



HAL
open science

Réponse des populations de salmonidés migrateurs aux changements globaux : rôle de la croissance dans les stratégies d'histoire de vie et la dynamique de population chez le saumon atlantique (*Salmo salar*)

Cécile Tréhin

► **To cite this version:**

Cécile Tréhin. Réponse des populations de salmonidés migrateurs aux changements globaux : rôle de la croissance dans les stratégies d'histoire de vie et la dynamique de population chez le saumon atlantique (*Salmo salar*). Sciences agricoles. Agrocampus Ouest, 2022. Français. NNT : 2022NSARA089 . tel-03896540

HAL Id: tel-03896540

<https://theses.hal.science/tel-03896540v1>

Submitted on 13 Dec 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.

THESE DE DOCTORAT DE

L'INSTITUT NATIONAL D'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR POUR L'AGRICULTURE,
L'ALIMENTATION ET L'ENVIRONNEMENT

ECOLE INTERNE AGROCAMPUS OUEST

ECOLE DOCTORALE N° 600

Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation

Spécialité : Ecologie et Evolution

Par

Cécile TREHIN

Réponse des populations de salmonidés migrateurs aux changements globaux

Rôle de la croissance dans les stratégies d'histoire de vie et la dynamique de population chez le saumon atlantique (*Salmo salar*)

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 14 Avril 2022

Unité de recherche : UMR DECOD (Dynamique et durabilité des écosystèmes : de la source à l'océan) - INRAE, Institut Agro, Ifremer

Thèse N° : N° de série : A-89. N° d'ordre : 2022-6

Rapporteurs avant soutenance :

Emmanuelle Cam Professeure - UBO - Institut universitaire de la mer. UMR 6539 LEMAR.
Patrick Lambert IDAE - INRAE Nouvelle Aquitaine Bordeaux. UR1454 EABX.

Composition du Jury :

Président : Olivier Le Pape Professeur - Institut Agro Rennes-Angers. UMR 0985 DECOD.

Examineurs : Elodie Réveillac Maîtresse de conférence – La Rochelle Université. UMR 7266 LIENSs.
 Stephen Gregory Scientist - CEFAS Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science

Dir. de thèse : Marie Nevoux Chargée de recherche – INRAE Bretagne Normandie. UMR 0985 DECOD.
Co-dir. de thèse : Etienne Rivot ICPEF - Institut Agro Rennes-Angers. UMR 0985 DECOD.

Partenaires



PROJET SAMARCH, INTERREG FMA 2017-2022 étendu 2022-2023



Remerciements

Me voici au bout de ces trois années et demie riches en expériences qui ont conduit à l'aboutissement de ce travail de thèse. Des années que je n'ai pas vues passer car remplies de réflexions, d'apprentissage, de partage, d'épanouissement, de voyages, de doutes et de rires. Une aventure au cours de laquelle j'ai été incroyablement bien entourée dans ma vie professionnelle et dans ma vie de tous les jours. Des personnes qui j'espère mesureront ma reconnaissance en lisant ces remerciements.

Je souhaite avant toute chose remercier les rapporteurs et examinateurs qui composent mon jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse: Emmanuelle Cam, Patrick Lambert, Elodie Réveillac, Stephen Gregory et Olivier Le Pape. Vos retours et suggestions seront d'une grande utilité pour la valorisation de ce travail.

Pour m'avoir choisie et donnée la chance de réaliser cette thèse, je tiens ensuite à remercier mes encadrants Marie Nevoux et Etienne Rivot. Je les remercie vivement pour la confiance qu'ils m'ont accordée, leur bienveillance et leurs encouragements à chaque étape de cette thèse. Merci à vous d'avoir partagé avec moi vos connaissances, vos idées, votre rigueur qui m'ont poussée à me questionner et m'ont apportée le recul et la critique nécessaire pour aboutir à ce travail. Mais au-delà du travail de thèse, je vous remercie d'avoir partagé avec moi vos expériences et de m'avoir permis de participer à un grand nombre de formations, workshops, conférences, réunions, séjours à l'étranger. Ces expériences ont été riches de rencontres et m'ont permis de mûrir mon projet professionnel.

Aussi, je tiens à remercier les personnes qui m'ont fait bénéficier de leur intérêt et de leur expertise à différentes étapes de cette thèse. Merci à Pierre-Yves Le Bail, Mathieu Buoro, Christophe Bonenfant et Bruno Ernande pour leurs conseils aux travers de mes comités de thèse contribuant au bon déroulement de ma thèse. Merci à Pierre-Yves pour m'avoir fait profiter de son expérience pour approfondir mes projets d'après thèse.

Merci à Rémi Patin et Louise Day pour avoir donné de leur temps et m'avoir donné un précieux coup de main dans les aspects techniques de modélisation bayésienne et autres réflexions scientifiques. Un grand merci aussi à Violette Silve et Valentin Santanbien que j'ai eu la chance d'encadrer lors de leurs stages respectifs et qui ont très largement contribué à ce travail (merci à Violette pour les « morning chouquettes » pleins de bonne humeur).

Au cours de ces trois années et demi j'ai eu la chance d'être entourée de super collègues des unités ESE/DECOD et U3E, et de l'OFB. Je remercie Eric Petit directeur d'ESE et à Guillaume Evanno animateur de CREA pour m'avoir accueillie dans cette unité et équipe où, il faut le dire, il fait très bon vivre ! Merci à l'équipe administrative de l'unité, Gervaise Février, Marie-Thérèse Delaroché et Jessica Vincent, et à

Gilles Maubert administrateur réseau pour leur efficacité et leur disponibilité qui rendent la vie si simple à tout le monde. Merci aussi à tous ceux que j'ai croisé que cela soit dans le cadre des réunions de travail ou à la cafet' pour ces moments de partage qui ont rendu ce quotidien si agréable.

L'aboutissement de cette thèse repose un travail de longue haleine allant de l'acquisition, la gestion à l'analyse des données qui a débuté bien en amont de cette thèse. Il a été rendu possible grâce à un grand nombre de personnes qui se sont succédé au fil des années. Je tiens particulièrement à remercier toute équipe de l'U3E: Didier Azam directeur d'unité, Frédéric Marchand pour sa gestion des données, Ludivine Lamireau pour le travail titanesque de lecture de chacune des 9359 écailles analysées dans cette thèse (tu m'en as appris des choses sur ces écailles !), Nicolas Jeannot et Richard Delanoë pour leur travail quotidien aux pièges du Scorff et de l'Oir, Julien Tremblay et Jean-Pierre Destouches pour m'avoir permis d'aller voir des saumons sur le terrain. Je remercie l'équipe de biologie moléculaire de DECOD qui ont travaillé pour la mise au point du protocole et et la mise en œuvre du sexage des écailles : Anne-Laure Besnard, Thibaut Jousseume, Lisa Meslier et Pierre-Yves Boisson. Un grand merci pour votre travail et pour avoir pris du temps pour expliquer la biologie moléculaire à une novice de la PCR. Merci aussi à Etienne Prévost et Mathieu Buoro pour leur travail sur séries chronologiques d'abondance de saumon sur les cours d'eau français.

Merci à tous les membres du programme SAMARCH, financeur de ce projet de thèse, avec qui j'ai eu l'occasion d'échanger et que j'ai pu rencontrer lors des différentes réunions de projet, malheureusement à distance ces deux dernières années. Merci à Stephen Gregory pour son regard bienveillant sur mon travail, ses suggestions et le temps passé à corriger mon anglais. Merci à Olivia Simmons d'avoir partagé cette expérience de doctorat en parallèle. Merci à Bill Beaumont, Andy King, Rob Hillman, Rasmus Lauridsen, Luke Scott, Jamie Stevens pour leur intérêt dans mon travail et leur investissement dans la collecte et l'analyses des données écailles des cours d'eau anglais.

Au cours de ma thèse j'ai eu la chance de faire plusieurs périple à l'étranger qui ont enrichi cette expérience de thèse. Merci à Geir Bolstad et toute son équipe de m'avoir accueillie au sein du Norwegian Institute for Nature Research à Trondheim. Je n'aurais pas pu rêver meilleur accueil ! Ce séjour réalisé dans le cadre de l'EIR-Agreenium a été une très belle aventure. Merci à Astrid Raunsgard pour les échanges autour des questionnements très proches de nos thèses, son amitié et pour m'avoir permis de vadrouiller en vélo électrique dans les rues de Trondheim. Merci à Geir et à Yann Czorlich pour les après-midi passés à remplir ces tableaux blancs d'équations qui m'ont fait des nœuds au cerveau. Merci à vous pour votre investissement dans mon travail. Merci à Kjetil Hindar ses conseils rando et ses connaissances de la gastronomie norvégienne et du meilleur saumon fumé de Trondheim. Merci aussi à Kjetil pour m'avoir permis de participer aux recaptures nocturnes de saumon, à Vegard

pour m'avoir formée au prélèvement d'écailles. Merci à Ola, Grethe, Line et autres collègues croisés autour des pauses cafés et du « Friday cake ». Enfin merci au réseau européen de doctorants/post-doc NoWPaS et au comité d'organisation dont j'ai eu la chance de faire partie pour m'avoir permis de voyager en Ecosse et en Islande et pour des échanges passionnants qui ont élargi mes connaissances.

Merci à ceux et celles qui sont passés ou résident encore au garde-manger permanent du labo bureau des thésards pour ces belles années en votre compagnie. Merci à Ahmed (alias Calimero) et aux drôles de doctorantes, Margot et Nolwenn. Merci les filles d'avoir partagé cette expérience de thèse avec moi pour ces années pleines de rires, de phrases cultes, de digressions scientifiques, de montages photos, de plantes, d'aquariophilie, de stress et de remises en questions mais surtout de bonheur. Merci Margot de toujours dénicher les meilleurs mêmes pour illustrer nos vies de doctorantes. Et surtout merci les filles pour m'avoir supportée ces derniers mois de rédaction. Ahmed l'éternel Calimero du bureau, tu nous manques beaucoup (qui avons-nous à accuser maintenant ?). Le bureau paraît bien vide sans tes blagues, ta bonne humeur (quand tu as mangé) et tes pâtisseries. Merci aux autres docs/post-docs Eloïse, Mathieu, Bastien, Julien, Quentin et aux stagiaires passés par le labo pour leur convivialité. Bon courage pour la dernière ligne droite Eloïse, je me fais aucun souci pour ta réussite le moment venu ! Merci à Chrystelle dont la fin de thèse a croisé les débuts de la mienne. Merci pour ta gentillesse Chry-Chry je veille précieusement sur le sceptre magique du ciseau. Des moments de partage qui se sont souvent prolongés hors du bureau par des sorties bières-resto-ciné (merci à Pierre-Yves et Damien qui s'endorment devant les films).

Mais on ne peut pas évoquer le bureau des thésards sans parler du bureau voisin. En effet faire sa thèse ici c'est aussi survivre aux Gilles et à leurs méfaits dont il faut les accuser remercier. Le bureau des thésards, souvent rejoint par les stagiaires, se livre une guerre ancestrale à coup de batailles d'élastiques contre les informaticiens, Gillou le hibou et Gilles Mobs. Parmi leurs blagues douteuses on peut citer les confettis dans les sacs, le sel dans le thé ou encore le scotch sous la souris. Je tiens à dire que piéger mon chocolat avec du piment était particulièrement vicieux. Margot, Nono face à l'adversité des Gilles nous avons fait face, la porte entre nos deux bureaux n'a que rarement cédé. Mais j'avoue m'être bien marrée quelques fois en les laissant mettre leurs blagues à exécution... Bravo pour votre créativité les filles dans la redécoration de leur bureau, je suis très fière de nos créations. Merci les Gilles pour votre humour et vos blagues qui rythment notre quotidien au bureau. Et j'en profite pour adresser un grand merci à mon Gillou, coach de piscine à ses heures perdues, pour son soutien sans faille et pour avoir pris soin de moi à coup de séances de natation, de tablettes de chocolat et de noix de saint jacques qui ont été précieuses dans la dernière ligne droite ! Promis je prépare ma combi pour aller plonger !

Merci à l'équipe du café de 8h pour m'avoir donné le sourire et la motivation nécessaire tous les matins: Margot, Marc, Dom, les Gilles (encore eux !), Sophie, Clarisse, Agnès et bien d'autres (ceux que j'oublie le cœur y est !). Merci à ceux qui contribuent à la génération spontanée de viennoiseries, gâteaux et autres victuailles à la cafet'. Et même à ceux qui nous font découvrir réglisses salés, viandes et poissons séchés et autres bizarreries de leurs voyages. Une petite pensée émue pour les mots-fléchés disparus depuis le covid. Merci à Didier, de bonne humeur après son deuxième café, pour sa technique pour ne pas faire couiner ses pompes. Merci aussi aux habitués des galettes saucisse –cidre du vendredi, Jean-Marc, Gilles, Guillaume, Emilien et Nolwenn. Et comment ne pas parler de mon cher Marc, receleur de miel et de mirabelle, le phare dans la nuit errant dans les couloirs avec ses crocs roses, ses lunettes embuées et sa douce voix nous appelant au café de 8h (« salut les meufs ! »). T'entendre déblatérer tes histoires et ronchonner de si bon matin ça mettrait de bonne humeur n'importe qui (je le pense vraiment !). Merci pour le tour en planeur de haute voltige, l'arrivée magistrale au bar en side-car russe, et pour avoir pris soin de ma tuture. On ne parlera pas de ta clé de 13. Un grand merci aussi à Laurence pour ses gâteaux (c'est la meilleure !) et pour votre gentillesse à tous les deux. Et promis Marc un jour je serai courageuse je viendrai voir tes zazas !

Et je ne peux oublier bien sûr de remercier les confi-déconfi-reconfi-redéconfinés du nucléole Anne-Laure, Marc, Sophie, Titi, Ahmed, Clarisse, Nolwenn, Chrystelle et aussi Margot parce que cette période covid n'aurait pas été la même sans vous les amis ! Sans les conversations whatsapp interminables, les apéro-skypes qui se sont poursuivis par ce super week-end en bord de mer. J'attends avec impatience le prochain ! Merci aussi à la colloc de Jullou Clarisse Titi et Sophie d'avoir rendu ce dernier confinement si agréable et plein de bonnes excuses à apéro, de cuisine avec Maurice, de barbecues au soleil, de balades, de couchers de soleil et de soirées top-chef-rhum-banane (et de télétravail si, si). Merci à vous pour ces souvenirs de bons moments passés tous les quatre. Et à Sophie d'avoir permis cela. Merci à Clarisse pour ton amitié, tes fabuleux gâteaux, tes oreilles attentives, et pour TOUT le reste au cours de ces dernières années.

Merci aux amis qui m'ont entouré d'un quotidien réconfortant à Rennes et ailleurs. Les filles de l'apéro du marché Louise, Clarisse, Sophie, Alinoé, Maggie et le Coin Mousse qui nous a accueilli chaque samedi. Les amis rencontrés au cours des études à Roscoff, Bâton-Rouge et Paris dont je suis toujours heureuse d'avoir des nouvelles, Jérôme bien sûr, Muriel, Maël, Romain et Alix. Les amis les plus anciens (les « vieilles branches ») qui sont là depuis pffu on ne compte plus: de grosses bises aux copines du kayak-squad, Chloé, Juju, Camille et Suzanne pour le partage de nos crises existentielles de thésardes et Alice toujours partante pour un café-papotage à la Dame Blanche. Un méga check aux potes du bon côté de la force, Paupau, Seb, Ludo, Tristan, Doudou, Nadiya, Océ et Elise pour leur folie rassurante, ne changez pas !

Pour terminer cette grande aventure a aussi été possible grâce au soutien dans la vie de tous les jours de ma famille. Merci à mes parents pour leur confiance en mes choix professionnels et personnels, ainsi qu'à mon frère et ma sœur Vincent et Marion, et à Jérémy pour des moments en familles réconfortants de retrouvailles familiales autour de balades, vacances, cuisine, courses à pieds sur la ria. Des moments qui ont été de vraies bulles d'air ces dernières années ! Et merci à la grande famille de dingues dont j'ai la chance d'être entourée allant de mes quatre grands-parents jusqu'aux cousins cousines et leurs choupettes nées ces dernières années qui viennent nous rafraichir.

Ça en fait du monde !

Table des matières

Introduction générale.....	1
I. Contexte général	3
II. Comprendre les réponses des populations aux multiples pressions de l'environnement	6
1. Dynamique de population : de la phénoménologie à la compréhension des mécanismes....	6
2. Réponses des populations aux multiples pressions	8
3. Impacts à différents stades de vie et à différentes échelles spatiales.....	10
4. Intégrer une compréhension des mécanismes plastiques et évolutifs agissant à l'échelle individuelle	13
III. Les migrateurs amphihalins.....	17
1. Des migrations qui façonnent la diversité des histoires de vie	17
2. Le saumon atlantique	19
IV. Résumé des points clés et objectifs de la thèse	37
Matériel & Méthodes	41
I. Approche générale	43
II. Sites d'étude et acquisition des données.....	44
III. Les écailles comme traceurs de vie des saumons.....	47
1. Caractéristiques des écailles	48
2. Caractérisation de l'âge et des histoires de vie.....	49
3. Caractérisation des dynamiques de croissance	51
IV. Données de biométrie et analyse des écailles	52
1. Analyse de la croissance par scalimétrie	53
2. Sexage génétique	54
V. Estimations d'abondances.....	56
VI. Résumé de l'approche d'analyse des données	57
VII. Validation du plan d'échantillonnage.....	58

1. Utilisation d'une seule écaille par poisson	58
2. Utilisation de l'image d'empreintes d'écailles	59
3. Combinaison de différentes sources de données	60
Chapitre 1 : Impact de la variabilité de la croissance en mer sur les traits d'histoire de vie des adultes de retour dans les populations européennes de saumon atlantique.....	63
I. Changements de croissance à long terme dans une population du sud de l'aire de répartition et mécanismes sexe-spécifiques de maturation liés à la croissance en mer	65
1. Introduction.....	65
2. Article 1: Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon.....	66
3. Conclusion	79
II. Réponses communes de la croissance marine et la décision de maturation à l'échelle de cinq populations.....	82
1. Introduction.....	82
2. Article 2: A multi-population approach supports common patterns in marine growth and maturation decision in Atlantic salmon	83
3. Conclusion	124
Chapitre 2 : Un modèle de population structuré par classe d'âge et par sexe pour analyser la contribution de la survie, de la décision de maturation et le rôle de la croissance dans la dynamique des retours.....	127
1. Introduction.....	129
2. Article 3: Beyond return rates: assessing the contribution of the maturation schedule, sex and growth to Atlantic salmon return dynamics.....	130
3. Conclusion	168
Discussion générale	171
I. Synthèse des résultats : vers une meilleure compréhension de la phase marine du cycle de vie du saumon.....	173
1. Apport de l'approche méthodologique couplant réponses individuelles et conséquences populationnelles.....	173

2.	Vers une meilleure compréhension de la variabilité des traits d’histoire de vie en réponse aux changements des conditions de croissance	174
3.	Des résultats qui renforcent les hypothèses sur la distribution spatiale des saumons en mer.....	186
4.	Conséquences pour la dynamique de population.....	189
II.	Apport des résultats pour la gestion	195
1.	Prendre en compte la non-stationnarité des paramètres démographiques dans l’établissement des points de références pour la gestion	196
2.	Prendre en compte la non-stationnarité des paramètres démographiques dans l’évaluation du potentiel reproducteur.....	197
3.	Importance de la gestion en rivière	198
4.	Prendre en compte l’hétérogénéité des réponses entre populations.....	199
III.	Perspectives.....	200
1.	Meilleure caractérisation des conditions environnementales marine	200
2.	Mieux caractériser les conséquences d’une survie dépendante de la taille.....	203
3.	Estimer la variabilité temporelle de la survie sur l’ensemble de la phase marine.....	209
4.	Prendre en compte l’héritabilité dans la dynamique de maturation.....	210
5.	Intégrer les conséquences de la variabilité de l’environnement marin sur l’ensemble du cycle de vie	211
	Références	215
	Annexes	245
	Table des figures	281
	Table des annexes	287
	Activités scientifiques.....	288

Introduction générale



Rivière Scorff, Pont Callec (Photographie : Cécile Tréhin, Novembre 2018)

I. Contexte général

Les écosystèmes terrestres et aquatiques sont sujets à d'intenses modifications aussi bien dans les conditions abiotiques que dans les conditions biotiques qui les caractérisent. Une partie des changements récents observés dans les systèmes naturels peuvent être attribués aux changements globaux d'origine anthropique (Vitousek 1994 ; Steffen et al. 2005). Les réponses à ces changements sont observables dans tous les écosystèmes terrestres et marins sur la planète (Walther et al. 2002 ; Parmesan et Yohe 2003). La majorité des indicateurs de l'état de conservation de la biodiversité et des écosystèmes montrent des déclin importants de l'abondance de la diversité et de la fonctionnalité au sein du monde vivant : tendances négatives des modèles démographiques (déclin d'abondance des espèces ou de populations locales), réductions des aires de distribution des espèces, risques d'extinction, modification de la composition des communautés, pertes de fonctions écologiques dans les écosystèmes (Butchart et al. 2010 ; Valiente-Banuet et al. 2015).

Les changements globaux sont un ensemble de modifications de l'environnement causés par les activités humaines qui ont des conséquences à une échelle mondiale sur les écosystèmes et les espèces qui y vivent. Soulé (1991) décrit 5 composantes des changements globaux : (1) la dégradation et la fragmentation des milieux naturels ; (2) la surexploitation d'espèces sauvages : surpêche, déforestation, braconnage ; (3) la modification des cycles biogéochimiques, hydrologiques et la pollution de l'eau, des sols et de l'air ; (4) l'introduction d'espèces exotiques invasives et ; (5) le changement climatique.

Le changement climatique s'opère par le biais d'une modification d'une diversité de processus environnementaux incluant la température, le vent et les précipitations, les courants marins (Stenseth et al. 2002 ; Polyakov et al. 2010 ; Taboada et Anadón 2012). Ces variations varient dans le temps localement mais ces changements se traduisent notamment par une élévation moyenne des températures de surface de la Terre de $1,0^{\circ}\text{C} \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ constatés en 2018 par rapport aux niveaux préindustriels (Groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat, GIEC, 2018). Tous les scénarios prédisent que les températures vont continuer à augmenter dans le siècle à venir et le rythme de changement devrait même s'accélérer (GIEC, 2021).

Ces modifications induites par le changement climatique ne sont pas seulement directionnelles mais se traduisent aussi par une augmentation de la variabilité temporelle des conditions climatiques, avec une augmentation de l'amplitude de fluctuation des températures et précipitations (Bestion et al. 2021) et une augmentation de la fréquence des événements extrêmes (événements caniculaires,

sécheresses, inondations, tempêtes) générant une diminution de la stabilité des écosystèmes (GIEC 2021).

