'espèce est itéropare, « *SsurvA* » (Figure 34). Concernant le processus de croissance pour l'aloise savoureuse, le préférendum thermique couvre une gamme relativement large de température, avec une croissance optimale à une température plus froide que celle de la grande alose. Les optimums sont localisés à des températures plus élevées chez la grande alose pour les processus de croissance et de survie des jeunes

stades. Globalement, les gammes de tolérance sont plus étendues pour l'aloise savoureuse, et descendent à des températures inférieures à celles de la grande alose pour l'ensemble des processus étudiés.

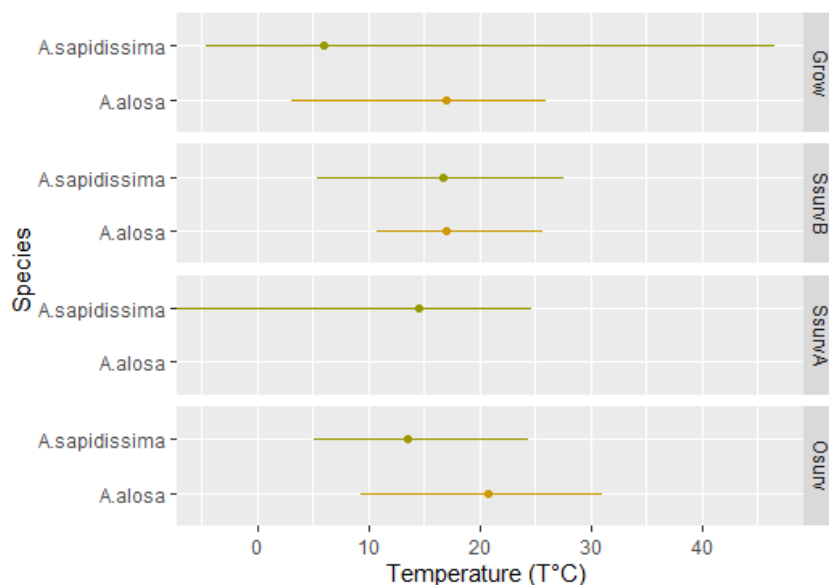


FIGURE 34. Comparaison des préférences thermiques de la grande alose et de l'aloise savoureuse pour les 3 processus dépendants de la température inclus dans le modèle GR3D, et de la survie des géniteurs après la reproduction pour le modèle GR3D US.

3.2.SIMULATION DE LA DYNAMIQUE DE L'ALOSE SAVOUREUSE EN EUROPE DE L'OUEST

3.2.1. DISTRIBUTION SIMULEE

La dynamique de l'aloise savoureuse en Europe de l'Ouest telle que simulée avec GR3D EU aboutit à une colonisation de la quasi-totalité des bassins versants composant l'environnement physique continental du modèle (Figure 35), avec une limite Nord de colonisation au niveau du Namsen (64,5°N ; Norvège). En comparaison, la grande alose a une limite Nord simulée localisée au bassin versant de la Tamar (50,47°N ; Royaume-Uni). Cette distribution plus étendue calculée pour l'aloise savoureuse dans cet environnement non-natif se traduit également en termes d'abondances avec un nombre total de géniteurs remontant les fleuves environ 3 fois plus important (7 112 252 contre 18 694 138 individus) et un centroïde de distribution en conséquence décalé vers le Nord (Tableau 7).

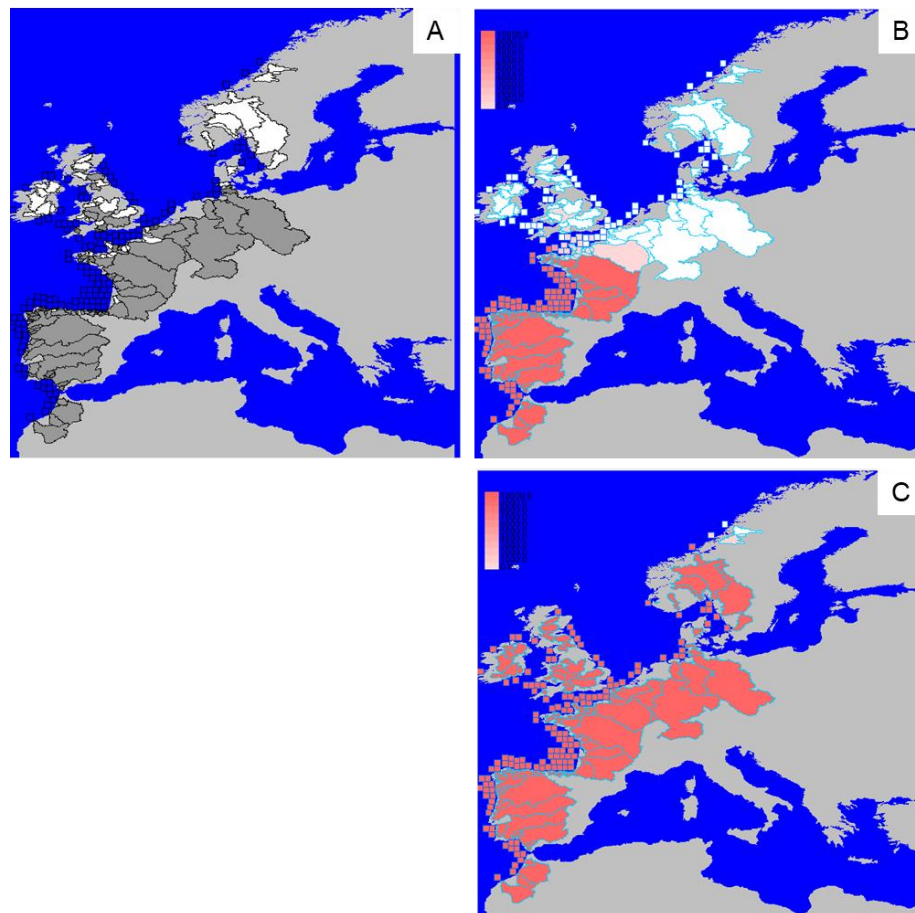


FIGURE 35. Comparaison des distributions simulées de la grande alose (B) et de l’alose savoureuse (C) sur l’arc atlantique européen. La distribution est illustrée pour l’année 1930. La distribution historique de la grande alose est représentée sur le panel A sur la base des données dans EuroDiad 4.0. Les bassins versants en gris représentent les bassins versants pour lesquels des présences historiques ont été reportées sur la période 1751 – 1850. Dans les trois panels, les bassins en blanc sont ceux sans présences reportées (A) ou non-colonisés (B, C). Les nuances de rose représentent des nombres de géniteurs croissants.

3.2.2. STRUCTURE EN METAPOPOPULATIONS DES DISTRIBUTIONS SIMULEES

Sur l’arc atlantique européen, le nombre de métapopulations calculé pour l’alose savoureuse est de 50 et est largement supérieur au nombre de métapopulations comptabilisé pour la grande alose, à savoir 7. Parmi les 50 métapopulations simulées d’alose savoureuse en Europe, 27 représentent des bassins versants uniques ; les autres sont composées en majorité de moins de 6 bassins versants. A

l'inverse, les métapopulations simulées pour la grande alose sont constituées d'au minimum 4 bassins versants, et d'un maximum de 24 bassins versants (Figure 36).

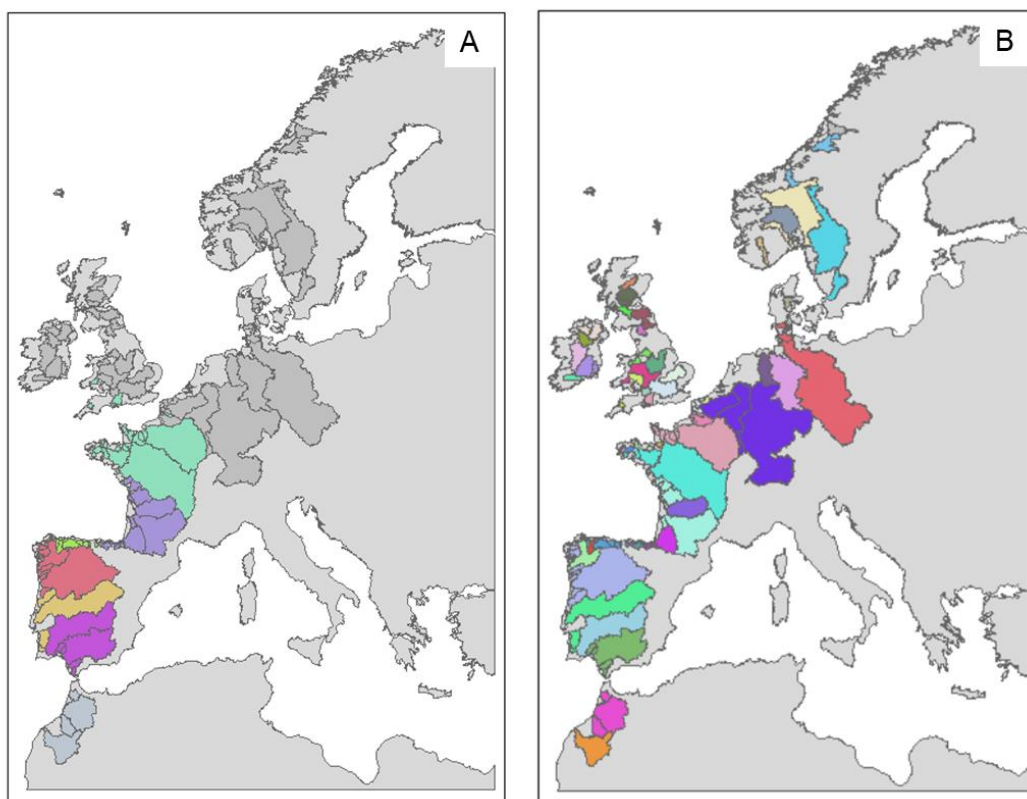


FIGURE 36. Carte des métapopulations simulées par le modèle GR3D EU sur l'arc atlantique européen pour la grande alose (A) et l'alose savoureuse (B). Les métapopulations simulées sont représentées par des couleurs différentes, sans correspondances entre les deux panels. Les bassins versants en gris, représentent les bassins versants « non-colonisés », selon la définition donnée en section 2.3.

3.3. SIMULATION DE LA DYNAMIQUE DE LA GRANDE ALOSE SUR LA CÔTE EST DES ETATS-UNIS

3.2.1. DISTRIBUTION SIMULEE

Selon les simulations avec GR3D US, la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis coloniserait les bassins nord-américains jusqu'à la rivière Delaware ($39,85^{\circ}\text{N}$) en considérant que les individus en mer restent à proximité de leur bassin versant d'origine (hypothèse « *RI* » ; Figure 37 panel D). Sous l'hypothèse d'une migration des individus dans des zones de croissance « offshore » (hypothèse « *RIO* » ; Figure 37 panel E), la distribution de l'espèce s'étendrait jusqu'à la rivière Blackstone-Providence ($41,81^{\circ}\text{N}$) soit quelques degrés plus au nord. Quelle que soit l'hypothèse sur la

phase de vie marine, la distribution simulée de la grande alose serait plus méridionale que celle de l'aloise savoureuse qui s'étend jusqu'à la Rivière Restigouche au Québec (48°N ; panels B et C). Cela se traduit par des abondances deux fois plus faibles pour la grande alose sous l'hypothèse « RI » (3 343 616 pour la grande alose contre 8 240 970 pour l'aloise savoureuse) (Tableau 7)

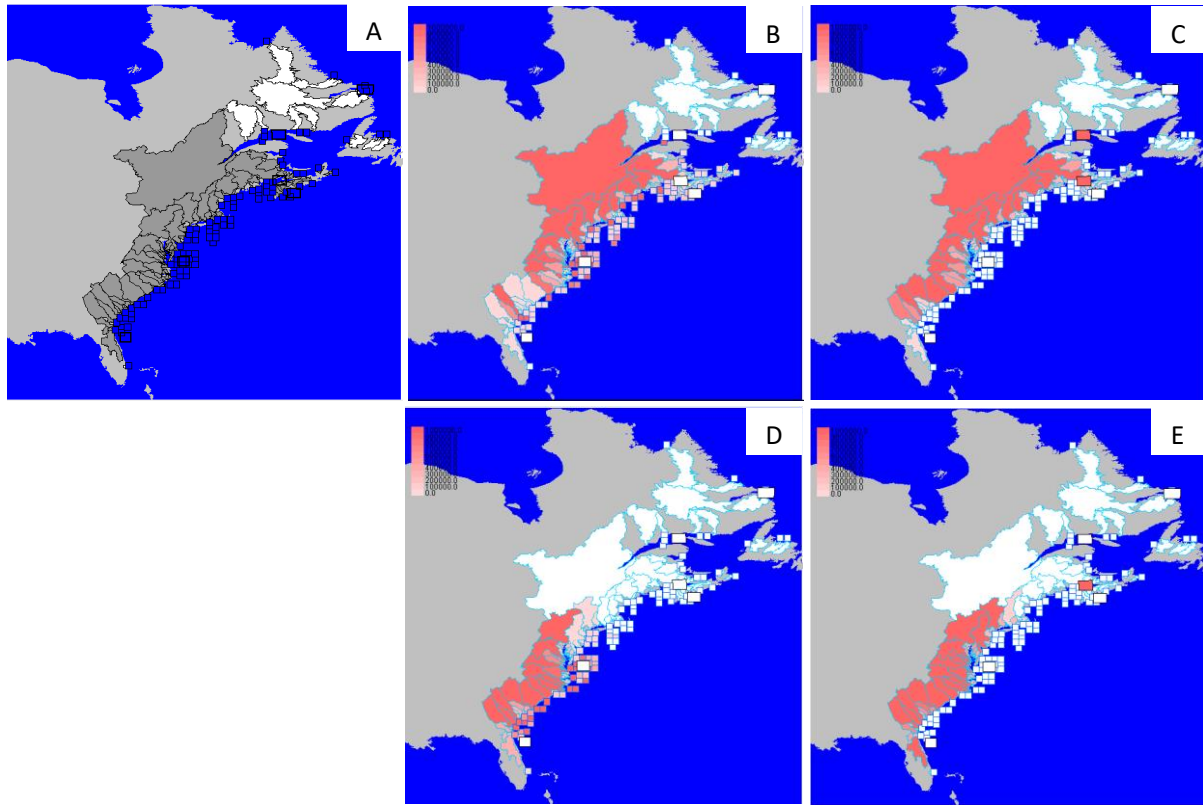


FIGURE 37. Comparaison des distributions simulées de la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis (panels D et E) sous les deux hypothèses d'environnement physique marin « RI » (D) et « RIO » (E) avec les distributions simulées de l'aloise savoureuse dans son aire de distribution (panels B et C) selon les deux mêmes hypothèses, respectivement. Les distributions sont illustrées pour l'année 1930. La distribution historique observée de l'espèce est représentée sur le panel A majoritairement sur la base de Leggett et Carscadden (1978). Les bassins versants en gris dans ce panel représentent les bassins versants pour lesquels des présences historiques ont été reportées. Dans les cinq panels, les bassins en blanc sont ceux sans présence reportée (A) ou non-colonisés (B, C, D et E). Les nuances de rose représentent des nombres de géniteurs croissants.

3.3.2. STRUCTURE EN METAPOPOPULATIONS DES DISTRIBUTIONS SIMULEES

Le nombre de métapopulations simulées pour la grande alose sur la côte Est des Etats-Unis est plus faible que celui calculé pour l'aloise savoureuse dans son aire de distribution, quelle que soit l'hypothèse de dispersion en mer considérée, avec respectivement 4 et 7 métapopulations identifiées

pour la grande alose contre 24 et 28 métapopulations pour l'alose savoureuse. Pour l'espèce native, les métapopulations sont essentiellement composées de rivières proches géographiquement, comparativement à la grande alose où les métapopulations incluent des rivières contiguës, mais plus éloignées spatialement. Le nombre de bassins versants formant la métapopulation varie également fortement avec des métapopulations composées de 2 à 27 bassins versants pour la grande alose contre 1 à 15 pour l'alose savoureuse (Figure 38) sous l'hypothèse « *RI* ». En considérant une répartition des individus dans des zones de croissance favorables au large (hypothèse « *RIO* »), le nombre de bassins versants constitutifs d'une métapopulation varie de 1 (Loxahatchee) à 18 pour la grande alose. Pour l'alose savoureuse, ce nombre varie de 1 à 15, avec 70% des métapopulations composées d'individus originaires de moins de 3 bassins versants (Tableau 7). Ainsi, moins les métapopulations sont nombreuses, plus elles regroupent de bassins versants et plus ces derniers sont éloignés spatialement dans une même métapopulation.

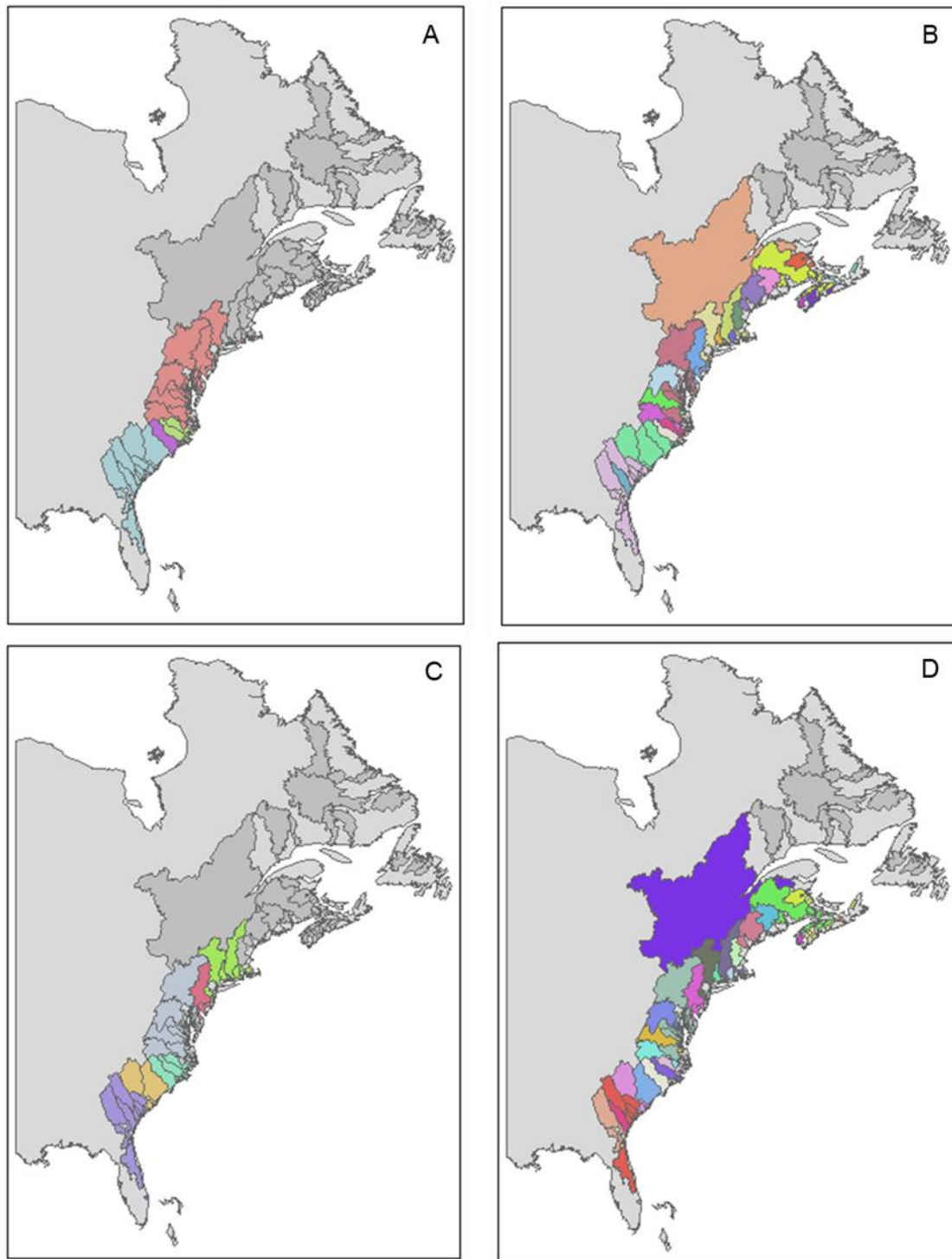


FIGURE 38. Carte des métapopulations simulées par le modèle GR3D US sur la côte Est des Etats-Unis sous l'hypothèse « RI », pour la grande alose (A) et l'alose savoureuse (B), et sous l'hypothèse « RIO » (panels C, et D) pour les deux espèces, respectivement.

TABLEAU 7. Synthèse des valeurs obtenues pour les 4 métriques relatives à la distribution et à la structure des populations d’alose savoureuse (*A. sapidissima*) et de grande alose (*A. alosa*) dans les bassins versants européens (EU) et américains (US). Deux environnements alternatifs représentant des distributions marines différentes (« RI » et « RIO ») ont été testés dans GR3D US.

Métriques de sortie	Espèces	US		EU	
		RI	RIO	RI	RIO
Abondance totale	<i>A. alosa</i>	3 343 616	24 370 855	7 112 252	
	<i>A. sapidissima</i>	8 240 970	10 182 470	75 496	
Limite nord de colonisation	<i>A. alosa</i>	Delaware	Blackstone-Providence	Tamar	
	<i>A. sapidissima</i>	Restigouche	Restigouche	Namsen	
Centroïde de distribution	<i>A. alosa</i>	33,74	35,92	38,92	
	<i>A. sapidissima</i>	41,29	41,28	49,39	
Nombre de métapopulation	<i>A. alosa</i>	4	7	7	
	<i>A. sapidissima</i>	24	28	50	

4. DISCUSSION

L’environnement est un facteur majeur de contrôle de la distribution des espèces. Cela inclue les paramètres externes directement liés aux conditions environnementales, telles que la température de l’eau, les régimes de précipitations et de débit, la photopériode, la concentration en oxygène dissous ou les interactions entre espèces, qui sont considérées comme les principaux facteurs externes à l’origine des patrons spatiaux de distribution observés (Planque et al. 2011). Dans les applications de GR3D, la distribution de l’alose savoureuse et de la grande alose est étroitement liée à la température par construction du modèle.

Les simulations de la distribution des deux espèces au sein du même environnement physique ont mis en évidence une colonisation Nord des bassins versants américains et européens par l’espèce américaine. Ces résultats confirment que les différences de tolérance thermique pour la survie des jeunes stades et des géniteurs au moment de la reproduction vers des températures plus froides pour l’alose savoureuse facilitent la colonisation des rivières au Nord de l’aire de distribution. Dans le modèle GR3D EU, cette différence explicite est marquée par la colonisation des bassins versants britanniques et du Nord de la France, là où la grande alose ne colonisait pas de bassins versants dans l’environnement physique continental du modèle malgré une distribution historique observée s’étendant jusqu’à l’Elbe en Allemagne.

Par ailleurs, la distribution simulée de l'aloise savoureuse s'étend jusqu'au Nord de la Scandinavie, bassins dans lesquels la présence de populations fonctionnelles de grande alose n'a jamais été reportée historiquement (Baglinière et Élie 2000 ; Baglinière et al. 2003).

Ainsi, la comparaison des distributions simulées de la grande alose et de l'aloise savoureuse en Europe de l'Ouest interroge sur les facteurs fondamentaux expliquant l'absence observée de populations fonctionnelles de grande alose dans les fleuves irlandais et scandinaves. Plusieurs hypothèses, relevant de l'auto-écologie des espèces, ou bien résultant des choix de modélisation relatifs à l'environnement physique ou à la calibration des processus de dynamique de population peuvent être formulées.

La première hypothèse relève principalement des capacités de dispersion de l'espèce. Compte tenu de l'éloignement géographique des rivières scandinaves (péninsule) et irlandaises (îles) au continent, une forte fidélité des grandes aloses au site de naissance ou d'une trop faible dispersion, en termes de distances, peuvent être évoquées comme des mécanismes ayant limité l'installation de populations de grande alose fonctionnelles dans ces bassins versants. Néanmoins, dans le modèle GR3D EU et son application à la grande alose, la dispersion est facilitée par un faible pourcentage d'individus adoptant le « homing » (75%). Ce pourcentage retenu dans la paramétrisation de la grande alose se traduit par un fonctionnement en « métapopulations » des populations de grande alose issues de rivières adjacentes comme souligné par les travaux récents en microchimie (Martin et al. 2015 ; Randon et al. 2018), et de manière indirecte, par une facilité à coloniser de nouveaux bassins (Rougier 2014). Cependant, les simulations relatives à l'introduction de l'aloise savoureuse dans l'arc atlantique européen ne semblent pas corroborer ces hypothèses en lien avec la philopatrie et les capacités de dispersion. En effet, malgré un plus faible taux d'errance, l'aloise savoureuse colonise, dans les simulations, les bassins versants les plus au Nord, indiquant que des capacités de dispersion potentiellement insuffisantes pour la grande alose ne semble pas être le facteur limitant de sa distribution historique observée.

Une autre explication précédemment évoquée de ce patron de distribution simulée réside dans les limites de tolérance thermique des géniteurs et des jeunes stades de grande alose. Au sein du modèle, la température minimale de survie des géniteurs est de 9,3°C et celle des jeunes stades est de 10,7°C; indiquant que la reproduction est un succès (c.-à-d. les géniteurs se sont reproduits et les larves ont survécu) si les chroniques de température dans les bassins versants, au moment du frai, sont supérieures à ce seuil de 10,7°C. Après examen des chroniques de température dans les bassins versants localisés au-delà de la Tamar (limite Nord de colonisation dans le modèle), les températures moyennes de l'eau au printemps et en été, sur la période 1910-1940, sont apparues relativement proches du seuil de tolérance des juvéniles de l'espèce, avec des températures comprises entre 12,5°C et 14,09°C. Ainsi, l'hypothèse de températures trop froides pour assurer un succès reproducteur

apparaît commune l'hypothèse vraisemblable pour expliquer l'absence de populations au-delà de la Tamar dans le modèle et possiblement l'absence de populations fonctionnelles en Irlande et en Scandinavie dans la distribution historique de l'espèce. Cette hypothèse se confirme par la confrontation des cartes de simulations croisées et des gammes de tolérance thermique des géniteurs et des juvéniles d'alse savoureuse fixées respectivement à 5,1°C et 5,4°C. Ainsi, la confrontation des cartes de distribution et des préférences thermiques des espèces tend à montrer une affinité plus forte de la grande alose pour les eaux tempérées. Ces résultats sont confirmés par la comparaison des distributions simulées sur la côte Est des États-Unis sous les deux hypothèses d'environnement physique marin, avec notamment de plus fortes abondances dans les bassins versants sud, en Floride, pour la grande alose. La survie des géniteurs et des jeunes stades d'alse savoureuse est probable pour une gamme plus large de températures, réduisant ainsi la mortalité des géniteurs dans les bassins versants les plus au Nord. Ce constat renforce les conclusions de Rougier et al. (2015) sur la nécessité d'étudier la variabilité intra-spécifique chez la grande alose de la tolérance aux températures froides.

Toutefois, d'autres hypothèses, attendant à la calibration des modèles, peuvent également expliquer les différences notables dans la colonisation des bassins versants Nord par les deux espèces et donc atténuer l'interprétabilité écologique des résultats. En effet, les préférences de température de l'alse savoureuse ont été ajustés sur la base des données d'observation de présence et d'absence dans l'ensemble des bassins versants, en considérant une survie des géniteurs et des juvéniles possible dans les gammes de température à partir du moment où des populations d'alse savoureuse étaient historiquement établies dans ces bassins versants. Contrairement à l'application pour l'alse savoureuse, les gammes de tolérance thermique pour la grande alose ont été définies par rapport à des données expérimentales, et correspondent à des températures journalières (Jatteau et al. 2017; Paumier et al. 2019b). Ainsi, il n'est pas impossible qu'une partie des résultats soient imputables à ces choix durant la procédure de calibration plus qu'à l'auto-écologie des espèces, pénalisant ainsi la portée écologique de la comparaison des cartes de distribution simulées. Un des moyens de pallier à ce problème serait d'utiliser la même méthode de calibration pour les deux espèces, c.-à-d. ajuster les bornes de température T_{minRep} , T_{maxRep} , $T_{minSurv}$ et $T_{maxSurv}$ aux données de températures moyennes observées dans les bassins versants reportant historiquement la présence de grande alose.

D'un point de vue structurel, les résultats issus des simulations croisées confirment le rôle de l'errance dans l'établissement de métapopulations, un rôle déjà illustré au cours de l'analyse de sensibilité présentée dans le chapitre précédent ; avec une plus grande structuration en métapopulation chez la grande alose, c.-à-d. une structuration en un plus faible nombre de métapopulations. Ainsi, le nombre de métapopulations simulées, plus élevé chez l'alse savoureuse est à mettre en relation avec son fort taux de homing (estimé à 97% selon Melvin et al. (1986)). Toutefois, cette philopatrie ne semble pas être le seul facteur mis en cause. En effet, malgré un plus faible taux de homing testé

(75%) chez l'aloise savoureuse dans son aire natale de distribution (voir *Chapitre II, section 2.5* relatif à l'article en cours de relecture par les co-auteurs sur l'analyse de sensibilité), le nombre de métapopulations simulées pour l'aloise américaine était supérieur au nombre de métapopulations formées par la grande alose dans le même environnement (c.-à-d. la côte Est des Etats-Unis) et avec le même taux de homing. Ce résultat pourrait s'expliquer par la capacité plus importante de dispersion des individus errants de grande alose (distance où 50 % des errants se sont installés de 243 km pour la grande alose contre 111 km chez l'aloise savoureuse), bien que l'influence de ce paramètre sur le nombre de métapopulations et la distribution de l'espèce ne soit pas apparu dominant dans l'analyse de sensibilité pour l'aloise savoureuse.

L'introduction d'espèce anadrome en dehors de l'aire native de distribution aboutit rarement à des installations, bien qu'il existe certains cas de réussites. On peut, par exemple, citer le saumon Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) en Nouvelle-Zélande (McDowall 1994), la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) dans les lacs du Saint Laurent (Wonham et al. 2000), le développement secondaire de l'anadromie chez la truite arc-en-ciel en Argentine (Pascual et al. 2001) et dans les îles Kerguelen (Ayllon et al. 2004) ou l'introduction de l'aloise savoureuse sur la côte Ouest des Etats-Unis (Hasselman et al. 2012). Si les causes sous-jacentes à ce constat ne sont pas clairement identifiées, l'incompatibilité entre les traits d'histoire de vie de l'espèce et les nouvelles conditions écologiques et environnementales du bassin récepteur est souvent suggérée comme un frein à l'établissement de ces nouvelles espèces dans le nouvel habitat (ex : Huey et al. 2005). A titre de contre-exemple, le succès de l'introduction de l'aloise savoureuse sur la Côte Ouest des Etats-Unis peut être expliqué par des facteurs écologiques, climatologiques et anthropiques (Hasselman et al. 2012). Toutefois la présence d'évènements climatiques particuliers, comme El Niño, et les efforts d'ensemencements répétés opérés dans différentes rivières de la côte Pacifique ont également favorisé la prolifération et la dispersion rapide de l'espèce sur l'ensemble des bassins de la côte Ouest (Hasselman et al. 2012). Si les simulations tendent à montrer que les conditions de température rencontrées dans les bassins européens seraient favorables à l'aloise savoureuse, le modèle et son application ne permettent pas d'indiquer si l'espèce pourrait effectivement se maintenir dans ce nouvel environnement, dans la mesure où la température est le seul facteur environnemental pris en compte dans GR3D EU.

Plus particulièrement, d'un point de vue de la conservation des espèces, ces résultats apportent des éléments tangibles sur les mécanismes qui sous-tendent à la distribution de la grande alose et de l'aloise savoureuse. En particulier, ces résultats soulignent l'aptitude des populations à se structurer en métapopulations ; un enjeu majeur en écologie de la conservation, compte tenu de la fragmentation des habitats en cours pour les espèces à larges aires de répartition (Jones 2006). Une population ayant une forte productivité serait ainsi en mesure de « secourir » une population en déclin, voire de recoloniser des habitats dans lesquels la population aurait disparu, si elle était priorisée en termes de conservation

(Bowlby and Gibson 2020a). Pour l'alose savoureuse, le fait de maintenir un nombre élevé de populations distinctes lié à une forte philopatrie serait alors un obstacle à la persistance de certaines populations face à la variabilité environnementale ou la perte d'habitats symptomatiques de ces dernières décennies. A l'inverse, la structure en métapopulation de la grande alose lui conférerait un avantage, dans la mesure où des populations peuvent être perdues sans nécessairement mettre en danger l'ensemble de la métapopulation, réduisant ainsi le risque global d'extinction (Wilcox et al. 2006; Vuilleumier et al. 2007; Bowlby and Gibson 2020)

En conclusion, la méthode comparative menée à travers de ces premières simulations croisées, faisant intervenir des différences écologiques relatives aux traits d'histoire de vie des deux espèces, et à l'environnement (ex : séries chronologique de température), ont permis de valider des hypothèses précédemment formulées (ex : voir *Chapitre II, section 2.5*) concernant les principaux facteurs à l'origine de la structuration et de la distribution des deux espèces. Par ailleurs, ces comparaisons ont permis de davantage distinguer, parmi ces facteurs, ceux relevant de l'auto-écologie de l'espèce, et ceux inhérents à l'environnement physique de simulation. Ces résultats révèlent ainsi la pertinence de la méthode comparative dans la compréhension du fonctionnement des organismes, tout en pointant les limites d'utilisation de cette méthode dans un contexte de modélisation. En effet, si les modèles GR3D EU et GR3D US sont semblables dans leur construction, ils diffèrent dans leur méthode de calibration, ce qui peut biaiser l'interprétation écologique des résultats émanant de ces comparaisons.

Conclusion générale

AVANT-PROPOS

L'objectif principal de ce travail de thèse était d'élucider les mécanismes impliqués dans la distribution et la structure des aloses de la façade Atlantique, en réponses aux forçages environnementaux et, plus particulièrement, la température. Le défi de ce travail consistait notamment à apporter des éléments de réponse concernant les principales lacunes (c.-à-d. les « *knowledge gaps* » en anglais) identifiées dans la dynamique de population de la grande alose et de l'alose savoureuse, afin d'orienter les efforts dans la collecte de données et de guider, si possible, les modalités de la gestion.

Pour répondre à cette problématique principale, un modèle mécaniste de distribution d'espèce (GR3D) a été utilisé et adapté pour simuler la distribution et la structure des populations de la grande alose et de l'alose savoureuse dans leur zone native et sur la façade atlantique opposée ; et de quantifier à large échelle, le service de régulation associé à la grande alose. La problématique de cette thèse se situait donc à l'interface entre conservation des espèces migratrices amphihalines à l'échelle de leur aire de distribution, questionnement macro-écologique, et développement d'une approche de modélisation mécaniste adaptée à cette problématique.

A l'image de la diversité des concepts et thématiques abordés au cours de cette thèse, ce dernier chapitre sera divisé en trois parties : la première partie sera dédiée à l'apport du modèle mécaniste de distribution GR3D dans la compréhension de la dynamique de population des deux espèces d'aloses, et permettra d'identifier les points majeurs auxquels GR3D a répondu, et ceux pour lesquels les questions sont restées « en suspens ». Ces éléments seront discutés dans un contexte de gestion des deux espèces en déclin. La deuxième partie concernera la modélisation mécaniste et les principales limites du modèle, tandis que la troisième partie présentera des perspectives d'évolution de GR3D dans le cas d'application aux deux espèces d'intérêt.

1. PRINCIPALES CONNAISSANCES APPORTEES ET LIENS VERS LA GESTION

1.1. HOMING, ERRANCE ET METAPOPOPULATIONS

Au bilan, les apports de ce travail concernent principalement le phénomène de dispersion et le fonctionnement en métapopulation qui en découle. Le taux de homing utilisé dans le modèle GR3D a été déterminé comme étant un facteur prépondérant dans la structuration des populations, et comme le principal facteur à l'origine de la variabilité du nombre de métapopulations simulées par le modèle. Si, pour le cas d'étude européen, l'estimation de ce taux se base sur la discrimination de l'origine natale des individus de plusieurs cours d'eau européens, le taux de homing des individus d'aloise américaine est moins bien documenté et correspond à des observations d'une rivière, localisée au Nord de distribution (Melvin et al. 1986). Une estimation des taux d'errance à plus large échelle (c.-à-d. plusieurs rivières), permettrait de fournir des informations plus robustes sur le nombre de métapopulation chez cette espèce avec de possibles conséquences en termes de persistance des populations d'aloise américaine à long terme. En effet, il a été démontré qu'un nombre suffisant de populations locales interagissant au sein d'une métapopulation (« minimum viable metapopulation size », Hanski et al. (1996)), et une surface minimale d'habitats propices à l'espèce, sont nécessaires pour assurer la persistance de la métapopulation à long terme (ex : Bulman et al. 2007; Bellard et Huguény 2020). L'amélioration de cette estimation de l'errance est d'autant plus importante que la métapopulation est un concept largement mobilisé lors des évaluations périodiques des stocks d'aloise savoureuse aux Etats-Unis desquelles émergent des recommandations sur les recherches à mener à court et moyen termes sur cette espèce (ASMFC 2020).

En outre, les résultats issus de la routine « flux de nutriments » ont souligné l'importance de l'errance dans la dynamique de transport des nutriments au sein des systèmes dulçaquicoles en Europe et, plus particulièrement, dans la dynamique de type donneur-receveur. En particulier, la distinction des apports en nutriments d'origine autochtone (c.-à-d. transportés de la mer par des individus nés dans ce même bassin versant) et allochtone a permis d'identifier les bassins versants, comme la Loire ou le Douro, dont la production de géniteurs de grande alose pourrait bénéficier à la productivité des bassins versants adjacents (Poulet et al. 2021a). Sur la base d'un décalage vers le Nord du barycentre de la distribution de la grande alose avec le changement climatique (Lassalle et al. 2008a ; Rougier et al. 2014), des changements dans la dynamique de type « donneur-receveur » semblent probables. Ainsi, une redéfinition des bassins contributeurs/sources et receveurs/puits est envisageable, créant de nouvelles opportunités écologiques, et socio-économiques allant dans le sens d'une gestion globale d'espèces locales (Danto 2021).

1.2. UNE PREMIERE QUANTIFICATION DU TRANSPORT DE NUTRIMENTS OPERE PAR LES ALOSES A LARGE ECHELLE ET LIEN VERS LE RESEAU TROPHIQUE

Si ce travail de développement et d'application d'une routine « flux de nutriments » a souligné l'importance des individus errants dans la provision du service de régulation à large échelle, les flux de nutriments (N, P) transportés par les grandes aloses sont apparues relativement faibles sous des conditions « pristines », au cours de la période 1900-1930 (Poulet et al. 2021a). En outre, ces résultats n'ont pas permis de conclure sur l'importance de la contribution des nutriments transportés par l'aloise, à la productivité des milieux dulçaquicoles, du moins dans nos régions tempérées et sur la base de la résolution spatio-temporelle du modèle GR3D.

Par ailleurs, pour des saumons pacifiques, Morton et al. (2017) ont estimé que l'import net d'azote par les saumons dans la rivière Columbia (USA) pourrait passer de 55,1 tonnes (121 199 lbs) à 63,0 tonnes (138 856 lbs) en régulant le régime fluvial de la rivière (*via* la centrale hydraulique), et à 87,0 tonnes (191 881 lbs) en retrouvant un régime fluvial proche des conditions naturelles ou « pristines ». Ces chiffres sont à mettre en vis-à-vis de ce que coûterait une compensation des pertes azotées et phosphatées causée par la disparition des stocks de migrateurs amphihalins *via*, par exemple, l'introduction de fertilisants organiques au sein des rivières les plus impactés (ex : « coût de compensation/remplacement »). En reprenant l'exemple des saumons pacifiques dans la rivière Columbia, ce coût de remplacement est estimé à \$0.036/kg, en tenant compte du prix des granules d'engrais et en ramenant le prix au poids d'un saumon adulte. Sur la base de ces calculs, Morton et al. (2017) estiment que l'augmentation des apports en nutriments en réponse à la régulation du régime fluvial de la rivière correspondrait à un bénéfice net/an de \$2 001 à \$3 160.

Les estimations faites dans le *Chapitre I* ont d'ailleurs été transmises aux chercheurs du projet Interreg Espace Atlantique DiadES (www.diades.eu) afin d'évaluer le coût du service rendu par la grande alose dans sa zone native en terme de régulation des cycles biogéochimiques sur la base des méthodes évoquées ci-dessus. Les travaux sont en cours.

Toutefois, les estimations concernant les salmonidés (Morton et al. 2017) seraient probablement loin devant les estimations pour les alosinés, dont la préoccupation à l'échelle européenne semble moins marquée (www.diades.eu). Ainsi, la restauration du service de régulation pour la grande alose n'apparaît pas comme prioritaire, compte tenu des faibles estimations calculées en conditions pristines, et du manque d'informations concernant le devenir de ces apports (N, P) dans le réseau trophique. D'autres travaux de recherche sur l'incorporation de ces sources de nutriments dans le réseau trophique *via* des modèles trophiques du type Ecopath (ex : Smith et al. (2016)) permettraient de confirmer ou nuancer cette conclusion et de statuer sur le rôle écologique joué par les aloses au sein

de l'écosystème fluvial, avec de possibles apports critiques de nutriments pour le fonctionnement de l'écosystème de la rivière voire de la ripisylve.

D'autres services écosystémiques, comme les services culturels, pourraient en revanche, devenir des éléments importants à prendre en compte dans la priorisation des actions de gestion à mener pour les aloses. A titre de comparaison en Écosse, (Butler et al. 2009) ont montré que l'absence de saumon et de truite de mer dans la rivière Spey, fréquentée par les pêcheurs de loisir, entraînerait un changement de fréquentation de la zone de pêche, et conduirait à une perte annuelle de 9,4 millions de livres sterling pour l'économie du bassin versant de cette rivière. Ce constat semble d'autant plus pertinent que les services culturels associés aux migrateurs amphihalins sont relativement bien étudiés en Europe et aux Etats-Unis (Martin et al. 2016), et qu'ils constituent un des principaux services fourni par l'aloise dans certains bassins européens d'importance historique (www.diades.eu).

1.3. LA VIE SECRETE DES ALOSES EN MER : PRIORISER LA COLLECTE DES DONNEES POUR IDENTIFIER LES ZONES A PRESERVER

On sait peu de choses concernant les exigences écologiques des aloses en mer durant leur phase de croissance, ainsi que sur la fréquentation et la disponibilité des habitats marins répondant à ces exigences. Cette rareté de connaissances rend la définition et la priorisation des actions de gestion en mer relativement difficile (Commission OSPAR 2009a, 2009b).

Dans ce contexte, l'analyse des captures accidentelles de la grande alose et de l'aloise feinte dans le Golfe de Gascogne a permis d'apporter quelques éléments de compréhension concernant la distribution de ces espèces européennes en mer. Plus particulièrement, deux zones de plus forte fréquentation ont été identifiées pour la grande alose : une première zone, localisée au sud de la péninsule bretonne, et une seconde qui s'étend de l'embouchure de l'Adour (à la frontière avec la péninsule Ibérique) jusqu' au bassin de Parentis . Ces zones pourraient correspondre à des habitats favorables à l'espèce. Cependant, aucune information concernant la fonction de ces « habitats » n'a pu être apportée, compte tenu de la disparité des données relatives aux classes de tailles, et des contraintes temporelles imposées (stage de M2 de 6 mois).

Ce travail de stage s'intègre dans un effort collectif qui vise à caractériser les habitats marins favorables de la grande alose, et de sa congénère, l'aloise feinte, dans le but d'examiner leur variabilité spatio-temporelle (Trancart et al. 2014 ; Dambrine, 2017) ou d'améliorer la compréhension des phénomènes de dispersion vers le milieu continental (Nachón et al. 2016 ; Davies et al. 2020). Toutefois, la collecte d'informations concernant la phase de vie marine des aloses en mer aux moyens d'autres méthodes que les déclarations de captures est primordiale pour assurer une meilleure complémentarité entre les données empiriques et les mesures de gestion. Le suivi direct des individus

en mer par le biais de la télémétrie (Dadswell et al. 1987; Davies et al. 2020), ou indirect par la collecte d'ADNe offrent de bonnes opportunités pour améliorer les connaissances sur la phase de vie des migrateurs en mer (Evans and Lamberti 2017), au même titre que la bancarisation de l'information à l'échelle nationale et surtout transnationale (Data Collection Framework ; DCF <https://datacollection.jrc.ec.europa.eu/>).

Cette nécessité, bien que moins marquée, apparaît également sur la côte Est des Etats-Unis. Bien que les migrations aient fait l'objet d'un suivi télémétrique, la localisation des espèces pour les juvéniles en mer restent encore peu documentée (ASMFC 2020).

1.4. L'EFFET ALLEE : UN DRIVER DE LA DISTRIBUTION DES ESPECES RAREMENT PRIS EN COMPTE

Dans une relation stock - recrutement, l'effet Allee peut sérieusement accélérer le déclin d'une population et la conduire à l'extinction, ou du moins entraver fortement son rétablissement (Walters and Kitchell 2001). Toutefois, la quantification de ce phénomène est difficile à évaluer en milieu naturel. De ce fait, la modélisation constitue un outil pertinent pour quantifier l'effet dépensatoire dans les relations stock - recrutement, en testant, par exemple, différentes valeurs et en évaluant leurs conséquences sur la dynamique de population d'une espèce.

L'analyse approfondie de la relation stock – recrutement dans le système Gironde-Garonne-Dordogne a conduit à la conclusion de la possible existence d'un effet Allee démographique, qui combiné aux fortes mortalités estuariennes des géniteurs induites par la pêche avant le moratoire de 2008 pourrait expliquer l'effondrement de ces populations d'alose (Rougier et al. 2012). Ces résultats ont par la suite permis de construire un diagramme de précaution pour les populations de grande alose de ce système suggérant que la quantité actuelle de géniteurs dans le bassin ne permettait pas de sortir de la trappe dépensatoire (Almeida et al. 2015).

Dans le cadre de ce travail de thèse, l'exploration de différents scénarios concernant l'effet Allee au sein d'une analyse de sensibilité a permis d'identifier l'effet Allee comme un facteur important de variabilité de la probabilité de présence et de l'abondance totale de géniteurs sur l'ensemble de l'aire de distribution de l'alose savoureuse (*Chapitre II*). Si les résultats ne permettent pas de conclure sur l'existence d'un tel effet pour cette espèce, ils permettent toutefois d'anticiper les effets des mécanismes dépensatoire dans ces populations, et de déterminer si des travaux supplémentaires sont nécessaires sur la question ; encore peu abordée par les experts localement.

2. LE MODELE GR3D : PRINCIPALES LIMITES ET PISTES D'AMELIORATION

L'ensemble de ces résultats en termes d'apports de nouvelles connaissances interrogent néanmoins sur les principales limites de la modélisation, et ici du modèle GR3D, et par conséquent de l'intérêt des simulations pour la gestion. En effet, les résultats obtenus soulèvent des problématiques liées, à la fois, au choix de modélisation et à la calibration des modèles complexes. Le premier point, pointe la difficulté du modélisateur qui doit résister à la tentation du modèle 1:1, en acceptant des simplifications de la réalité, malgré une facilité apparente de développement. Toutefois, il faut garder à l'esprit que le fait de complexifier un modèle ne fait qu'augmenter la difficulté à l'appréhender et à en interpréter les résultats : il s'agit donc pour chaque modélisateur de trouver un compromis entre simplification et réalité (Evans et al. 2013).

Par ailleurs, la complexité d'un modèle est contrainte par les données disponibles (Ludwig et Walters 1985 ; Adkison 2009). Dans le cas du modèle GR3D et des migrateurs amphihalins, peu de données sont disponibles si on considère l'ensemble du cycle de vie, réduisant ainsi les chances de pouvoir l'ajuster. En effet, les éventuelles calibrations sont faites processus par processus en extrapolant des résultats provenant d'études locales ou d'espèces écologiquement proches. Dans ce travail, les principaux manques de données empiriques ont résulté au développement d'un modèle que l'on pourrait qualifier d' « hybride », c'est-à-dire incluant des paramètres provenant des deux espèces d'aloise. Dans ce contexte, la section 2 propose de discuter de ces principales limites et de proposer des pistes d'améliorations possibles pour les limiter.

Néanmoins, les pistes d'amélioration suggérées dans cette section ont, pour la plupart, été déjà proposées par Rougier (2014), lors de la première exploration du modèle au cas de la grande alose. La plupart de ces propositions n'ayant pas été traitées dans le cadre de mon travail de thèse, il me semblait pertinent de les re-mentionner dans ce dernier chapitre. Ainsi, j'ajusterai et je prioriserai, dans ce chapitre, ces points au regard des résultats de mon travail de thèse.

2.1. VERS UNE MEILLEURE REPRESENTATIVITE DES BASSINS VERSANTS

Compte-tenu de l'interdépendance entre les bassins versants, et de la dynamique de type « donneur-receveur », identifiées au cours des précédents chapitres (*Chapitre I*, et *Chapitre III*), il est légitime de s'interroger sur les choix de représentation de l'environnement physique au sein de GR3D.

L'environnement utilisé dans le modèle GR3D v2.1 EU provient des informations contenues dans la base de données EuroDiad (Barber-O'Malley, 2022 ; <https://data.inrae.fr/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.15454/IVVAIC>) qui répertorie, entre autres, les informations relatives à la présence et l'absence de la grande alose sur la façade atlantique européenne de 1750 à nos jours. Lors du développement du modèle GR3D v1. EU (Rougier 2014 ; Rougier et al. 2014), la base de donnée EuroDiad (v3.2 ; Lassalle et al. (2010)) comprenait 260 bassins versants, dont 73, se jetant dans l'Atlantique Nord-Est au niveau de l'Europe, ont été retenus pour constituer l'environnement physique de GR3D (Rougier 2014). Avec la mise à jour de la base de données

EuroDiad (4.0) en 2019, le nombre de bassins versants intégrés au sein de la base de données est passé de 260 à 350. Dans ce travail de thèse, le nombre de bassins inclus dans GR3D a été quasiment doublé pour atteindre 135 en intégrant en particulier quelques bassins versants situés dans les îles britanniques. Toutefois, la couverture spatiale de GR3D reste relativement limitée, avec seulement 135 bassins versants considérés sur 4430 répertoriés dans la CCM (Catchment Characterisation and Modelling ; Vogt et al. (2007)) sur les façades atlantique et de la Mer du Nord (c.-à-d. de Gibraltar à la Mer de Norvège). Cette faible représentativité diffère cependant en fonction des classes de tailles des bassins versants. Ainsi, les « petits » bassins versant dont la superficie (km²) est inférieure à 1000 km² sont très peu représentés (seulement 7.6% des bassins dans le modèle), comparativement aux bassins de « moyenne » et « grande » tailles (>5000 km²), soit 48.2% et 92.3% respectivement. Par contre, la représentativité en terme surfacique est meilleure avec l'intégration, dans GR3D v2.1., de presque 80% de la surface totale des bassins versants de la CCM.