Les milieux aquatiques marins et continentaux concentrent environ 70% de la surface de la Terre et sont fortement soumis aux effets du changement global. L'eau stocke et transfère une grande partie de la chaleur sur Terre. Par conséquent étudier les océans est critique pour comprendre et essayer de prédire les changements climatiques sur Terre (Halpern et al. 2008 ; Hoegh-Guldberg et Bruno 2010). Les océans Atlantique et Pacifique subissent un réchauffement net quantifié à $+0.06^{\circ}\text{C}$ dans le volume d'eau entre 1950 et 1990, principalement dans les couches de surface ($+0.31^{\circ}\text{C}$ entre 0 et -300m ; Levitus 2000). On observe des zones à forts impacts de réchauffement notamment au Groenland, dans les zones côtières européennes, les Mer du Nord et Mer de Norvège en Atlantique, les côtes Est du continent américain (Hansen et al. 2010 ; Hoegh-Guldberg and Bruno 2010 ; **Figure 1**).

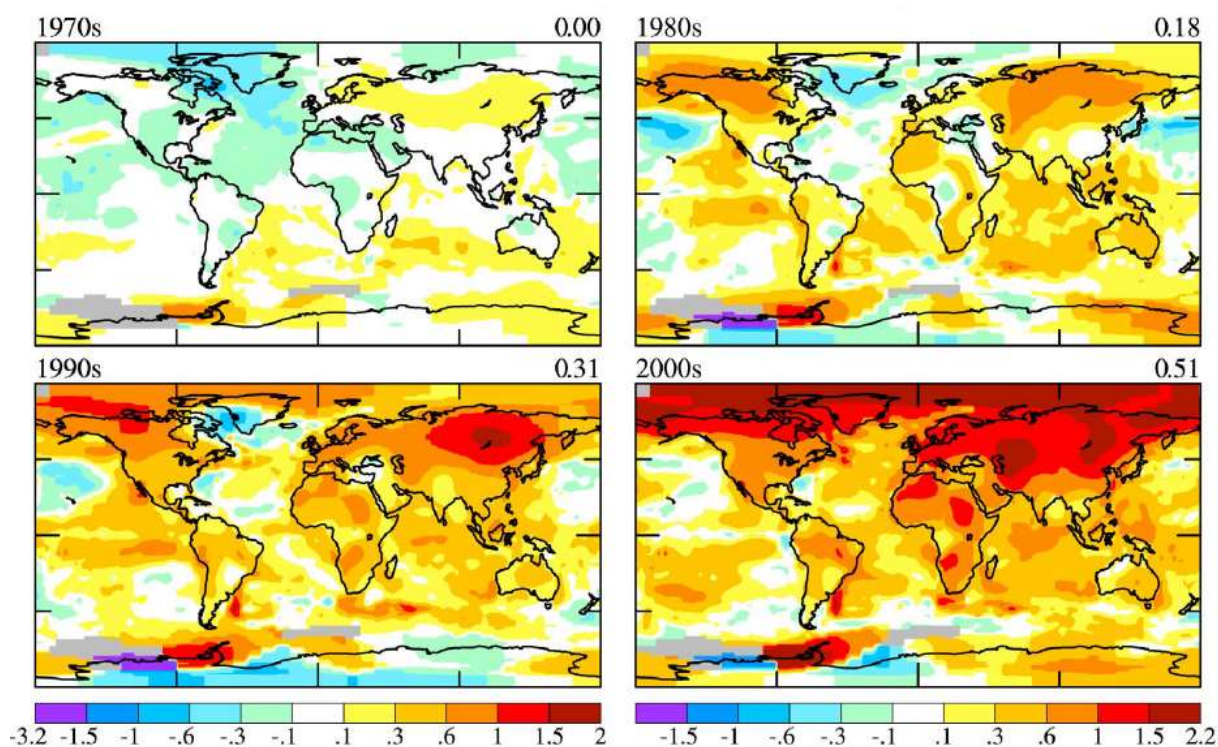


Figure 1 : Anomalies décennales de température relatives à la période 1951-1980. Figure issue de Hansen et al. (2010).

Les effets des changements globaux sur les organismes vivants s'opèrent à différents niveaux biologiques (Walther et al. 2002) : (1) au niveau individuel : des modifications des processus physiologiques (fonctions métaboliques, Rubalcaba et al. 2020 ; croissance, Denechaud et al. 2020), des changements comportementaux (Wilson et al. 2020) et de la phénologie des processus vitaux (migration: Otero et al. 2014 ; Both et te Marvelde 2007 ; reproduction : Dunn and Winkler 2010 ; Pankhurst et al. 2011 ; Hovel et al. 2017), des impacts sur la survie (Harris et al. 2005) et le potentiel

reproducteur (Farmer et al. 2015) ; (2) au niveau des populations : des changements dans l'abondance, la productivité (Both et al. 2006 ; Mills et al. 2013) et la distribution des populations (Nicolas et al. 2014) ; (3) au niveau des communautés : des changements dans les interactions trophiques et l'assemblage des espèces (Weimerskirch et al. 2003 ; Butchart et al. 2010). Les espèces sont impactées à différentes échelles temporelles, à différents stades de vie et à différentes échelles spatiales.

Dans ce contexte de profondes modifications des écosystèmes, cette thèse vise à contribuer à un enjeu majeur en écologie des populations en apportant une meilleure compréhension des dynamiques des populations en réponse aux changements globaux, notamment ce qui influence leurs variations d'abondance et de structure démographique dans le temps et l'espace, et permettant ainsi d'aider leur conservation. Dans un contexte d'évolution rapide de l'environnement, comprendre les réponses complexes des espèces à l'environnement est crucial pour fournir des bases de connaissance nécessaires pour formuler des recommandations pour la gestion. Cela nécessite notamment de : (1) décrire la réponse des populations naturelles dans le temps et l'espace ; (2) décomposer les échelles spatiales et temporelles auxquelles se déroulent ces changements ; (3) quantifier la contribution des changements de l'environnement, notamment la part induite par le changement climatique, aux dynamiques temporelles des populations. Afin d'améliorer la compréhension des mécanismes qui sous-tendent la réponse des populations et ainsi notre capacité à anticiper leur réponse à des changements futurs, il est nécessaire de mieux intégrer les processus à l'échelle individuelle et notamment de (4) comprendre les corrélations et compromis existant entre traits d'histoire de vie ; (5) séparer les composantes plastiques et évolutives de ces changements.

II. Comprendre les réponses des populations aux multiples pressions de l'environnement

Les populations naturelles sont caractérisées par des variations d'abondance et de structure (sex-ratio, structure d'âge, de taille). Ils sont le résultat des variations dans les cycles de vie, les taux de transition démographiques et les traits phénotypiques des individus qui composent ces populations. Une des sources de variabilité principale dans les populations provient de facteurs extrinsèques ou environnementaux. Les variations dans les traits phénotypiques impliquent à la fois des réponses plastiques, c'est-à-dire des effets directs à un instant donné de l'environnement, et des réponses évolutives, c'est-à-dire des effets génétiques avec des changements graduels d'une génération à l'autre (Chevin et al. 2013). Les mécanismes à l'origine des variations observées peuvent agir sur différents stades des cycles de vie et à différentes échelles spatiales parmi les populations d'une même espèce.

1. Dynamique de population : de la phénoménologie à la compréhension des mécanismes

1.1 Dynamique des populations et cycles de vie

La dynamique des populations s'intéresse à décrire les variations d'abondance et de structure des populations naturelles dans le temps, à étudier les paramètres démographiques à l'origine de ces dynamiques et à comprendre l'influence des processus et facteurs (notamment l'influence de l'environnement) impactant ces dynamiques afin de mieux les prédire. Un enjeu majeur pour la conservation des populations est d'analyser les processus à l'origine des tendances au déclin ou à l'augmentation dans les fluctuations temporelles d'abondance et de structure démographique des populations.

Dans les populations naturelles, les séries d'observations de nombre d'individus ou autres caractéristiques qui les structurent permettent de décrire des dynamiques temporelles qui prennent une grande diversité de formes dans le temps et l'espace. Les fluctuations d'abondance des individus sont générées par les flux d'individus qui entrent et qui sortent de la population par des phénomènes de mortalité, de reproduction ou de dispersion.

La dynamique de population dépend de la structure du cycle de vie des individus et de la variabilité entre les individus. Les modèles de population s'appuient sur la conception d'un cycle de vie

représentant la biologie de la population et qui comprend la description de l'ensemble des stades de vie possibles au sein de la population et les taux de transition démographiques existant entre ces stades : taux de survie, de reproduction, de migration. Ces stades de vie sont des agrégations d'individus par stades de développement, de classes d'âges, de sexe ou de taille. Chez certaines espèces, le cycle de vie peut compter de nombreuses phases, avec des durées variées et comporter plusieurs phases alternatives à l'origine de dynamiques temporelles complexes (Moran 1994 ; Kingsolver et al. 2011).

1.2 Traits d'histoire de vie et composition des populations

Afin de mieux comprendre et prédire l'influence de multiples facteurs de pression sur le fonctionnement des populations il est nécessaire de comprendre les mécanismes de réponses à une échelle individuelle qui sous-tendent notamment la variabilité des traits d'histoire de vie. Le cycle de vie d'un individu décrit tous les événements et processus biologiques depuis sa naissance, son développement, son éventuelle reproduction jusqu'à sa mort. Certains individus parviennent à boucler leur cycle de vie tandis que d'autres meurent avant de se reproduire. Chaque population constitue une entité spécifique en terme de composition génétique et phénotypique. En effet les populations sont composées d'individus hétérogènes, en termes de sexes, d'âges ou d'autres traits morphologiques, physiologiques ou comportementaux qui constituent le phénotype des individus. Parmi ces traits phénotypiques, les traits d'histoire de vie comprennent un ensemble de caractères directement liés à la survie et la reproduction (Stearns 1992). Ils déterminent donc la capacité des individus à boucler leur cycle de vie Ils comprennent par exemple la taille à la naissance, la croissance, la taille et l'âge à maturité, le nombre et la qualité des descendants (fécondité), la longévité ou l'investissement parental, les stratégies de recherche de nourriture, de migration. La notion de « qualité des individus » désigne ces différences entre individus dans ces traits d'histoire de vie (Wilson et Nussey 2010).

Au sein d'une population, différentes stratégies d'histoire de vie peuvent coexister. Les stratégies d'histoire de vie sont des ensembles de traits coadaptés représentant différentes possibilités utilisées par les individus pour compléter leur cycle de vie et se reproduire. La faculté d'avoir des histoires de vie alternatives au sein des populations peut atténuer les fluctuations de tailles de populations et augmenter leur résilience (Carlson et Seamons 2008 ; Moore et al. 2014 ; Morita et al. 2014). En effet la variabilité des histoires de vie réduit la probabilité que tous les individus d'une même population rencontrent des conditions défavorables au même moment du cycle de vie, permettant aux individus empruntant certaines stratégies de vie d'y échapper. C'est ce que l'on appelle l'effet « portfolio » (Schindler et al. 2010 ; Greene et al. 2010).

2. Réponses des populations aux multiples pressions

Un enjeu majeur en écologie des populations est de comprendre la réponse des populations soumises à de multiples pressions. Au cours de leurs cycles de vie les populations sont impactées par de nombreuses pressions responsables de variations dans leur abondance, leur composition phénotypique et les rapports des sexes. Les mécanismes gouvernant ces réponses sont complexes et dépendent de nombreux facteurs extrinsèques et intrinsèques aux populations interagissant ensemble. Les réponses impliquent des changements phénotypiques parmi les individus qui composent ces populations, notamment des changements dans la taille moyenne et dans l'âge moyen à reproduction, les comportements de migration (Jonsson et Jonsson 2009 ; Petry et al. 2016 ; Durant et Hjermand 2017 ; Ikpewe et al. 2020). En impactant les principales transitions démographiques de survie, de croissance et de reproduction ces pressions affectent ultimement le taux de renouvellement des populations.

2.1 Pressions extrinsèques

Les populations interagissent avec leur environnement qui va agir comme une pression externe. L'environnement d'une population va être caractérisé par un ensemble de composantes abiotiques (climatiques, physiques, géologiques) et biotiques (présence d'autres espèces proies, prédateurs, compétiteurs ou parasites) présentes dans son habitat. L'origine de variations dans les composantes de l'environnement peut être naturelle ou anthropique.

Certaines pressions environnementales affectent directement le risque de mortalité et donc la densité de la population. La présence de prédateurs, de parasites, de pathogènes, ou l'exploitation anthropique de l'espèce par la chasse ou la pêche sont responsables du prélèvement et de la mort d'un certain nombre d'individus. Ces pressions sont souvent directionnelles sur certains traits d'histoire de vie, c'est-à-dire qu'elles agissent de façon non aléatoire sur les traits en sélectionnant des phénotypes extrêmes. Par exemple, la certaines techniques de pêche au filet prélèvent les individus les plus grands qui souvent ont une plus grande fécondité, impactant ainsi l'abondance et le potentiel reproducteur à l'échelle de la population (Hilborn et Walters 1992 ; Hixon, Johnson, et Sogard 2014). Certains prédateurs se nourrissent exclusivement sur des stades particuliers du cycle de vie (œufs et larves, Bailey and Houde 1989 ; adultes, Gard 1971).

D'autres composantes physiques et climatiques (température, oxygène, précipitations, courants) ou la présence de polluants, la charge parasitaire, peuvent affecter les processus vitaux, rendant les individus moins performants et ainsi impactant la mortalité, la croissance et la fécondité au sein de la population. Par exemple l'augmentation des températures peut excéder le seuil de tolérance

thermique des individus diminuant leur performance aérobie et limitant la survie et la reproduction (Pörtner et Knust 2007 ; Jonsson et Jonsson 2009 ; Telemeco et al. 2017). La charge parasitaire peut aussi affecter la physiologie et diminuer la survie et les performances des individus (Gulland 1992 ; Brauner et al. 2012).

L'effet des pressions environnementales peut aussi être indirect s'opérant par une modification de la quantité et de la qualité des ressources disponibles pour s'alimenter et se reproduire dans l'habitat. Ces changements peuvent intervenir sous l'effet de variations climatiques, des interventions d'origine anthropique sur l'habitat (Rochette et al. 2010) ou la présence de compétiteurs pour la ressource. La diminution des ressources alimentaires affecte le phénotype et les traits d'histoire de vie des individus, affectant la croissance et donc la taille des individus, leur survie et leur reproduction (Bilton et Robins 1971 ; Briga et al. 2017 ; Utne, Thomas, et al. 2021). Cela peut les rendre également plus vulnérables à d'autres pressions extérieures : maladies, parasitisme, compétition. La fragmentation des habitats d'origine anthropique comme la mise en place d'obstacles (ex barrages sur les cours d'eau, McCormick et al. 1998 ; réseau routier : Underhill and Angold 2000) peut également restreindre l'accès aux zones d'alimentation et de reproduction.

Cependant les processus écologiques et démographiques et les variations dans l'abondance et les traits phénotypiques sont impactés par l'ensemble des pressions anthropiques et environnementales interagissant entre elles. L'attribution de la causalité de ces variations à une pression spécifique, par exemple au changement climatique, est donc compliquée à établir (Parmesan et Yohe 2003).

2.2 Pressions intrinsèques

Il existe aussi des facteurs internes aux populations qui peuvent affecter la survie et la disponibilité de ressources pour les individus et être sources de variations de l'abondance et de la composition des populations. Ces facteurs incluent les relations entre les individus (compétition inter-individus, relations de densité dépendance) et sont générées par la taille et la composition des populations elles-mêmes (Hassell 1975). Une forte densité d'individus dans un même environnement partageant les mêmes ressources en quantités limitées peut être à l'origine de mécanismes de densité dépendance régulant l'abondance et la distribution de la population. Cette pression intrinsèque aux populations affecte les processus de survie, de croissance, de reproduction, de migration et de dispersion des individus (Bonenfant et al. 2009 ; Stige et al. 2019). En limitant la quantité de ressources allouée à chaque individu, une forte densité de population peut en effet limiter la croissance des individus (Chaparro-Pedraza et Roos 2019). La densité dépendance peut affecter les stratégies d'histoire de vie des individus et par conséquent la structure de la population (Fowler 1981). Par, exemple chez les espèces à migration partielle, la proportion d'individus « résidents » ou « migrants » peut varier avec

la densité de la population (Taylor et Norris 2007 ; Mysterud et al. 2011). Ces relations interagissent aussi avec l'environnement : par exemple une diminution des ressources causée par des facteurs externes peut aggraver les phénomènes de compétition entre individus, augmentant les effets densités-dépendants (Fowler 1981 ; Wang et al. 2008).

3. Impacts à différents stades de vie et à différentes échelles spatiales

Les impacts des pressions agissant sur les populations sont hétérogènes dans le temps et l'espace et génèrent des impacts sur les populations à différents stades de leur cycle de vie et à différentes échelles spatiales. La prise en compte des différences d'échelles auxquelles se situent ces changements est nécessaire pour identifier les phases critiques des cycles de vie et la diversité des réponses et des facteurs de résilience des populations face aux perturbations

3.1 *Impacts à différents stades de vie*

Les réponses des populations à l'environnement sont visibles à différentes échelles temporelles résultant de la variabilité de l'environnement biotique et abiotique sur le court terme (saisons, années) et sur le long-terme (années, décennies, siècles). Les exigences propres à chaque stade de vie génèrent différentes réponses aux facteurs extérieurs car certains stades sont plus sensibles et moins résilients que d'autres face aux variations de l'environnement (Kingsolver et al. 2011 ; Petitgas et al. 2013). Les stades de vie prennent généralement place au cours de différentes saisons et reposent sur différents habitats et différentes ressources. Les exigences physiologiques et de ressources alimentaires ou de reproduction sont propres à chaque stade de vie. Par exemple chez les poissons (Petitgas et al. 2013) et les insectes (Kingsolver et al. 2011) les variations de températures d'origine climatique ont des effets contrastés au cours du cycle de vie, impactant processus de survie et reproduction, en raison de différentes tolérances thermales associées à chaque stade de vie.

Les stades où se déroulent des processus clés, au cours desquels de faibles variations phénotypiques peuvent être à l'origine de fortes variations dans la productivité des populations et causer un déclin généralisé : phase juvénile (Wahle et Steneck 1991), phase de reproduction (Asch et Erisman 2018). Les pressions agissant sur un stade donné ont des répercussions directes ou indirectes sur l'ensemble du cycle de vie, impactant les stades de vie suivants et même sur les générations suivantes. En effet les changements environnementaux affectant la qualité des géniteurs au moment de la reproduction peuvent impacter le nombre et la survie des juvéniles produits et donc impacter indirectement l'intensité des mécanismes de densité dépendance régulant les populations (Chaparro-Pedraza et Roos 2019). Une description complète du cycle de vie, intégrant processus physiologiques et

comportementaux prenant place à chaque stade de vie et les impacts sur ces différents stades, est nécessaire pour comprendre et prédire les réponses des populations aux changements de l'environnement (Petitgas et al. 2013).

3.2 Impacts à différentes échelles spatiales

L'environnement biotique et abiotique des populations varie spatialement dans les habitats fréquentés au cours du cycle de vie des populations. Certaines pressions agissent à une échelle locale sur l'habitat fréquenté à un stade de vie particulier ou spécifique à une population (par exemple la construction d'un barrage sur une rivière (Marschall et al. 2011a). D'autres pressions agissent à large échelle sur les écosystèmes et impactent plusieurs stades de vie ou plusieurs populations simultanément au sein d'une même espèce. En particulier le changement climatique est responsable d'un réchauffement global des océans mais au-delà du patron général, des effets contrastés sont à prendre en considération à une échelle régionale ou locale (Walther et al. 2002 ; Taboada et Anadón 2012). L'analyse des réponses de plusieurs populations simultanément permet une meilleure compréhension des mécanismes écologiques et démographiques agissant à plusieurs échelles spatiales en réponse à différentes pressions.

Les perturbations communes rencontrées pendant une période même courte du cycle de vie, sont capables de synchroniser les populations d'une même espèce, soit parce que les populations sont au même endroit (environnement partagé), soit parce que les perturbations agissent sur de larges distances. La synchronie spatiale décrit des fluctuations temporelles corrélées entre populations (Walter et al. 2017). L'effet de synchronisation des dynamiques de populations dans l'espace sous l'effet de fluctuations environnementales ou d'interactions trophiques spatialement corrélées est connu sous le nom d'effet Moran (Moran 1953 ; Ranta et al. 1997 ; Heino et al. 1997 ; Ripa 2000 ; Liebhold, Koenig, et Bjørnstad 2004). Chez une espèce migratrice comme la cigogne blanche, les variations de la production primaire dans les aires de rassemblement des populations sur les zones d'hivernage au Sahel sont susceptibles de synchroniser les populations sur leur zones de reproduction à travers l'Europe, impactant leur taux de croissance (Schaub, Kania, et Köppen 2005). On observe souvent des populations synchronisées sur de larges distances (Lundberg et al. 2000). En Amérique du sud, il a été montré que les changements dans les précipitations, couplées avec le phénomène El Niño synchronise la germination des plantes annuelles dans les régions arides et semi-arides du Chili générant une réponse en cascade dans la chaîne trophique jusqu'aux grands prédateurs (Stenseth et al. 2002). Aussi, au Canada les fluctuations temporelles des populations de vison et de rat musqué sont plus synchrones dans les régions où l'influence de l'oscillation nord atlantique (NAO) est la plus forte.

Cependant les populations présentent une grande diversité de réponses, soit parce qu'elles répondent à des pressions locales biotiques ou abiotiques spécifiquement présentes dans leur habitat respectif qui peuvent prendre le dessus sur les effets larges échelles, soit car les mécanismes de réponse sont spécifiques à chaque population. Souvent la synchronie spatiale diminue avec l'augmentation de la distance entre populations et les populations de régions proches ont des réponses plus similaires entre elles (Sutcliffe, Thomas, et Moss 1996 ; Heino et al. 1997 ; Saito et Nagasawa 2009 ; Olmos et al. 2019). La force de l'effet Moran varie régionalement, permettant une grande diversité de dynamiques parmi les populations (Ranta et al. 1997). En outre, du fait de leur passé respectif, les populations ont des compositions phénotypiques et génétiques différentes. Les populations d'une même espèce peuvent avoir des mécanismes de réponse différents à une pression climatique commune se manifestant par des différences de comportement, de physiologie, souvent avec une composante génétique du fait de l'adaptation locale de chaque population dans son habitat et désynchronisant dans le temps et l'espace les réponses des populations (Braun et al. 2016 ; Dallaire et al. 2020).

Les liens de cause à effet des forçages à grande échelle sur les tendances écologiques sont compliqués à établir car d'autres composantes sont responsables de dynamiques locales (Parmesan et Yohe 2003). Il est nécessaire de travailler à plusieurs échelles, de décomposer les composantes locales et communes/partagées entre populations (Ohlberger, Scheuerell, et Schindler 2016). Etudier l'effet de variables environnementales communes nécessite d'estimer et de modéliser leur influence sur les dynamiques locales. Pour mettre en évidence l'action d'une pression globale il faut se débarrasser des effets confondants. Sæther et al. (2006), Thorson et al. (2014) et Ohlberger et al. (2016) soulignent l'intérêt de modèles qui considèrent à la fois des composantes synchrones et non-synchrones (locales). Sutcliffe et al. (1996) mettent en évidence parmi des populations de papillons des variations locales dans leurs dynamiques, imbriquées dans une synchronie temporelle à large échelle, probablement induite par les changements climatiques. Chez les cigognes, les variables climatiques sont capables d'expliquer une partie de la synchronie dans les fluctuations de taille des populations de l'est de l'Europe (Sæther et al. 2006). D'autres variations climatiques locales viennent désynchroniser les populations.