Au vu de ce constat, un travail est actuellement en cours pour améliorer la représentativité des bassins versants au sein du modèle GR3D v2.1 EU en étendant la sélection et la compilation des données environnementales (c.-à-d. distances entre bassins versants, température de l'eau à l'embouchure, moyenne des températures de l'air sur chaque bassin) aux bassins de plus de 100 km² (soit environ 600 bassins supplémentaires).

Un travail similaire à celui entamé sur l'arc atlantique européen serait nécessaire pour la côte Est des Etats-Unis.

2.2.ANTHROPISATION DES BASSINS VERSANTS

Au cours de ce travail de thèse, j'ai pris le parti d'effectuer l'ensemble des simulations sur la période 1900-1950, afin de me positionner dans une situation « pristine », dans laquelle la dynamique de population de l'espèce, et l'état des population n'étaient pas (ou peu) impactés par les pressions anthropiques et climatiques (Steffen et al. 2015). Ce choix a été principalement motivé par le manque d'indicateurs de pression à l'échelle de l'Europe de l'Ouest qui est l'échelle nécessaire à considérer lorsqu'on travaille sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins.

Outre le manque de données, certaines de ces pressions sont difficiles à conceptualiser au sein du modèle GR3D (ex : dégradation des habitats). Mais d'autres, comme la pression de pêche, peuvent être plus facilement modélisées. La considération d'un effet anthropique sur la dynamique de population des poissons migrateurs amphihalins a par ailleurs été prise en compte au sein du modèle GR3D à travers l'intégration d'un paramètre représentant la mortalité anthropique des individus au sein des bassins versants. Ainsi, comme initialement suggéré par Rougier (2014), il serait possible de faire évoluer ce paramètre sur la période 1900-2000 en fonction de chroniques historiques de captures. En suivant cette même logique d'évolution, il serait possible de modéliser l'effet de la construction de barrages, en ajustant la surface accessible des bassins versants de sorte que la capacité de production

soit réduite après la construction de l'obstacle. Une autre alternative, directement liée à la rupture de connectivité causée par les barrages, serait de limiter la dispersion vers les bassins versants fortement anthropisés. De même, la capacité d'accueil de ces derniers pourrait être diminuée pour simuler la perte d'habitats dans certains bassins.

Toutefois, ces tâches restent actuellement chronophages puisqu'elles nécessiteraient en amont, de disposer d'informations relativement précises sur les pressions anthropiques (ex : pêche, pollution, barrages) sur l'ensemble des bassins versants composant l'environnement physique du modèle. C'est la raison pour laquelle, le paramètre relatif à la pression anthropique dans les bassins versants n'a pas été utilisé dans le modèle GR3D.

En outre, la possibilité de simuler des abondances pour les années 2000 permettrait de valider le modèle, initialement calibré sur des données de présence/absence historiques dans les bassins versants. En effet, si une tentative de « validation » des données d'abondances simulées a été amorcée au travers d'un indice qualitatif (voir *Chapitre I, section 3*), sa pertinence a été largement contrainte par les différences entre les périodes d'observations (peu de données disponibles avant le début des années 2000) et la période de simulation (1900-1930).

On touche donc ici du doigt une des principales difficultés inhérentes à la modélisation à large échelle spatio-temporelle. Néanmoins, de plus en plus d'informations et de données sont disponibles pour permettre une meilleure représentativité des pressions anthropiques (ex : projet européen de recensement des barrages AMBER, <https://amber.international/>) et une collecte de données environnementales à plus large échelle (ex : LabCom Diag-ADNe, <https://anr.fr/Projet-ANR-20-LCV1-0008>).

2.3. REVISION DES GAMMES DE TOLERANCE DE LA GRANDE ALOSE A LA TEMPERATURE

Les animaux aquatiques ectothermes tels que les poissons ont des limites de température et des plages de tolérance spécifiques, qui déterminent les limites de leur distribution latitudinale et leur sensibilité au changement climatique (Sunday et al. 2012). Au sein du modèle GR3D, ces limites de tolérances sont introduites à travers deux processus : la survie des géniteurs avant la reproduction ($T_{minSurv}$, $T_{maxSurv}$), et la survie des larves (T_{minRep} , T_{maxRep}).

Au cours des simulations, les gammes de tolérance des deux aloses à la température sont apparues comme un facteur inhérent à la distribution spatiale de l'espèce (voir *Chapitre III*). En particulier, la colonisation massive des bassins versants nord européens par l'aloise américaine a été attribuée, dans nos simulations, à sa gamme de tolérance plus large et orientée vers les températures plus froides (Voir *chapitre III, section 2.1*). Une autre explication de ses différences réside dans les

méthodes utilisées pour la définition de ces limites physiologiques. En effet, pour l'aloise savoureuse, les paramètres $T_{minSurv}$ et T_{minRep} ont été calibrés sur la base de données d'observation de présences et d'absences dans les bassins versants, alors que pour la grande alose, les paramètres thermiques sont dérivés d'expérimentations, ou de suivi d'activité de reproduction. Pour cette dernière espèce, les résultats de ces approches empiriques ont été obtenus sur la réponse journalière alors que le modèle utilise des températures saisonnières moyennées, ce qui fragilise la paramétrisation des processus du modèle. Par ailleurs, le suivi de l'activité de la reproduction a été réalisé dans le système Gironde-Garonne-Dordogne et les œufs utilisés pour les tests de survie provenaient de géniteurs issus uniquement du bassin versant de la Nivelle plus au sud (Jatteau et al. 2017). Les résultats issus de ces études ne sont donc peut-être pas généralisables à l'ensemble des populations de grande alose. Un des moyens de vérifier ces gammes thermiques serait de les recalculer sur la base de données de présence/absence d'EuroDiad à l'instar de ce qui a été fait pour l'aloise américaine.

3. PERSPECTIVES D'EVOLUTION DU MODELE

3.1. UN PROCESSUS DE DISPERSION BASEE UNIQUEMENT SUR L'ACCESSIBILITE

Dans le modèle GR3D, la dispersion de l'aloise au sein d'un bassin de destination dépend exclusivement de l'accessibilité calculée par rapport à la distance séparant le bassin d'origine du bassin versant de destination. D'autres mécanismes comme l'attractivité par la taille du bassin versant (considérée comme proxy du débit), la présence de congénères (Wagner et al. 2009) ou la taille des individus (McCauley and Mabry 2011) peuvent être évoqués comme les facteurs influant sur la sélection d'un bassin versant de destination.

Une alternative qui combinait attractivité et accessibilité comme facteur de sélection d'un bassin de destination a été proposée aux panels d'experts lors du développement du modèle GR3D US (Annexe B1). Cette proposition a été jugée comme la plus probable, mais toutefois trop complexe pour être intégrée en premier temps au sein du modèle pour le cas de l'aloise savoureuse ; la tentation de la complexification des modèles ayant été évoquée à ce moment-là par les experts (Annexe B2).

Toutefois, cette approche autoriserait une dispersion des individus à de plus longues distances, tel que cela est observé dans la littérature (ex : Nachón et al. 2016). A l'image du travail réalisé sur la distribution marine de l'aloise américaine, une analyse de sensibilité comparant ces deux mécanismes (c.-à-d. avec et sans attractivité) permettrait de raffiner les conclusions sur le rôle de la dispersion dans la structuration et la distribution des populations, et d'évaluer les capacités de colonisation de l'espèce en général.

3.2. LA PRISE EN COMPTE DE LA PHENOLOGIE

Dans sa conception actuelle, le modèle GR3D ne permet pas de rendre compte finement de changements phénologiques, du fait de son pas de temps saisonnier. Toutefois, il serait (relativement) simple de modifier le pas de temps du modèle en le mensualisant puisque les processus ont été implémentés en prenant en compte la durée du pas de temps comme un attribut des fonctions (Rougier 2014). Cela permettrait, par exemple, de simuler le gradient latitudinal observé dans la migration de montaison et de la reproduction de l'aloise savoureuse sur la côte Est des Etats-Unis. Une telle amélioration apparaît également nécessaire pour des approches sur des temps plus longs en permettant de reproduire les changements dans les calendriers de migration observés ou prédits chez la plupart des espèces migratrices amphihalines, dont la grande alose (Arevalo et al. 2020 ; Legrand et al. 2021) et l'aloise savoureuse (Nack et al. 2019).

3.3. VERS UNE STRUCTURE DEMOGENETIQUE

Enfin, et à plus long terme, une piste d'évolution souhaitable pour le modèle GR3D serait de réussir à en développer une structure génétique, ne serait-ce que pour permettre une simple transmission de quelques traits de vie. Cela permettrait la simulation de changements évolutifs dans l'histoire de vie des espèces migratrices amphihalines étudiées. Le défi de modélisation serait donc de conserver la complexité des cycles de vie des espèces migratrices amphihalines tout en intégrant des processus évolutifs influençant la plasticité de certains traits de vie. Les modèles individus-centrés sont parfaitement adaptés pour intégrer cette source de variabilité supplémentaire des individus. Des modèles individus-centrés avec une structure démogénétique ont notamment été récemment développés sur le saumon atlantique (Piou and Prévost 2012; Buoro and Lamarins 2020) et la truite de mer (Frank and Baret 2013). Un des intérêts de développer une structure génétique dans le modèle GR3D serait de permettre des adaptations locales des populations.

Références

- Acolas, M., Begoutanras, M., Veron, V., Jourdan, H., Sabatie, M., and Bagliniere, J. 2004. An assessment of the upstream migration and reproductive behaviour of allis shad (*L.*) using acoustic tracking. *ICES Journal of Marine Science* **61**(8): 1291–1304. doi:10.1016/j.icesjms.2004.07.023.
- Acolas, M.-L., and Lambert, P. 2016. Life Histories of Anadromous Fishes. *In* An Introduction to Fish Migration. CRC Press.
- Acou, A., Lasne, E., Réveillac, E., Tony, R., and Feunteun, E. 2013. Programme de connaissances “Amphihalins Natura2000 en mer”. Evaluation de la suffisance du réseau Natura2000 en mer pour les espèces amphihalines et éléments de réponse aux recommandations émises en zone atlantique. doi:10.13140/RG.2.1.1841.1921.
- Addison, P.F.E., Rumpff, L., Bau, S.S., Carey, J.M., Chee, Y.E., Jarrad, F.C., McBride, M.F., and Burgman, M.A. 2013. Practical solutions for making models indispensable in conservation decision-making. *Diversity and Distributions* **19**(5–6): 490–502. doi:10.1111/ddi.12054.
- Adkison, M.D., 2009. Drawbacks of complex models in frequentist and bayesian approaches to natural-resource management. *Ecol. Appl.* **19**, 198-205.
- Almeida, P., Rochard, E., Cobo, F., Silva, S., García, D.J., Alexandrino, P., Quintella, B., Antunes, C., Arahamian, M., Beaulaton, L., Bochechas, J., Bruxelles, S., Carrasqueira, G., Franco, A., King, J., Lambert, P., Launey, S., Martin, J., Mateus, C., and Tlhado, A. 2015. Report of the workshop on lampreys and shads (WKLS). Available from ces.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/SSGEPD/2015/01%20WKLS%20-%20Report%20of%20the%20Workshop%20on%20Lampreys%20and%20Shads.pdf.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., and Navas, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* **27**(4): 249–268. doi:10.1016/S0306-4565(01)00094-8.
- Anselin, L. 1995. Local Indicators of Spatial Association—LISA. *Geographical Analysis* **27**(2): 93–115. doi:10.1111/j.1538-4632.1995.tb00338.x.
- Araújo, M.B., Thuiller, W., and Pearson, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* **33**(10): 1712–1728. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x.
- Arevalo, E., Lassalle, G., Tétard, S., Maire, A., Sauquet, E., Lambert, P., Paumier, A., Villeneuve, B., and Drouineau, H. 2020. An innovative bivariate approach to detect joint temporal trends in

- environmental conditions: Application to large French rivers and diadromous fish. *Science of The Total Environment* **748**: 141260. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.141260.
- Atlantic States Marine Fisheries Commission (ASMFC) (2020). *American shad Benchmark Stock Assessment and Peer Review*. Arlington, VA: ASMFC.
- Ayllon, F., Martínez, J., Davaine, P., Beall, E., and Garcia-Vazquez, E. 2004. Interspecific hybridization between Atlantic salmon and brown trout introduced in the sub Antarctic Kerguelen Islands. *Aquaculture* **230**: 81–88. doi:10.1016/S0044-8486(03)00435-6.
- Baglinière, J.-L., and Élie, P. 2000. Les aloses, *Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.: écobiologie et variabilité des populations. Institut national de la recherche agronomique, Paris.
- Baglinière, J.-L., Sabatié, M.R., Rochard, E., Alexandrino, P., and Aprahamian, M.W. 2003a. The allis shad *Alosa alosa*: Biology, ecology, range, and status of populations. *American Fisheries Society Symposium* **2003**: 85–102.
- Baglinière, J.-L., Sabatié, M.R., Rochard, E., Alexandrino, P., and Aprahamian, M.W. 2003b. The allis shad *Alosa alosa*: Biology, ecology, range, and status of populations.
- Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piou, C., and Baglinière, J.-L. 2011b. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of fish biology* **78**: 1002–22. doi:10.1111/j.1095-8649.2011.02902.x.
- Barber, B.L., Gibson, A.J., O'Malley, A.J., and Zydlewski, J. 2018. Does What Goes up Also Come Down? Using a Recruitment Model to Balance Alewife Nutrient Import and Export. *Marine and Coastal Fisheries* **10**(2): 236–254. doi:10.1002/mcf2.10021.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., and Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**(7336): 51–57. doi:10.1038/nature09678.
- Bellard, C., and Hugueny, B. 2020. Importance of metapopulation dynamics to explain fish persistence in a river system. *Freshwater Biology* **65**(11): 1858–1869. doi:10.1111/fwb.13571.
- Bentzen, P., Leggett, W.C., and Brown, G.G. 1993. Genetic relationships among the shads (*Alosa*) revealed by mitochondrial DNA analysis. *Journal of Fish Biology* **43**(6): 909–917. doi:10.1111/j.1095-8649.1993.tb01165.x.
- Beverton, R.J.H., and Holt, S.J. 1957. *On the dynamics of exploited fish populations*. London : H.M. Stationery Off. Available from <https://trove.nla.gov.au/version/25601182>
- Boisneau, C., Ruaux, B., and Boisneau, P. 2011. Reconstitution des cohortes de grande alose (*Alosa alosa* L.) en Loire de 1980 à 2005, liens entre indice d'abondance et facteurs environnementaux. Available from <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-01015461>

- Boisneau, P., Mennesson-Boisneau, C., and Baglinière, J.L. 1990. Description d'une frayère et comportement de reproduction de la grande Alose (*Alosa alosa* L.) dans le cours supérieur de la Loire. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* (316): 15–23. doi:10.1051/kmae:1990022.
- Börner, K., Boyack, K., Milojevic, S., and Morris, S. 2012. An Introduction to Modeling Science: Basic Model Types, Key Definitions, and a General Framework for the Comparison of Process Models. doi:10.1007/978-3-642-23068-4_1.
- Boulêtreau, S., Carry, L., Meyer, E., Filloux, D., Menchi, O., Mataix, V., and Santoul, F. 2020. High predation of native sea lamprey during spawning migration. *Sci Rep* **10**(1): 6122. doi:10.1038/s41598-020-62916-w.
- Bowlby, H.D., and Gibson, A.J.F. 2020a. Evaluating whether metapopulation structure benefits endangered diadromous fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **77**(2): 388–400. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2019-0001.
- Bradford, A.D., Miller, J.G., and Buss, K. 1968. Bio-assays on eggs and larval stages of American shad *Alosa sapidissima*. Suitability of the Susquehanna River for restoration of shad: 52–60. US Dept. of Interior Washington, DC,.
- Briand, C., Bonhommeau, S., Castelnaud, G., Beaulaton, L., and Moriarty, C. 2008. An appraisal of historical glass eel fisheries and markets: landings, trade route and future prospect for management. : 21.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., and Bradshaw, C.J.A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* **23**(8): 453–460. doi:10.1016/j.tree.2008.03.011.
- Brooks, D.R., McLennan, D.A., and McLennan, D.A. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., and West, G.B. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* **85**(7): 1771–1789. doi:https://doi.org/10.1890/03-9000.
- Buckley, L.B., Urban, M.C., Angilletta, M.J., Crozier, L.G., Rissler, L.J., and Sears, M.W. 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecology Letters* **13**(8): 1041–1054. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01479.x.
- Buisson, L., Thuiller, W., Lek, S., Lim, P., and Grenouillet, G. 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology* **14**(10): 2232–2248. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01657.x.
- Bulman, C.R., Wilson, R.J., Holt, A.R., Gálvez Bravo, L., Early, R.I., Warren, M.S., and Thomas, C.D. 2007. Minimum viable metapopulation size, extinction debt, and the conservation of a declining species. *Ecol Appl* **17**(5): 1460–1473. doi:10.1890/06-1032.1.
- Buoro, M., and Carlson, S.M. 2014. Life-history syndromes: Integrating dispersal through space and time. *Ecology Letters* **17**(6): 756–767. doi:10.1111/ele.12275.

- Buoro, M., and Lamarins, A. 2020. Évaluation des effets des stratégies de dispersion sur la résilience et la persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique (*Salmo salar*). Résilience et persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique. Research Report, OFB ; INRAE ; Institut Agro - Agrocampus Ouest ; UPPA. Available from <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03083949>
- Buoro, M., and Prévost, E. 2018. Adaptation des mesures de gestion face au changement climatique : influence des flux migratoires entre populations. Rapport de synthèse. Research Report, Inconnu. Available from <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02184262>
- Burgman, M., Carr, A., Godden, L., Gregory, R., McBride, M., Flander, L., and Maguire, L. 2011. Redefining expertise and improving ecological judgment. *Conservation Letters* **4**(2): 81–87. doi:10.1111/j.1755-263X.2011.00165.x.
- Butler, J.R.A., Radford, A., Riddington, G., and Laughton, R. 2009. Evaluating an ecosystem service provided by Atlantic salmon, sea trout and other fish species in the River Spey, Scotland: The economic impact of recreational rod fisheries. *Fisheries Research* **96**(2): 259–266. doi:10.1016/j.fishres.2008.12.006.
- Castelnaud, G. 2001. Localisation de la pêche, effectifs de pêcheurs et production des espèces amphihalines dans les fleuves français. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* (357–360): 439–460. EDP Sciences. doi:10.1051/kmae/2001060.
- Castelnaud, G., Guerault, D., Desaunay, Y., and Elie, P. 1994. Production et abondance de la civelle en France au début des années 90. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* (335): 263–287. doi:10.1051/kmae:1994016.
- Castro-Santos, T., and Letcher, B.H. 2010. Modeling migratory energetics of Connecticut River American shad (*Alosa sapidissima*): implications for the conservation of an iteroparous anadromous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**(5): 806–830. doi:10.1139/F10-026.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., Garcia, A., Pringle, R.M., and Palmer, T.M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* **1**(5): e1400253–e1400253. doi:10.1126/sciadv.1400253.
- Cleasby, I.R., Owen, E., Wilson, L., Wakefield, E.D., O'Connell, P., and Bolton, M. 2020. Identifying important at-sea areas for seabirds using species distribution models and hotspot mapping. *Biological Conservation* **241**: 108375. doi:10.1016/j.biocon.2019.108375.
- Cooke, R.M. 1991. Experts in uncertainty: opinion and subjective probability in science. Oxford University Press, New York.
- Courchamp, F., Berec, L., and Gascoigne, J. 2008. Allee Effects in Ecology and Conservation. OUP Oxford.
- Crutzen, P.J. 2002. Geology of mankind. *Nature* **415**(6867): 23–23. doi:10.1038/415023a.

- Crutzen, P.J. 2006. The “Anthropocene.” *In Earth System Science in the Anthropocene. Edited by E. Ehlers and T. Krafft. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg. pp. 13–18. doi:10.1007/3-540-26590-2_3.*
- Cummins, J. 2011. A Compilation of Historical Perspectives on the Natural History and Abundance of American Shad and Other Herring in the Potomac River. Retrieved November 22.
- Dadswell, M., Melvin, G., Williams, P.J., and Themelis, D.E. 1987. Influences of origin, life history, and chance on the Atlantic coast migration of American shad. *American Fisheries Society Symposium 1*: 313–330.
- Dahlke, F.T., Wohlrab, S., Butzin, M., and Pörtner, H.-O. 2020. Thermal bottlenecks in the life cycle define climate vulnerability of fish. *Science. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.aaz3658.*
- Dambrine, C. 2017. Distribution en mer de la Grande alose et de l’Alose feinte Apport de la modélisation empirique de niche écologique. Rapport de fin d’étude, 69.p.
- Danto, A. 2021. L’impossible gouvernement de la migration? Gestions locales d’espèces globales : les migrateurs amphihalins (anguille européenne et saumon atlantique). *VertigO - la revue électronique en sciences de l’environnement (Volume 21 numéro 1). Les éditions en environnements VertigO. doi:10.4000/vertigo.30743.*
- Davies, P., Britton, R.J., Nunn, A.D., Dodd, J.R., Crundwell, C., Velterop, R., Ó’Maoléidigh, N., O’Neill, R., Sheehan, E.V., Stamp, T., and Bolland, J.D. 2020. Novel insights into the marine phase and river fidelity of anadromous twaite shad *Alosa fallax* in the UK and Ireland. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. doi:10.1002/aqc.3343.*
- Drouineau, H., Carter, C., Rambonilaza, M., Beaufaron, G., Bouleau, G., Gassiat, A., Lambert, P., le Floch, S., Tétard, S., and de Oliveira, E. 2018. River Continuity Restoration and Diadromous Fishes: Much More than an Ecological Issue. *Environmental Management 61*(4): 671–686. doi:10.1007/s00267-017-0992-3.
- Dumoulin, N. 2007. SimAquaLife : un cadriciel pour la modélisation de la dynamique spatiale d’organismes aquatiques. *Techniques et sciences informatiques 26*(6): 701–721. doi:10.3166/tsi.26.701-721.
- Durbin, A.G., Nixon, S.W., and Oviatt, C.A. 1979. Effects of the Spawning Migration of the Alewife, *Alosa Pseudoharengus*, on Freshwater Ecosystems. *Ecology 60*(1): 8–17. doi:10.2307/1936461.
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Richardson, D.M., Le Maitre, D.C., and van Jaarsveld, A.S. 2008. Mapping ecosystem services for planning and management. *Agriculture, Ecosystems & Environment 127*(1): 135–140. doi:10.1016/j.agee.2008.03.013.
- Elith, J., and Leathwick, J.R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 40*(1): 677–697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.

- Elliott, S.A.M., Deleys, N., Rivot, E., Acou, A., Reveillac, E., and Beaulaton, L. 2020b. Report on the ecology of diadromous fish at sea. Research Report, OFB ; INRAE ; Institut Agro - Agrocampus Ouest ; UPPA. Available from <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03233520>
- Ellis, E.C. 2021. *L'Anthropocène*. EDP sciences.
- Evans, M.R., Grimm, V., Johst, K., Knuuttila, T., de Langhe, R., Lessells, C.M., Merz, M., O'Malley, M.A., Orzack, S.H., Weisberg, M., Wilkinson, D.J., Wolkenhauer, O., and Benton, T.G. 2013. Do simple models lead to generality in ecology? *Trends in Ecology & Evolution* **28**(10): 578–583. doi:10.1016/j.tree.2013.05.022.
- Evans, N.T., and Lamberti, G.A. 2017. Freshwater fisheries assessment using environmental DNA: A primer on the method, its potential, and shortcomings as a conservation tool. *Fisheries research*. Elsevier B.V. Available from <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.09.013>
- Faivre, R., Iooss, B., Mahévas, S., and ScholarVox (Cyberlibris). 2013. *Analyse de sensibilité et exploration de modèles : application aux sciences de la nature et de l'environnement*. Editions Quae, Paris. Available from <https://cyberlibris-bdeb.proxy.collecto.ca/catalog/book/88817345>.
- Fischer, J., and Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* **16**(3): 265–280. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x.
- Fox, R.J., Donelson, J.M., Schunter, C., Ravasi, T., and Gaitán-Espitia, J.D. 2019. Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **374**(1768): 20180174. Royal Society. doi:10.1098/rstb.2018.0174.
- Frank, B.M., and Baret, P.V. 2013. Simulating brown trout demogenetics in a river/nursery brook system: The individual-based model DemGenTrout. *Ecological Modelling* **248**: 184–202. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.09.017.
- Furnestin, J. 1952. L'alose d'El Kansera, cas d'une adaptation totale d'une espèce anadrome aux eaux douces. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences* 234, 2018–2020
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology* 2nd edition, Sinauer Associates Inc. Sunderland, Mass.
- Gahagan, B.I., Gherard, K.E., and Schultz, E.T. 2010. Environmental and Endogenous Factors Influencing Emigration in Juvenile Anadromous Alewives. *Transactions of the American Fisheries Society* **139**(4): 1069–1082. Taylor & Francis. doi:10.1577/T09-128.1.
- Gardner, E.J. 1972. *History of biology*. In 3d ed. Burgess Pub. Co, Minneapolis.
- Garibaldi, A., and Turner, N. 2004. Cultural Keystone Species: Implications for Ecological Conservation and Restoration. *Ecology and Society* **9**. doi:10.5751/ES-00669-090301.
- Garland, T., and Adolph, S.C. 1994. Why Not to Do Two-Species Comparative Studies: Limitations on Inferring Adaptation. *Physiological Zoology* **67**(4): 797–828. The University of Chicago Press. doi:10.1086/physzool.67.4.30163866.