Les aspects de synchronie et d'asynchronie sont importants en dynamique des populations car ils peuvent être une source de préoccupation lorsque l'espèce est en danger (Kendall et al. 2000 ; Liebhold, Koenig, et Bjørnstad 2004). En effet la diversité des réponses permet une plus grande stabilité et une plus grande résilience face aux perturbations (effet portfolio ; Heino et al. 1997 ; Greene et al. 2010). La synchronie des réponses pose des problèmes de conservation, particulièrement si la perturbation agit à un stade de vie ou une période de l'année où les populations sont particulièrement vulnérables (Ripa 2000). Les différences dans leur réponse à l'environnement peuvent contribuer à la

persistance des populations (Kerr, Cadrin, et Secor 2010). Cependant ces différences rendent les réponses des populations moins prédictibles, quand des réponses synchrones entre populations rendent plus facile de prédire leurs dynamiques et potentiellement de faciliter leur gestion.

4. Intégrer une compréhension des mécanismes plastiques et évolutifs agissant à l'échelle individuelle

Malgré l'accumulation de preuves empiriques de changements dans les dynamiques spatiotemporelles des populations en réponse aux pressions, il est difficile d'identifier les mécanismes plastiques et évolutifs à l'origine de ces changements. Néanmoins les réponses observées au sein des populations peuvent se comprendre en se plaçant dans le cadre de la théorie des histoires de vie pour mieux prédire les dynamiques éco-évolutives.

4.1 Réponses plastiques et évolutives

On observe dans les populations des dynamiques temporelles d'abondances ou de traits phénotypiques qui sont des réponses à des mécanismes plastiques et évolutifs qui peuvent être complexes avec l'environnement. Ces mécanismes plastiques et évolutifs ont des conséquences en terme de structure des populations et d'évolution des traits d'histoire de vie sur le court terme (au sein d'une génération) et le long terme (entre générations successives). Mais dans les populations naturelles il est souvent difficile de quantifier la part de variabilité attribuable à une réponse plastique ou évolutive (Chevin, Collins, et Lefèvre 2013).

Les traits d'histoire de vie peuvent être des traits héréditaires d'une génération à l'autre, les variations dans ces traits résultent d'une composante génétique et évoluent sous sélection naturelle conduisant à une réponse de type adaptative au sein des populations. Cette réponse se traduit par un changement progressif de la composition génétique (fréquences alléliques) des individus au sein de la population d'une génération à la suivante. Elle résulte de la présence de variations génotypiques associées à des traits de vie dans la population procurant des avantages et des désavantages dans la survie et la reproduction. En outre, les traits phénotypiques vont aussi varier dans le temps sous l'effet d'une évolution génétique non adaptative, appelée dérive. Ce phénomène résulte de l'échantillonnage aléatoire dans la transmission des allèles d'une génération à l'autre, et peut causer une évolution rapide de la composition génétique des populations lorsque les effectifs des populations sont faibles.

L'histoire de vie de chaque individu n'est pas fixée génétiquement et les traits d'histoire de vie comportent aussi une composante plastique, c'est-à-dire qu'ils peuvent être contraints par des facteurs extérieurs (Via et Lande 1985). La plasticité phénotypique est la capacité des individus à

produire des phénotypes différents lorsqu'ils sont exposés à des conditions environnementales différentes, ceci malgré des génotypes identiques.

La variation d'un phénotype en réponse à l'environnement peut être décrite à l'aide de fonctions mathématiques appelées normes de réactions (Via et Lande 1985). Ces normes décrivent en fonction de la valeur d'un paramètre environnemental ou de l'état physiologique d'un individu, la valeur prise par le trait phénotypique (cas de traits continus) ou la probabilité d'exprimer un trait phénotypique donné (norme de réaction probabiliste). L'étendue du profil de réponse et la pente de la relation face aux changements de l'environnement sont des mesures de la plasticité phénotypique (Via et Lande 1985 ; Chevin, Collins, et Lefèvre 2013). Dans le cas de normes de réaction probabilistes, les variations de l'environnement vont être à l'origine de stratégies d'histoire de vie alternatives (Dieckmann et Heino 2007).

La forme que prennent ces fonctions en termes de position, pente et courbure serait façonnée par l'évolution (Via et Lande 1985) et pourrait être modifiée dans le temps en réponse aux changements de l'environnement sous l'effet de la sélection naturelle (Stearns et Koella 1986 ; Murren et al. 2014). La plasticité elle-même peut être adaptative (Perrin et Rubin 1990 ; Laurila, Karttunen, et Merilä 2002). Certains traits sont très conservés et peu plastiques aux variations de l'environnement. D'autres traits sont sélectionnés pour s'adapter à la forte variabilité de l'environnement permettant aux populations d'être plus résilientes (Moore et al. 2014 ; Morita et al. 2014).

Les contraintes locales propres à chaque population génèrent des différences dans les réponses plastiques et évolutives entre populations (Adkison 2011). Les traits d'histoire de vie des populations sont généralement adaptés à leurs conditions locales. Les études comparatives dans le temps ou entre populations permettent de mettre en évidence des adaptations locales des normes de réaction au sein des populations et des changements dans la forme des normes de réaction dans le temps pour mieux comprendre les différences dans les réponses à l'environnement (Dieckmann et Heino 2007 ; Siegel, Adkison, et McPhee 2018).

Dieckmann and Heino (2007) décrivent trois aspects de l'environnement : l'environnement ancestral qui est stable entre générations et qui permet l'adaptation génétique sous sélection naturelle (évolution), le macro environnement qui va impacter un ensemble d'individus ou populations simultanément avec des variations phénotypiques prédictibles (plasticité), le micro environnement qui va être expérimenté par un individu spécifique (bruit). L'interaction complexe entre mécanismes génétiques et plastiques permet de créer de la variabilité dans l'expression des traits et le maintien de différentes stratégies d'histoire de vie entre individus et entre populations d'une même espèce (Crozier et al. 2008).

Les normes de réaction sont des outils pour décrire des mécanismes écologiques dans les modèles de dynamique de population structurés, pour décrire le passage d'un stade à l'autre (Dieckmann et Heino 2007). Cependant les prédictions s'appuyant sur les relations traits-environnement ne permettent pas toujours de prédire avec précision les réponses à l'échelle des populations qui peuvent dépendre d'interactions complexes entre processus individuels et populationnels (Brass et al. 2021).

4.2 *Théorie des traits d'histoire de vie*

La théorie des traits d'histoire de vie offre un cadre de raisonnement pour mieux comprendre et prédire des variations des traits d'histoire de vie entre individus et en réponse à l'environnement. Elle est basée sur le principe qu'il existe des compromis évolutifs pour l'allocation des ressources entre des activités liées à la survie et à la reproduction qui dépendent de contraintes environnementales ou physiologique (coûts énergétiques, (Stearns 1977 ; Stearns 1992). En effet, l'environnement contraint la quantité de ressources acquises par les individus et leur allocation dans les différentes fonctions vitales notamment croissance, reproduction et survie, et donc la plasticité des traits qui y sont associés. Selon ces contraintes qui peuvent être différentes entre populations mais aussi entre individus au sein d'une population, les individus vont adopter différentes stratégies d'histoire de vie qui vont conduire à des différences de fitness entre les individus.

La théorie propose que le gain de fitness associé aux stratégies de vie alternatives dépend de l'âge, du sexe ou d'autres caractéristiques notamment l'état énergétique ou l'environnement, permettant que différentes stratégies régulées par un même génotype soient maintenues dans la population (Repka et Gross 1995 ; Gross et Repka 1998 ; Birnie-Gauvin et al. 2021), permettant une plus grande résilience des populations face à la variabilité de l'environnement (Greene et al. 2010 ; Morita et al. 2014).

L'ensemble de ces traits d'histoire de vie exprimés par les individus détermine leur capacité à boucler leur cycle de vie et à se reproduire et impacte donc les taux démographiques. En outre les corrélations des traits et processus démographiques entre eux rendent difficile d'identifier la source des fluctuations temporelles et de prédire la réponse à l'échelle de la population (Hellmann et Pineda-Krch 2007 ; Brass et al. 2021 ; Pardo et al. 2021). Dans cette thèse je me focalise sur l'âge et la taille à reproduction sexuelle en relation avec la croissance des individus et leur impact potentiel sur le succès reproducteur et la dynamique des populations. En particulier, chez les espèces sémelpares (c'est-à-dire qui se reproduisent une seule fois au cours de leur vie) dont la croissance est continue au cours du temps, le « timing » de reproduction relève d'une importance particulière. Le potentiel reproducteur des individus de ces espèces est alors particulièrement clé pour le taux de croissance, le maintien et la résilience des populations aux multiples pressions (**Figure 2**).

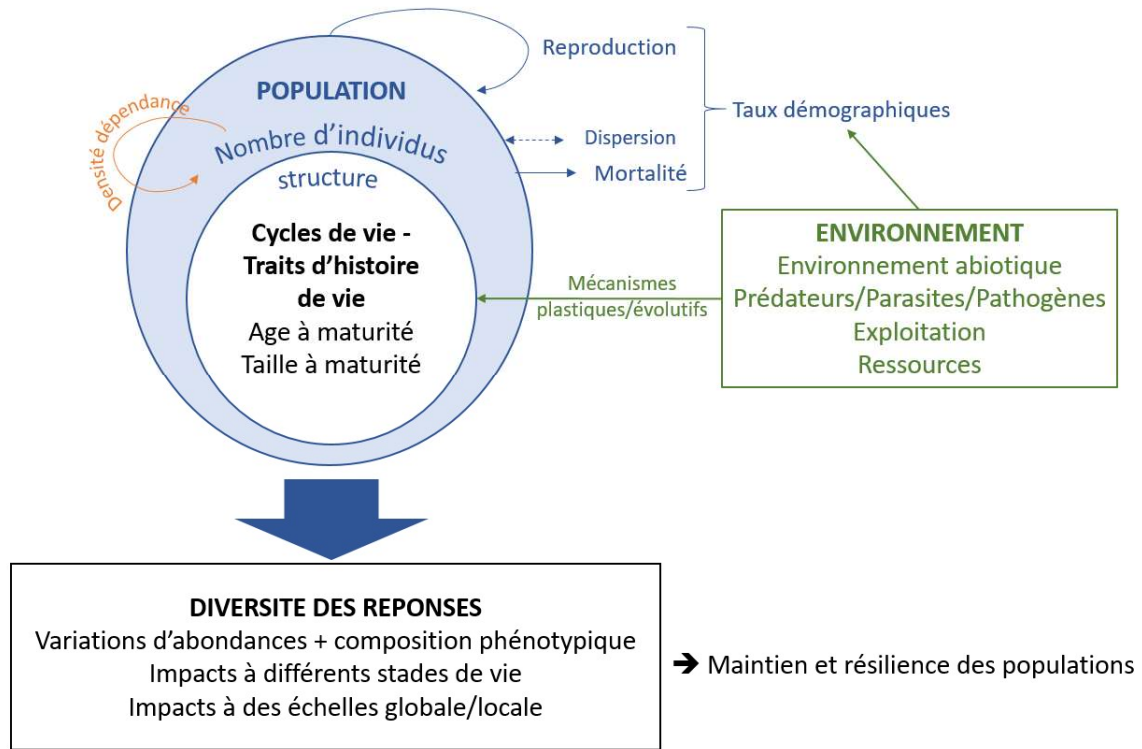


Figure 2 : Représentation du cadre conceptuel des mécanismes (plastiques/évolutifs) à l'origine de la diversité des réponses des populations aux pressions extrinsèques (environnement) et intrinsèques (densité dépendance) affectant les taux démographiques et les traits d'histoire de vie.

III. Les migrateurs amphihalins

Les espèces migratrices par leur faculté de se déplacer dans différents habitats au cours de leur vie sont caractérisées par des cycles de vie complexes et une grande diversité d'histoires de vie. En particulier l'étude des poissons amphihalins, dont fait partie le saumon atlantique (*Salmo salar*), revêt une importance particulière pour étudier l'impact des changements de l'environnement sur différents stades de vie et différentes échelles spatiales le long d'un continuum rivière-océan.

1. Des migrations qui façonnent la diversité des histoires de vie

De nombreuses espèces d'insectes, de mammifères, d'oiseaux, de reptiles ou de poissons sont migratrices. C'est-à-dire qu'elles se déplacent dans différents habitats au cours de leur cycle de vie, traversant parfois de très longues distances pour se nourrir ou se reproduire. Le terme de 'migration' fait référence à un type d'activité de locomotion particulièrement persistante et régulière qui implique des déplacements de l'animal sur une plus large échelle spatiale, sur une plus longue durée que ceux engendrés par ses activités journalières usuelles (Dingle et Drake 2007). Contrairement à la dispersion qui sous-entend une séparation de la population d'origine, la migration se rapporte à des déplacements à caractère périodique qui impliquant un retour sur le lieu d'origine.

Si la migration a un coût (coût énergétique, risque de mortalité pendant le trajet), elle peut offrir un avantage si les ressources nécessaires pour s'alimenter ou de reproduire sont distribuées de façon éparse et dans des zones distantes les unes des autres. Elle permet aussi d'éviter des conditions climatiques défavorables à certaines périodes de l'année tout en profitant des ressources de l'habitat lors que les conditions y sont favorables. Ces grands déplacements sont souvent déclenchés par des changements saisonniers des conditions environnementales et des processus physiologiques. La démographie des populations migratrices dépend d'un cumul de processus prenant place dans différents habitats (Schaub, Kania, et Köppen 2005 ; Otero et al. 2014).

Les migrations sont à l'origine de cycles de vie complexes et d'une grande diversité d'histoires de vie. Il existe généralement une diversité de comportements parmi les individus d'une même population : l'âge à migration peut varier selon les individus (cas des poissons amphihalins (Erkinaro et al. 2018 ; Freshwater et al. 2019)), chez certaines espèces la migration est même facultative et des individus résidents et migrateurs cohabitent dans les populations (poissons, Nevoux et al. 2021 ; oiseaux, Lundberg 1988). Chez les espèces à migration partielle, la migration peut être déclenchée par des conditions environnementales défavorables selon un mécanisme de norme de réaction, leur

permettant d'échapper à une trop forte mortalité (Wysujack et al. 2009 ; Pulido 2011). La capacité à se déplacer entre différents milieux et la diversité des histoires de vie des migrateurs sont importants à considérer pour comprendre leurs réponses et leur capacité de résilience face aux changements environnementaux.

Chez les poissons amphihalins ou diadromes, les migrations se font entre un milieu marin et un milieu dulçaquicole. Les migrations sont des événements clés de leur cycle de vie, déterminant le temps passé dans chaque type d'habitat. Chez ces espèces, on distingue les poissons anadromes qui grandissent en mer et vont se reproduire en rivière (saumon, truite de mer, Esturgeon, Lamproie), et les poissons catadromes (anguille, flet) qui grandissent en rivière et vont se reproduire en mer. Beaucoup d'espèces migratrices amphihalines sont des espèces exploitées avec une forte valeur commerciale, sociale et culturelle. Elles jouent aussi un rôle important au sein des écosystèmes : en effet ils jouent un rôle de lien entre écosystèmes, ils permettent des transferts d'énergie, des connexions trophiques entre habitats qui sont géographiquement éloignées contribuant à leur productivité (Bauer et Hoye 2014 ; Dunlop et al. 2020). Par exemple le saumon, une fois de retour en rivière, contribue à la productivité des rivières en apportant fèces, œufs et carcasses permettant ainsi un transfert de nutriments entre milieu eau douce et milieu marin (Wilcove et Wikelski 2008).

Les salmonidés (*Salmonidae*) sont une famille de poissons fusiformes à nageoires rayonnées et possédant une nageoire adipeuse qui contient les genres *Thymallus*, *Brachymystax*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Salmo* et *Oncorhynchus* dont plusieurs espèces sont anadromes (Crisp 2008). Les salmonidés anadromes dépendent de multiples habitats au cours de leur cycle de vie : rivières, lacs, eaux estuariennes et côtières, océan. Ils font donc face à un cumul de pressions d'origine humaine ou non dans ces différents habitats et notamment les effets du changement climatique (Wilcove et Wikelski 2008). Les populations sont soumises à des caractéristiques environnementales et des pressions locales propres à chaque population en rivière : températures, courants, substrats, dégradations de l'habitat, pollutions, barrages, pêche récréative. Les populations géographiquement distantes se retrouvent dans un environnement commun à certains stades de vie. Dans le cas des poissons migrateurs anadromes en particuliers, les populations sont fragmentées lors de la phase d'eau douce. Les œufs et les juvéniles subissent des conditions environnementales spécifiques à leurs rivières natales. Dans une seconde partie de leur cycle de vie les adultes se rejoignent en mer sur des zones de nourrissage et sont exposées à des conditions climatiques, alimentaires et des pressions de prédation et parasitaires communes (Quinn et al. 2012) avant de retourner se reproduire dans leurs rivières d'origine.

Les populations de saumon montrent des traits phénotypiques, des histoires de vie et une structure génétique localement adaptées aux conditions environnementales rencontrées en rivière. Notamment le substrat et la longueur de la rivière conditionnerait en partie cette structure génétique (Perrier et al. 2011). Malgré des conditions communes, une structuration des réponses à l'environnement par population peut subsister en mer du fait de l'influence du passé en rivière, de leur évolution respective à l'origine de traits adaptatifs liés à la survie et la reproduction spécifiques à chaque population (Carvalho 1993). Ces réponses spécifiques permettent des histoires de vie diverses et des différences comportementales et physiologiques (Martinez et al. 2001 ; Dallaire et al. 2020). Les populations peuvent donc répondre de façons différentes aux changements environnementaux notamment en mer (Hilborn et al. 2003 ; Crozier et Zabel 2006). La phénologie des migrations marines varie entre populations et peut être influencée à la fois par les conditions environnementales expérimentées par les individus avant la migration (spécifiques à chaque population) et rencontrées en route (communes à plusieurs population) pouvant agir comme un facteur synchronisant (Ohlberger, Scheuerell, et Schindler 2016 ; Freshwater et al. 2019).

2. Le saumon atlantique

2.1 *Distribution*

Le saumon atlantique (*Salmo salar*, ensuite désigné sous le nom de saumon) est un poisson migrateur distribué dans les rivières des côtes nord-ouest et nord-est de l'Atlantique et de la Baltique (**Figure 3**). Il partage sa vie entre la mer et l'eau douce. C'est un poisson anadrome car la reproduction se fait en rivière. Au cours de son cycle de vie il visite 3 types d'habitats : rivière (parfois lac), zones estuariennes et côtières, mer. Il existe plus de 2000 rivières à saumon (Crozier et al. 2004). Sa distribution et son abondance dans les cours d'eau sont déterminées par un ensemble de variables climatiques, anthropogéniques, et géographiques : surface des rivières, courant, substrat, pente (Gibson 1993 ; Baglinière, Marchand, et Vauclin 2005 ; Finstad, Armstrong, et Nislow 2011), présence d'abris (Foldvik et al. 2017) , présence de barrages à la migration (Marschall et al. 2011b ; Stevens, Kocik, et Sheehan 2019).

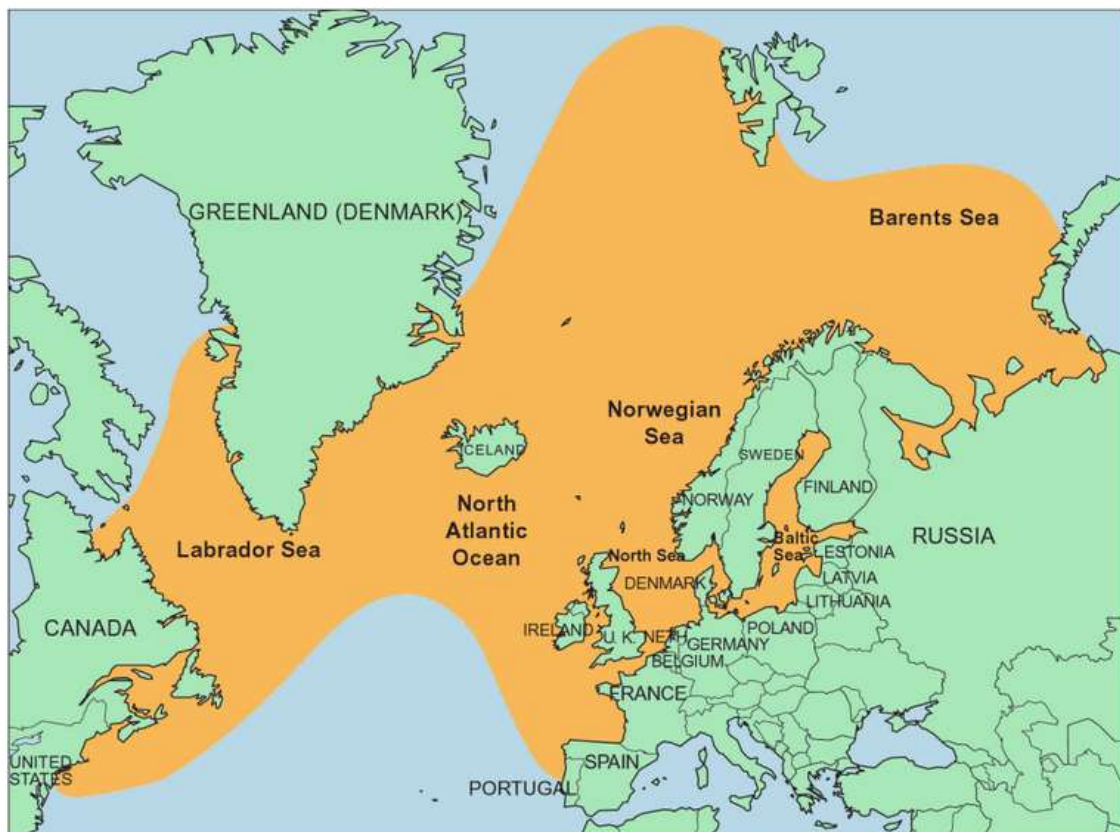


Figure 3 : Aire de distribution du saumon atlantique (*Salmo salar*) dans l'océan Nord Atlantique et noms des pays dans lesquels les populations viennent se reproduire en rivière (Aas et al. 2010).

On définit quatre complexes de populations sur des critères génétiques et biogéographiques et constituant des bases pratiques pour la gestion par les pays : les complexes Amérique du nord, Europe du nord, Europe du sud dans l'Atlantique Nord et le complexe de la mer Baltique (ICES 2021). Ces complexes ont des zones de grossissement en mer spécifiques situées principalement en mer de Norvège au nord des Féroé (populations européennes), en mer du Labrador (populations américaines) (Dadswell et al. 2010 ; Gilbey et al. 2021). Mais une partie des poissons provenant de populations américaines et européennes se rejoindraient aussi sur des zones de grossissement au large de la côte ouest du Groenland (Dadswell et al. 2010 ; Reddin et al. 2012 ; Gilbey et al. 2021 ; Bradbury et al. 2021). Dans cette thèse, nous nous intéresserons en particulier aux populations de saumons appartenant au complexe d'Europe du sud.