- Gaucherel, C., Houllier, F., AUCLAIR, D., and Houet, T. 2014. Dynamic Landscape Modelling : The Quest for a Unifying Theory. *Living reviews in landscape Research* **8**(2): 5–31. doi:10.12942/lrlr-2014-2.
- Gende, S.M., Quinn, T.P., Willson, M.F., Heintz, R., and Scott, T.M. 2004. Magnitude and Fate of Salmon-Derived Nutrients and Energy in a Coastal Stream Ecosystem. *Journal of Freshwater Ecology* **19**(1): 149–160. Taylor & Francis. doi:10.1080/02705060.2004.9664522.
- Gilligan-Lunda, E.K., Stich, D.S., Mills, K.E., Bailey, M.M., and Zydlewski, J.D. 2021. Climate Change May Cause Shifts in Growth and Instantaneous Natural Mortality of American Shad Throughout Their Native Range. *Trans Am Fish Soc* **150**(3): 407–421. doi:10.1002/tafs.10299.
- Ginot, V., Gaba, S., Beaudouin, R., Aries, F., and Monod, H. 2006. Combined use of local and ANOVA-based global sensitivity analyses for the investigation of a stochastic dynamic model: Application to the case study of an individual-based model of a fish population. *Ecological Modelling* **193**(3): 479–491. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.08.025.
- Glebe, B.D., and Leggett, W.C. 1981. Latitudinal Differences in Energy Allocation and Use During the Freshwater Migrations of American Shad (*Alosa sapidissima*) and Their Life History Consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**(7): 806–820. NRC Research Press. doi:10.1139/f81-109.
- Golovanov, V.K. 2013. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients. *J. Ichthyol.* **53**(4): 252–280. doi:10.1134/S0032945213030016.
- Gotelli, N.J. 1991. Metapopulation Models: The Rescue Effect, the Propagule Rain, and the Core-Satellite Hypothesis. *The American Naturalist* **138**(3): 768–776. [University of Chicago Press, American Society of Naturalists].
- Greene, K.E., Zimmerman, J.L., Laney, R.W., and Thomas-Blate, J.C. 2009. Atlantic Coast Diadromous Fish Habitat: A Review of Utilization, Threats, Recommendations for Conservation, and Research Needs. : 484.
- Griffith, D.A. 1987. Spatial autocorrelation. A Primer (Washington, DC, Association of American Geographers). Citeseer.
- de Groot, S.J. 2002. A review of the past and present status of anadromous fish species in the Netherlands: is restocking the Rhine feasible? *Hydrobiologia* **478**(1): 205–218. doi:10.1023/A:1021038916271.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P., Tulloch, A., Regan, T., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T., Rhodes, J., Maggini, R., Setterfield, S., Elith, J., Schwartz, M., Wintle, B., Broennimann, O., Austin, M., and Buckley, Y. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology letters* **16**: 1424–1435. doi:10.1111/ele.12189.

- Guisan, A., and Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**(2): 147–186. doi:10.1016/S0304-3800(00)00354-9.
- Haider, D.M., and Haider, M. 2018. How to Support the Process of Forming Analogies to Facilitate Model-Building in Science Education. *Journal of Education and Human Development* **7**(1): 9.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., and Kroon, H. de. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* **12**(10): e0185809. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pone.0185809.
- Hammer, M. 2009. Whose Fish? Managing Salmonids and Humans in Complex Social-Ecological Systems: Examples from the Baltic Sea Region. In: Haro, a., smith, k. l., rulfson, r. a., moffitt, c. m., klauda, r. j., dadswell, m. j., cunjak, r. a., cooper, j. e., beal, k. l. & avery, t. s. (eds.) *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment*
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**(6706): 41–49. Nature Publishing Group. doi:10.1038/23876.
- Hanski, I., and Gilpin, M.E. (Editors). 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, CA.
- Hanski, I., and Hanski, P. in the D. of E. and S.I. 1999. *Metapopulation Ecology*. OUP Oxford.
- Hanski, I., Moilanen, A., and Gyllenberg, M. 1996. Minimum Viable Metapopulation Size. *The American Naturalist* **147**(4): 527–541. The University of Chicago Press. doi:10.1086/285864.
- Hare, J.A., Borggaard, D.L., Alexander, M.A., Bailey, M.M., Bowden, A.A., Damon-Randall, K., Didden, J.T., Hasselman, D.J., Kerns, T., McCrary, R., McDermott, S., Nye, J.A., Pierce, J., Schultz, E.T., Scott, J.D., Starks, C., Sullivan, K., and Beth Tooley, M. 2021. A Review of River Herring Science in Support of Species Conservation and Ecosystem Restoration. *Marine and Coastal Fisheries* **13**(6): 627–664. doi:10.1002/mcf2.10174.
- Harris, N.L., Goldman, E., Gabris, C., Nordling, J., Minnemeyer, S., Ansari, S., Lippmann, M., Bennett, L., Raad, M., Hansen, M., and Potapov, P. 2017. Using spatial statistics to identify emerging hot spots of forest loss. *Environmental Research Letters* **12**: 024012. doi:10.1088/1748-9326/aa5a2f.
- Haskell, C.A. 2018. From salmon to shad: Shifting sources of marine-derived nutrients in the Columbia River Basin. *Ecology of Freshwater Fish* **27**(1): 310–322. doi:10.1111/eff.12348.
- Hasselman, D., Hinrichsen, R., Shields, B., and Ebbesmeyer, C. 2012. The Rapid Establishment, Dispersal, and Increased Abundance of Invasive American Shad in the Pacific Northwest. *Fisheries* **37**: 103–114. doi:10.1080/03632415.2012.659938.
- Hasselman, D.J., Ricard, D., and Bentzen, P. 2013. Genetic diversity and differentiation in a wide ranging anadromous fish, American shad (*Alosa sapidissima*), is correlated with latitude. *Molecular Ecology* **22**(6): 1558–1573. doi:10.1111/mec.12197.
- Hastie, T.J., and Tibshirani, R.J. 1990. *Generalized Additive Models*. CRC Press.

- Heino, M., Godø, O.R., and Dieckmann, U. 2019. The generalization of Gulland's method: How to estimate maturity ogives when juvenile data are missing while spawner demography is known. *Fisheries Research* **219**: 105265. doi:10.1016/j.fishres.2019.04.001.
- Helmuth, B., Kingsolver, J.G., and Carrington, E. 2005. Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Annu Rev Physiol* **67**: 177–201. doi:10.1146/annurev.physiol.67.040403.105027.
- Hoffman, J.C., Limburg, K.E., Bronk, D.A., and Olney, J.E. 2008. Overwintering habitats of migratory juvenile American shad in Chesapeake Bay. *Environ Biol Fish* **81**(3): 329–345. doi:10.1007/s10641-007-9204-y.
- Holmlund, C.M., and Hammer, M. 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics* **29**(2): 253–268. doi:10.1016/S0921-8009(99)00015-4.
- Hood, E., Fellman, J.B., Edwards, R.T., D'Amore, D.V., and Scott, D. 2019. Salmon-derived nutrient and organic matter fluxes from a coastal catchment in southeast Alaska. *Freshwater Biology* **64**(6): 1157–1168. doi:10.1111/fwb.13292.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., and Wardle, D.A. 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs* **75**(1): 3–35. doi:10.1890/04-0922.
- Huey, R., Gilchrist, G., Hendry, A., Sax, D., Stachowicz, J., and Gaines, S. 2005. Using invasive species to study evolution. Case studies with *Drosophila* and salmon. undefined. Available from <https://www.semanticscholar.org/paper/Using-invasive-species-to-study-evolution.-Case-and-Huey-Gilchrist/ebe86d3e5141ca142149dd1fe9bfe01175378662>
- Huey, R.B., and Berrigan, D. 2001. Temperature, Demography, and Ectotherm Fitness. : 7.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* **22**: 415–427. Cold Spring Harbor Laboratory Press. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039.
- IPBES. 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Zenodo. doi:10.5281/ZENODO.5517154. https://ipbes.net/sites/default/files/2020-02/ipbes_global_assessment_report_summary_for_policymakers_fr.pdf
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2018. Global warming of 1.5°C. Available from: <http://www.ipcc.ch/report/sr15/>
- James, A., Low-Choy, S., and Mengersen, K. 2010. Elicitor: An expert elicitation tool for regression in ecology. *Environmental Modelling and Software* **25**(1): 129–145. Elsevier BV.
- Jatteau, P., Drouineau, H., Charles, K., Carry, L., Lange, F., and Lambert, P. 2017. Thermal tolerance of allis shad (*Alosa alosa*) embryos and larvae: Modeling and potential applications. *Aquatic Living Resources* **30**: 2. doi:10.1051/alr/2016033.

- Johnson, L.L., Ylitalo, G.M., Sloan, C.A., Anulacion, B.F., Kagley, A.N., Arkoosh, M.R., Lundrigan, T.A., Larson, K., Siipola, M., and Collier, T.K. 2007. Persistent organic pollutants in outmigrant juvenile chinook salmon from the Lower Columbia Estuary, USA. *Science of the Total Environment* **2–3**(374): 342–366. doi:10.1016/j.scitotenv.2006.11.051.
- Jones, C.M. 2006. Estuarine and Diadromous Fish Metapopulations. *In* *Marine Metapopulations*. Elsevier. pp. 119–154. doi:10.1016/B978-012088781-1/50007-8.
- Jones, L.P., Turvey, S.T., Massimino, D., and Papworth, S.K. 2020. Investigating the implications of shifting baseline syndrome on conservation. *People and Nature* **2**(4): 1131–1144. doi:10.1002/pan3.10140.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Hansen, L.P. 2003. Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* **62**(3): 641–657. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00053.x.
- Kahnle, A., and Hattala, K. 2012. Relative Sensitivity of New England American Shad to Fishing, Discard Mortality, and Dam Passage Failure or Mortality. *Marine and Coastal Fisheries* **4**(1): 294–301. doi:10.1080/19425120.2012.675981.
- Kearney, M., and Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* **12**(4): 334–350. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x.
- Keefer, M.L., and Caudill, C.C. 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates. *Rev Fish Biol Fisheries* **24**(1): 333–368. doi:10.1007/s11160-013-9334-6.
- Keefer, M.L., Caudill, C.C., Peery, C.A., and Moser, M.L. 2012. Context-dependent diel behavior of upstream-migrating anadromous fishes. *Environ Biol Fish* **96**(6): 691–700. doi:10.1007/s10641-012-0059-5.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, É., and Allardi, J. 2011. *Les poissons d'eau douce de France*. Biotope.
- Khaled, S. 2018. Étude de faisabilité d'un observatoire des migrateurs amphihalins en mer (France métropolitaine). : 76.
- Klauda, R.J., Fischer, S.A., Hall Jr, L.W., and Sullivan, J.A. 1991. American shad and hickory shad. Habitat requirements for Chesapeake Bay living resources (SL Fun derburk, SJ Jordan, JA Mihursky, and D. Riley, eds.): 9–1.
- Kramer, A.M., Dennis, B., Liebhold, A.M., and Drake, J.M. 2009. The evidence for Allee effects. *Popul Ecol* **51**(3): 341. doi:10.1007/s10144-009-0152-6.
- Kuhnert, P.M. 2011. Four case studies in using expert opinion to inform priors. *Environmetrics* **22**(5): 662–674. doi:10.1002/env.1115.
- Kuhnert, P.M., Martin, T.G., and Griffiths, S.P. 2010. A guide to eliciting and using expert knowledge in Bayesian ecological models. *Ecology Letters* **13**(7): 900–914. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01477.x.

- Kuparinen, A., and Hutchings, J.A. 2014. Increased natural mortality at low abundance can generate an Allee effect in a marine fish. *R. Soc. open sci.* **1**(2): 140075. doi:10.1098/rsos.140075.
- Lambert, P., Vandembulcke, D.M., Rochard, E., Bellariva, J.L., and Castelnaud, G. 2001. Âge à la migration de reproduction des géniteurs de trois cohortes de grandes aloses (*Alosa alosa*) dans le bassin versant de la Garonne (France). *Bull. Fr. Pêche Piscic.* (362–363): 973–987. EDP Sciences. doi:10.1051/kmae:2001031.
- Lassalle, G. 2008. Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins : Une approche par modélisation à l'échelle continentale. phdthesis, Doctorat sciences et environnement, spécialité écologie aquatique, Université Bordeaux I. Available from <https://hal.inrae.fr/tel-02591487>
- Lassalle, G., and Béguer, M. 2009. Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous fish to climate change. *American Fisheries Society Symposium* **69**: 175–193.
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., and Rochard, E. 2008a. Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **141**(4): 1105–1118. doi:10.1016/j.biocon.2008.02.010.
- Lassalle, G., Crouzet, P., Gessner, J., and Rochard, E. 2010. Global warming impacts and conservation responses for the critically endangered European Atlantic sturgeon. *Biological Conservation* **143**(11): 2441–2452. doi:10.1016/j.biocon.2010.06.008.
- Lassalle, G., and Rochard, E. 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* **15**(5): 1072–1089. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01794.x.
- Lassalle, G., Trancart, T., Lambert, P., and Rochard, E. 2008b. Latitudinal variations in age and size at maturity among allis shad *Alosa alosa* populations. *Journal of Fish Biology* **73**: 1799–1809. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.02036.x.
- Leggett, W., Savoy, T., and Tomichuk, C. 2004. The Impact of Enhancement Initiatives on the Structure and Dynamics of the Connecticut River Population of American Shad. *American Fisheries Society Monograph*. Available from https://scholarworks.umass.edu/fishpassage_journal_articles/1373.
- Leggett, W.C., and Carscadden, J.E. 1978. Latitudinal Variation in Reproductive Characteristics of American Shad (*Alosa sapidissima*): Evidence for Population Specific Life History Strategies in Fish. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **35**(11): 1469–1478. NRC Research Press. doi:10.1139/f78-230.
- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Besse, T., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Corre, J., Croguennec, E., Sophie, Mikaélian, D., Josset, Q., Laëtitia, Gurun, L., Schaeffer, F., and Laffaille, P. 2021. Diadromous fish modified timing of upstream migration over the last 30 years in France. *Freshwater Biology* **66**: 286–302. doi:10.1111/fwb.13638.

- Leim, A.H. 1924. The life history of the shad (*Alosa sapidissima* (Wilson)) with special reference to the factors limiting its abundance. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries* **2**(1): 161–284.
- Levin, S.A. 1974. Some mathematical questions in biology. American Mathematical Soc.
- Lewis, S.L., and Maslin, M.A. 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* **519**: 171.
- Liebig, J.F. von, and Playfair, L.P.B. 1840. *Organic Chemistry in Its Applications to Agriculture and Physiology*. Taylor and Walton.
- Limburg, K., Hattala, K.A., and Kahnle, A. 2003. American shad in its native range. *Biodiversity, Status, and Conservation of the World's Shads* **2003**: 125–140.
- Limburg, K.E., and Waldman, J.R. 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience* **59**(11): 955–965. doi:10.1525/bio.2009.59.11.7.
- López-Hoffman, L., Varady, R.G., Flessa, K.W., and Balvanera, P. 2010. Ecosystem services across borders: a framework for transboundary conservation policy. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**(2): 84–91. doi:10.1890/070216.
- Ludwig, D., Walters, C.J., 1985. Are age-structured models appropriate for catch-effort data? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**, 1066-1072.
- MacMillan, D.C., and Marshall, K. 2006. The Delphi process – an expert-based approach to ecological modelling in data-poor environments. *Animal Conservation* **9**(1): 11–19. doi:10.1111/j.1469-1795.2005.00001.x.
- Maitland, P.S. (Peter), and Hatton-Ellis, T.W. 2003. Ecology of the allis and twaite shad: *Alosa alosa* and *Alosa fallax*. English Nature, Peterborough.
- Manly, B.F.J. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. *In* 2nd ed. Chapman & Hall, London, New York.
- Martin, C.L., Momtaz, S., Gaston, T., and Moltschaniwskyj, N.A. 2016. A systematic quantitative review of coastal and marine cultural ecosystem services: Current status and future research. *Marine Policy* **C(74)**: 25–32. doi:10.1016/j.marpol.2016.09.004.
- Martin, J., Rougemont, Q., Drouineau, H., Launey, S., Jatteau, P., Bareille, G., Berail, S., Pécheyran, C., Feunteun, E., Roques, S., Clavé, D., Nachón, D.J., Antunes, C., Mota, M., Réveillac, E., and Daverat, F. 2015. Dispersal capacities of anadromous Allis shad population inferred from a coupled genetic and otolith approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **72**(7): 991–1003. doi:10.1139/cjfas-2014-0510.
- Martin, T.G., Burgman, M.A., Fidler, F., Kuhnert, P.M., Low-Choy, S., McBride, M., and Mengersen, K. 2012. Eliciting Expert Knowledge in Conservation Science: *Elicitation of Expert Knowledge*. *Conservation Biology* **26**(1): 29–38. doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01806.x.

- Martin, T.G., Kuhnert, P.M., Mengersen, K., and Possingham, H.P. 2005. The Power of Expert Opinion in Ecological Models Using Bayesian Methods: Impact of Grazing on Birds. *Ecological Applications* **15**(1): 266–280. doi:10.1890/03-5400.
- McBride, M.F., and Burgman, M.A. 2012. What Is Expert Knowledge, How Is Such Knowledge Gathered, and How Do We Use It to Address Questions in Landscape Ecology? *In* Expert Knowledge and Its Application in Landscape Ecology. *Edited by* A.H. Perera, C.A. Drew, and C.J. Johnson. Springer, New York, NY. pp. 11–38. doi:10.1007/978-1-4614-1034-8_2.
- McCauley, S.J., and Mabry, K.E. 2011. Climate change, body size, and phenotype dependent dispersal. *Trends Ecol Evol* **26**(11): 554–555; author reply 555–556. doi:10.1016/j.tree.2011.06.017.
- McDowall, R.M. 1988. Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments. Croom Helm. Available from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=NZ8900042>
- McDowall, R.M. 1994. The origins of New Zealand's chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Mar. Fish. Rev.* **56**: 1–7.
- McIntosh, R.P. 1985. *The Background of Ecology: Concept and Theory*. Cambridge University Press, Cambridge. doi:10.1017/CBO9780511608537.
- McPhee, J. 2003. *The Founding Fish*. Farrar, Straus and Giroux.
- Melvin, G., Dadswell, M., and Martin, J. 1986a. Fidelity of American Shad, *Alosa sapidissima* (Gupeidae), to its River of Previous Spawning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**: 640–646. doi:10.1139/f86-077.
- Melvin, G.D., Dadswell, M.J., and Martin, J.D. 1986b. Fidelity of American Shad, *Alosa sapidissima* (Gupeidae), to its River of Previous Spawning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**(3): 640–646. doi:10.1139/f86-077.
- Millennium Ecosystem Assessment (Program) (*Editor*). 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Moore, J.W., Schindler, D.E., and Scheuerell, M.D. 2004. Disturbance of freshwater habitats by anadromous salmon in Alaska. *Oecologia* **139**(2): 298–308. doi:10.1007/s00442-004-1509-3.
- Moran, P. a. P. 1948. The Interpretation of Statistical Maps. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* **10**(2): 243–251. doi:10.1111/j.2517-6161.1948.tb00012.x.
- Morton, C., Knowler, D., Brugere, C., Lymer, D., and Bartley, D. 2017. Valuation of fish production services in river basins: A case study of the Columbia River. *Ecosystem Services* **24**: 101–113. doi:10.1016/j.ecoser.2017.02.007.
- Nachón, D.J., Bareille, G., Drouineau, H., Tabouret, H., Taverny, C., Boisneau, C., Berail, S., Pécheyran, C., Claverie, F., and Daverat, F. 2019. 80's population-specific compositions of two related anadromous shad species during the oceanic phase determined by microchemistry

- of archived otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. doi:10.1139/cjfas-2018-0444.
- Nachón, D.J., Mota, M., Antunes, C., Servia, M.J., and Cobo, F. 2016. Marine and continental distribution and dynamic of the early spawning migration of twaite shad (*Alosa fallax* (Lacépède, 1803)) and allis shad (*Alosa alosa* (Linnaeus, 1758)) in the north-west of the Iberian Peninsula. *Marine and Freshwater Research* **67**(8): 1229–1240. doi:10.1071/MF14243.
- Nack, C.C., Swaney, D.P., and Limburg, K.E. 2019. Historical and Projected Changes in Spawning Phenologies of American Shad and Striped Bass in the Hudson River Estuary. *Marine and Coastal Fisheries* **11**(3): 271–284. doi:10.1002/mcf2.10076.
- Nelson, T.A., and Boots, B. 2008. Detecting spatial hot spots in landscape ecology. *Ecography* **31**(5): 556–566. doi:10.1111/j.0906-7590.2008.05548.x.
- Neves, R.J., and Depres, L. 1979. The oceanic migration of American Shad, *Alosa sapidissima*, along the atlantic coast. Depres/2dbcfcc9d822bc587c31bc1628017f2106d9500c
- O’Hagan, A. (Editor). 2006. *Uncertain judgements: eliciting experts’ probabilities*. John Wiley & Sons, London ; Hoboken, NJ.
- O’Neill, S.J., Osborn, T.J., Hulme, M., Lorenzoni, I., and Watkinson, A.R. 2008. Using expert knowledge to assess uncertainties in future polar bear populations under climate change. *Journal of Applied Ecology* **45**(6): 1649–1659. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01552.x.
- OSPAR Commission (2009a). ‘Background Document for Sea Lamprey *Petromyzon marinus*.’ Biodiversity Series. (OSPAR Commission: London.) Available at http://qsr2010.ospar.org/media/assessments/Species/p00431_Sea_lamprey.pdf
- OSPAR Commission (2009b). ‘Background Document for Allis Shad *Alosa alosa*.’ Biodiversity Series. (OSPAR Commission: London.) Available at http://qsr2010.ospar.org/media/assessments/Species/P00418_Allis_shad.pdf
- Neill, S.J., Osborn, T.J., Hulme, M., Lorenzoni, I., and Watkinson, A.R. 2008. Using expert knowledge to assess uncertainties in future polar bear populations under climate change. *Journal of Applied Ecology* **45**(6): 1649–1659. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01552.x.
- Ord, J.K., and Getis, A. 1995. Local Spatial Autocorrelation Statistics: Distributional Issues and an Application. *Geographical Analysis* **27**(4): 286–306. doi:10.1111/j.1538-4632.1995.tb00912.x.
- Ovaskainen, O., Hottola, J., and Siitonen, J. 2010. Modeling species co-occurrence by multivariate logistic regression generates new hypotheses on fungal interactions. *Ecology* **91**(9): 2514–2521. doi:10.1890/10-0173.1.

- Pascual, M., Bentzen, P., Riva Rossi, C., Mackey, G., Kinnison, M., and Walker, R. 2001. First Documented Case of Anadromy in a Population of Introduced Rainbow Trout in Patagonia, Argentina. *53 Transactions of the American Fisheries Society* **130**: 53–67. doi:10.1577/1548-8659(2001)130<0053:FDCOAI>2.0.CO;2.
- Pauly, D. 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth : a generalization of von Bertalanffy's Growth Formula. thesis, Christian-Albrechts-Universität Kiel. Available from <https://oceanrep.geomar.de/41323/> [accessed 20 November 2021].
- Pauly, D. 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends Ecol Evol* **10**(10): 430. doi:10.1016/s0169-5347(00)89171-5.
- Paumier, A., Drouineau, H., Boutry, S., Sillero, N., and Lambert, P. 2019a. Assessing the relative importance of temperature, discharge, and day length on the reproduction of an anadromous fish (*Alosa alosa*). *Freshwater Biology*. doi:10.1111/fwb.13418.
- Paumier, A., Drouineau, H., Carry, L., Nachón, D.J., and Lambert, P. 2019b. A field-based definition of the thermal preference during spawning for allis shad populations (*Alosa alosa*). *Environ Biol Fish* **102**(6): 845–855. doi:10.1007/s10641-019-00874-7.
- Payne, J.L., Bush, A.M., Heim, N.A., Knope, M.L., and McCauley, D.J. 2016. Ecological selectivity of the emerging mass extinction in the oceans. *Science* **353**(6305): 1284–1286. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.aaf2416.
- Pearce, J.L., Cherry, K., Drielsma, M., Ferrier, S., and Whish, G. 2001. Incorporating Expert Opinion and Fine-Scale Vegetation Mapping into Statistical Models of Faunal Distribution. *Journal of Applied Ecology* **38**(2): 412–424. [British Ecological Society, Wiley].
- Pigliucci, M. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology* **209**(12): 2362–2367. doi:10.1242/jeb.02070.
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., and Sexton, J.O. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* **344**(6187): 1246752. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.1246752.
- Piou, C., and Prévost, E. 2012. A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological Modelling* **231**: 37–52. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.01.025.
- Piou, C., and Prévost, E. 2013. Contrasting effects of climate change in continental vs. oceanic environments on population persistence and microevolution of Atlantic salmon. *Global change biology*. doi:10.1111/gcb.12085.
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrøm, U., and Vaz, S. 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach: Spatial distribution of fish populations. *Fisheries Oceanography* **20**(1): 1–17. doi:10.1111/j.1365-2419.2010.00546.x.