2.2 Cycle de vie

Phase juvénile en eau douce

Les œufs sont pondus en rivière en hiver dans des nids creusés dans le gravier et éclosent au printemps (**Figure 4**). Les alevins restent quelques semaines sous le gravier se nourrissant du contenu de leur sac vitellin. Puis ils sortent et s'alimentent de façon active de larves d'insectes, grossissent pour passer au

stade tacon. Après 1 à 6 ans passés en rivière (Otero et al. 2014), un ensemble de transformations physiologiques et morphologiques pour s'adapter aux eaux salées se produit : changements de morphologie, de coloration (coloration argentée), d'osmorégulation et de comportements (déplacements en bancs) (Aas et al. 2010 ; Thorstad et al. 2012). Ce processus est appelé la smoltification (McCormick et al. 1998b). La smoltification serait en partie dépendante d'un seuil de croissance (Økland et al. 1993). La migration vers la mer, appelée dévalaison, a lieu au printemps, les saumons font alors entre 12 et 25 cm (Otero et al. 2014). Différents facteurs influencent le timing de migration: photopériode, température, débit du courant, précipitations et taille du smolt (Simmons et al. 2021) et certains paramètres physiologiques (Birnie-Gauvin et al. 2021 ; taux de cortisol: Birnie-Gauvin et al. 2019). Cette phase constitue un premier « goulot d'étranglement » du cycle de vie du saumon. En effet, la survie œuf-smolt est estimée proche de 1% (Hutchings et Jones 1998 ; Massiot-Granier et al. 2014 ; Olmos et al. 2019). Dans les populations du sud de l'Europe, les jeunes saumons restent généralement 1 à 2, rarement 3, années en rivière. Des durées plus longues en eau douce sont plus généralement observées dans les populations de saumon situées au nord de l'aire de distribution.

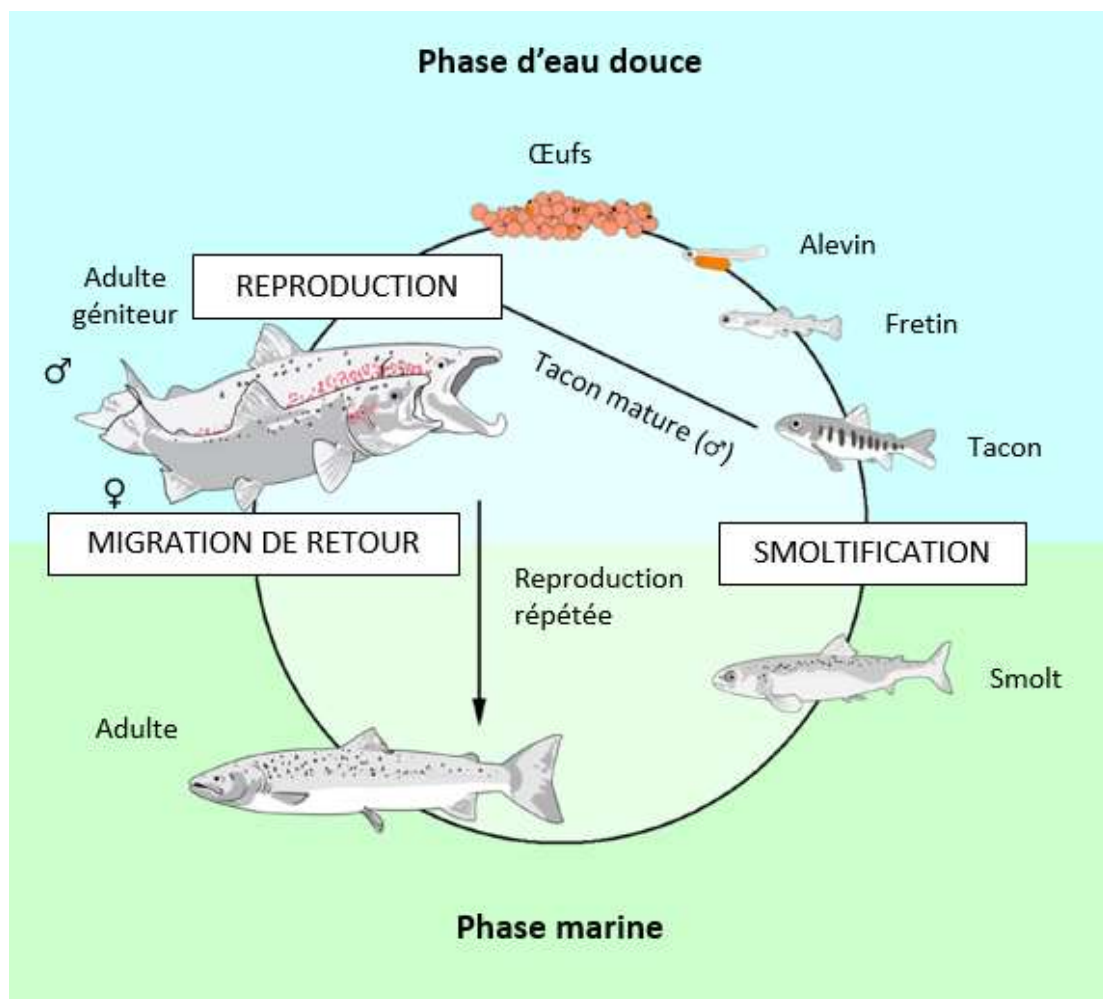


Figure 4 : Cycle de vie du saumon atlantique (*Salmo salar*). (Mobley et al. 2021).

Phase de croissance en mer

La phase marine du cycle de vie est une phase de forte croissance dans des zones de grossissement au large de l'océan Atlantique et dans la Baltique. Selon la taille de départ des smolts, la croissance est compensatoire et très rapide (Hogan et Friedland 2010). Les saumons restent en mer entre 1 et 5 ans avant de retourner dans leur rivière natale après avoir atteint une taille suffisante pour déclencher la maturation (Thorpe 2007). Les femelles restent généralement plus longtemps que les mâles en mer (Erkinaro et al. 2018). Dans les populations sud-européennes, les saumons restent généralement 1 ou 2 ans en mer.

Un phase marine encore peu connue

La phase marine est une boîte noire du cycle de vie du saumon. C'est pourtant une phase importante du cycle caractérisée par une adaptation à un nouveau milieu, de très longues distances parcourues, un faible taux de retour et une forte croissance qui permet la maturation sexuelle. Cependant, c'est une phase difficilement observable et rendant difficile d'identifier les routes de migration empruntées par les saumons, leur régime alimentaire et d'étudier les processus démographiques et écologiques qui s'y déroulent, notamment la maturation sexuelle.

Les données d'observations directes proviennent essentiellement des données historiques de capture par les pêcheries commerciales en mer, de captures menées par les campagnes de pêche scientifique et les recaptures d'individus au stade adulte remontant les cours d'eau marqués au stade smolt. Elles permettent d'estimer le nombre et l'état des poissons (taille, poids, facteur de condition, état de maturation) à un temps donné (Gilbey et al. 2021 ; Utne, Thomas, et al. 2021). Couplées avec les données d'estimations d'abondances de smolts et d'adultes au départ et au retour en rivière, les données de captures en mer nourrissent les modèles d'évaluation des stocks (Michielsens et al. 2008). Les données de recaptures permettent d'estimer les taux de retour en fonction des caractéristiques observés au stade smolt (Gregory et al. 2019 ; Simmons et al. 2021).

Les données de capture en mer ont permis d'identifier les principales zones fréquentées par les saumons : en mer de Norvège (stocks européens), en mer du Labrador (stocks nord-américains), à l'ouest du Groenland (stocks européens et nord-américains ; Dadswell et al. 2010 ; Gilbey et al. 2021). Les contenus stomacaux des poissons capturés permettent d'identifier leur régime alimentaire (Haugland et al. 2006 ; Utne, Thomas, et al. 2021). Sur les zones de nourrissage fréquentées par les populations européennes et situées en mer de Norvège (J. A. Jacobsen et al. 2001) lors de la première année en mer, les saumons se nourrissent principalement de larves d'amphipodes et de poissons notamment de harengs (Haugland et al. 2006 ; Utne, Pauli, et al. 2021). Dans les années récentes, l'apport des balises GPS a permis de retracer avec plus de précision les routes de migrations en mer

jusqu'aux zones de nourrissage (Rikardsen et al. 2021). Mais ces données sont peu nombreuses et ont une faible couverture temporelle.

Beaucoup d'études de la phase marine du saumon reposent sur des observations indirectes des individus en mer. Les structures calcifiées (écailles, otolithes) sont des traceurs de la vie des saumons notamment pendant la phase marine. Il existe de grandes collections historiques d'écailles provenant des suivis scientifiques et de la pêche récréative qui permettent la mobilisation de données nombreuses couvrant une longue période temporelle. Les incréments de croissance visibles sur ces structures sont proportionnels à la croissance du corps des poissons et permettent de retracer les variations individuelles de croissance dans le temps et d'identifier différentes stratégies d'histoire de vie (Dahl 1910 ; Francis 1990 ; Thomas et al. 2019). Les patrons de croissance offrent aussi l'opportunité d'enquêter sur l'écologie spatiale des populations : Friedland and Reddin (2000) mettent en évidence un chevauchement des patrons de croissance en mer de plusieurs populations, permettant ainsi de dater l'agrégation de ces populations en mer. Jensen et al. (2011) met en évidence une synchronie de la croissance en mer entre populations de saumon atlantique (7 populations norvégiennes) et avec des variables climatiques. En outre il est possible d'extraire de l'ADN de ces structures permettant d'avoir des informations sur le génotype des individus sur des gènes d'intérêt (sdY marqueur du sexe : Yano et al. 2013 ; Quéméré et al. 2014 ; Eysturskarð et al. 2017 ; vgll3 marqueur lié à la maturation : Czorlich et al. 2018 ; Barson et al. 2015). Par ailleurs les écailles sont utilisées en isotopie pour enquêter sur les variations trophiques du régime alimentaire des saumons et sur les zones thermiques fréquentées dans l'océan.

Le premier été en mer : une phase clé du cycle de vie

Particulièrement chez le saumon, le premier été en mer serait un autre « goulot d'étranglement » du cycle de vie caractérisé par une forte mortalité et un fort gain de croissance à l'origine des décisions de maturation sexe-spécifiques.

Survie

Les zones côtières fréquentées par les smolts lors des premières semaines sont sujettes à une forte pression de prédation (Thorstad et al. 2012 ; Renkawitz, Sheehan, et Goulette 2012 ; Flávio et al. 2021). En estuaire, les smolts subissent par exemple une pression de prédation par les cormorans, les phoques gris ou encore les bars (Riley et al. 2011 ; Mäntyniemi et al. 2012 ; Jepsen, Flávio, et Koed 2019). D'autres facteurs extrinsèques comme la température et notamment le gradient de température entre la rivière et l'océan peut être un facteur de stress et de mortalité (Jutila, Jokikokko, et Julkunen 2005). La survie est influencée par la taille des smolts (Armstrong et al. 2018 ; Gregory et al. 2019 ; Simmons et al. 2021) et la croissance pendant les premiers mois en mer (Friedland 2000 ;

Peyronnet et al. 2007 ; Tillotson et al. 2021). L'hypothèse « bigger is better » a été avancée dans de nombreuses études (Gregory et al. 2019 ; Simmons et al. 2021). Il y aurait un effet direct de la taille : les individus les plus grands auraient une plus grande capacité de nage permettant de mieux survivre à la migration dans ces premiers mois (Remen et al. 2016) et de mieux échapper aux prédateurs. De plus, les plus petits smolts auraient un plus fort taux de croissance instantanée en mer générant un fort taux métabolique, une plus forte vulnérabilité aux mauvaises conditions climatiques (Oldham et al. 2019), et plus de comportements de prise de risques (Grand 1999).

Croissance

Le premier été en mer est caractérisé par un gain rapide de croissance. Les smolts qui se nourrissaient principalement de larves d'insectes sur les zones côtières, rejoignent des zones de nourrissage où ils se spécialisent sur des proies de plus en plus grosses comprenant des larves d'amphipodes et de poissons (Jacobsen 2001 ; Rikardsen et al. 2021). Entre fin juin et mi-août ils mesurent entre 15 et 36 cm (Utne, Thomas, et al. 2021) et atteignent jusqu'à 57 cm à la fin de l'automne (Jacobsen 2001).

Les trois principaux facteurs qui influencent le taux de croissance sont la température, la disponibilité et la qualité de la nourriture et la taille des poissons (Brett, Shelbourn, et Shoop 1969 ; Jensen et al. 2012). Des températures plus fortes génèrent des taux de croissance plus élevés jusqu'à un optimum de température (Brett, Shelbourn, et Shoop 1969 ; Friedland 2000). Cependant le taux de croissance décroît lorsque la disponibilité alimentaire décroît (Brett, Shelbourn, et Shoop 1969) et peut être limité par la disponibilité en oxygène diminuant avec l'augmentation de la température (Baudron et al. 2014 ; Rubalcaba et al. 2020). En effet des relations négatives entre croissance des post-smolt et température sont observées dans les populations naturelles car l'augmentation des températures est reliée à une diminution des ressources alimentaires (Todd et al. 2008). Les périodes de croissance ne sont pas indépendantes les unes des autres, et la croissance au premier été en mer est influencée par la taille des smolts à migration par des effets carry-over (Tillotson et al. 2021). Il semblerait que les smolts ayant eu une faible croissance en rivière compensent avec une forte croissance marine (Einum, Thorstad, et Næsje 2002).

Maturation

Chez les poissons anadromes la maturation sexuelle est un évènement très important du cycle de vie car il déclenche le retour en rivière et détermine la taille des adultes à la reproduction. C'est un facteur important de la diversité des histoires de vie chez les salmonidés conditionnant les timings de migration et de reproduction sexuelle (Mobley et al. 2021). Au bout d'une année passée en mer une proportion des saumons partis rentrent en rivière se reproduire tandis que d'autres resteront plus longtemps en mer et ceux ayant survécu rentreront après plusieurs années en mer. Le déclenchement

de la maturation est sous contrôle hormonal et dépendrait d'un ensemble de stimuli internes et externes (adiposité, hormones sexuelles, température, salinité, photopériode et signaux sociaux ; Mobley et al. 2021). L'obtention de ressources énergétiques nécessaires pour la maintenance, la croissance et la reproduction conditionne de nombreux processus physiologiques (métabolisme, stockage d'énergie, stress) à l'origine de divers processus dont la maturation (Silverstein et al. 1998) et la migration (Stearns 1989 ; Birnie-Gauvin et al. 2021). Le retour en rivière dépendrait donc de seuils physiologiques qui seraient atteints ou non à la fin du premier automne en mer et qui dépendraient en partie de la croissance accumulée lors du premier été en mer (Rowe et Thorpe 1990 ; Silverstein et al. 1998 ; Campbell, Dickey, et Swanson 2003). Le mois de Novembre constituerait la principale fenêtre de décision pour la maturation (Mangel et Satterthwaite 2008). La fécondité des femelles est plus fortement corrélée à la croissance que celle des mâles car la taille des femelles conditionne la quantité d'œufs produite (Fleming 1996), principale composante du potentiel reproducteur. Il est alors plus avantageux pour les femelles d'allonger le temps de croissance en mer. La théorie des histoires de vie prédirait donc un seuil de croissance plus élevé à atteindre chez les femelles afin de déclencher le processus de maturation et le retour en rivière. Le processus de maturation peut être décrit par une norme de réaction probabiliste liée à la croissance, particulièrement lors des premiers mois en mer et déterminée génétiquement (démontrée chez le Saumon chinook *Oncorhynchus tshawytscha* : Siegel et al. 2018). En effet, l'âge à maturation chez le saumon a de fortes bases génétiques : un seul gène, *vglI3*, expliquerait jusqu'à 40% de la variabilité dans ce trait (Barson et al. 2015). Des dominances différentes dans les allèles de ce gène chez mâles et femelles seraient susceptibles d'expliquer le maintien de différentes stratégies d'histoire de vie chez les mâles et les femelles et contribueraient à expliquer les déséquilibres dans les sexe-ratios observés dans les retours des adultes, les femelle représentant la majorité des retours après plusieurs années en mer (Mobley et al. 2021).

Reproduction en rivière

Après avoir passé une ou plusieurs années en mer les saumons retournent dans leur rivière natale pour se reproduire. Ils atteignent alors entre 45 et 135 cm, pèsent entre 1 et 25 kg et ont une couleur argentée à leur retour de la mer (Aas et al. 2010). Le comportement très philopatride des saumons est appelé le « homing » et reposerait en partie sur des preuves olfactives (Dittman et Quinn 1996). Il existe de très faibles taux d'échanges migratoires entre populations (Jonsson, Jonsson, et Hansen 2003). Les castillons, qui ont passé seulement un hiver en mer (1HM), remontent la rivière au cours de l'été. Les saumons plus âgés qui ont passé deux ou plus hivers en mer (2HM/PHM) reviennent plus tôt dans la saison au printemps. La reproduction en rivière a lieu en fin d'automne ou au début de l'hiver. Les femelles construisent des nids en déplaçant les graviers et y déposent les œufs. Une fois les œufs fécondés par un ou plusieurs mâles, ils sont enfouis sous des graviers par la femelle sous des dômes

caractéristiques appelés frayères qui restent oxygénées par l'eau (Fleming 1996). Il y a formation de couples, les mâles territoriaux défendent la frayère. Lors de la fraie, la livrée des adultes s'assombrit et prend une couleur rouge ou brune. C'est une espèce majoritairement semelpare, c'est-à-dire que la majorité des saumons adultes meurent après leur première reproduction. Une faible proportion, majoritairement des femelles, retournera en mer et se reproduira plusieurs fois au cours de sa vie. Une très faible proportion de mâles ne part jamais en mer et se reproduit en rivière à très petite taille en participant de manière opportuniste à la reproduction (Jonsson, Jonsson, et Hansen 2003).

Finalement sur 8000 œufs pondus, environ 4 individus seront capables de boucler ce cycle et reviendront frayer en rivière. La durée des phases en eau douce et en mer dépend des interactions complexes des individus avec leur environnement (Greene et al. 2010). Mais la variabilité du cycle de vie des saumons a aussi une forte dépendance génétique, chaque population de chaque rivière formant une entité génétique distincte et une multitude d'histoires de vie sont possibles entre populations et au sein d'une même population (Erkinaro et al. 2018).

2.3 Des populations fragilisées soumises à de multiples pressions

Effectifs

Comme beaucoup d'espèces amphihalines, les populations de saumon atlantique ont fortement décliné sous l'effet de différents facteurs qui se sont succédés et accumulés au cours des 20^{ème} et 21^{ème} siècles (**Figure 5**). Les déclinés d'abondance et changements dans la structure des populations observés sont associés à des pressions prenant place à la fois en rivière et en mer (Limburg et Waldman 2009 ; Chaput 2012). Ces déclinés préoccupent la communauté scientifique et les instances impliquées dans la gestion des stocks à différents niveaux, international, national ou régional. Bien qu'à l'échelle mondiale le statut de conservation du saumon atlantique soit classé par l'UICN comme « Préoccupation mineure », il est aujourd'hui classé « vulnérable » à l'échelle européenne et même « en danger » voire « en danger critique d'extinction » dans certaines régions (UICN 2019). La distribution historique du saumon est difficile à établir mais les populations auraient disparu d'un grand nombre de régions dans la seconde moitié du 20^{ème} siècle (Parrish et al. 1998). Les causes de ce déclin font intervenir de multiples facteurs de pression au cours du temps qui agissent sur plusieurs stades du cycle de vie, dans des milieux différents (eau douce, mer) et à des échelles spatiales différentes. En particulier depuis les années 80, ces déclinés se traduisent par une diminution de la survie marine et du taux de retour entre le stade smolt et les adultes revenant en rivière (Chaput 2012; Olmos et al. 2019; ICES 2021) ; **Figure 6**).

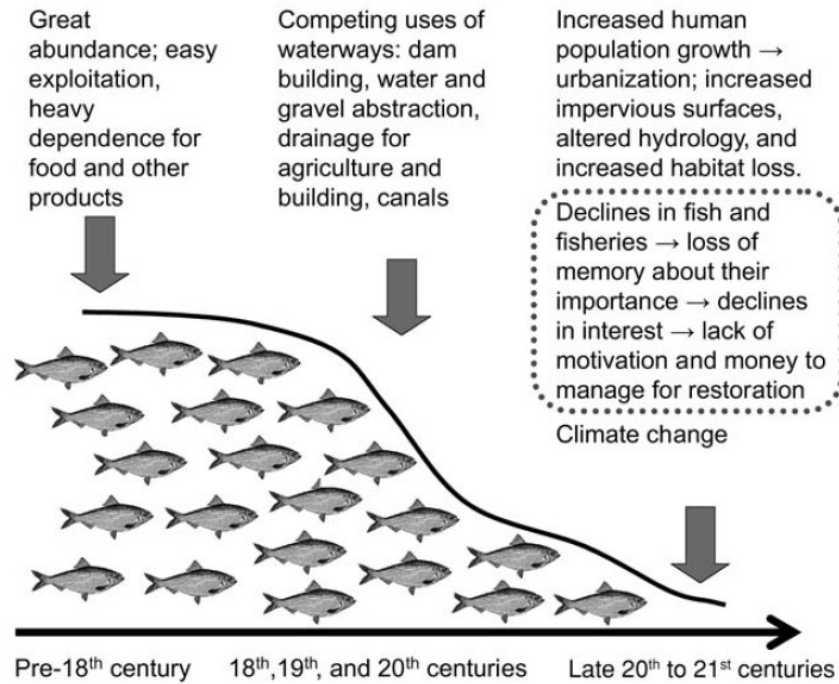


Figure 5 : Diagramme conceptuel des facteurs responsables du déclin des amphihalins au cours du temps allant de l'altération des habitats par la construction de barrages et l'agriculture au changement climatique (Limburg et Waldman 2009).

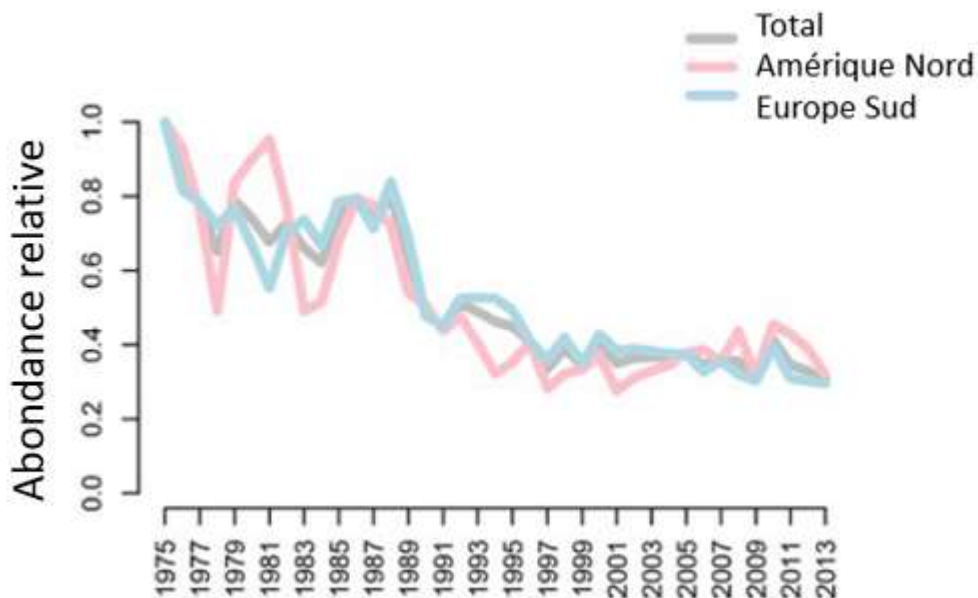


Figure 6 : Déclin d'abondance relative au stade PFA (pre-fishery abundance, janvier t+1) exprimée comme l'abondance pour l'année t rapportée à l'abondance de la première année (figure adaptée de Olmos et al. 2019).

Structure démographique et traits phénotypiques

Au-delà du nombre de poissons qui partent et qui reviennent, un point d'attention est porté sur la composition des retours. Il y a des changements dans la structure d'âge, de taille et de rapport des sexes dans les retours (Aprahamian, Davidson, et Cove 2008 ; Todd et al. 2012 ; Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Bal et al. 2017). En effet on observe une diminution de taille, du facteur de condition (prenant en compte taille et poids) et un retard des dates de retour chez le saumon, des changements particulièrement marqués chez les 1HM (Todd et al. 2012 ; Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Bal et al. 2017). Il y a aussi des changements dans les proportions des poissons ayant passé un ou plusieurs hivers en mer dans la période récente (Aprahamian, Davidson, et Cove 2008 ; Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Czorlich et al. 2018). Les retours de poissons ayant passé deux (2HM) ou plus hivers en mer (PHM) ont diminué depuis les années 1970 mais on observe une remontée au début des années 2000 (Jonsson et al. 2016 ; Olmos et al. 2019 ; **Figure 7**). Compte tenu des différences entre mâles et femelles dans l'âge à maturation (Mobley et al. 2020) on peut s'attendre à des changements dans les rapports des sexes pour chaque classe d'âge dans les retours. Ces changements sont susceptibles d'impacter la dépose d'œufs et donc le potentiel reproducteur. Cependant les taux de retours différenciés pour les mâles et les femelles sont rarement considérés.

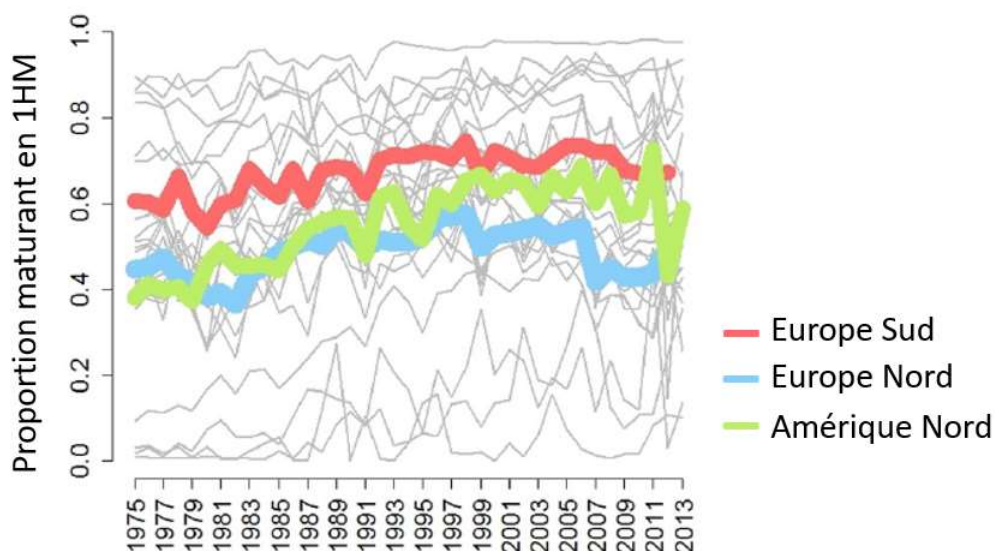


Figure 7 : Estimation de la proportion de poissons qui mûrissent après un hiver en mer (1HM) pour les stocks européens (nord et sud) et américains de saumon atlantique (figure adaptée de ICES 2019).

Pressions pendant la phase eau douce

Les populations, isolées pendant la phase de vie en eau douce, sont soumises à des pressions environnementales locales en rivière. La modification des cours d'eau via la mise en place d'obstacles a été une des causes principales de l'effondrement historique des populations de saumon et de leur

aire de répartition au cours du 20^{ème} siècle (Parrish et al. 1998). Les barrages limitent la dévalaison et les remontées des adultes pour la reproduction et rendent inaccessibles certaines zones de reproduction (McCormick et al. 1998a). Certains auteurs soulignent des déclin encore plus anciens datant du Moyen-âge et mettant en cause le développement des villes et de moulins à eau faisant obstacle à la migration (Lenders et al. 2016). En outre, il y a des dommages sur les cours d'eau causés par les pollutions provenant de l'agriculture intensive, l'industrie et autres activités humaines (Rosseland et Kroglund 2011 ; Thorstad et al. 2021). Ces facteurs impactent notamment la survie juvénile déterminant la production de smolt qui est un paramètre qui impacte la productivité des populations (ICES 2021).

Récemment, le changement climatique a aussi pu modifier les conditions environnementales en rivière notamment la température de l'eau, impactant la survie et la phénologie des processus (ou timing des activités saisonnières) au sein des populations. Le changement climatique a impacté le timing des migrations chez beaucoup d'animaux migrateurs (Cotton 2003 ; Wilcove et Wikelski 2008 ; Otero et al. 2014). Certaines populations de salmonidés montrent des dates de migration en mer avancées associées à une augmentation des températures en rivière (Otero et al. 2014 ; Birnie-Gauvin et al. 2021).

Enfin, les pêches commerciales et récréatives en eaux côtières et en rivières ont un impact sur la survie adulte par le prélèvement d'un certain nombre de géniteurs lors de leur migration de retour, pouvant contribuer au déclin de certaines populations (Limburg et Waldman 2009). Dans certains stocks les taux d'exploitations atteignaient jusqu'à 70% dans les années 1970, mais ont depuis considérablement diminué suite à de nombreuses mesures de restriction (ICES 2019).

Pressions pendant la phase marine

A l'inverse de la vie en rivière, de nombreuses populations se rejoignent au cours de la phase marine sur les zones de grossissement et sont impactées par des pressions communes. Si ces pressions agissent de façon commune sur les populations, il y a des différences régionales dans les réponses des populations (Olmos et al. 2019).

Effet « top-down » de la pêche

Les pêcheries commerciales en mer impactent les saumons lors de la phase marine sur les stocks communs. C'est une pression de type « top-down » car elle vise les espèces aux niveaux trophiques les plus élevés, notamment les poissons prédateurs comme le saumon atlantique, avec des répercussions sur les niveaux trophiques les plus bas. C'est aussi une pression qui sélectionne certains traits car elle cible les adultes, les poissons de grande taille et âgés notamment les femelles (BOFFF (Hixon, Johnson,

et Sogard 2014)). Elle va agir comme une force de sélection conférant un désavantage pour une reproduction tardive et à une grande taille. Elle affecte les structures d'âge et de taille des populations, le compromis évolutif entre âge et taille à maturité et ultimement le potentiel reproducteur et le taux de croissance des populations réduisant l'abondance et la taille des adultes et leur « qualité ». Chez le Saumon Pacifique, Ohlberger et al. (2018) mettent en évidence un changement progressif vers des individus matures à plus jeune âge et à taille plus petite qui serait une réponse évolutive à la pression de pêche préférentiellement exercée sur les grands individus âgés. Ce changement serait dû à une sélection vers les petits individus induit par la pêche. La surexploitation des stocks de poissons a conduit à une perte de la diversité génétique chez les espèces ciblées (Hutchings et Kuparinen 2020). En outre, le prélèvement de ces poissons prédateurs impacte les autres espèces avec lesquelles interagissent ces espèces et a donc un impact à l'échelle de tout l'écosystème.

La pêche commerciale est une des pressions ayant le plus gros impact sur les populations de poissons en mer : 33% des stocks mondiaux de poissons et 80% des espèces halieutiques sont surexploitées (UNEP 2008 ; FAO, Food and Agriculture Organization of the United States <http://www.fao.org>). Elle est responsable de forts déclin des ressources marines à l'échelle mondiale. Malgré des efforts faits pour améliorer l'efficacité et la sélectivité des engins de pêche ces dernières décennies (Jennings et al. 1999) le rétablissement des stocks est très lent (Hutchings et Kuparinen 2017).

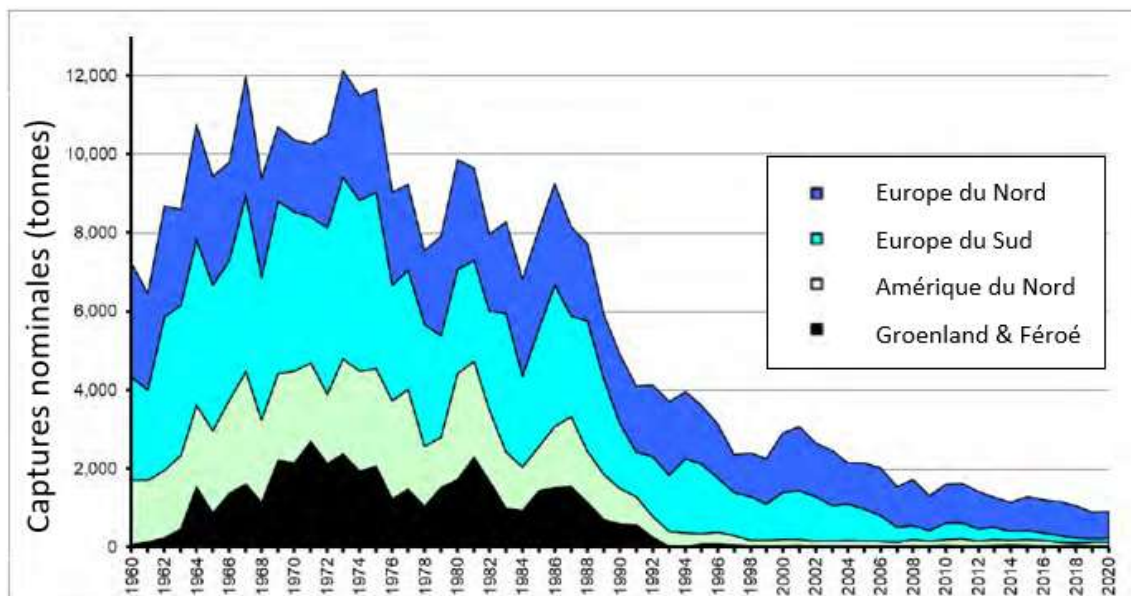


Figure 8 : Diminution des captures en mer (indiquées en tonnes) par les pêcheries en mer des quatre régions en Atlantique Nord entre 1960 et 2020 (ICES 2021).

La surexploitation par la pêche des stocks de saumons a fortement contribué au déclin des populations (Limburg et Waldman 2009). Les captures de saumons en mer ont cependant considérablement diminué, d'une part en raison d'un manque de poissons, mais aussi grâce à un ensemble de règles de

régulations mis en place par la création de la NASCO (North Atlantic Salmon Conservation Organization) en 1984 (**Figure 8**) qui ont permis des recommandations pour établir des quotas pour les pêches en mer et les eaux territoriales (Windsor et Hutchinson 1994).

Effet « bottom-up » du climat

Depuis les années 1980-1990, de nouvelles pressions font leur apparition notamment des changements dans les conditions océaniques rencontrées par les populations de saumon en mer (Limburg et Waldman 2009 ; Chaput 2012). Cependant, les mécanismes sous-jacents à l'origine du déclin de la survie marine observé à la fois dans les complexes Européens et Américains se seraient découplés au début des années 1990 (Tillotson et al. 2021). Dans les populations Européennes, les changements dans les conditions de croissance lors de la première année en mer des saumons, particulièrement lors du premier été, pourraient être responsables des dynamiques temporelles observées dans les retours sur la période récente (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016).

Un changement de régime observé en Atlantique Nord depuis les années 1990 avec des répercussions sur l'ensemble du réseau trophique pélagique aurait causé une détérioration des conditions trophiques (Beaugrand et Reid 2012) et affecté la survie en mer des saumons, agissant de façon commune sur l'ensemble des populations (Olmos et al. 2019 ; 2020). Il se caractérise par une synchronicité de « shifts » dans les indices climatiques et physiques et dans les indices biologiques, traduisant une diminution de la productivité du réseau trophique pélagique (Beaugrand et Reid 2012). Les changements importants visibles jusqu'aux populations de prédateurs marins semblent indépendants de l'exploitation commerciale de ceux-ci mais liés à une diminution du zooplancton et une augmentation du phytoplancton dans les années 1990 (Carscadden, Frank, et Leggett 2001 ; Bonhommeau et al. 2008 ; Friedland et al. 2013 ; Nicolas et al. 2014). Ces effets sont dits de type « bottom-up » (Beaugrand et al. 2008 ; Beaugrand and Reid 2012 ; Capuzzo et al. 2018 ; Friedland et al. 2018 ; **Figure 9**). Ces changements font ressortir un effet de cascade trophique, avec une diminution des niveaux trophiques supérieurs.

Une des conséquences est la diminution de la survie de nombreuses espèces prédatrices de l'Atlantique Nord dont le saumon (Mills et al. 2013 ; Nicolas et al. 2014 ; Olmos et al. 2020). De forts déclinés sont observés également chez les oiseaux marins et mammifères marins (Kovacs et Lydersen 2008 ; Durant et Hjermmann 2017 ; Fluhr et al. 2017). De manière générale on observe une diminution de la survie adulte des espèces à longue espérance de vie (Sandvik et al. 2005). Chez le saumon une corrélation de la survie marine et de la proportion de 1HM avec la température de surface en mer de Norvège a été démontrée (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016).

Ces changements seraient responsables de la modification dans la phénologie des processus et des mécanismes dépendants de la croissance qui impacteraient la taille à âge donné et l'âge à maturité sexuelle chez le saumon atlantique. Le climat influence directement ou indirectement la croissance des organismes en mer. D'un point de vue physiologique on s'attend à ce que l'augmentation des températures accélère les fonctions métaboliques des organismes (Lindmark et al. 2018). En conditions expérimentales, un effet positif de la température sur la croissance a été de nombreuses fois démontré (Brett, Shelbourn, et Shoop 1969). Cet effet a aussi été démontré en conditions naturelles (Denechaud et al. 2020 : cabillaud *Gadus morhua*). Cependant, le réchauffement des eaux se traduit par une diminution de la quantité d'oxygène disponible, affectant négativement la croissance des individus (Baudron et al. 2014).

Mais l'environnement impacte aussi l'ensemble du réseau alimentaire (les relations de compétition et les relations proies-prédateurs) qui supporte une espèce donnée. On observe, dans les zones fortement impactées par le changement climatique, une diminution de la croissance des poissons pélagiques. Cette diminution des conditions de croissance seraient dues en partie aux effets en cascade de réchauffement climatique sur le réseau trophique pélagique, qui se traduit par une diminution de la quantité et de la qualité des proies disponibles aux poissons prédateurs. Plusieurs études soulignent une diminution de l'abondance mais aussi de la qualité énergétique des proies disponibles au saumon (Carscadden, Frank, et Leggett 2001 ; Renkawitz et al. 2015 ; Clausen et al. 2018). L'étude des contenus stomacaux de saumon échantillonnés en mer de Norvège a montré une diminution sur 25 ans (Utne, Pauli, et al. 2021).

Une diminution des conditions de croissance, particulièrement si elle a lieu lors du premier été en mer, est susceptible de retarder l'atteinte des seuils physiologiques liés à la maturation (réponse plastique) et pourrait expliquer l'augmentation de poissons ayant passé deux hiver en mer (2HM) dans la période récente (Otero et al. 2012 ; Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Olmos et al. 2019). Chez d'autres salmonidés, des changements de conditions de croissance d'origine climatique conduiraient inversement à un âge à maturation avancé par un décalage des seuils de maturation sur le long terme, probablement lié à une réponse évolutive face à une diminution de la survie en mer (Siegel, McPhee, et Adkison 2017).

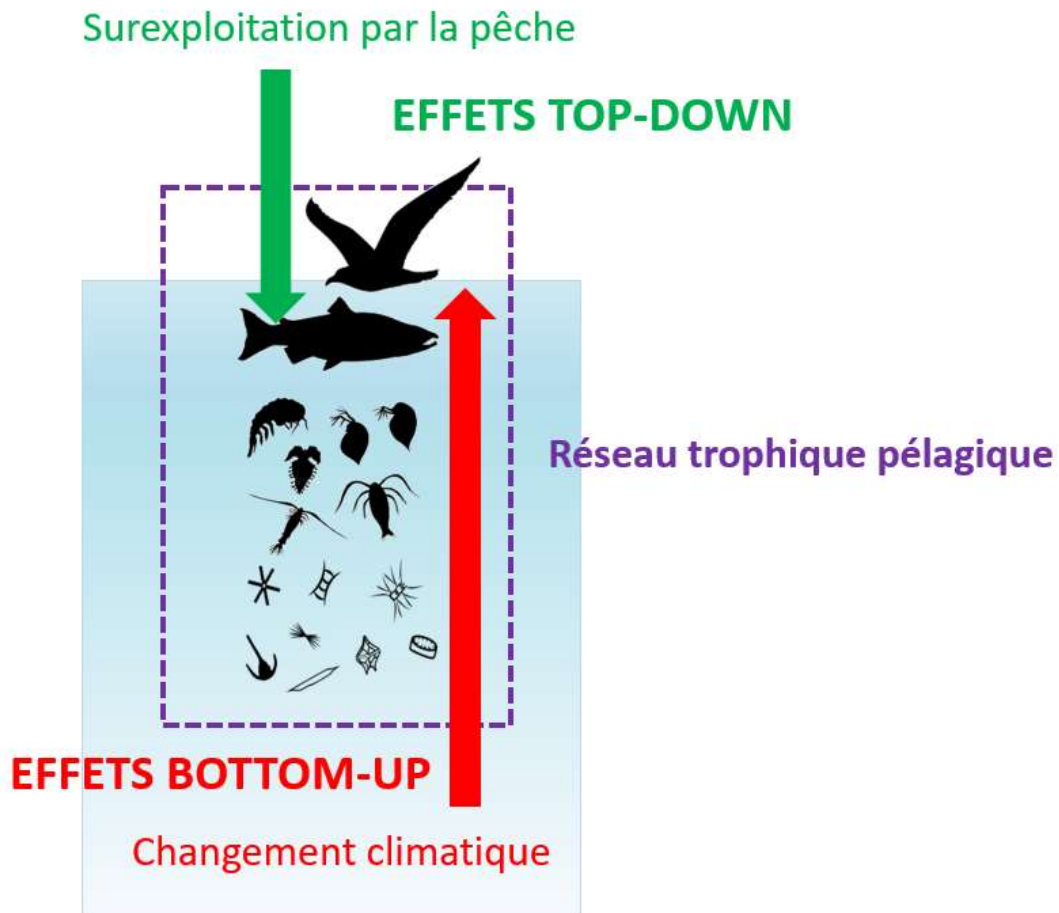


Figure 9 : Représentation schématique des effets « top-down » de la surexploitation par la pêche et « bottom-up » du changement climatique sur le réseau trophique pélagique jusqu'au saumon atlantique.

Enfin, depuis les années 1990 une autre pression se rajoute sur les populations naturelles de saumon : l'aquaculture croissante est responsable d'échappement d'individus issus de ces élevages. Les conséquences peuvent inclure l'introgression de génomes d'élevage dans les populations, déstabilisant les populations naturelles, et l'introduction de pathogènes et de parasites par les poissons échappés et par les passages à proximité des élevages, réduisant la performance et la survie des individus (Thorstad et al. 2021).

L'ensemble des pressions décrites le long du continuum rivière-océan interagissent entre elles (**Figure 10**). En mer les mécanismes liés aux changements de croissance interviennent en interaction avec d'autres mécanismes induits notamment par l'exploitation par la pêche (Denechaud et al. 2020). Il est difficile de distinguer la part du climat dans les dynamiques des populations par rapport aux autres facteurs, et de distinguer les réponses plastiques et évolutives (Canales et al. 2018 ; Dallaire et al. 2020).

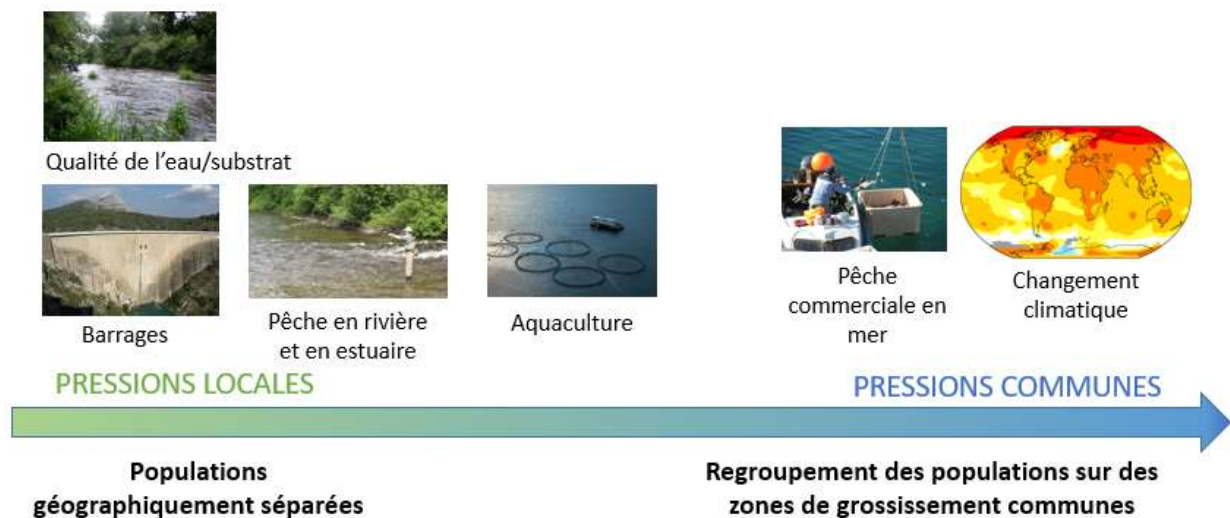


Figure 10 : Influences des différentes pressions agissant sur les populations de saumon atlantique à différentes échelles.

Dans cette thèse, je m'intéresse au rôle du changement des conditions de croissance en mer qui agirait de façon commune à l'ensemble des populations et susceptible d'expliquer en partie les changements observés dans les retours de saumons sur les cours d'eau européens. Un enjeu majeur va être de quantifier la part des changements observés attribuable aux changements de croissance qui affecteraient la survie en mer et la probabilité de maturation après un hiver en mer de plusieurs populations de saumon dans le temps et l'espace.

2.4 Une gestion multi-échelles

Les analyses réalisées ont pour objectif d'améliorer les bases scientifiques des modèles utilisés comme outils d'aide à la décision pour la gestion à plusieurs échelles. Une meilleure compréhension des mécanismes de la variabilité des traits d'histoire de vie et du nombre de géniteurs venant se reproduire en rivières dans les populations de saumon atlantique est nécessaire. Notamment les différences existant entre mâles et femelles dans leurs réponses aux changements récents de l'environnement sont pour l'instant peu prises en compte dans ces modèles. En outre, intégrer l'impact des changements de croissance sur les taux de survie en mer et de maturation devrait permettre de mieux décrire la dynamique des populations afin de permettre des évaluations à plusieurs échelles. En effet, les variations d'abondance et la composition d'âges, de sexe et de taille des géniteurs conditionnent la dépose d'œufs qui est un indicateur utilisé par les gestionnaires à différentes échelles.