- Pont, D., Delaigue, O., Belliard, J., Marzin, A., and Logez, M. 2013. Programme IPR+. Révision de l'indice poisson rivière pour l'application de la DCE. Version V.2.0 de l'indicateur. Research Report, irstea. Available from <https://hal.inrae.fr/hal-03303390>
- Pont, D., Hugueny, B., and Rogers, C. 2007. Development of a fish-based index for the assessment of river health in Europe: the European Fish Index. *Fisheries Management and Ecology* **14**(6): 427–439. doi:10.1111/j.1365-2400.2007.00577.x.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* **25**(6): 345–353. doi:10.1016/j.tree.2010.01.007.
- Poulet, C., Barber-O'Malley, B.L., Lassalle, G., and Lambert, P. 2021a. Quantification of land–sea nutrient fluxes supplied by allis shad across the species' range. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*: 1–15. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2021-0012.
- Poulet, C., Paumier, A., Lassalle, G., Pierre, M., and Lambert, P. 2021b. Simulating upstream migration and spawning timing effects to allis shad reproductive success. *Environ Biol Fish.* doi:10.1007/s10641-021-01151-2.
- PRB (Population Reference Bureau) (2016) 2015 World Population Data Sheet. Washington DC.
- Pressey, R. 2003. Introduction to systematic conservation planning in the Cape Floristic Region. *Biological Conservation* **112**: 1–13. doi:10.1016/S0006-3207(02)00418-4.
- Quinn, T.P., Carlson, S.M., Gende, S.M., and Rich, Jr., H.B. 2009. Transportation of Pacific salmon carcasses from streams to riparian forests by bears. *Can. J. Zool.* **87**(3): 195–203. NRC Research Press. doi:10.1139/Z09-004.
- Quinn, T.P., Hodgson, S., Flynn, L., Hilborn, R., and Rogers, D.E. 2007. Directional selection by fisheries and the timing of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) migrations. *Ecol Appl* **17**(3): 731–739. doi:10.1890/06-0771.
- Rabalais, N., Turner, R., Diaz, R., Rabalais, D., Turner, D., and Justi. 2009. Global Change and Eutrophication of Coastal Waters. – *ICES Journal of Marine Science* **66**: 0–0. doi:10.1093/icesjms/fsp047.
- Randon, M., Daverat, F., Bareille, G., Jatteau, P., Martin, J., Pecheyran, C., and Drouineau, H. 2018. Quantifying exchanges of Allis shads between river catchments by combining otolith microchemistry and abundance indices in a Bayesian model. *ICES Journal of Marine Science* **75**(1): 9–21. doi:10.1093/icesjms/fsx148.
- R Robin, S. (2021). Le rôle des AMP pour les poissons amphihalins. Stage de fin d'étude. 62 p.
- Ross, R., Bennett, R., and Backman, T. 1993. Habitat use by spawning adult, egg, and larval American shad in the Delaware River. undefined.
- Rosso, L., Lobry, J.R., Bajard, S., and Flandrois, J.P. 1995. Convenient Model To Describe the Combined Effects of Temperature and pH on Microbial Growth. *Appl. Environ. Microbiol.* **61**(2): 610.

- Rougier, T. 2014, April 29. Repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens dans un contexte de changement climatique : une approche exploratoire par modélisation dynamique mécaniste. thesis, Bordeaux.
- Rougier, T., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. 2014. The GR3D model, a tool to explore the Global Repositioning Dynamics of Diadromous fish Distribution. *Ecological Modelling* **283**: 31–44. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.03.019.
- Rougier, T., Lambert, P., Drouineau, H., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., Aprahamian, M., Rivot, E., and Rochard, E. 2012. Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES Journal of Marine Science* **69**(10): 1802–1811. doi:10.1093/icesjms/fss149.
- Rougier, T., Lassalle, G., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. 2015. The Combined Use of Correlative and Mechanistic Species Distribution Models Benefits Low Conservation Status Species. *PLOS ONE* **10**(10): e0139194. doi:10.1371/journal.pone.0139194.
- Roule, L. 1925. Le thermotropisme dans la migration de l'alse. *Compte-Rendu de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences*: 654–657.
- Runge, C.A., Martin, T.G., Possingham, H.P., Willis, S.G., and Fuller, R.A. 2014. Conserving mobile species. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**(7): 395–402. doi:10.1890/130237.
- Sabatié, M.-R. 1993, January 1. Recherches sur l'écologie et la biologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa* Linne, 1758 et *Alosa fallax* Lacépède, 1803) : exploitation et taxinomie des populations atlantiques : bioécologie des aloses de l'Oued Sebou. These de doctorat, Brest. Available from <http://www.theses.fr/1993BRES2005>
- Sage, R.F. 2020. Global change biology: A primer. *Global Change Biology* **26**(1): 3–30. doi:10.1111/gcb.14893.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., and Wall, D.H. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.287.5459.1770.
- Saltelli, A. (*Editor*). 2008. *Global sensitivity analysis: the primer*. John Wiley, Chichester, England ; Hoboken, NJ.
- Saltelli, A., Chan, K., and Scott, E.M. (*Editors*). 2000. *Sensitivity analysis*. Wiley, Chichester ; New York.
- Sanford, G.M., Lutterschmidt, W.I., and Hutchison, V.H. 2002. The Comparative Method Revisited. *BioScience* **52**(9): 830–836. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0830:TCMR]2.0.CO;2.

- Saunders, S.P., Cuthbert, F.J., and Zipkin, E.F. 2018. Evaluating population viability and efficacy of conservation management using integrated population models. *Journal of Applied Ecology* **55**(3): 1380–1392. doi:10.1111/1365-2664.13080.
- Schindler, D.E., Scheuerell, M.D., Moore, J.W., Gende, S.M., Francis, T.B., and Palen, W.J. 2003. Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**(1): 31–37. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0031:PSATEO]2.0.CO;2.
- Schtickzelle, N., and Quinn, T.P. 2007. A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries* **8**(4): 297–314. doi:10.1111/j.1467-2979.2007.00256.x.
- Semmens, D.J., Diffendorfer, J.E., López-Hoffman, L., and Shapiro, C.D. 2011. Accounting for the ecosystem services of migratory species: Quantifying migration support and spatial subsidies. *Ecological Economics* **70**(12): 2236–2242. doi:10.1016/j.ecolecon.2011.07.002.
- Silva, S., Barca, S., Vieira-Lanero, R., and Cobo, F. 2019. Upstream migration of the anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758) in a highly impounded river: Impact of low-head obstacles and fisheries. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **29**(3): 389–396. doi:10.1002/aqc.3059.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* **83**(3): 247–257. doi:10.1016/S0006-3207(97)00081-5.
- Singer, A., Johst, K., Banitz, T., Fowler, M.S., Groeneveld, J., Gutiérrez, A.G., Hartig, F., Krug, R.M., Liess, M., Matlack, G., Meyer, K.M., Pe'er, G., Radchuk, V., Voinopol-Sassu, A.-J., and Travis, J.M.J. 2016. Community dynamics under environmental change: How can next generation mechanistic models improve projections of species distributions? *Ecological Modelling* **326**: 63–74. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.11.007.
- Smith, K.M., Byron, C.J., and Sulikowski, J.A. 2016. Modeling Predator–Prey Linkages of Diadromous Fishes in an Estuarine Food Web. *Marine and Coastal Fisheries* **8**(1): 476–491. doi:10.1080/19425120.2016.1194920.
- Soberón, J., and Peterson, A. 2005. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics* **2**. doi:10.17161/bi.v2i0.4.
- Soga, M., and Gaston, K.J. 2018. Shifting baseline syndrome: causes, consequences, and implications. *Frontiers in Ecology and the Environment* **16**(4): 222–230. doi:10.1002/fee.1794.
- Soulé, M.E. 1991. Conservation: Tactics for a Constant Crisis. *Science*. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.253.5021.744.
- Sousa, R., Araújo, M.J., and Antunes, C. 2012. Habitat modifications by sea lampreys (*Petromyzon marinus*) during the spawning season: effects on sediments: The habitat modifications of sea lampreys (*P. marinus*). *Journal of Applied Ichthyology* **28**(5): 766–771. doi:10.1111/j.1439-0426.2012.02025.x.

- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., and Ludwig, C. 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review* **2**(1): 81–98. doi:10.1177/2053019614564785.
- Stephens, P.A., Sutherland, W.J., and Freckleton, R.P. 1999. What Is the Allee Effect? *Oikos* **87**(1): 185–190. [Nordic Society Oikos, Wiley]. doi:10.2307/3547011.
- Stich, D.S., Sheehan, T.F., and Zydlewski, J.D. 2019a. A dam passage performance standard model for American shad. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **76**(5): 762–779. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2018-0008.
- Stich, D.S., Sheehan, T.F., and Zydlewski, J.D. 2019b. A dam passage performance standard model for American shad. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **76**(5): 762–779. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2018-0008.
- Sunday, J.M., Bates, A.E., and Dulvy, N.K. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Clim Change* **2**(9): 686–690. doi:10.1038/nclimate1539.
- Sutherland, W.J. 2006. Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods*. *Journal of Applied Ecology* **43**(4): 599–616. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01182.x.
- Svirezhev, Yu.M., Krysanova, V.P., and Voinov, A.A. 1984. Mathematical modelling of a fish pond ecosystem. *Ecological Modelling* **21**(4): 315–337. doi:10.1016/0304-3800(84)90066-8.
- Tableau, A., Drouineau, H., Delpech, C., Pierre, M., Lobry, J., le pape, O., Breine, J., and Lepage, M. 2013. A fish-based index of estuarine ecological quality incorporating information from both scientific fish survey and experts knowledge. *Ecological Indicators* **32**: 147–156. doi:10.1016/j.ecolind.2013.03.030.
- Taverny, C. 1991. Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses : *Alosa alosa* et *Alosa fallax* dans le système fluvio-estuarien de la Gironde : pêche, biologie et écologie : étude particulière de la devalaison et de l'impact des activités humaines.
- Taverny, C., and Elie, P. 2001. Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. doi:10.1051/kmae:2001020.
- Terjung, R. (Editor). 2011. *Comprehensive Physiology*. In 1st edition. Wiley. doi:10.1002/cphy.
- Thorson, J.T., Ianneli, J.N., Larsen, E.A., Ries, L., Scheuerell, M.D., Szuwalski, C., and Zipkin, E.F. 2016. Joint dynamic species distribution models: a tool for community ordination and spatio-temporal monitoring. *Global Ecology and Biogeography* **25**(9): 1144–1158. doi:10.1111/geb.12464.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Aarestrup, K., and Heggberget, T.G. 2008. Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**(4): 345–371. doi:10.1007/s11160-007-9076-4.

- Thuiller, W., Broennimann, O., Hughes, G., Alkemade, J.R.M., Midgley, Guy.F., and Corsi, F. 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology* **12**(3): 424–440. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01115.x.
- Trancart, T., Rochette, S., Acou, A., Lasne, E., and Feunteun, E. 2014. Modeling marine shad distribution using data from French bycatch fishery surveys. *Marine Ecology Progress Series* **511**: 181–192. doi:10.3354/meps10907.
- UICN Comité français, MNHN, SFI, and AFB (2019). La Liste rouge des espèces menacées en France - Poissons d'eau douce de France métropolitaine. Technical report, UICN, MNHN, SFI, AFB, Paris, France.
- Turner, S.J., Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., and Funnell, G. 1999. Fishing impacts and the degradation or loss of habitat structure. *Fisheries Management and Ecology* **6**(5): 401–420. doi:10.1046/j.1365-2400.1999.00167.x.
- Verhoeven, J.T.A., Arheimer, B., Yin, C., and Hefting, M.M. 2006. Regional and global concerns over wetlands and water quality. *Trends in Ecology & Evolution* **21**(2): 96–103. doi:10.1016/j.tree.2005.11.015.
- Vignon, M., and Sasal, P.P. 2010. Fish introduction and parasites in marine ecosystems: a need for information. *Environmental Biology of Fishes* **87**: 1–8. doi:10.1007/s10641-009-9553-9.
- Visser, M.E. 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**(1635): 649–659. Royal Society. doi:10.1098/rspb.2007.0997.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* **75**(7): 1861–1876. doi:10.2307/1941591.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M., and Westbrooks, R.G. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change.
- Vogt, J., P. Soille, A. de Jager, E. Rimavici, W. Melhl, S. Foisneau, K. Bodis, et al. « A pan-European river and catchment database ». Luxembourg: Joint Research Centre-Institute for Environment and Sustainability, 2007.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* **10**(2): 181–213.
- Vrieze, L.A., and Sorensen, P.W. 2001. Laboratory assessment of the role of a larval pheromone and natural stream odor in spawning stream localization by migratory sea lamprey (*Petromyzon marinus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**(12): 2374–2385. NRC Research Press. doi:10.1139/f01-179.

- Vuilleumier, S., Wilcox, C., Cairns, B.J., and Possingham, H.P. 2007. How patch configuration affects the impact of disturbances on metapopulation persistence. *Theor Popul Biol* **72**(1): 77–85. doi:10.1016/j.tpb.2006.11.001.
- Wagner, C.M., Twohey, M.B., and Fine, J.M. 2009. Conspecific cueing in the sea lamprey: do reproductive migrations consistently follow the most intense larval odour? *Animal Behaviour* **78**(3): 593–599. doi:10.1016/j.anbehav.2009.04.027.
- Walburg, C.H., and Nichols, P.R. 1967. *Biology and Management of the American Shad and Status of the Fisheries, Atlantic Coast of the United States, 1960. Monographie ou série, United States Department of the Interior, Washington, D.C.* Available from <http://aquaticcommons.org/7934/> [accessed 5 March 2021].
- Waldman, J., Hasselman, D., Bentzen, P., Dadswell, M., Maceda, L., and Wirgin, I. 2014. Genetic Mixed-Stock Analysis of American Shad in Two Atlantic Coast Fisheries: Delaware Bay, USA, and Inner Bay of Fundy, Canada. *North American Journal of Fisheries Management* **34**(6): 1190–1198. doi:10.1080/02755947.2014.954067.
- Waldman, J., Wilson, K.A., Mather, M., and Snyder, N.P. 2016. A Resilience Approach Can Improve Anadromous Fish Restoration. *Fisheries* **41**(3): 116–126. Taylor & Francis. doi:10.1080/03632415.2015.1134501.
- Walters, C., and Kitchell, J. 2001. Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: Implications for the theory of fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences - CAN J FISHERIES AQUAT SCI* **58**: 39–50. doi:10.1139/cjfas-58-1-39.
- Walther, B.D., and Thorrold, S.R. 2010. Limited diversity in natal origins of immature anadromous fish during ocean residency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**(10): 1699–1707. doi:10.1139/F10-086.
- West, D.C., Walters, A.W., Gephard, S., and Post, D.M. 2010. Nutrient loading by anadromous alewife (*Alosa pseudoharengus*): contemporary patterns and predictions for restoration efforts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**(8): 1211–1220. doi:10.1139/F10-059.
- Wilcox, C., Cairns, B.J., and Possingham, H.P. 2006. The Role of Habitat Disturbance and Recovery in Metapopulation Persistence. *Ecology* **87**(4): 855–863. doi:10.1890/05-0587.
- Willson, M.F., Gende, S.M., and Bisson, P.A. 2004. *Anadromous fishes as ecological links between ocean, fresh water, and land. Food webs at the landscape level.* University of Chicago Press, Chicago: 284–300.
- Wilson, K.; And Veneranta, L. (Eds.). 2019. *Data-limited diadromous species? review of European status.* ICES. doi:10.17895/ICES.PUB.5253.
- Winsberg, E. 2003. Simulated Experiments: Methodology for a Virtual World. *Philosophy of Science* **70**: 105–125. doi:10.1086/367872.

- Wonham, M.J., Carlton, J.T., Ruiz, G.M., and Smith, L.D. 2000. Fish and ships: relating dispersal frequency to success in biological invasions. *Marine Biology* **136**(6): 1111–1121. doi:10.1007/s002270000303.
- WWF.2020. Living Planet Report 2020 : bending the curve of biodiversity loss. Technical report, Fonds mondial pour la nature WWF.
- Yang, C., Masina, S., and Storto, A. 2017. Historical ocean reanalyses (1900–2010) using different data assimilation strategies. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* **143**(702): 479–493. doi:10.1002/qj.2936.
- Zydlowski, J., Stich, D.S., Roy, S., Bailey, M., Sheehan, T., and Sprankle, K. 2021. What Have We Lost? Modeling Dam Impacts on American Shad Populations Through Their Native Range. *Frontiers in Marine Science* **8**: 1468. doi:10.3389/fmars.2021.734213.

Annexes

ANNEXE A : PROJET SCIENTIFIQUE ET « ESSAI PERSONNEL » (« PERSONAL STATEMENT ») REDIGES DANS LE CADRE DE LA CANDIDATURE A LA BOURSE FULBRIGHT EN 2018

Camille POULET, France

Research objectives – Ecology, Conservation and Ecological Modeling

The study/research objective description that you provide is an essential and highly important part of your application. You should take great care to write a clear and very detailed description of the research you want to pursue. Clearly identify the area(s) within your field of study in which you want to specialize or concentrate.

Background: *Introduce the research topic. Place the project in academic or professional context by referring to major works by others on the subject.*

It is now widely accepted that Earth has entered a period of unprecedented global changes called the Anthropocene (Crutzen 2006; Lewis and Maslin 2015). Over the past two centuries, human activities have profoundly impacted biodiversity at worldwide scale, leading to 27% of all assessed species being at risk of extinction (IUCN¹¹ 2018), and have immensely altered ecosystem services that biodiversity provides to society (MEA¹² 2005; <https://www.ipbes.net/>). As such, the conservation and restoration of natural resources and their potential in terms of goods and services dispensed to people became a major field of research in the last decades (Powles 2000).

For migratory species, this question of conservation and restoration appeared as an even more complex issue as it raised questions on the scale of such operations. Local management initiatives provided positive results but joint management decisions at the scale of the distribution ranges are also strongly needed for such resources that move across borders and territories (Runge et al. 2014). This change of perspective is especially urgent when considering the shifts in distribution observed and predicted for many animal and plant species, including migratory taxa, under climate change (Parmesan and Yohe 2003, Perry 2005). This range-shift response is causing new socio-economic and ecological interactions among territories over administrative borders, confirming the need to undertake large-scale and long-term management of migratory species with definitions of cross-borders agreements (Gillson and Willis 2004)

Diadromous (land-sea migrating) fishes are the perfect illustration of this major crisis that migratory species are facing today (Jonsson 1999). Most populations were demonstrated as vulnerable and already responding to climate change (Lassalle et al. 2008; Hare et al. 2016; Lynch et al. 2015) with local anthropogenic pressures such as overexploitation, pollution, damming, habitat degradations, and invasive species being also at play (Dudgeon et al. 2006). This resulted in a generalized decline of their populations across the Atlantic associated to a drastic loss of ecosystem services provided to local communities (Limburg and Waldman 2009). In response, large-scale statistical modeling works were performed to provide guidelines as to where the resources could be in a near future and how conservation plans should take into account this new variable that is climate change (Lassalle and

¹¹ International Union for the Conservation of Nature; <https://www.iucn.org/>

¹² Millennium Ecosystem Assessment; <https://www.millenniumassessment.org>

Rochard 2009; Nye et al. 2009). The most recent attempt, and also the most advanced, was the construction of a mechanistic species distribution model (SDM) called GR3D for Global repositioning Dynamics for Diadromous fish Distributions (Rougier et al. 2014). GR3D is based on population dynamics with explicit formulation of key life history processes such as growth, mortality and dispersal. Even if simulations from this complex model are more realistic and interpretable (e.g. Rougier et al. 2015), more is needed to initiate a profound change in the foundations of migratory species management. Quantitative estimates of ecosystem services associated to diadromous fishes are scarce, particularly for services other than food provision (Janetski et al. 2009; Haskell 2018). Although, confronting maps of future species distributions with those of upcoming losses and gains of ecosystem services could hold the key towards more efficient management measures in a climate change context. As a result, a research project (DiadES) was funded by the European Union to enhance ecosystem services provided by diadromous fishes, starting with a first valuation of those services.

In this context, my PhD at Irstea will be a thorough contribution towards more climate-driven management scales for diadromous fishes. I centered my work on an elementary regulation service and two congeneric alosine species. Diadromous fishes are providing nutrient and carbon subsidies from freshwater habitats to the marine domain and vice-versa through their migrations (Holmlund and Hammer 1999; Naiman et al. 2002). Moreover, alosines are frequently presented as ‘forage’ species eaten by other fishes and top-predators in various food webs (MacAvoy et al. 2000). Consequently, any variations in alosine abundances have repercussions in terms of nutrient load, and coastal and riverine ecosystem functioning (Hall, Jordaan, and Frisk 2012). The two species under-scope are congeneric (Bentzen, Leggett, and Brown 1993) living on each side of the Atlantic, the Allis shad (*Alosa alosa*) and the American shad (*Alosa sapidissima*).

Objectives: *Clearly define the aims of the project.*

My PhD work and Fulbright application are part of the worldwide effort on conserving biodiversity and wildlife. I want to help researchers, field operators, conservation planners and decision makers in choosing the right spatio-temporal scales for more efficient migratory species conservation plans. In this scope, here are the two specific objectives of my Fulbright application, one methodological and the other from an academic point of view.

First, my research is based on the existing mechanistic SDM GR3D for the simulation of future distributions of alosines under climate change scenarios. One technical ‘lock’ preventing robust estimations of alosine abundances is how distribution at sea is modeled in GR3D (‘black-boxes’). Little knowledge and data exists for allis shad while much more information are available for its American counterpart. As such, I decided to take the case of the American shad to re-conceptualize the distribution at sea in the next version of GR3D. To do that, I need regular contacts with shad and river herring specialists to fully get the mechanisms they think are involved in the distribution at sea of these species. In few words, experts will be elicited during face-to-face interviews and their knowledge and opinions will be translated into modeling choices following an iterative process. This specific objective, vital for the rest of my PhD work will be more certainly achieved by visiting experts at their labs.

Second, to reach a broader scientific community with my PhD works and as such get the opportunity to publish in high-standard scientific journals and apply to more competitive post-doctoral offers, I decided to perform this comparative study between the Allis shad and the American shad. A comparative approach (Poulin et al. 2011) is an exciting prospect as it will help to find more general patterns in terms of range-shift response to climate change for alosines. This is even more meaningful

considering that the American shad introduced to the U.S. Pacific coast during the nineteenth century is now considered as almost ‘invasive’ there, preventing upward migration of highly-valuable salmon (Hasselman et al. 2012). This raises the question of a species that could express totally different life history strategies depending of the available habitats.

At the end of this four-month mobility, I hope to ‘bring back’ with me: an improved version of GR3D and a more solid background in comparative ecology. Also, outputs from this new version of GR3D will be more in line with expectations from both European and American experts involved in diadromous fish conservation. It will as such become a ‘joint tool’ for the simulation of future diadromous fish distributions under climate change and quantification of associated ecosystem services in future cooperative works and scientific publications.

Methodology: *Describe the project. Explain the approach, methods and plan you will use (for example, interviews, library or archival research, or laboratory experiments)*

To achieve these two specific objectives, I propose to lead a collaborative 4-month research project with Prof. Karin Limburg (SUNY-ESF) and her network of collaborators (see Table below). These experts will be contacted weeks before my venue to plan the interviews.

Name	Research axes	Affiliation
Janet Nye	Quantitative fisheries ecology	Stony Brook University
Jonathan Hare	Quantitative ecology	NOAA
Karen Wilson	Environmental sciences and policy	University of Southern Main
John Waldman	Shad ecology	Queen’s College

I will use GR3D originally parameterized and calibrated for Allis shad in Western European watersheds and seas (Rougier 2014; Rougier et al. 2014). The current version of the model does not allow estimating nutrient and carbon fluxes between the marine and continental domains. Thus, the first step will be to implement a routine in GR3D that ‘convert’ number of individuals (number of fish, kg of wet weight) into nutrient and carbon load using factors of conversion from the literature and also recent estimates from the DiadES project. Fish biomass during the simulations will be also converted into nutritional units. Relevant units will be defined in accordance with American and European experts. For example, the omega-3 fatty acids appeared to be a most common value used by nutritionists, dietitians and researchers to highlight the importance of fish intake for human health (Kris-Etherton, Harris, and Appel 2002; Ruxton et al. 2004). Consequently, conversion to omega-3 fatty acids percent should be one of the additional units to quantify the potential role of shads in terms of human well-being.

The second step will consist in parametrizing the model for the American shad, *i.e.* set GR3D parameters in accordance with American shad population dynamics. Data will be gathered in the literature and parameters values and ranges will be validated by American experts through inquiries. Parameters include life history traits such as size at maturity, age of first reproduction or duration of the marine stage.

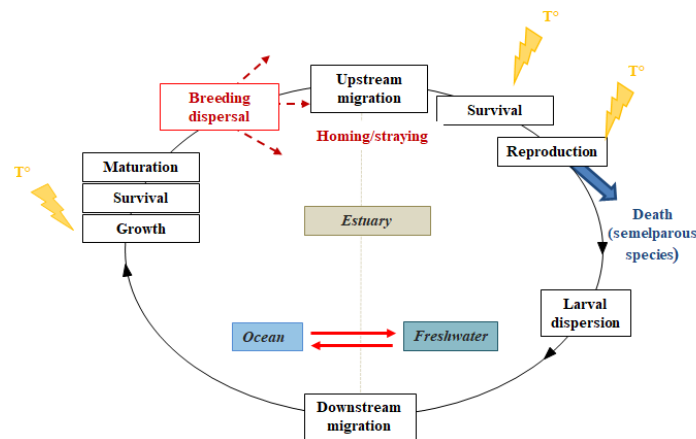
The physical continental environment in the model will be enriched with a shape representing Eastern American watersheds from Florida to Québec with their key geomorphological features. GR3D needs watershed surface area and the associated temperature time series to run simulations as both variables are directly linked to population dynamics processes. Also, in accordance with experts, the marine environment will be revised to define plausible areas of concentration of individuals along

the coasts. In the actual GR3D version, individuals ‘produced’ by a watershed live in a marine basin located at the estuary entrance. However, biological data attest that shads are forming mixed shoals in productive areas along the shores.