Le cycle de vie complexe anadrome du saumon atlantique nécessite une gestion à différentes échelles spatiales, à la fois sur les stocks communs en mer et sur les populations distantes en rivière. Des changements d'origine climatique dans l'environnement marin sont susceptibles de synchroniser les

dynamiques des populations de saumon sur l'ensemble de son aire de répartition (Olmos et al. 2019 ; 2020) impactant la capacité de résilience des populations (Moore et al. 2014). Cependant, les populations en tant qu'entités génétiques et phénotypiques distinctes, subissant des pressions locales liées à un habitat qui leur est propre, sont une échelle de gestion importante. Il existe une régionalité dans la hiérarchisation des différentes pressions exercées en mer et en rivière sur les populations (Lennox et al. 2021). Il est important d'identifier les facteurs locaux, régionaux et globaux afin d'améliorer les bases scientifiques des modèles utilisés comme outils d'aide à la décision pour la gestion.

Des modèles de populations construits à l'échelle des rivières index (sites sélectionnés pour caractériser le stock) servent de référence pour la gestion à l'échelle régionale ou nationale. En effet, les actions de restauration de l'habitat en rivière et la gestion des pêcheries dans les eaux territoriales (pêche côtière, en estuaire ou en rivière) sont sous la responsabilité de chaque état sur la base des recommandations émises par l'Organisation pour la Conservation du Saumon Atlantique Nord (OCSAN/NASCO ; <http://www.nasco.int/>). Différentes instances nationales en charge de la gestion des populations de saumon atlantique existent dans chaque pays : l'Office Français pour la Biodiversité (OFB) en France, le Game & Wildlife Conservation Trust et l'Environmental Agency au Royaume-Uni par exemple. En France, les mesures de gestion reposent sur 9 comités régionaux (COMités de Gestion des POissons Migrateurs, COGEPOMI) qui établissent des plans de gestion (PLAGEPOMI) qui sont des déclinaisons nationales des recommandations internationales. Les recommandations de la NASCO sont basées sur un point de référence biologique appelé « limite de conservation » (LC), reposant sur des niveaux seuils de nombre de reproducteurs nécessaires à une dépose d'œufs qui permet le bon état écologique de la population. Des quotas de pêches sont aussi définis sur la base d'un surplus exploitable (Lennox et al. 2021). Ces indicateurs de LC et quotas sont définis par classe d'âge de mer (1HM ou 2HM ; **Figure 11**).

L'échelle des rivières index permet d'étudier plus précisément les mécanismes individuels écologiques et démographiques mais les différentes échelles interagissent, les modèles à l'échelle des populations viennent nourrir les modèles à plus grande échelle. Les informations provenant des rivières index sont collectées pour être intégrées dans les modèles à l'échelle des grands complexes de populations et pour émettre des recommandations sur la gestion de l'espèce sur l'ensemble de son aire de répartition. Les outils de gestion mis en place à l'échelle internationale visent à évaluer l'état des stocks partagés soumis à des pressions communes pour une gestion des pêcheries en mer. Au niveau international l'OSCAN est chargée de la conservation, la restauration et d'émettre des recommandations pour la gestion du saumon atlantique. Elle comprend 7 membres : le Canada, le Danemark, l'Union Européenne, la Norvège, la Russie, le Royaume-Uni et les Etats-Unis. Ces

recommandations se basent notamment sur des modèles d'évaluation des stocks construits à l'échelle du bassin Atlantique par les experts scientifiques du Groupe de Travail pour l'Évaluation du Saumon de l'Atlantique Nord faisant partie du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM/ICES ; www.ices.dk/).

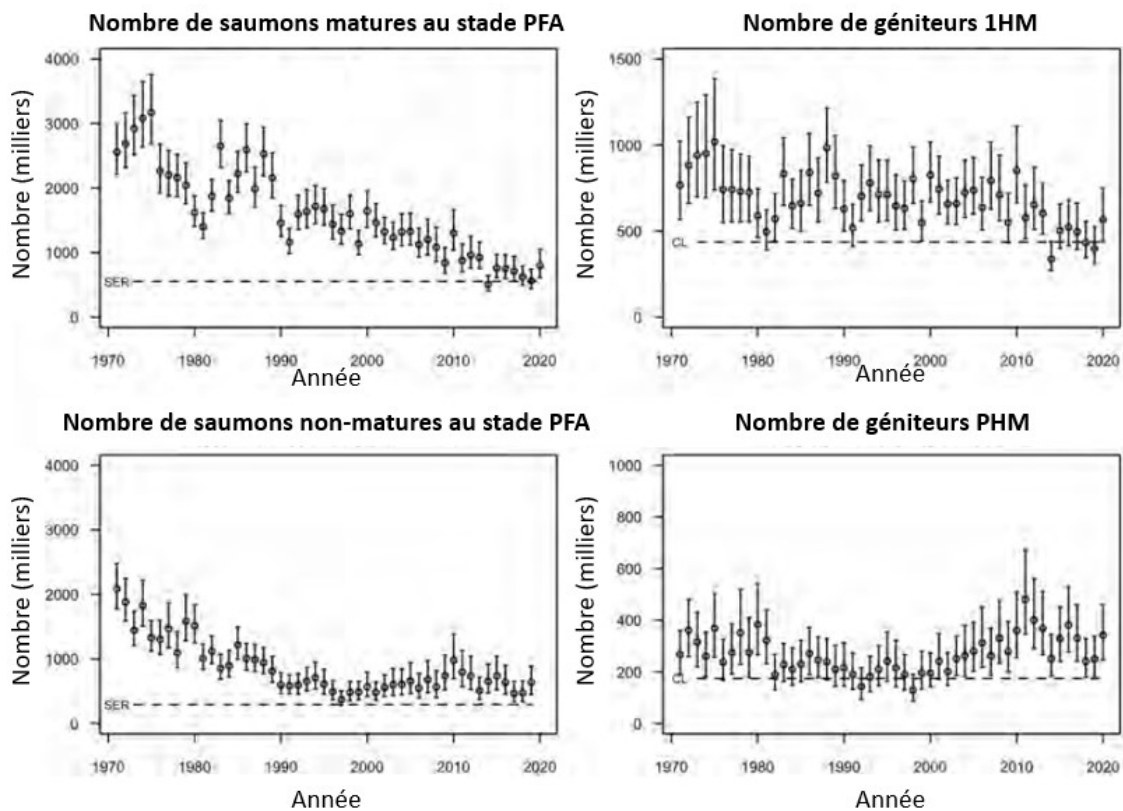


Figure 11 : Estimation des nombres de saumons matures et non-matures au stade PFA (Pre-Fisheries Abundance = janvier de la première année en mer ; Panel de gauche), estimations des nombres de géniteurs 1HM (un-hiver de mer) et PHM (plusieurs-hivers de mer ; Panel de droite), dans les rivières Sud-Européennes au cours du temps. Les lignes pointillées représentent les limites de conservation au stade PFA tenant compte de la mortalité avant le retour en rivière (SER = Spawner escapement reserve), et pour le nombre de géniteurs en rivière (CL). Figure adaptée de (ICES 2021).

IV. Résumé des points clés et objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse est d'acquérir une meilleure compréhension des mécanismes démographiques qui sont sous-jacents au taux de retour et au potentiel reproducteur des adultes revenant se reproduire en rivière dans les populations de saumon atlantique. Le déclin récent de l'abondance des populations et les changements dans les traits d'histoire de vie observés dans les retours des adultes reproducteurs en rivière pourraient en partie résulter d'une réponse aux changements dans l'environnement marin se manifestant notamment par une diminution de la croissance en mer. En particulier, je cherche à démontrer que les variations dans l'abondance et la composition des retours résultent de la combinaison des taux de survie marine et du taux de maturation après une année en mer, probablement dépendante du sexe. Je teste l'hypothèse que les processus démographiques prenant place lors du premier été en mer sont en partie déterminés par des variations de croissance et occupent une place pivot pour expliquer les variations dans les retours. D'une part la survie lors des premières semaines en mer pourrait être en partie déterminée par la taille à la migration, les saumons de plus grande taille ayant notamment une plus grande probabilité d'échapper aux prédateurs. Aussi, les travaux antérieurs suggèrent que la probabilité qu'un individu a de maturer après seulement un an passé en mer dépend du sexe et de la taille atteinte à la fin de la première période de croissance estivale en mer. La taille, l'âge à maturité et la survie marine sont des traits d'histoire de vie importants qui conditionnent le nombre et le succès reproducteur des géniteurs dans les populations de saumon. Les réponses de ces traits à l'environnement impliquent des composantes plastiques et génétiques générant différentes stratégies d'histoire de vie au sein d'une population. Je propose de tester l'hypothèse selon laquelle les variations dans ces traits répondent à des pressions environnementales agissant localement sur chaque population en rivière et agissant de façon commune sur les populations lors de la phase marine (**Figure 12**).

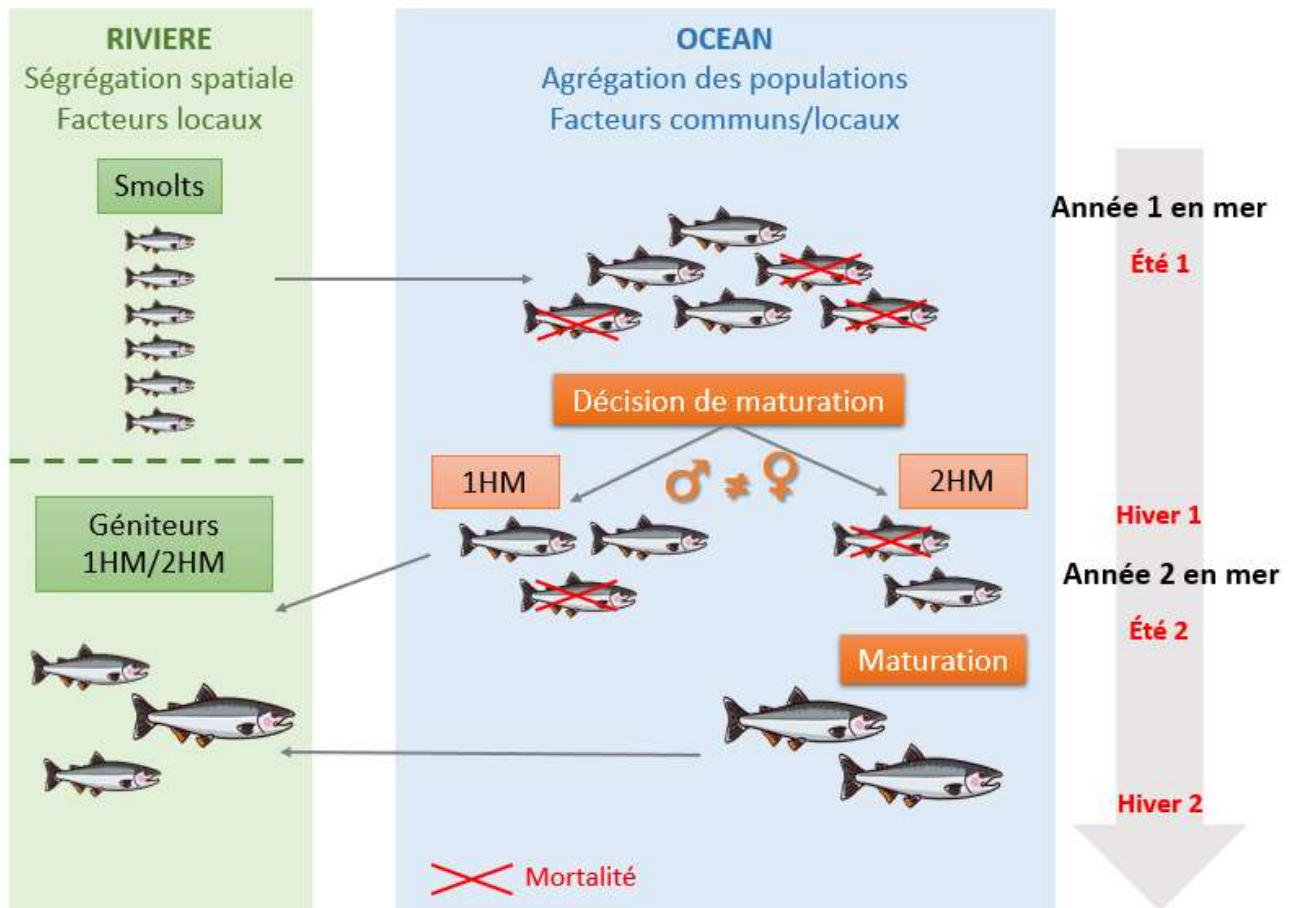


Figure 12 : Représentation schématique du cycle de vie du saumon atlantique se focalisant sur la phase marine et les hypothèses sur les processus écologiques qui s’y déroulent (croissance, mortalité, maturation sexuelle). Les smolts provenant de populations géographiquement distantes répondent à des facteurs locaux en rivière et à des facteurs à la fois communs et locaux lors de l’agrégation des populations en mer. La croissance atteinte à la fin premier été en mer serait à l’origine des décisions de retour après un hiver (1HM) ou deux hivers (2HM) en mer. Les géniteurs ayant terminé leur phase croissance retournent dans leurs rivières respectives se reproduire.

Cette thèse se structure en deux chapitres :

- 1) **Le premier chapitre vise à étudier les mécanismes responsables des changements dans le temps et l’espace dans les traits d’histoire de vie observés dans les populations de saumon. Ce premier chapitre comprend deux sous-parties :**

- 1.1. La première partie propose de (i) tester l’existence de changements de croissance dans le temps avec un intérêt tout particulier sur le premier été en mer supposé critique pour les choix d’histoire de vie, et (ii) démontrer empiriquement l’existence d’une relation sexe-spécifique entre la croissance individuelle jusqu’à la fin du premier été et l’âge au retour en rivière (**Article 1**).

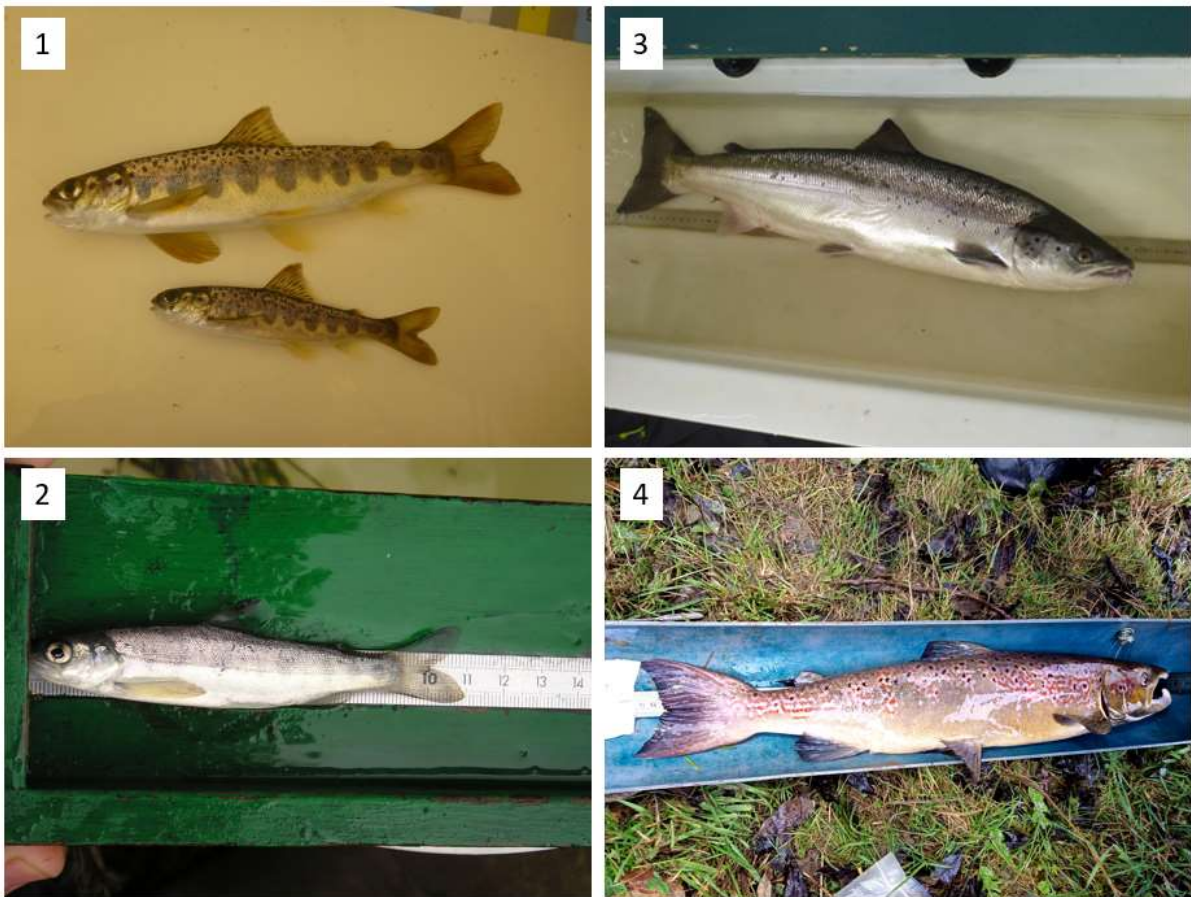
1.II. La deuxième partie propose de décomposer les composantes communes et spécifiques à chaque population dans ces signaux. En particulier, il est proposé de tester l'hypothèse de patrons de croissance et de traits d'histoire de vie qui sont des réponses à des facteurs à la fois communs et spécifiques à chaque population (**Article 2**).

2) Le second chapitre vise à étudier la contribution des processus démographiques de survie marine et de maturation, potentiellement sexe-spécifiques, et l'impact des changements de croissance sur le taux de retour et la dépose d'œufs.

Ce chapitre a conduit à construire un modèle de cycle de vie centré sur la phase marine du cycle de vie du saumon, intégrant les connaissances acquises lors des premières étapes de la thèse (**Article 3**).

La phase marine du cycle de vie du saumon est difficilement observable restreignant notre compréhension des mécanismes écologiques et démographiques qui s'y déroulent. Les recherches sur la phase marine reposent sur de rares données d'échantillonnage en mer et sur des preuves indirectes provenant des adultes retournant en rivière. Le projet de thèse s'appuie sur une approche innovante combinant des données individuelles provenant de l'analyse de collections historiques d'écailles avec des données démographiques issues des suivis scientifiques à long terme des populations provenant de 5 rivières européennes. L'ADN extrait des écailles permet également de déterminer le sexe des individus, information inaccessible antérieurement. La thèse s'inscrit dans le cadre du projet européen Interreg SAlmonid MAnagement Round the CHannel 2017 - 2022 (SAMARCH) dont l'objectif est d'améliorer les bases scientifiques des modèles utilisés pour la gestion des populations de salmonidés (saumon et truite de mer) françaises et anglaises de la zone Manche. Un des enjeux du projet est d'évaluer les changements de la croissance et de la survie marine et de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent ces changements. Les résultats permettront d'améliorer la connaissance sur les mécanismes de la variabilité des traits d'histoire de vie et de combler les manques de connaissance sur la phase marine du saumon atlantique.

Matériel & Méthodes



Saumons atlantiques au stade tacon (1), smolt (2e) et au stade adulte au retour (3) et à la reproduction (4), capturés sur l'Oir (Photographies 1,2,3 : Marie Nevoux ; 4 : Armand Michelot).

I. Approche générale

La compréhension des mécanismes à l'origine de la dynamique des populations repose sur un couplage d'outils et d'approches expérimentales, empiriques et de modélisation (**Figure 13**). Les approches expérimentales hors milieux naturels permettent de définir les liens de causes à effets en conditions contrôlées en évitant aux maximum les effets confondants d'autres facteurs. Elles sont des outils puissants pour mettre en évidence des processus écologiques. Mais la contribution des processus mis en évidence expérimentalement à la dynamique des populations en milieux naturel est souvent complexe à établir. En effet la réponse des populations en milieu naturel dépend de nombreux facteurs environnementaux et internes aux populations interagissant.

L'analyse des réponses des populations dans leurs milieux naturels reposent sur des approches corrélatives basées sur des séries d'observations en milieux naturels, et des approches de modélisation permettant de synthétiser et comprendre les processus qui impactent la dynamique des populations. Les approches statistiques permettent de décrire dans le temps les changements, de décomposer les réponses à différents stades de vie et à différentes échelles spatiales. Elles mettent en évidence des relations traits-environnement corrélées. L'acquisition de longues séries temporelles est de grande valeur pour la conservation des espèces car elles permettent, en se basant sur des analyses rétrospectives, de mettre en évidence les facteurs et mécanismes à l'origine des dynamique passées de populations (Torti et Dunn 2005 ; García-Barón et al. 2021). Ces analyses permettent alors de détecter et de mieux prévoir les effets du changement climatique sur les populations exploitées, constituant un enjeu majeur en écologie et pour les gestionnaires de ces ressources (Schindler et al. 2005 ; 2010).

En outre, l'analyse des réponses de plusieurs populations simultanément permet une meilleure compréhension des mécanismes écologiques et démographiques agissant à plusieurs échelles spatiales en réponse à différentes pressions. Ces approches permettent d'alimenter les modèles démographiques permettant d'étudier les mécanismes qui structurent dans le temps et l'espace l'abondance et la composition des populations au cours de leurs cycles de vie. Les approches de modélisation permettent de synthétiser les hypothèses formulées sur les mécanismes et les processus démographiques influençant les traits de vie et la dynamique des populations, afin de quantifier la part explicative de certains processus ciblés, notamment de la variabilité de l'environnement (Lundberg et al. 2000 ; De Roos et Persson 2002 ; Barbraud et Weimerskirch 2006). Ces approches nécessitent de

prendre en compte plusieurs échelles : mécanismes individuels, mécanismes à l'échelle de la population, interactions entre processus démographiques (Brass et al. 2021).

Les modèles de populations structurés par âge, stade, ou taille sont permettent de synthétiser les processus prenant place à des moments particuliers du cycle de vie et quantifier l'impact sur les stades de vie suivants. Ils nécessitent de formuler des hypothèses sur la structure de la population qui peut prendre la forme d'un cycle de vie plus ou moins complexe : nombre de stades ou classes, durée des stades, cycles alternatifs.