Then, the model will be calibrated. Calibration is a technical modeling phase that consists in improving the ability of GR3D to reproduce the species historic distribution by small changes in values of most influential model parameters. Calibration is important to understand complex model behavior and helps in the interpretation of results (Faivre et al. 2013).

After these steps of parameterization and calibration, the new model version will be run to simulate the changes in American shad distribution under climate change scenarios (Representative Concentration Pathways RCPs; IPCC 2014).

The model improvement will be performed following an iterative process. After each major model change, results from simulations will be presented and discussed with American experts. This expert elicitation will be done in several ways, such as plenary meetings, face-to-face interviews and online inquiries.



Schematic diagram of the life cycle of anadromous species as designed in the GR3D model (adapted from Rougier et al. 2014)

Justification for Residence in the United States: *Indicate why it is necessary to research in the United States. Explain your choice of host institution.*

Given the iterative nature of the project with constant interactions with a list of carefully-selected American researchers, the best solution quickly appeared as residing in a U.S. research center. In this context, SUNY- College of Environmental Science and Forestry in Syracuse (NY State) fulfilled all the criteria to complete a successful project.




Prof. Karin Limburg has developed international, interdisciplinary research in the environmental sciences. Examples of her research program include the decline of fish in the Atlantic, nearshore fish ecology, geochemical markers in fish bone-like structures, and enhancing the quality of urban ecosystems. Her research continues to evolve towards increasingly significant issues and emphasizes the importance of quantifying ecosystem services and valuation. She has as such a core understanding of natural and managed ecosystems and how they function, interact with the natural environment, are connected with human society and social change, and are restored and managed. These skills are particularly relevant given the intricate relationships of diadromous fishes with their global environment. More specifically on shads, Prof. Karin Limburg did PhD research on American shad and she was an editor of a famous book that addresses the biodiversity, status, and conservation of the World’s shads.

Very importantly, sound working relationships have been established between our labs for the last twelve years, especially thanks to the Fulbright commission. Two grants were attributed to consolidate the mutual-understanding between our labs with a great success: one to Prof. Karin Limburg hosted as a visiting scholar at my lab in 2005 and the other one to Aude Lochet as a post-doctoral fellow at SUNY-ESF in 2007.

In addition, we, my supervisors and I, have been invited by Prof. Karin Limburg to join a shad symposium at the annual meeting of the New York Chapter and Northeast Division of the American Fisheries Society (NY-AFS; February 2019). This meeting will be a great opportunity to introduce myself to some of the American experts I would like to meet during my mobility.

Duration: Explain how the project can be completed within the time period proposed.

The provisional dates of stay are between February 2020 and May 2020. The main methodological steps (cf. the Methodology section) are presented along a time axis in the following provisional timetable which provides a global overview of my project.

Methodological steps		 4-month mobility				
		February	March	April	May	
Develop a routine to quantify nutrient exchanges						
Revise the marine environment of GR3D						
Parameterize GR3D for the American shad						
Elicit US experts through an iterative process						
GR3D calibration						
First maps of species distributions						

REFERENCES

- Bentzen**, P., W. C. Leggett, and G. G. Brown. 1993. 'Genetic Relationships among the Shads (*Alosa*) Revealed by Mitochondrial DNA Analysis'. *Journal of Fish Biology* 43 (6): 909–17. **Crutzen**, P.J. 2006. 'The "Anthropocene"'. In *Earth System Science in the Anthropocene*, edited by Eckart Ehlers and Thomas Krafft, 13–18. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag. **Dudgeon**, D., A.H. Arthington, M.O. Gessner, Z-I Kawabata, D.J. Knowler, C. Lévêque et al. 2006. 'Freshwater Biodiversity: Importance, Threats, Status and Conservation Challenges'. *Biological Reviews* 81 (02): 163. **Faivre**, R., Iooss, B., Mahévas, S., Makowski, D. & Monod, H. 2013. *Analyse de sensibilité et exploration de modèles: application aux sciences de la nature et de l'environnement*, Editions Quae. Versailles. **Gilson**, L., and K.J. Willis. 2004. "'As Earth's Testimonies Tell": Wilderness Conservation in a Changing World: Long-Term Perspective on Conservation'. *Ecology Letters* 7 (10): 990–98. **Hall**, C.J., A. Jordaan, and M.G. Frisk. 2012. 'Centuries of Anadromous Forage Fish Loss: Consequences for Ecosystem Connectivity and Productivity'. *BioScience* 62 (8): 723–31. **Hare**, J.A., W.E. Morrison, M.W. Nelson, M.M. Stachura, E.J. Teeters, R.B. Griffis, M.A. Alexander, et al. 2016. 'A Vulnerability Assessment of Fish and Invertebrates to Climate Change on the Northeast U.S. Continental Shelf'. Edited by Jan Geert Hiddink. *PLOS ONE* 11 (2): e0146756. **Haskell**, C.A. 2018. 'From Salmon to Shad: Shifting Sources of Marine-Derived Nutrients in the Columbia River Basin'. *Ecology of Freshwater Fish* 27 (1): 310–22. **Hasselmann**, D.J., R.A. Hinrichsen, B.A. Shields, and C.C. Ebbesmeyer. 2012. 'American Shad of the Pacific Coast: A Harmful Invasive Species or Benign Introduction?' *Fisheries* 37 (3): 115–22. **Holmlund**, C.M., and M. Hammer. 1999. 'Ecosystem Services Generated by Fish Populations'. *Ecological Economics* 29 (2): 253–68. **IPCC**, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151. **Janetski**, D.J., D.T. Chaloner, S.D. Tiegs, and G.A. Lamberti. 2009. 'Pacific Salmon Effects on Stream Ecosystems: A Quantitative Synthesis'. *Oecologia* 159 (3): 583–95. **Jonsson**, B. 1999. 'Extinction Considerations for Diadromous Fishes'. *ICES Journal of Marine Science* 56 (4): 405–9. **Kris-Etherton**, P.M., W.S. Harris, and L.J. Appel. 2002. 'Fish Consumption, Fish Oil, Omega-3 Fatty Acids, and Cardiovascular Disease'. *Circulation* 106 (21): 2747–57. **Lassalle**, G., and E. Rochard. 2009. 'Impact of Twenty-First Century Climate Change on Diadromous Fish Spread over Europe, North Africa and the Middle East'. *Global Change Biology* 15 (5): 1072–89. **Lassalle**, G., M. Béguer, L. Beaulaton, and E. Rochard. 2008. 'Diadromous

Fish Conservation Plans Need to Consider Global Warming Issues: An Approach Using Biogeographical Models'. *Biological Conservation* 141 (4): 1105–18. **Lenoir**, S., G. Beaugrand and E. Lecuyer. 2011. 'Modelled Spatial Distribution of Marine Fish and Projected Modifications in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology* 17(1):115-29. **Lewis**, S.L., and M.A. Maslin. 2015. 'Defining the Anthropocene'. *Nature* 519 (March): 171. **Limburg**, K.E., and J.R. Waldman. 2009. 'Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes'. *BioScience* 59 (11): 955–65. **Lynch**, P.D., J.A. Nye, J.A. Hare, C.A. Stock, M.A. Alexander, J.D. Scott, K.L. Curti, and K. Drew. 2015. 'Projected Ocean Warming Creates a Conservation Challenge for River Herring Populations'. *ICES Journal of Marine Science* 72 (2): 374–87. **MacAvoy**, S. E., S. A. Macko, S. P. McIninch, and G. C. Garman. 2000. 'Marine Nutrient Contributions to Freshwater Apex Predators'. *Oecologia* 122 (4): 0568. **Naiman**, R.J., R.E. Bilby, D.E. Schindler, and J.M. Helfield. 2002. 'Pacific Salmon, Nutrients, and the Dynamics of Freshwater and Riparian Ecosystems'. *Ecosystems* 5 (4): 399–417. **Nye**, J.A., J.S. Link, J.A. Hare, and W.J. Overholtz. 2009. 'Changing Spatial Distribution of Fish Stocks in Relation to Climate and Population Size on the Northeast United States Continental Shelf'. *Marine Ecology Progress Series* 393 (October): 111–29. **Parmesan**, C., and G. Yohe. 2003. 'A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems'. *Nature* 421 (January): 37. **Perry**, A. L. 2005. 'Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes'. *Science* 308 (5730): 1912–15. **Poulin**, R., B.R. Krasnov, D. Mouillot, and D.W. Thieltges. 2011. 'The Comparative Ecology and Biogeography of Parasites'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1576): 2379–90. **Powles**, H. 2000. 'Assessing and Protecting Endangered Marine Species'. *ICES Journal of Marine Science* 57 (3): 669–76. **Rougier**, T., H. Drouineau, N. Dumoulin, T. Faure, G. Deffuant, E. Rochard, and P. Lambert. 2014. 'The GR3D Model, a Tool to Explore the Global Repositioning Dynamics of Diadromous Fish Distribution'. *Ecological Modelling* 283 (July): 31–44. **Rougier**, T., G. Lassalle, H. Drouineau, N. Dumoulin, T. Faure, G. Deffuant, E. Rochard, and P. Lambert. 2015. 'The Combined Use of Correlative and Mechanistic Species Distribution Models Benefits Low Conservation Status Species'. Edited by Hugo Rebelo. *PLOS ONE* 10 (10): e0139194. **Runge**, C.A., T.G. Martin, H.P. Possingham, S.G. Willis, and R.A. Fuller. 2014. 'Conserving Mobile Species'. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12 (7): 395–402. **Ruxton**, C.H.S., S.C. Reed, M.J.A. Simpson, and K.J. Millington. 2004. 'The Health Benefits of Omega-3 Polyunsaturated Fatty Acids: A Review of the Evidence'. *Journal of Human Nutrition and Dietetics* 17 (5): 449–59.

Camille POULET, France
Personal Statement – Ecology, Conservation and Ecological Modeling

*The personal statement is a narrative statement in which you can include information about your background, education, practical experience, special interests, career plans, and your purpose in applying for research in the U.S. It is recommended to cover both **why** you are applying (your ambitions and what interests you about the subject) and **what** makes you suitable (your relevant experience, training, and skills).*

“May your choices reflect your hopes, not your fears”

[Nelson Mandela]

I must admit that when it comes to making choices, I always had difficulties taking direction... Whether it was to choose between menus J and B at my favorite Japanese restaurant or when it came to buy my new sofa. Sofa-bed, corner sofa or fixed, leather or fabric, 2 or 3 seats, grey, white or yellow? So many possibilities for casual things in my everyday life! So, choosing a career, what a truly epic adventure. Especially considering the fact that when you are 18 years old in France, people ask you all the time: “What are your plans for the future?” But, contrary to interior furniture, you can’t just take your career plans back to the ‘store’, if you don’t like your choice anymore.

When I was in high school, I decided to carry on my studies in the wonderful and mysterious world of Sciences. It is impossible to deny that Sciences open up to tremendous and mesmerizing knowledge. On that, I used to remember my great high school teacher, Mrs. Fournier, who always had a unique and captivating way to explain natural sciences processes. An example that I can recall as if it yesterday is that Mrs. Fournier could explain plate tectonics with a caramel chocolate bar. Each cookie layer was associated to an Earth-envelope that depicted the internal structure of our planet.

She once even taught us about immunology by playing a giant blind man’s bluff in the middle of our classroom. The most important lesson that lies behind those funny stories about science classes with Mrs. Fournier is that every single environmental phenomenon, as complex as it seems, can be easily explained with the right metaphor. From now on, this idea remains stuck in my head and became my motto. Hence, when I can't grasp a concept, I remember Mrs. Fournier saying 'If you don't get something, try to tie the scientific phenomenon with its daily illustration'. In my opinion, this is a challenge in Sciences: trying to make accessible concepts that are not.

However, Science is a huge field, and as in an American Kirkland’s store, there are plenty of choices to make and possibilities to evaluate before choosing the ‘sofa’ of my dreams.

After my high school graduation, I had no idea what scientific careers were particularly appealing to me: psychologist, conservationist, nurse, pediatrician, wildlife photojournalist, and nutritionist were options I had considered once. On top of that, no matter how hard I thought about it, there was this question turning around in my head constantly “Camille, what would you like to do for the rest of your life?” This was almost haunting me but I finally decided to apply at a Bachelor degree in biology, a three-year diploma in France. During my first year, I tried to attend all of my courses, searching for a sign, a class that would fulfill all my expectations at once. But, during this year, no classes aroused my interest to such a point and I was too ‘busy’ playing cards and wandering around with my friends. At some point, I decided that a good option would be to pass the nursing exam. I prepared for the competitive entrance examination, I did all the paperwork to enter this specific school and while I was really close to my goal, I decided to go back on the first ‘track’ of having a general biology degree. Not very surprising, I failed because I didn’t prepare correctly for my biology exams with all these digressions that happened through the year. But deep down inside, I really think now

that the fear to fail had overcome the will to succeed. This striking demonstration of my lack of ability to decide for myself opened my eyes. I was at this time confronted with two outcomes. Either I got fully involved in this biology program and I would succeed, or I had to explore another life project and start the process all over again. And, for the first time in my life, the choice was crystal clear. I wanted this biology degree. My parents always said me that willingness was the key to success, and judging by my improving grades, I was delighted to see they were right.

During this bachelor's degree, I learned about physiology, metabolic biochemistry, molecular biology, geology and ecology. I took an optional marine biology course, convinced that this class would change everything and make me able to stick to a career path once and for all. Who never dreamed of being like the captain Jacques-Yves Cousteau known for his intensive undersea investigations? Explore and discover the wonders of the Ocean, learn about its more hidden secrets, dive with fish schools in coral reefs? Unfortunately, I didn't learn much about marine mammals, marine birds, or corals... Instead, I studied plankton. Yes, plankton, these microscopic species, that you cannot even see when you look at the seashore... At first, my disappointment was huge like a child not receiving the present he was longing for. But as time went by, and I came to realize that those tiny creatures are the submerged part of the iceberg, the base of a vast and well-rounded machine. I have to say that it was disconcerting. I would exaggerate if I said that this class had transformed my life, but I can't deny that it challenged my way of seeing things. After that, I craved to know more about these vast blue nourishing waters. I was definitely hooked for two more years of my Bachelor degree.

To be honest, my two year Master degree was not a long calm river either. It was marked by several challenges, maybe the most important ones I had to deal with in my entire life. It all started during the summer of 2017 during which I applied for an internship in South Africa to study the Great White Shark. Sharks had always intriguing me, and having an international experience was a great opportunity to improve my English speaking skills. In a few words, this was the perfect internship experience for me. So, I submitted an application, without any hope for a successful outcome, but "Who dares, wins". The miracle happened and I was selected! I still exactly remember my feelings when I opened the email. Of course, at this stage, I was happy, but the fear of leaving soon superseded my delight. I was stunned and paralyzed, because I already had some concerns about this "journey". I had never traveled before except for vacation, and I had never been so far from home and over such a long period of time. Moreover, not being able to understand and speak proper English was something I dreaded a lot. I found the experience surreal at first. I was lost, trying to understand why I took this uncharacteristic decision, wondering what I was doing here and how had I landed in this place far from my culture. In the early days of the internship, I was even looking for cheap flights to return to France. How could I spend two months in this small uncomfortable dormitory with these other girls? Anyway, I was here now. So, I had to give it all if I wanted to be successful. During two months, I acquired knowledge and technical skills related to cartilaginous fishes and marine mammals, but, most importantly, I learned a lot about myself. This experience taught me the true meaning of being faced with yourself. Beyond a professional experience, it was a character building moment in my life.

I fantasized about travelling around the world many times before South Africa: volunteering and civic services, humanitarian aid... In other words, opportunities that would allow me to meet people from other cultures, learn about them, cultivate myself and become involved in conservation projects if possible. I knew this kind of experience would be tough, but I thought I was ready. This experience taught me that I was completely wrong, far below the reality of experiencing a cultural shock. Those two months in South Africa brought me to a new level of confidence and independence. I learned how to face difficulties, and never give up: "It always seems impossible until it is done".

Moreover, this travel exposed me more to diversity and cross-cultural issues forcing me to develop advanced social skills. The amazing experience that was for me South Africa is one of the main reasons of my Fulbright application. I am eager to live another of those moments in life where you think that you've reached a milestone. In this case, this is even more important, as a better understanding of the American culture and how it is tightly intertwined with the French culture will provide important perspective as I pursue my career. Further, this experience will enhance my ability to engage with a much broader audience. Conservation ecology is a universal question that transcends frontiers between countries and states; and protection of endangered species has become an essential part of conservation programs in Europe and the US needing cross-border guidelines and agreements sometimes difficult to formally establish. Through my PhD thesis and Fulbright application, I want to propose a tool to enhance the dialogue about reaching better management plans for migratory "sea run" fishes, especially in the context of climate change. The core of my outgoing mobility will be collecting the expectations of different stakeholder communities and summing up their thoughts in a joint modelling tool. In my opinion, expert elicitation and capitalization of experiences across both sides of the Atlantic is the best way to efficiently preserve endangered species and promote more sustainable populations in the near future.

In the last few months, people often ask me what a PhD is and what I am working on. When I began to explain that I am trying to model the shad population dynamics and geographical distribution under climate change for conservation purposes, non-scientists always look at me with a puzzling look in the eyes. On shads, local people of my part of France systematically want to teach me about the famous recipe of "Bordeaux shad preserves" and reveal to me the secret ingredient of their grandma. For people who never heard about shads, the most common questions are: "What is this?" or "Can we eat it?" These small exchanges are particularly telling on how people are focused on the value of species for human well-being or economic welfare. Given this human-centered vision of nature, assessing the importance of such species by using an ecosystem services approach and comparing their values across the Atlantic appeared to be a good initiative to promote a more efficient conservation.

Modeling, this single word gave me chills. For me, it boiled down to mathematics with a lot of abstract demonstrations, calculations and formula, that you cannot replace in any real life cases. However, I must admit that modeling is a promising field for the future, and serves as a particularly useful way for formalizing and answering ecological questions as well as making predictions under climate change. Trying to learn programming and improve my computer science skills was the latest challenge that I set myself. I began this purpose during my final year of my Master's studies, by doing my end-of-studies internship on program writing, that made me more comfortable with this powerful tool and allowed me to develop technical skills in this specific scientific field. This willingness to learn about something new to enrich my knowledge led me to push back my limits, that it will be for sure, a key issue for completing successfully this mobility in the United States.

I remember the first time I traveled outside Europe. It was really disorienting. It is really fascinating to see how crossing-borders can result in drastic changes in customs, ways of life and beliefs. When I think about the United States, the first word that pops into my head is "tremendous"; with the great and prestigious universities, the famous national parks, the high buildings, and large 4x4 that go by on the roads, and for sure the rich cultural-diversity. Discover the American's culture and habits, how people worked in labs; how they are organized, and how much is different from country to another, will allow me going beyond these usual clichés, that is a further motivation of my Fulbright application.

As you can see, committed myself in a reasonable professional project has not been a straightforward process for me. But the self-esteem, self-awareness and understanding of myself I

gained over the years made it clear that working in ecology is the right track for me. I learned through my university education and my internship experiences that I really do have a set of skills and the passion deep inside me to undertake a successful career in this scientific field, and success such an ambitious project. However, I would lie if I tell you that I choose my sofa, but I can now maintain that “applied science” and “conservation biology” are both my favorite colors.

**ANNEXE B : ELICITATION D'EXPERTS REALISEE DANS LE CADRE DE L'APPLICATION
DU MODELE GR3D US A L'ALOSE SAVOUREUSE SUR LA COTE EST DES ETATS-UNIS.**

***Table A1.* Experts élicités au cours du développement du modèle GR3D US lors du
workshop, du questionnaire en ligne, ou les deux.**

Name	Research axes	Affiliation
Karin Limburg	Shad ecology, otolith microchemistry	Department of Environmental and Forest Biology, State University of New York College of Environmental Science and Forestry (SUNY-ESF), Syracuse, NY, USA
Christopher Nack	Shad and climate change ecology	SUNY -ESF
Janet Nye	Quantitative and climate change ecology	School of Marine and Atmospheric Science, Stony Brook, NY, USA
John Waldamn	Shad ecology	Biology Department, Queens College, City University of New York, 65-30 Kissena Boulevard, Queens, NY, 11367-1597, USA
Adrian Jordaan	Fish ecology, ecosystems and fisheries management	University of Massachussets
Daniel Stich	Quantitative ecology, modeling, resources management	Biology Department and Biological Field Station, State University of New York College at Oneonta (SUNY- ONEONTA), Oneonta, NY 13820,
Joseph Zydlewski	Fish movement and migration	US Geological Survey, Maine Cooperative Fish and Wildlife Research Unit and The University of Maine Department of Wildlife, Fisheries, and Conservation Biology, Orono, ME 04469, USA
Betsy Barber-O'Malley Andrew O'Malley	Population ecology, nutrient cycling	Gomez and Sullivan Engineers, 41 Liberty Hill Road, Henniker, NH 03242, USA

Annexe B1. Questionnaire en ligne soumis aux experts concernant la paramétrisation du modèle GR3D US et la conceptualisation des processus de dispersion, de reproduction et de croissance en mer

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAds Distribution at Sea

SHADS - understand SHAds Distribution at Sea

Developed by Camille Poulet, Geraldine Lassalle, and Patrick Lambert (INRAE)

This questionnaire was developed under the SHADS project to complete the workshop organized on the 29th of April on shad population dynamics and distribution at sea. Results from the survey will help us to define several parameters related to dispersal and population dynamics that will be used in the mechanistic species distribution model GR3D (Global Repositioning Dynamics of Diadromous fish Distributions).

There are 9 questions in the survey which are split into three sections. Most of the questions are related to the three major points highlighted during the workshop: iteroparity, growth and dispersal (straying).

To answer the survey, you can refer to the workshop minutes or presentation.

There is space at the end of each section to provide questions and comments.

****Important Note for Submitting the Survey****

We have set up the survey so that responses can be edited multiple times in case there are questions about what is being asked. After you submit your survey, you can go back and edit your answers up until June 30.

You don't have to answer every question in order to submit answers, but you do need to click submit in order for your current progress to be saved.

However, sections are independent of each other, so that means you have to answer all the questions in a given section to go to the next one.

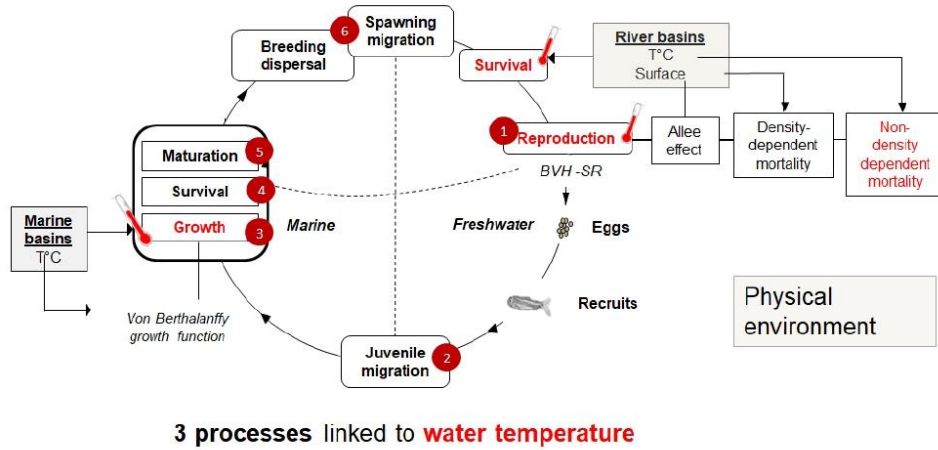
*Obligatoire

1. Adresse e-mail *

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHADs Distribution at Sea

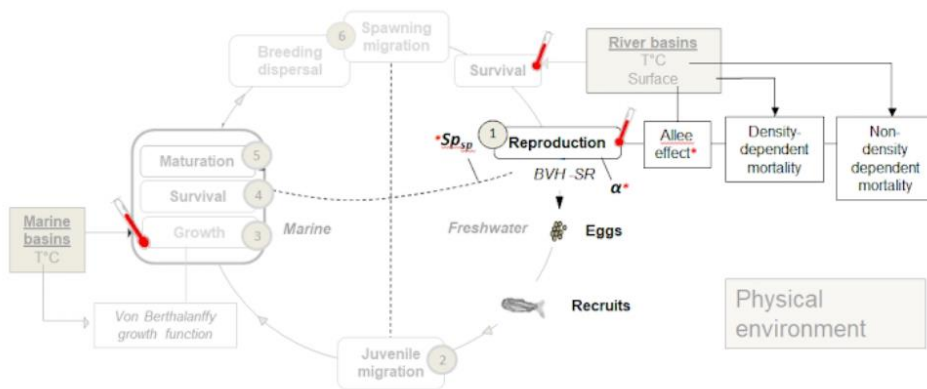
Figure 1: The shad life cycle as designed in the GR3D model.



Reproduction

The following questions relate to the reproduction process (Figure 2). A red asterisk marks parameters on which we are focusing on in this section

Figure 2: Reproduction process included in the GR3D model.



Iteroparity

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

2. **Question 1:** Along the latitudinal gradient, the change from semelparity in southern rivers to iteroparity in northern rivers is striking. In the GR3D model, the iteroparity rate is the consequence of the spawner survival after reproduction. To try to 'mimic' this variability in GR3D, which proposition is the most accurate? *

Une seule réponse possible.

- Link the mortality after reproduction to the river temperature
- Link the mortality after reproduction to the size of the catchment (considered as a proxy of the mainstream length)
- Keep constant the mortality after reproduction and do not take into account this latitudinal cline

Allee Effect

Here, we are defining an Allee effect as the force that prevents most or all spawners from participating in the annual reproduction. In the current version of the GR3D model, an Allee effect is integrated in the reproductive process to simulate the difficulties of population to settle in a new environment. So far, the Allee effect is linked to catchment size.

3. **Question 2A:** Do you think the Allee effect plays an essential role in American shad population dynamics along the Eastern U.S coast? *

Une seule réponse possible.

- Yes
- No
- I have no idea

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

4. **Question 2B:** If you think the Allee effect is a key process to consider in the modelling framework, should this parameter be:

Une seule réponse possible.

- Constant
- Proportional to the catchment size

Comments

5. Do you have any comments related to the questions asked in this section on reproduction?

6. Please include any other comments, suggestions, or questions in the space provided.

Migration and distribution at sea

The next questions are developed to help the definition of the most suitable design (in terms of both shad ecology and model parameterization) for processes at sea (dispersal and growth) to use in the GR3D modelling framework. To disentangle marine areas preferentially used by juveniles for growth from marine areas used by pre-spawners for dispersal, each process will be presented separately. Hence, the first set of questions relates to the growth process while the second set relates to strayers (or fish born in a given catchment that are dispersing to another catchment).

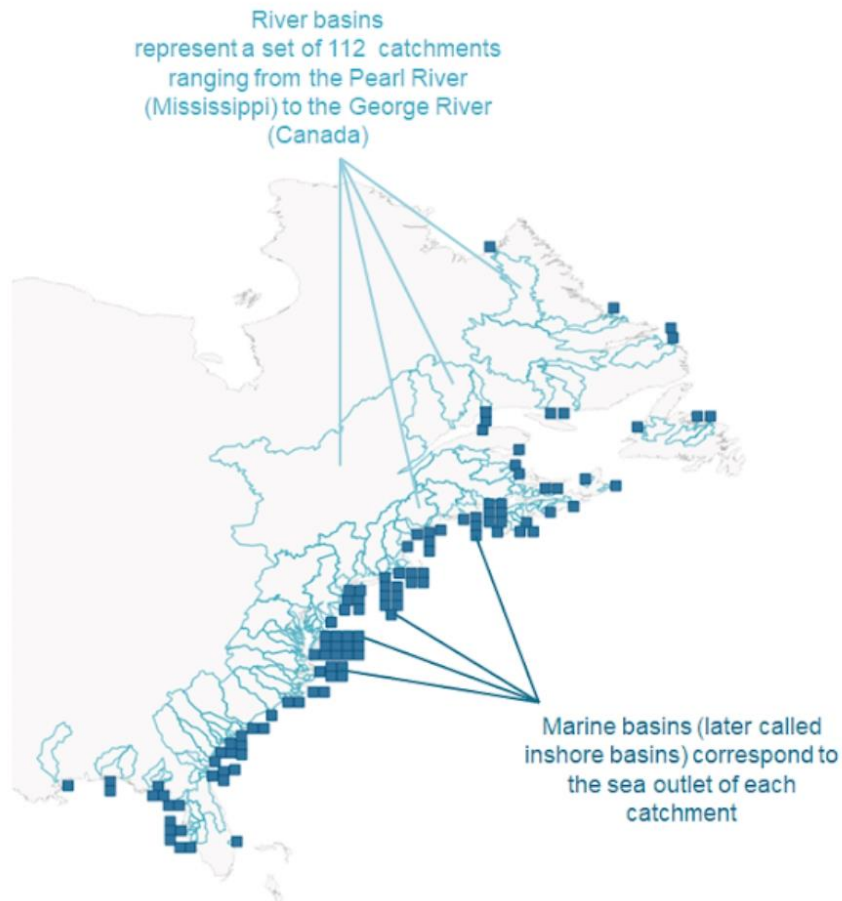
20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

GR3D physical environment

So far, the physical environment of the GR3D model is composed of 112 river basins and marine basins (later called inshore basins) depicting as little boxes located at the sea outlet of each catchment (*Figure 3*)

Figure 3: Physical environment included in the current version of GR3D



20/01/2022 19:03

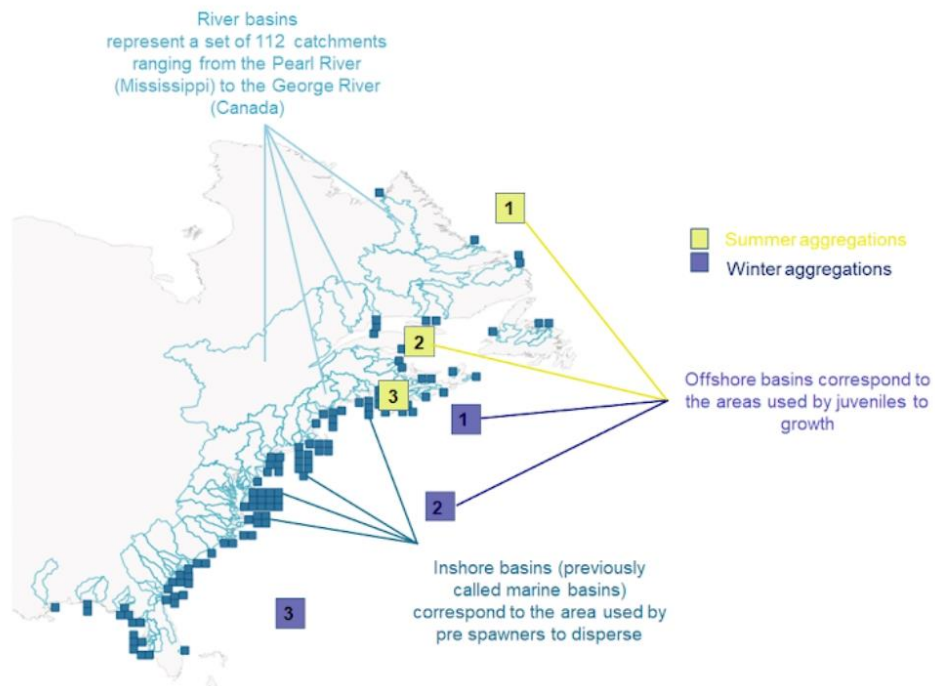
SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

However, results from 50 years of tagging indicate that shads are forming discrete and widely separated aggregations at sea. Each aggregation represents a heterogeneous mixture of fish originating from rivers in the North, Central, and Southern regions of their distribution range. Dadswell et al. (1987) found three offshore areas to where shad seasonally schools. In winter, shad overwinter (1) off the Scotian Shelf, (2) in the Mid Atlantic Bight (MAB) and (3) off Florida. The majority of shad overwintering along the Scotian Shelf spawn in Canadian and New England rivers (Vladykov 1936; Melvin et al. 1985), while those overwintering in the MAB are composed of populations that spawn in rivers from Georgia to Quebec. The regional composition of shad overwintering off Florida is unknown. In spring, individuals leave the offshore wintering grounds and migrate along the Atlantic coast to reach the summering areas located in (1) the inner Bay of Fundy, (2) inner Gulf of St Lawrence Estuary and (3) off Newfoundland and Labrador (see Figure 4 below).

According to the study conducted by Dadswell et al. (1987), and the workshop discussions on distribution at sea, here is the new scheme proposed to be implemented in GR3D (*Figure 4*). This new scheme includes two set of three offshore basins (summer and winter aggregations defined by Dadswell et al., 1987) where juveniles and sub-adults will grow, and inshore basins in front of the entrance of each river (a total of 112 here) from which spawners will disperse.

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

Figure 4: New physical environment planned to be implemented in the GR3D model

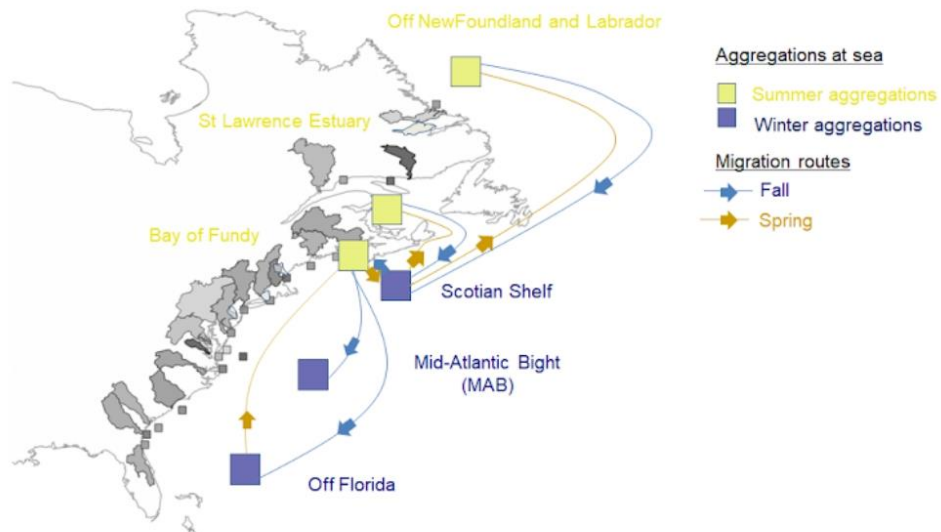
Growth

Relying on the new marine environment described above (figure 4), non-spawning individuals will migrate from wintering areas to summering areas (according to the migration routes define in figure 5) and back each year. At the end of winter, pre-spawners (ready to spawn) go back to the inshore basins (near their natal river basin) from where they would start their spawning dispersal process (based on attractiveness, accessibility or both) that will determine the catchment for reproduction.

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHADs Distribution at Sea

Figure 5: Conceptualization of the growth process. The marine environment is composed of 2x3 offshore basins with different temperature in which individuals grow. The aggregating structures and migration routes of American shad along the Eastern U.S. coast are defined according to Dadswell et al. (1987). Only major rivers are depicting on the scheme to ease the understanding.



7. **Question 3:** Do you validate the scheme presented above regarding the growth process at sea? *

Une seule réponse possible.

Yes

No

8. Please include any comments or suggestions in the space provided.

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

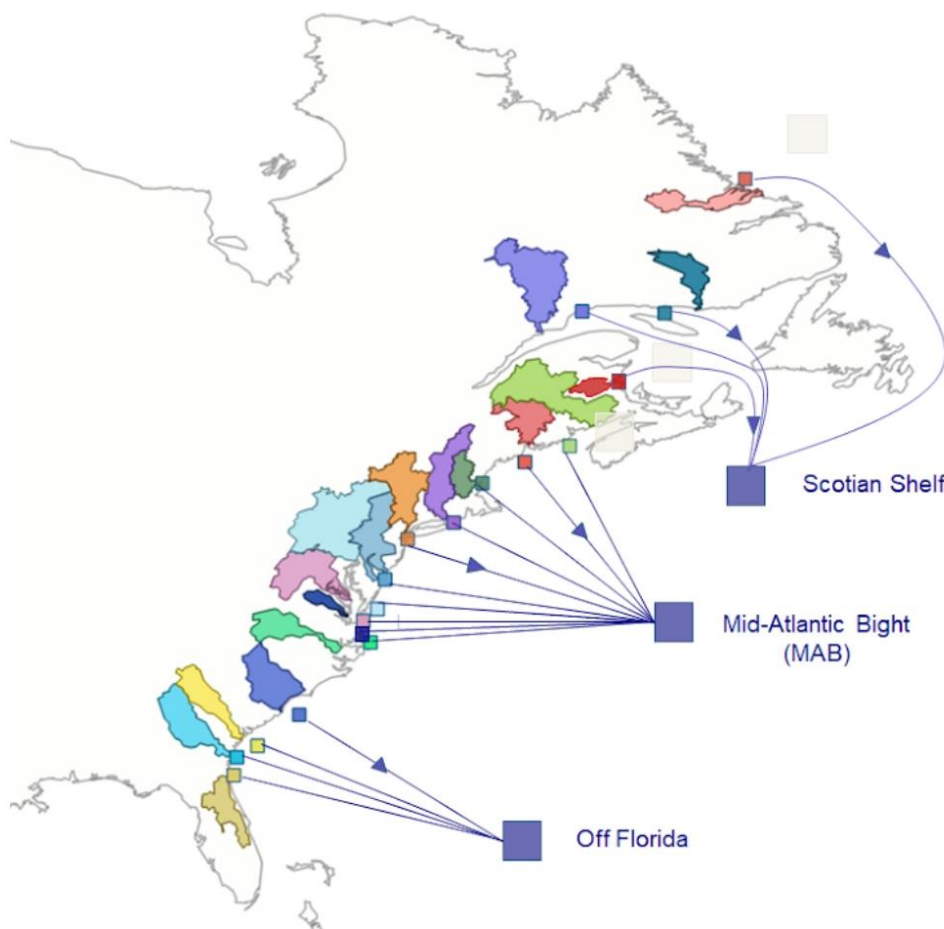
Migration between inshore and offshore basins

After their downstream migration, juveniles reach the inshore basin located in front of their origin catchment, and remain there during a year. Sub-adult then migrate to one of the three offshore basins to grow, depending on the location of their origin catchment. Here we are interested in knowing how to allocate an inshore basin to an offshore basin. To do so, we propose two different options.

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

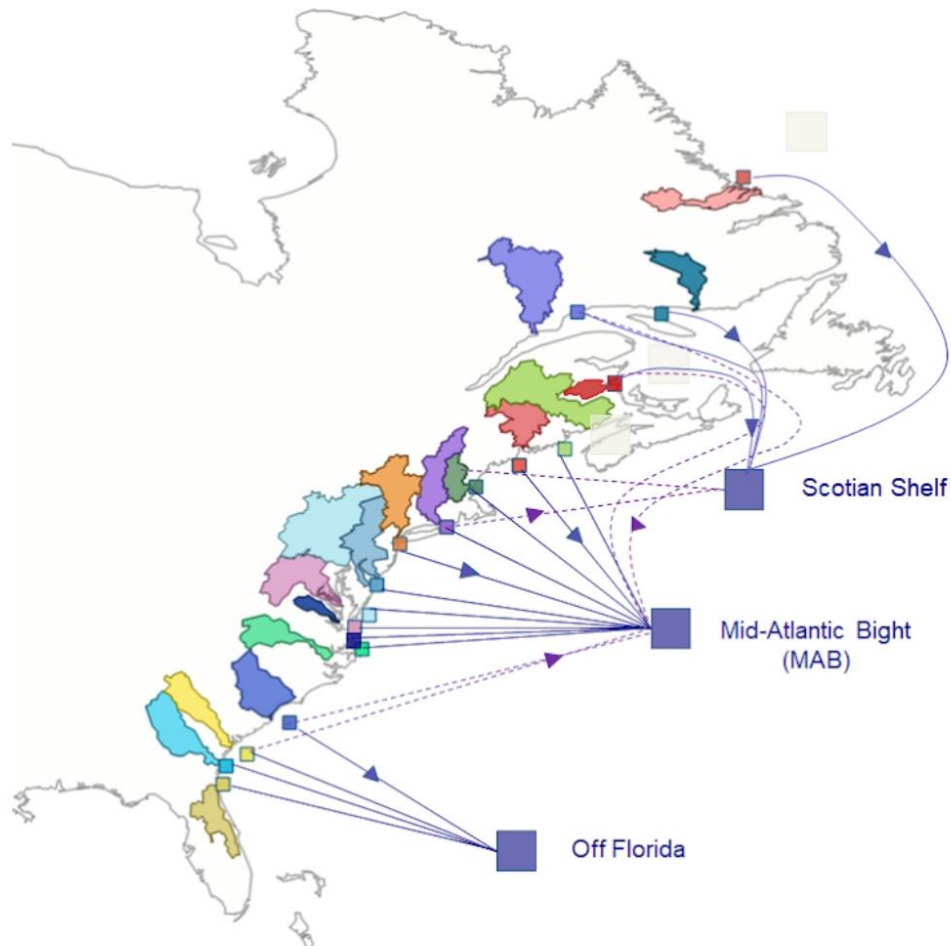
Option 1: Linking inshore and offshore basins without overlapping - A catchment is associated to one of the three offshore basin. In other words, juveniles from a same catchment migrate in only one specific offshore basin



20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHADs Distribution at Sea

Option 2: Linking inshore and offshore basins with overlapping - A catchment may be associated to several offshore basins. In other words, juveniles from the same catchment can migrate in two different offshore basins



9. **Question 4A:** Which hypothesis best simulates the connection between the inshore basins and the wintering areas (offshore basins) use by juveniles to grow ? *

Une seule réponse possible.

- Option 1 - No overlapping. A catchment is associated to one offshore basin
- Option 2 - Overlapping. A catchment is associated to several offshore basins

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

10. **Question 4B:** Which hypothesis do you recommend to use in the modelling framework ? *

Une seule réponse possible.

- Option 1 - No overlapping. A catchment is associated to one offshore basin
- Option 2 - Overlapping. A catchment is associated to several offshore basin

Spawning dispersal

When they reach their size at maturity, pre-spawners go back to the inshore basin close to the catchment where they were born, and enter a catchment to spawn. Homers are simply entering their origin catchment, while strayers are dispersing from their origin catchment to colonize a new destination catchment. The next set of questions (5 to 8B) only relates to strayers.

11. **Question 5:** For a group of juveniles leaving a catchment in a given year, what is the approximate proportion of fish coming back to the catchment whatever their age (in %)? (Homing rate) *

Une seule réponse possible.

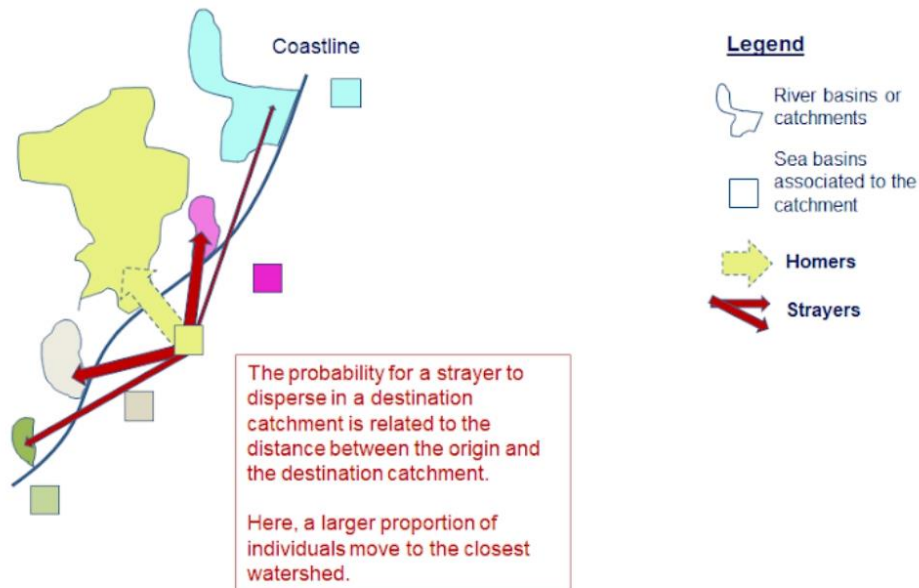
- 100%
- 95%
- 90%
- 80%
- 50%

Imagine a cohort of fish dispersing from their origin catchment. There are four destination catchments that are of different size and distance from the origin catchment. We are interested to know in which catchment fish are more likely to disperse. To do so, we propose three different hypotheses that could support the spawning dispersal.

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

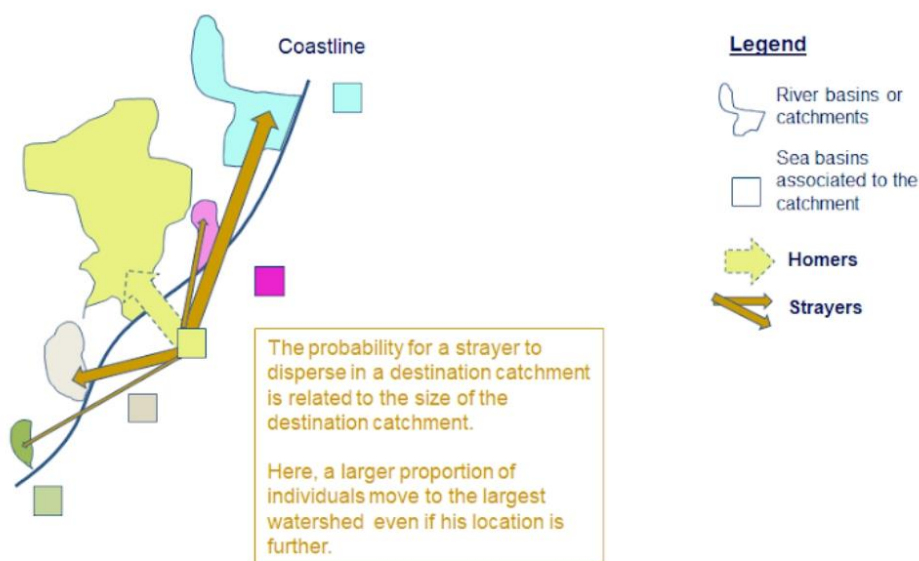
Option 1: Spawning dispersal based on **accessibility** (distance-based). The probability for a strayer to disperse in a destination catchment is related to the distance between the origin and the destination catchment. Here, fish are more attracted by the closest watershed.



20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

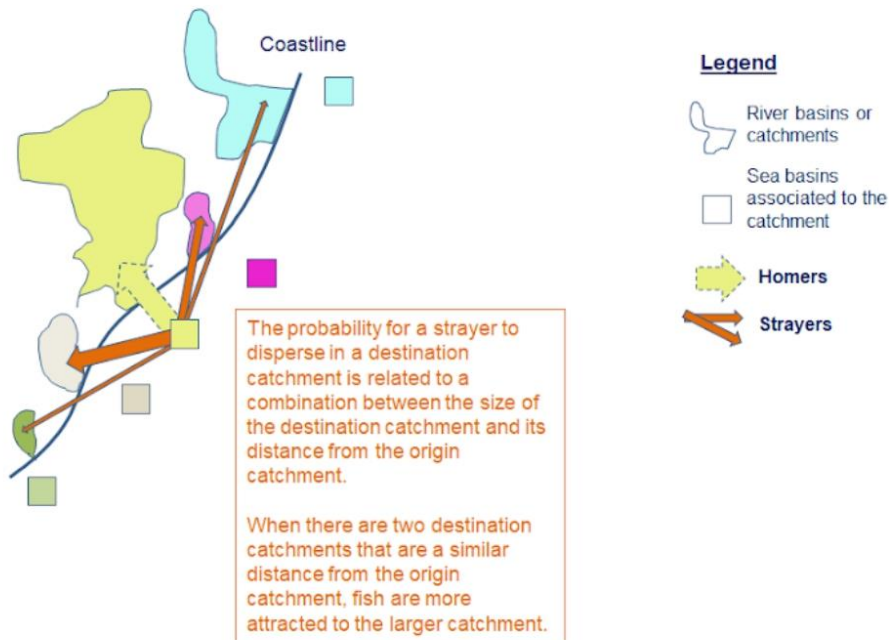
Option 2: Spawning dispersal based on **attractiveness** (size-based). The probability for a strayer to disperse in a destination catchment is related to the size of the destination catchment. Here, fish are more attracted by the largest watershed.



20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

Option 3: Spawning dispersal based on a **combination of accessibility and attractiveness** (distance and size-based). The probability for a strayer to disperse in a destination catchment is related to a combination between the size of the destination catchment and its distance from the origin catchment. When there are two destination catchments that are at a similar distance from the origin catchment, fish are more attracted to the largest catchment.



12. **Question 6A:** Which hypothesis best simulates the spawning dispersal dynamics? To answer this question, please rank all options from the more likely (rank 1) to the less likely (rank 3). Do not select twice the same option. *

Une seule réponse possible par ligne.

	Most likely	Intermediate	Less likely
Option 1 - Accessibility	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Option 2 - Attractiveness	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Option 3 - Combination of accessibility and attractiveness	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

13. **Question 6B:** Which hypothesis do you recommend to use in the modelling framework? *

Une seule réponse possible.

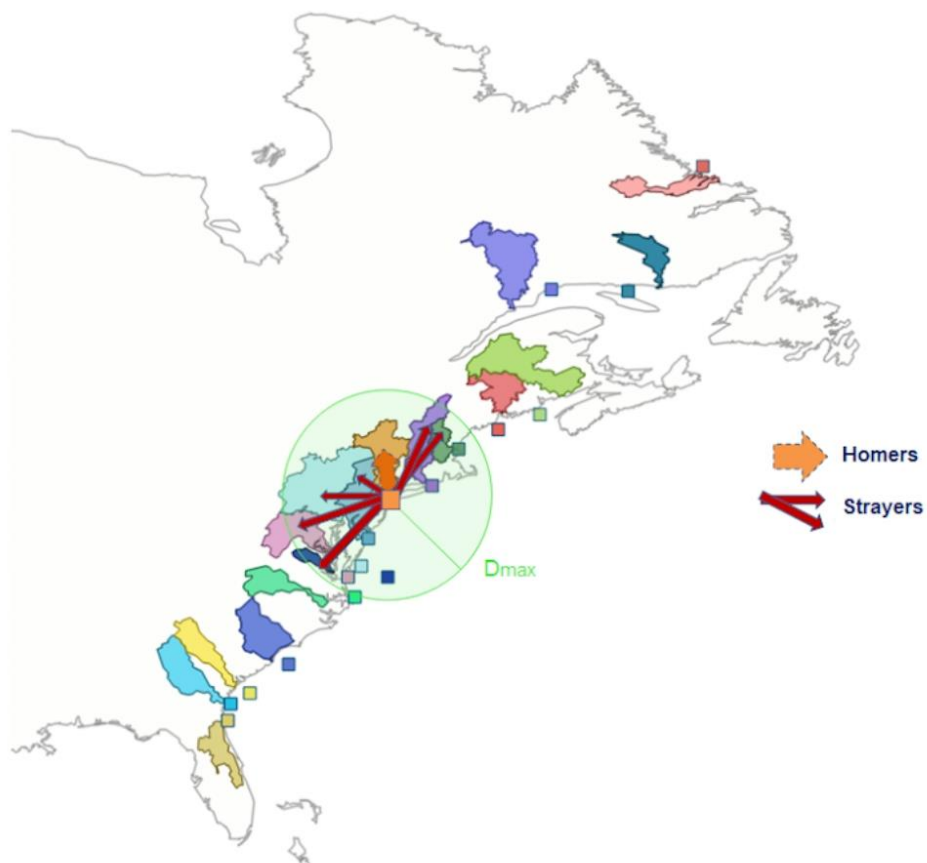
- Option 1 - Accessibility
- Option 2 - Attractiveness
- Option 3 - Combination of accessibility and attractiveness

For the next two questions (7A and 7B), we are interested in the distance that spawners are likely to disperse between an origin catchment and a new destination catchment. For each question, please indicate which value provides the best possible answer for the question. We are not asking for the exact values, but rather for an order of magnitude.