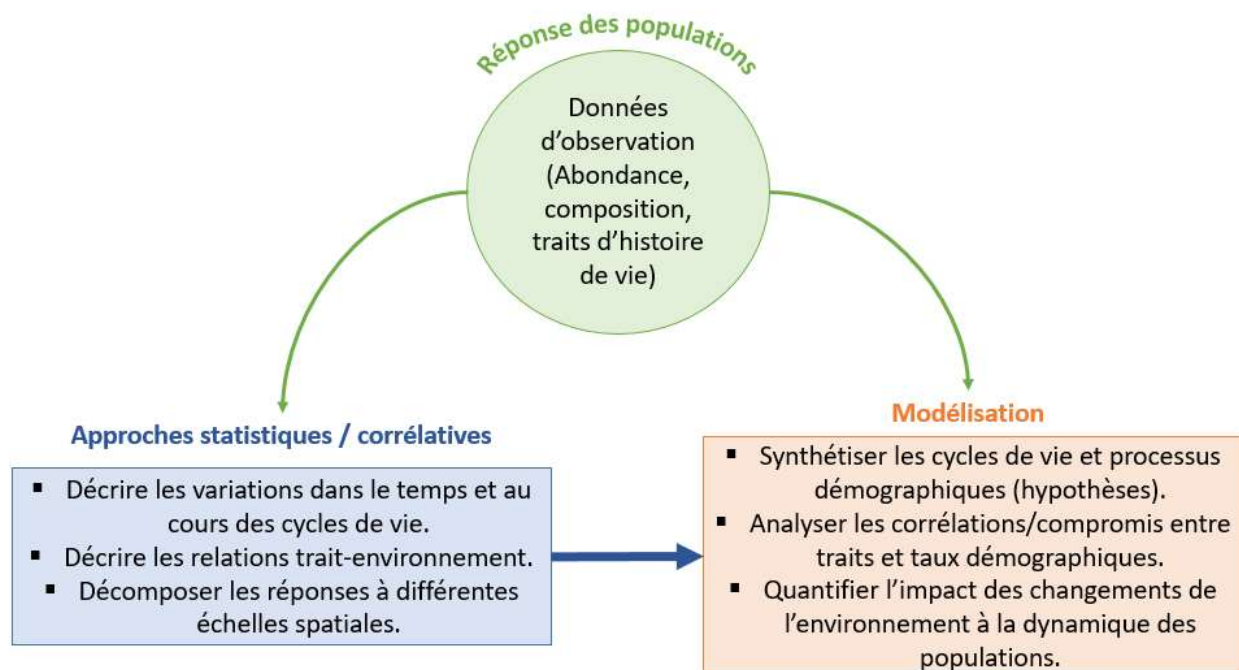


Figure 13 : Représentation conceptuelle des approches pour analyser les réponses des populations naturelles à l'environnement

II. Sites d'étude et acquisition des données

Mes recherches se sont appuyées sur un jeu de données regroupant des estimations d'abondance, des données de biométrie et des échantillons d'écaillés issus des suivis historiques de cinq populations de saumon atlantique du sud de l'Angleterre et du nord de la France depuis 50 ans. Les recherches s'appuient sur cinq rivières « index » (c'est-à-dire des rivières de référence identifiées par la NASCO (ICES 2021)) abritant des populations sauvage de saumon. Il s'agit du Scorff, de la Sélune et de la Bresle côté français, et de la Frome et de la Tamar côté anglais. Quatre de ces populations ont leur estuaire dans la Manche, le Scorff quant à lui se jette dans le Golfe de Gascogne (**Figure 14** ; Voir **Chapitre 1.II Table 1 & Annexe 2 Table A2.1** pour plus de détails). Pour certaines de ces populations, des données

de biométrie et des échantillons d'écaillés additionnels sont collectés dans les cours d'eau partageant le même estuaire ont été incluses, considérant que les saumons allant se reproduire dans ces rivières adjacentes forment un ensemble homogène. C'est le cas de la population de la Frome qui inclut des individus de la Frome et de la Piddle, de la population du Scorff qui inclue des individus du Scorff et du Blavet et de la population de la Sélune qui inclue des individus de la Sélune et de la Sée (**Figure 15**). Les saumons échantillonnés dans la Piddle ne concernent que 4 individus contre 359 pour le Blavet et 180 dans la Sée.

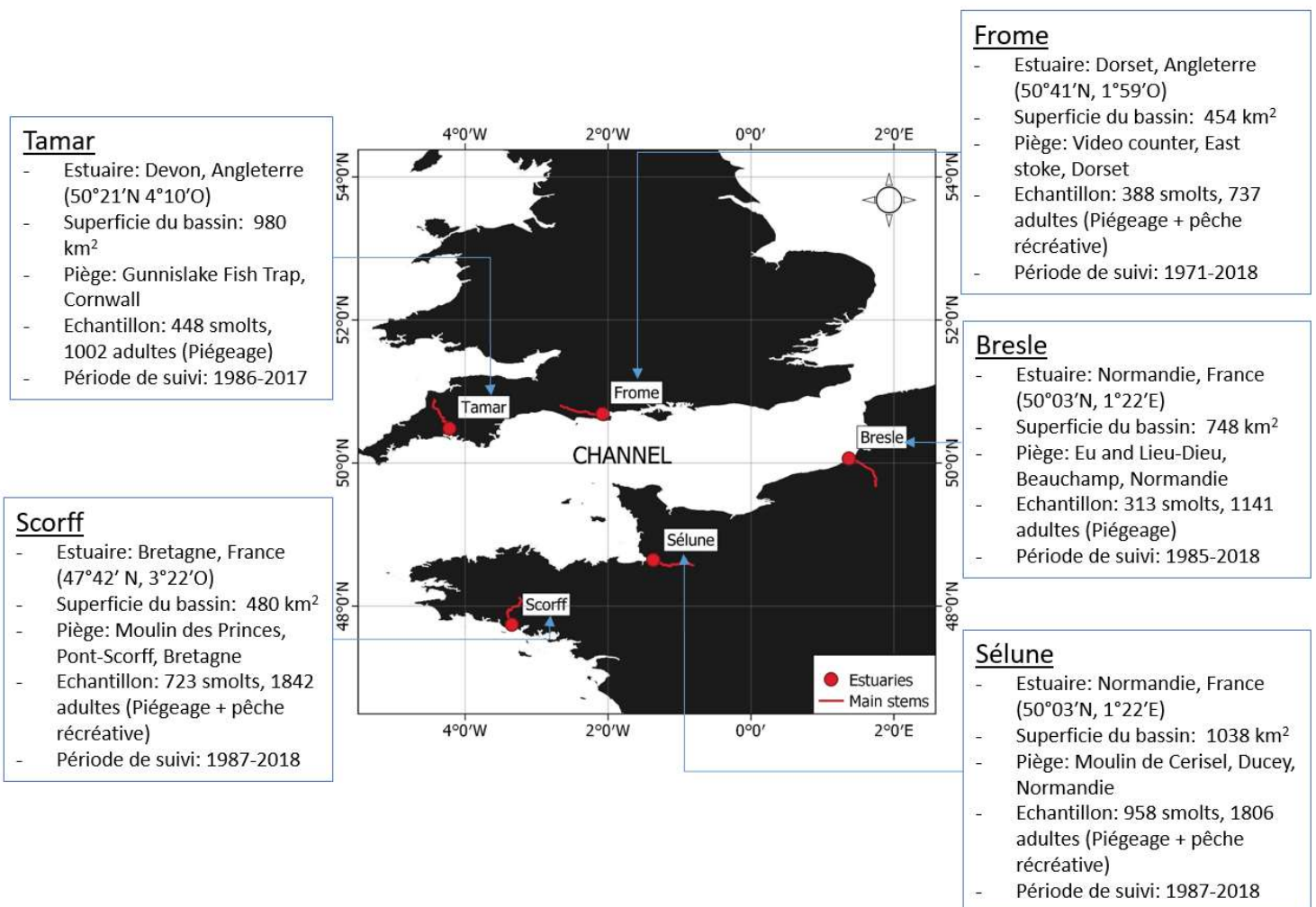


Figure 14 : Localisation des rivières et principales caractéristiques des 5 populations étudiées. Figure produite dans QGIS version 3.14.

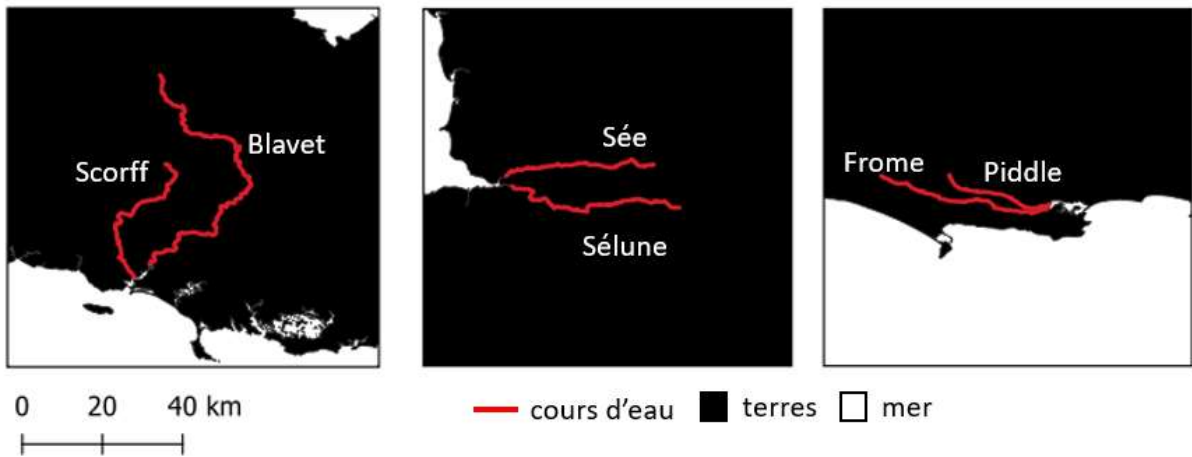


Figure 15 : Localisation des cours d'eau principaux (Scorff, Sélune et Frome) et des cours d'eau adjacents partageant le même estuaire (Blavet, Sée, Piddle) dans lesquels sont échantillonnés les saumons et constituant des populations homogènes. Figure produite dans QGIS version 3.14.

Toutes ces populations sont caractéristiques de la partie sud de l'Europe. Elles sont caractérisées par une croissance rapide des juvéniles dans les cours d'eau conduisant à une migration précoce des smolts en mer après une (1HR) ou deux (2HR) années en rivière (rarement trois). L'essentiel des adultes reviennent en rivière en tant qu'adultes matures après une ou deux années passées en mer. Ces poissons sont appelés un-hiver de mer ou castillons (1HM), et deux-hiver de mer ou saumons de printemps (2HM). Les adultes revenus après trois années en mer ou après une reproduction antérieure (fraies multiples) représentent moins de 1% des individus et ne sont pas inclus dans mes analyses.

La collecte des données est assurée par les suivis scientifiques menés par l'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE, Bresle Sélune et Scorff), l'Office Français pour la Biodiversité (OFB, Bresle et Sélune) et la Fédération de pêche du Morbihan (Scorff) sur les rivières françaises (sous l'enseigne de l'ORE DiaPFC - Observatoire de recherche en environnement sur les poissons diadromes dans les fleuves côtiers, <https://www6.inrae.fr/diapfc>), et par l'Environment Agency (EA, Tamar) et le Game and Wildlife Conservation Trust (Frome) côté britannique. Pour 4 des 5 cours d'eau (Scorff, Sélune, Bresle, Tamar), des systèmes de piégeage partiels sont installés afin de capturer les smolts à leur départ en mer et les adultes à leur retour en rivière (**Figure 16**).

Des données complémentaires concernant les adultes anadromes proviennent des déclarations de capture de saumon des pêcheurs en rivière. Sur les rivières françaises, les déclarations de capture comprenant la date, la taille, le poids et un échantillon d'écaillies pour chaque saumon capturé sont envoyés auprès de l'OFB, de l'INRAE au Centre national d'interprétation des captures de salmonidés migrateurs (CNICS, https://www6.rennes.inrae.fr/u3e_eng/ABOUTUS/Organisation/The-migratory-

fish-hub/CNICS) depuis 1987 et sont stockés dans la collection d'échantillons ichtyologiques COLISA (Marchand et al. 2019). Sur les rivières anglaises, les déclarations de captures comprenant les informations de date, taille, poids, la méthode de pêche et parfois un échantillon d'écaille (non obligatoire) sont envoyés à l'EA.

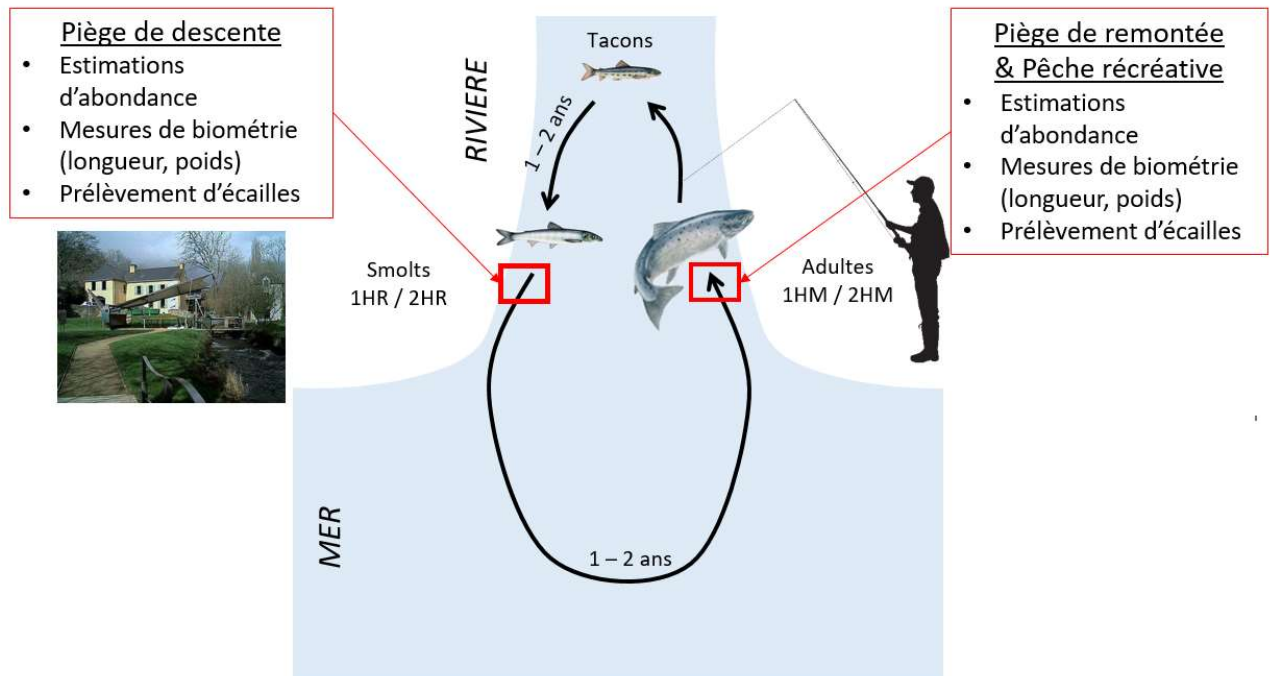


Figure 16 : Représentation schématique de l'échantillonnage réalisé à la dévalaison des smolts ayant passé un ou deux hivers en rivière (1HR-2HR) et à montaison des adultes ayant passé un ou deux hivers en mer (1HM-2HM). source photo: Piège du Moulin des princes sur le Scorff (<https://www6.inrae.fr/diapfc/Dispositifs/Observatoires-in-natura/Scorff/Stations-de-contrôle-des-migrations-Scorff>).

III. Les écailles comme traceurs de vie des saumons

Afin de comprendre les changements de croissance dans le temps et l'espace, notamment pendant la phase marine du cycle de vie, j'ai utilisé des informations contenues dans les écailles de saumons échantillonnées dans le cadre des suivis scientifiques ou par les pêcheurs en rivière. Les écailles sont un matériel précieux pour comprendre ces changements car elles stockent un grand nombre d'informations sur l'histoire de vie et la croissance passée de chaque poisson.

1. Caractéristiques des écailles

Les écailles sont des structures calcifiées faisant partie du squelette superficiel des poissons. Elles ont des fonctions hydrodynamiques, défensives et parfois de dissimulation et de locomotion (Ombredane et Baglinière 1992). De part leur modalité de croissance, les écailles élasmoïdes de la plupart des poissons osseux (téléostéens) sont des traceurs de la vie de chaque individu (Ombredane et Baglinière 1992). Chez les salmonidés, elles sont historiquement utilisées pour l'estimation de l'âge et de la croissance (Dahl 1910 ; R. M. Lee 1920). Elles offrent de nombreux avantages car leur prélèvement ne nécessite pas de tuer l'individu (contrairement à d'autres structures calcifiées comme les otolithes), leur stockage et leur conservation ne nécessite pas de conditions particulières de température ni l'utilisation de produits chimiques. La structure des écailles peut dépendre de leur localisation sur le corps du poisson. Selon les recommandations internationales du rapport du CIEM, elles doivent être prélevées dans une zone standard sur le corps du poisson (ICES 1984, **Figure 17**). Cette zone est identifiée comme étant la zone du corps où les écailles se forment en premier chez l'alevin, elles contiennent donc les informations les plus anciennes sur l'histoire de vie du poisson (Shearer 1992). Elle permet en outre de standardiser les données produites pour la comparaison entre poissons, populations et entre différentes études

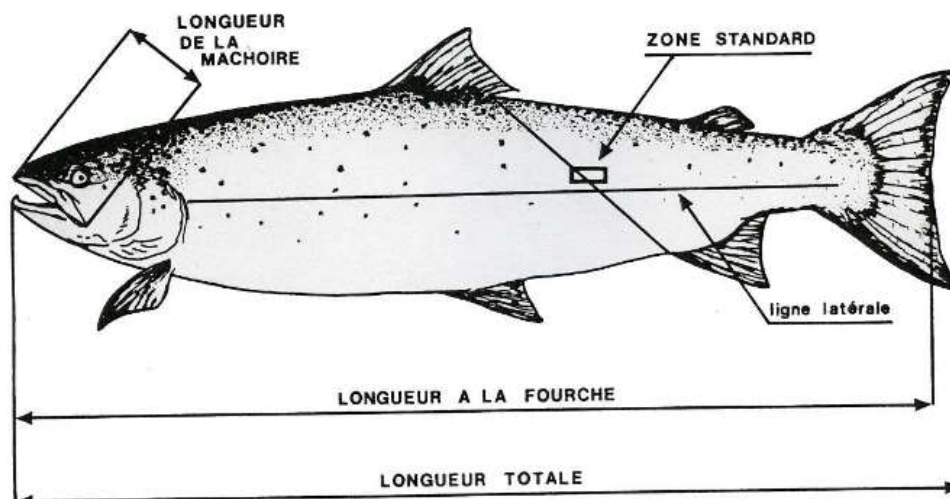


Figure 17 : Schéma latéral d'un saumon atlantique et de la zone standard de prélèvement des écailles selon les recommandations internationales du rapport du CIEM (ICES 1984 ; Schéma issu de Gueguen and Prouzet 1995).

L'étude des microstructures des écailles, par une méthode d'analyse d'image, renseigne sur la croissance des individus au cours de leur vie caractérisée par un dépôt régulier de stries de croissance. Les écailles sont composées de deux parties : une partie externe visible et une partie interne non visible

située sous la peau (**Figure 18**). C'est cette dernière partie qui est utilisée pour la lecture de l'âge et de la croissance. La croissance des écailles se fait par superposition de feuillettes dont le rythme se fait selon un dépôt régulier dont la fréquence n'est pas bien identifiée, contrôlé par les conditions environnementales (facteurs externes), et un cycle circadien (facteurs internes) (Ombredane et Baglinière 1992). La croissance de l'écaille est un proxy linéaire de la croissance en longueur du poisson (Dahl 1910 ; Heidarsson, Antonsson, et Snorrason 2006 ; Thomas et al. 2019). L'analyse d'image révèle des anneaux de croissance appelés *circuli* (*circulus* au singulier) autour du point central de développement de l'écaille, le *focus* (**Figure 18**). Une période de croissance rapide se traduit par des *circuli* espacés tandis qu'une période de croissance lente se traduit par une bande de *circuli* rapprochés voire une diminution de la fréquence de dépôt de *circuli* (Bilton et Robins 1971). Les changements de rythme de croissance peuvent traduire des changements de milieu (eau douce – mer) et des changements de saison (été - hiver).

2. Caractérisation de l'âge et des histoires de vie

Les discontinuités dans les patrons de croissance permettent d'identifier des périodes de croissance. Au sein d'une année on peut aisément distinguer les périodes de croissance rapide en été, caractérisées par des bandes de *circuli* espacées, et des périodes de croissance lente en hiver, caractérisées par des bandes de *circuli* resserrées (appelées *annulis*, *annulus* au singulier, ICES 1984). Ces alternances sont utilisées afin de reconstruire les histoires de vie des salmonidés : détermination de l'âge, nombre d'années passées en eau douce avant de migrer vers la mer en tant que smolt, nombre d'années passées en mer, nombre de reproductions (Lee 1920 ; Baglinière et al. 1985 ; Erkinaro et al. 2019). Ainsi, grâce à l'analyse d'écailles provenant de la population de saumon de la rivière Teno en Norvège, Erkinaro et al. (2019) ont identifié plus de 120 histoires de vies différentes incluant des combinaisons d'âge à smoltification, d'âge de mer et d'évènements de reproduction.

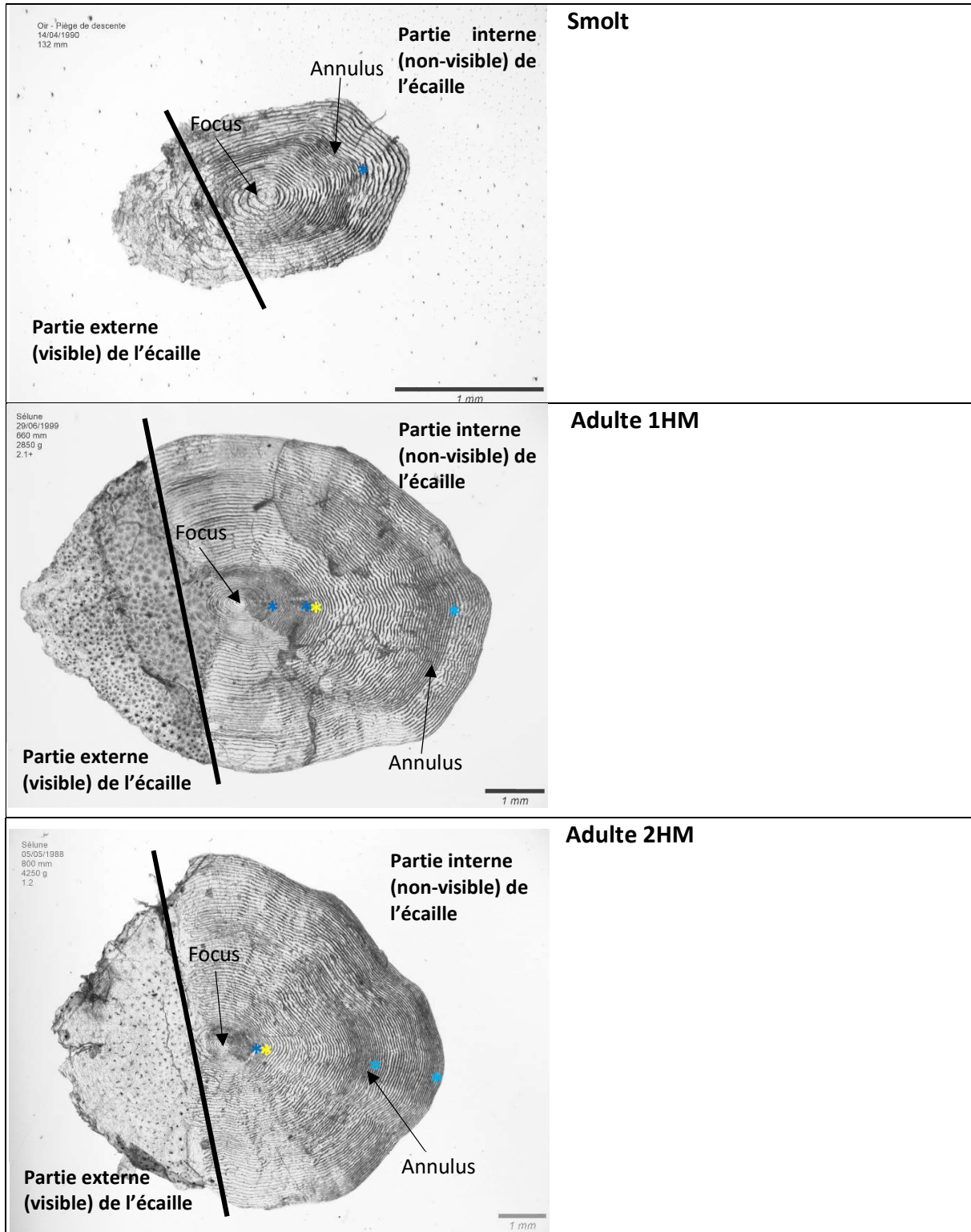


Figure 18 : Photos d'écailles de saumon atlantique prise chez un smolt, un adulte de retour après un hiver en mer (1HM) et un adulte de deux hivers de mer (2HM). Stereomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et camera optique Infinity 3 (Lumenera). Photos prises par Ludivine Lamireau. * Annulus d'hiver en rivière, * Annulus d'hiver en mer, * Annulus de transition rivière-mer.