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

Figure 6: Spawning dispersal limited by a maximum dispersal distance. The green circle represents the distance at which the majority of strayers have stopped dispersing. Fish do not reach the destination catchment out of the green circle.



20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

14. **Question 7A:** By what distance (in km) have the majority of strayers found a destination catchment? We are not asking for the farthest distance that an individual can travel. We are instead asking for the distance at which the majority of strayers have stopped dispersing. *

Une seule réponse possible.

- 10km
- 21km
- 46km
- 100km
- 215km
- 464km
- 1000km
- >2000km
- >4000km

15. **Question 7B:** What is the mean distance (in km) a strayer is likely to disperse between its origin catchment and a new destination catchment? In other words, by what distance have approximately 50% of emigrants stopped dispersing? *

Une seule réponse possible.

- 1km
- 2km
- 5km
- 10km
- 21km
- 46km
- 100km
- 215km
- 464km
- 1000km

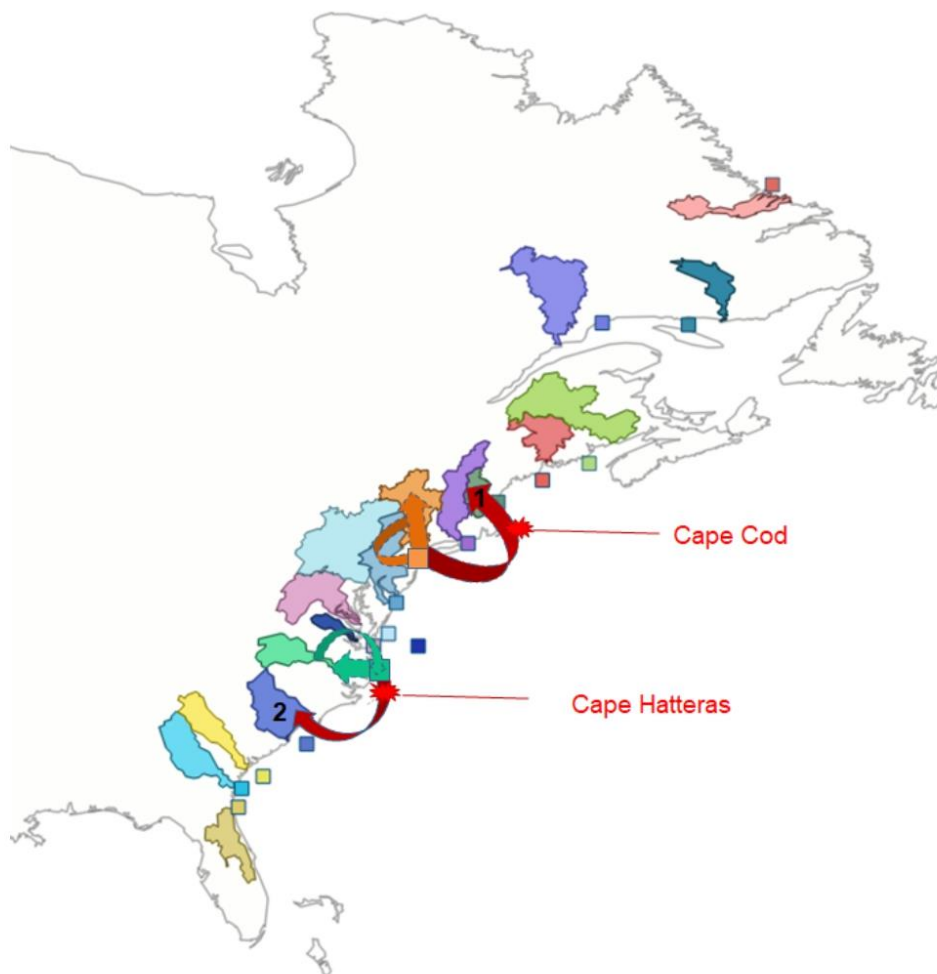
20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHADs Distribution at Sea

Constraints on spawning dispersal

Along the Eastern U.S. coast, there are natural barriers and breaks (e.g. Cape Hatteras, Cape Cod) that shad have to cross during their migration.

Figure 7: Natural barriers observed along the East U.S coast.



20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAds Distribution at Sea

16. **Question 8A:** Do these natural barriers are limiting the dispersal from one catchment to another? *

Une seule réponse possible.

Yes

No

17. **Question 8B:** If you answer "Yes" to the last question, do we need to consider that breaks in our modelling framework by adding a penalty for fish to cross these barriers? The penalty will result on a smaller part of individuals dispersing to the watershed 1 and 2 (*figure 7*)

Une seule réponse possible.

Yes

No

Comments

18. Do you have any comments related to the questions asked in this section on migration and distribution at sea ?

Sensitivity
analysis

As suggested during the workshop, a sensitivity analysis will be run to screen which parameters highly influence the GR3D outputs.

20/01/2022 19:03

SHADS - understand SHAdS Distribution at Sea

19. **Question 9:** Which parameter is the most relevant to include in the sensitivity analysis? *

Une seule réponse possible.

- Mortality rate after reproduction (linked to the iteroparity rate)
- Allee effect (yes/no)
- Growth parameters (growth rate, asymptotic length, or both)
- Rate in homing
- Maximum distance for straying
- Medium distance for straying

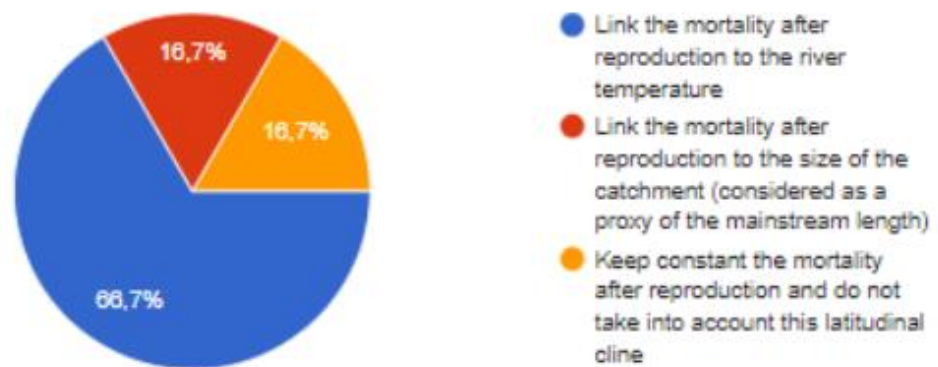
20. Please include any comments, suggestions, or questions in the space provided.



Annexe B2. Synthèse de l'ensemble des réponses des 6 experts ayant répondu au questionnaire en ligne. Les résultats sont représentés sous la forme de diagrammes circulaires.

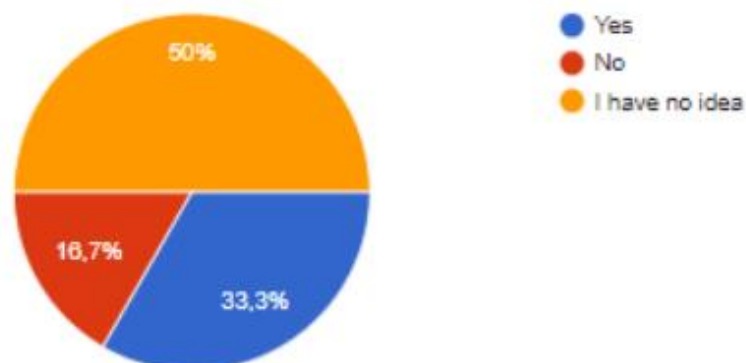
Question 1: Along the latitudinal gradient, the change from semelparity in southern rivers to iteroparity in northern rivers is striking. In the GR3D model, the iteroparity rate is the consequence of the spawner survival after reproduction. To try to 'mimic' this variability in GR3D, which proposition is the most accurate?

6 réponses



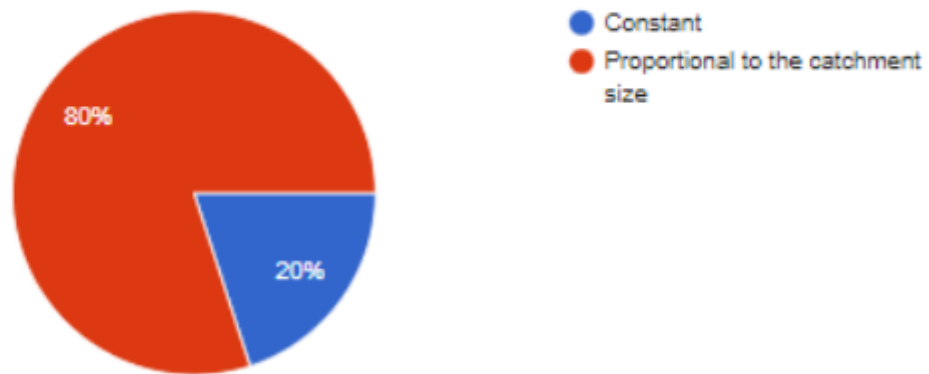
Question 2A: Do you think the Allee effect plays an essential role in American shad population dynamics along the Eastern U.S coast?

6 réponses



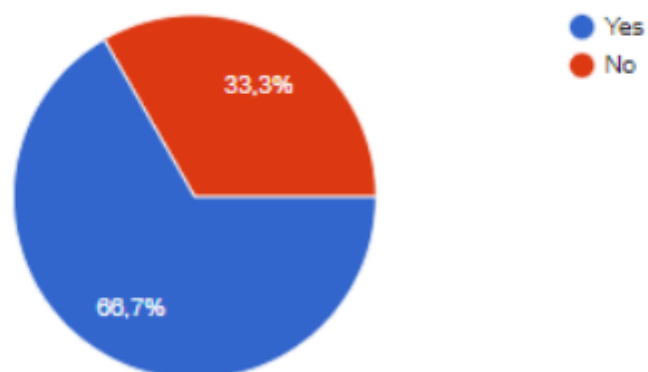
Question 2B: If you think the Allee effect is a key process to consider in the modelling framework, should this parameter be:

5 réponses



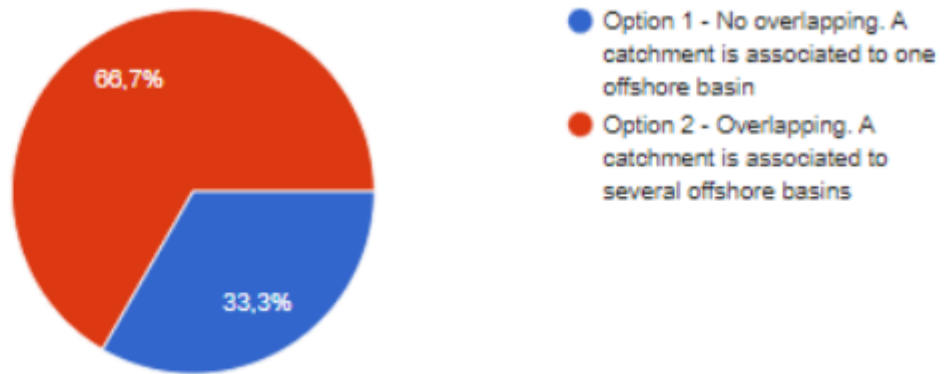
Question 3: Do you validate the scheme presented above regarding the growth process at sea?

6 réponses



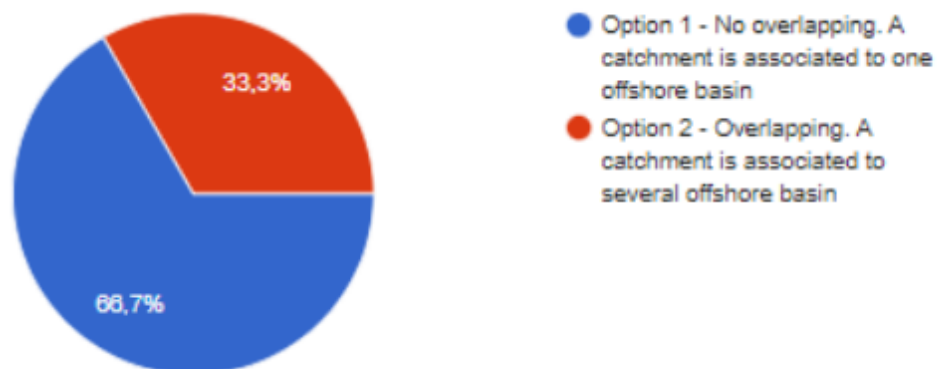
Question 4A: Which hypothesis best simulates the connection between the inshore basins and the wintering areas (offshore basins) use by juveniles to grow ?

6 réponses



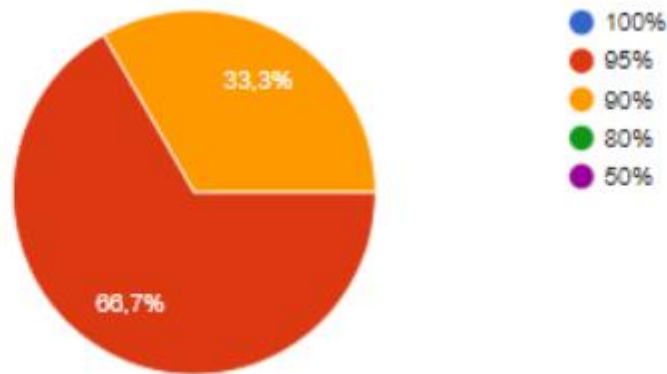
Question 4B: Which hypothesis do you recommend to use in the modelling framework ?

6 réponses

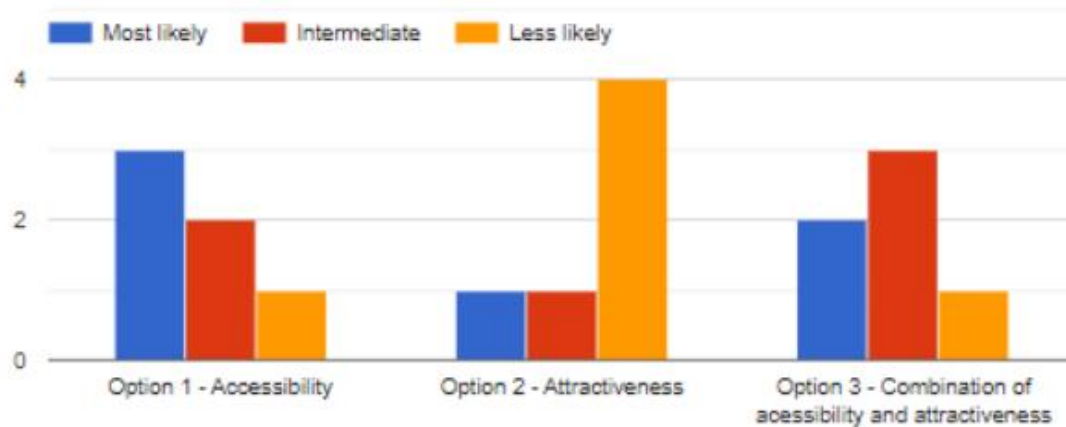


Question 5: For a group of juveniles leaving a catchment in a given year, what is the approximate proportion of fish coming back to the catchment whatever their age (in %)? (Homing rate)

6 réponses

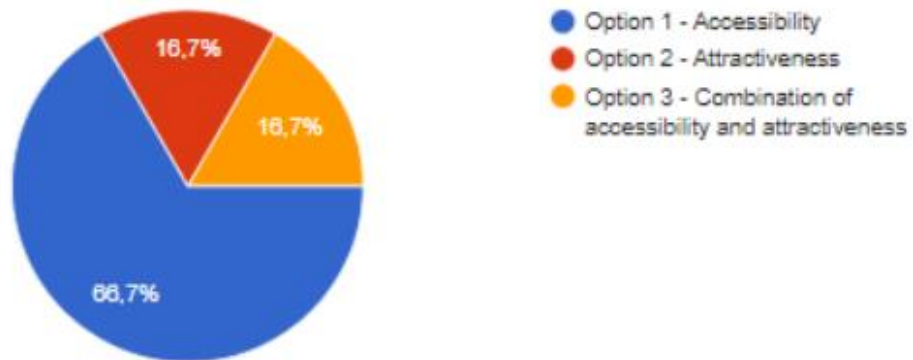


Question 6A: Which hypothesis best simulates the spawning dispersal dynamics? To answer this question, please rank all options from the more likely (rank 1) to the less likely (rank 3). Do not select twice the same option.



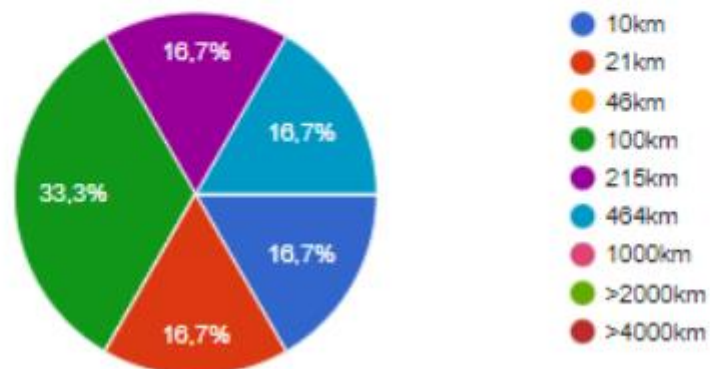
Question 6B: Which hypothesis do you recommend to use in the modelling framework?

6 réponses



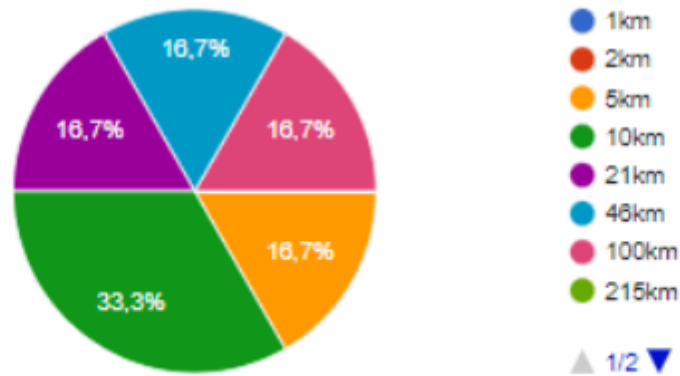
Question 7A: By what distance (in km) have the majority of strayers found a destination catchment? We are not asking for the farthest distance that an individual can travel. We are instead asking for the distance at which the majority of strayers have stopped dispersing.

6 réponses



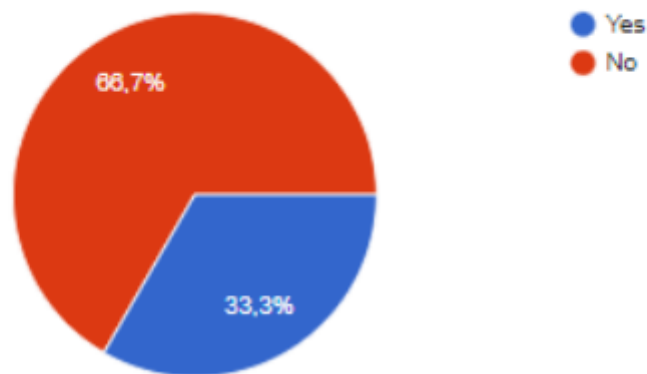
Question 7B: What is the mean distance (in km) a strayer is likely to disperse between its origin catchment and a new destination catchment? In other words, by what distance have approximately 50% of emigrants stopped dispersing?

6 réponses



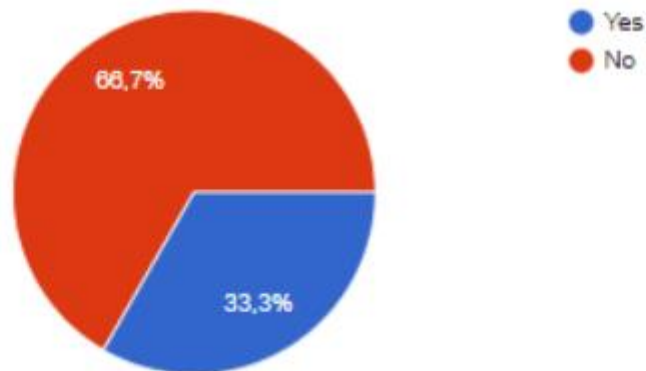
Question 8A: Do these natural barriers are limiting the dispersal from one catchment to another?

6 réponses



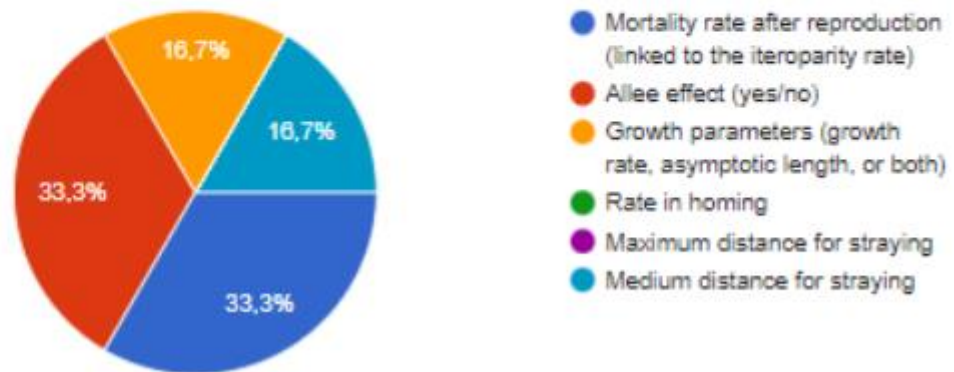
Question 8B: If you answer "Yes" to the last question, do we need to consider that breaks in our modelling framework by adding a penalty for fish to cross these barriers? The penalty will result on a smaller part of individuals dispersing to the watershed 1 and 2 (*figure 7*)

3 réponses



Question 9: Which parameter is the most relevant to include in the sensitivity analysis?

6 réponses



Ecologie et conservation des aloses de la façade atlantique dans un contexte global changeant : apports d'un modèle mécaniste de distribution

Résumé : Les populations d'alosinés de l'Atlantique Nord ont subi une chute drastique de leurs effectifs au cours du siècle dernier. Dans cette étude, le modèle mécaniste de distribution GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution), développé pour la grande alose en Europe de l'Ouest, a été enrichi et adapté à l'écologie de l'alose savoureuse sur la côte Est des Etats-Unis afin de combler certaines « lacunes de connaissances » limitant la mise en œuvre de politiques de conservation adaptées pour ces deux espèces. Tout d'abord, le développement d'un calculateur de nutriments au sein de GR3D a fourni une première quantification du service de régulation opéré par la grande alose à l'échelle de son aire de distribution. Puis, la conceptualisation d'un nouvel environnement marin au sein du modèle et son exploration *via* une analyse de sensibilité a souligné l'importance de la dispersion et des effets dépendants dans la structuration des populations d'alose savoureuse. Enfin, une approche d'écologie comparative des deux espèces a permis de statuer plus avant sur le rôle joué par la température et la dispersion dans la distribution des alosinés et leur fonctionnement en métapopulation. L'ensemble de ces résultats suggèrent que les mesures de conservation devraient tenir compte de la connectivité entre les différentes populations constitutives de métapopulations.

Mots clés : aloses, modèles de distribution d'espèce, dynamique de population, température, conservation

Ecology and conservation of North Atlantic shads in a global changing environment: inputs from a mechanistic species distribution model

Abstract: North Atlantic shads have undergone a drastic decline of their populations over the last century. In this study, the mechanistic species distribution model, GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution), which was first developed for allis shad in Western Europe, was improved and adapted to fit the American shad ecology across the Eastern U.S. coast in order to tackle the remaining “knowledge gaps” that prevent the implementation of appropriate conservation policies. First, the integration of a nutrient calculator within GR3D provided a first quantification of the regulation service operated by allis shad at the scale of its distribution range. Then, the reconfiguration of the marine environment implemented into GR3D combined with a model exploration through a sensitivity analysis has underlined the role of dispersal and dependant forces in the spatial structure of American shad populations. Finally, a comparative ecology approach allowed a deepened investigation of the role played by temperature and dispersal in the dynamics behind shad distribution and their metapopulation functioning. These results, added together, suggested that shads should be rather managed at large spatial scale to account for existing connections between single populations.

Keywords: shads, species distribution models, population dynamics, temperature, conservation

Research Unit: [INRAe, UR EABX n° 1454, 50 Avenue de Verdun, 33612 Gazinet-Cestas]