3. Caractérisation des dynamiques de croissance

L'analyse des écailles permet aussi de quantifier la croissance de chaque individu à différentes périodes de son cycle de vie. Une recherche bibliographique m'a permis au début de cette thèse d'identifier différents marqueurs d'intérêt (**Figure 19**) :

- Le nombre de *circuli* composant une période identifiée est considéré comme un proxy du temps. Des études se sont attachées à calculer le rythme de formation des *circuli* afin de pouvoir les dater (Wells, Friedland, et Clarke 2003 ; McCarthy, Friedland, et Hansen 2008 ; Todd et al. 2014). L'utilisation d'écailles d'individus post-smolts marqués en tant que smolts et recapturés permet de d'estimer une date pour chaque paire de *circuli* connaissant la durée s'étant écoulée entre les deux évènements de capture (Friedland, Reddin, et Kocik 1993 ; Friedland et Haas 1996 ; Hubley, Amiro, et Gibson 2008). Jensen et al. (2012) estiment qu'un *circulus* se forme tous les 6,3 jours en moyenne pendant la phase post-smolt en mer.
- L'espacement entre deux *circuli* peut être associé à un taux de croissance instantané. C'est une variable de croissance qui a été souvent utilisée pour quantifier la croissance au sein d'une période particulière : par exemple, l'espacement inter-circuli moyen pendant l'été et l'hiver de la première année en mer (Friedland, Reddin, et Kocik 1993 ; Friedland et Haas 1996) ou encore le taux de croissance par semaine ou par mois en couplant les distances inter-circuli avec le rythme de formation de *circuli* estimé (Hubley, Amiro, et Gibson 2008 ; Izzo et Zydlewski 2017).
- La largeur de l'incrément de croissance sur l'écaille pour une période donnée est un proxy de la croissance somatique réalisée pendant cette période (Heidarsson, Antonsson, et Snorrason 2006 ; Thomas et al. 2019 ; Dahl 1910). Aussi, les incréments de croissance post-smolt (Kuparinen et al. 2009 ; Jensen et al. 2011) ou saisonniers (premiers été et hiver en mer, deuxième été et hiver ; Barajas et al. 2021 ; Tillotson et al. 2021) sont communément utilisés pour décrire la croissance des saumons. Des modèles permettent même un rétro-calcul de la taille des poissons à différents moments de leur vie passée, à partir de mesures réalisées sur l'écaille (Francis 1990 ; Morita et Matsuishi 2001).

Des sources d'incertitudes

Les méthodes de datation des *circuli* et l'utilisation de l'espacement inter-circuli sont néanmoins soumises à de nombreuses incertitudes. Si l'espacement inter-circuli est associé à de bonnes ou mauvaises conditions de température et d'alimentation, ces conditions font aussi varier le rythme de déposition des *circuli* (Thomas et al. 2019). Finalement un ensemble de *circuli* resserrés peut être à la fois associé à une mauvaise croissance ou à une croissance très rapide. Le taux de croissance instantané

lu sur l'écaille peut avoir plusieurs interprétations (**Figure 19**). Par contre, la relation entre l'incrément de croissance réalisé (section de croissance) et la croissance corporelle serait stable selon différents traitements de température et d'alimentation (Thomas et al. 2019).

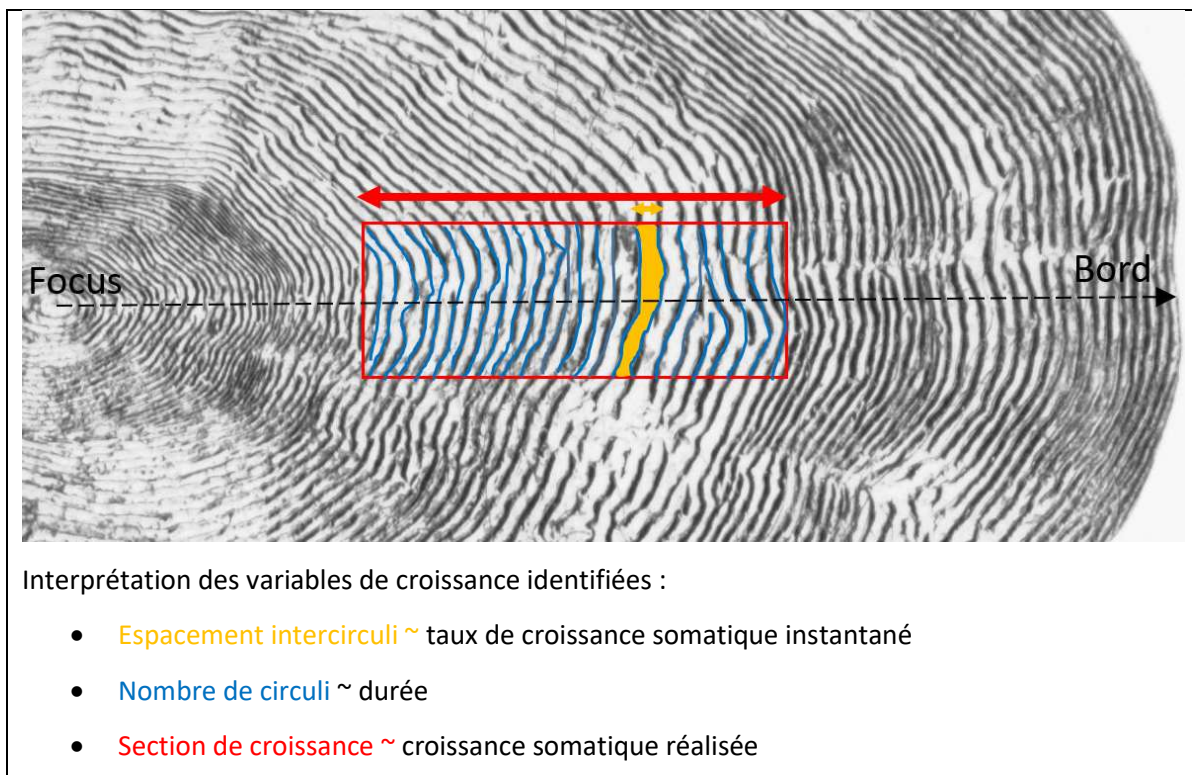


Figure 19 : Représentation schématique des variables de croissance identifiables au sein d'une période de croissance sur l'écaille. Stereomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et camera optique Infinity 3 (Lumenera). Photo prise par Ludivine Lamireau

IV. Données de biométrie et analyse des écailles

L'étude des changements phénotypiques et des changements de croissance s'est basée sur un sous-échantillon visant 30 smolts, 30 adultes 1HM et 30 adultes 2HM par année et par population (lorsque cela était possible), échantillonnés dans le cadre des suivis scientifiques par les systèmes de piégeage ou capturés par les pêcheurs en rivière dans le cadre des déclarations de captures. Cet échantillon représente un total de 2830 smolts, 3574 adultes 1HM et 2954 adultes 2HM couvrant une période temporelle de 21 à 47 années selon la population.

Pour chaque poisson échantillonné nous disposons de la date de capture, de données de biométrie et d'un échantillon d'écailles prélevées dans la zone standard de prélèvement, comme décrit ci-dessus (ICES 1984, Figure 17). Les données de biométries comprennent la masse corporelle (en grammes) et la longueur du poisson exprimée en longueur fourche (en mm, de l'extrémité de la bouche à l'extrémité postérieure des rayons caudaux centraux) ou en longueur totale (de l'extrémité de la

bouche à l'extrémité de la nageoire caudale) pour les données issues des pêcheurs français sur le Scorff et la Sélune. Notre échantillon n'inclut pas de poissons capturés tardivement après le retour en rivière car les écailles peuvent être érodées par le processus de maturation, conduisant à une sous-estimation de la croissance marine récente (Shearer 1992). Cet échantillonnage vise à obtenir une représentation des poissons moyens, représentatifs de chaque cohorte sans chercher à décrire toute la variabilité présente dans la population en termes de tailles, d'âges et de dates de migration.

1. Analyse de la croissance par scalimétrie

Dans les trois chapitres suivant qui constituent le cœur de la thèse, j'utilise les largeurs des incréments saisonniers (en mm) mesurées sur les écailles comme des indicateurs de la croissance corporelle des saumons. La relation linéaire entre taille de l'écaille et longueur du poisson a été vérifiée au sein de notre échantillon permettant de valider l'utilisation des incréments saisonniers comme des proxys de la taille des individus à différents stades de vie. L'ensemble de l'échantillon d'écailles pour les cinq populations a été analysé par une seule opératrice entraînée (Ludivine Lamireau- INRAE) suivant un protocole unique, permettant ainsi de limiter la variation dans les données qui pourrait être induite par des changements d'opérateurs (Vabø et al. 2021). Ces analyses ont constitué presque trois ans de travail et ont débuté en amont de cette thèse. L'état des lieux des collections et la mise au point du protocole par l'opératrice se sont déroulés sur une durée de 6 mois. Le rythme de lecture des écailles était ensuite de 60 écailles par jour pour les smolts et de 30 écailles par jour pour les adultes. Les données sont bancarisées dans la base COLISA (Marchand et al. 2019). Une écaille a été sélectionnée pour chaque individu et digitalisée en utilisant un stéréomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et une caméra optique Infinity 3 (Lumenera). Chaque *circulus* est semi-automatiquement détecté et numéroté le long d'un transect défini suivant l'axe le plus long de l'écaille grâce au logiciel Image Pro Premier software 9.2 (Media Cybernetics), suivant les recommandations du CIEM (ICES 1984). Les *circuli* non détectés par le logiciel sont ajoutés manuellement. L'opératrice a identifié les événements clés des trajectoires de croissance des individus lorsque ceux-ci étaient identifiables : la transition rivière-mer, le début et la fin de chaque été et de chaque hiver en mer (Baglinière et al. 1985 ; Ombredane et Baglinière 1992 ; Thomas et al. 2019).

A partir de ces marques, j'ai défini 8 sections sur les écailles adultes correspondant à différentes périodes de croissance (**Figure 20** ; **Figure 21**):

- Rivière (Riv) : allant du *focus* à la transition rivière-mer
- Premier été en mer (Sum1) : allant de la transition rivière-mer au début du premier hiver en mer

- Croissance cumulée rivière-premier été en mer (RivSum1) : allant du *focus* à la fin du premier hiver en mer, cette variable est un proxy de la taille du poisson atteinte à la fin du premier été qui est supposée impacter la décision de maturation
- Premier hiver en mer (Win1) : allant du début à la fin du premier hiver en mer
- Reprise de croissance (Plus) : allant de la fin du premier hiver en mer au bord de l'écaille des individus 1HM
- Deuxième été en mer (Sum2) : allant de la fin du premier hiver en mer au début du deuxième hiver pour les individus 2HM
- Deuxième hiver en mer (Win2) : allant du début du deuxième hiver au bord de l'écailles des individus 2HM.

Sur les écailles de smolts, seule la croissance totale en rivière (Riv), distance entre le *focus* et le bord de l'écaille, est utilisée dans nos analyses.

2. Sexage génétique

Afin de comparer les trajectoires de croissance et d'histoires de vie entre les mâles et les femelles, le sexe génétique de chaque individu a été déterminé en utilisant de l'ADN extrait des écailles. Chez les salmonidés, la présence du gène *Sdy* à un locus unique, spécifique au chromosome Y des mâles, a été récemment mise en évidence et est de plus en plus utilisée pour la détermination du sexe (Yano et al. 2012 ; 2013 ; Eysturskarð et al. 2017). Ces techniques sont plus fiables pour déterminer le sexe des poissons que la détermination du sexe phénotypique puisque le dimorphisme sexuel est visible seulement quelques mois au moment de la reproduction chez le saumon atlantique. Le sexage génétique a été pris en charge séparément par les équipes techniques côté français et anglais travaillant sur les cinq populations. L'ADN a été extrait à partir de la partie externe (visible) de l'écaille afin de préserver la partie interne (non-visible) lisible pour la croissance (**Figure 21**). Les écailles des populations anglaises de la Tamar et de la Frome ont été sexées en utilisant les méthodes d'amplification par PCR (réaction en chaîne de la polymérase) et d'électrophorèse sur gel d'agarose décrite dans Quéméré et al. (2014) et King and Stevens (2019). Les échantillons des populations françaises de la Bresle, du Scorff et de la Sélune ont été analysés suivant un protocole de PCR quantitative (q-PCR) multiplex (A.-L. Besnard, in prep). Ce travail, réalisé par les équipes techniques françaises et anglaises et qui a débuté en amont de cette thèse, s'est déroulé sur environ deux ans comprenant la mise au point du protocole et les analyses génétiques en laboratoire (extraction, PCR, interprétation). L'ADN des écailles n'était pas toujours disponible. En effet, les traces d'ADN laissées sur certaines écailles les plus anciennes ont pu être dégradées par le temps ou de mauvaises conditions

de stockage. Un certain nombre d'écaillés ont également été nettoyées à la soude pour faciliter la lecture de l'âge et ne contiennent plus de trace d'ADN (c'est le cas des adultes de la Frome). Enfin, certaines écaillés ont été imprimées sur des lames d'acétate pour faciliter la lecture de l'âge ; les écaillés ont ensuite été jetées et seules ces empreintes ont été conservées (c'est le cas d'une partie de l'échantillon de la Bresle) rendant impossible toute analyse génétique. Les tailles d'échantillon d'écaillés sexées et non sexées pour chaque année, chaque population et chaque âge sont détaillées en **Annexe 2 Table A2.1.**

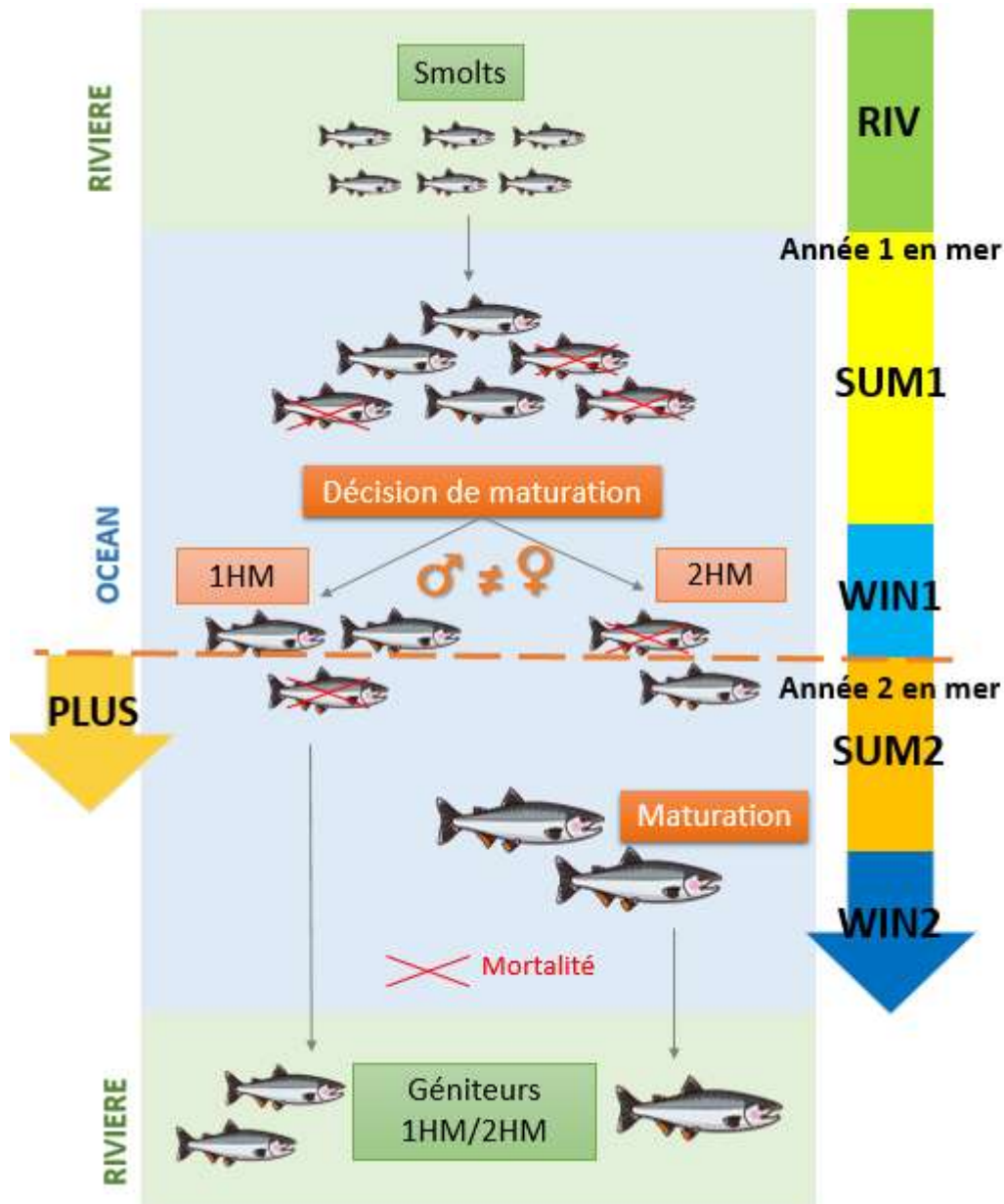


Figure 20 : Positionnement schématique des périodes de croissance identifiées sur les écaillés sur le cycle de vie du saumon : Rivière = Riv ; premier été en mer = Sum1 ; premier hiver en mer = Win1 ; reprise de croissance pour les 1HM = Plus ; deuxième été en mer pour les 2HM = Sum2 ; deuxième hiver en mer pour les 2HM = Win2.

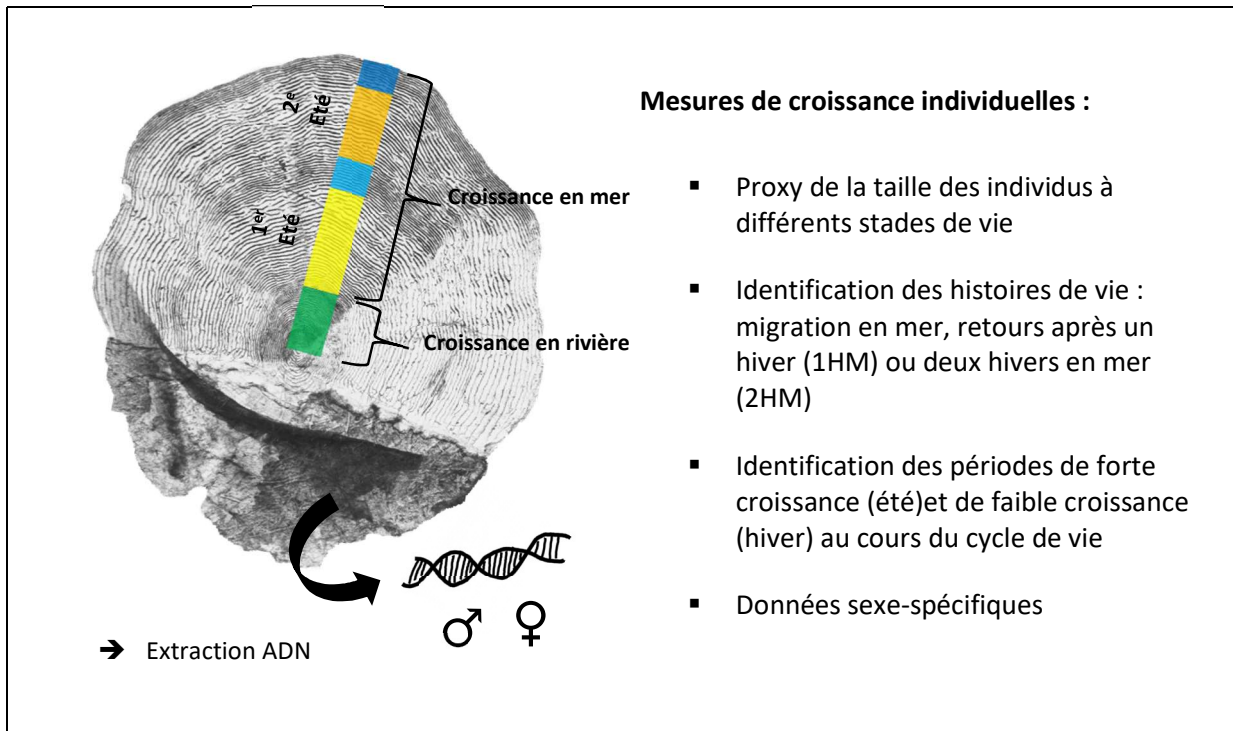


Figure 21 : Identification du sexe et de la croissance sur une écaille adulte d'un saumon ayant passé deux hiver en mer (2HM): Représentation schématique des incréments saisonniers de croissance (vert = Riv; jaune = Sum1; bleu clair = Win1; orange = Sum2; bleu foncé = Win2). Stereomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et camera optique Infinity 3 (Lumenera). Photo prise par Ludivine Lamireau.

V. Estimations d'abondances

Afin d'étudier l'influence des changements de croissance et de traits d'histoire de vie des individus sur la réponse des populations, nous utilisons des estimations d'abondances de smolts à dévalaison et d'adultes 1HM et 2HM lors de leur remontée en rivière provenant de travaux réalisées par les équipes scientifiques en charge du suivi de ces populations. Ces estimations ont notamment permis d'étudier les variations de survie marine et de structure d'âge des géniteurs revenant se reproduire en rivière.

Ces estimations d'abondance mobilisent des données collectées par des systèmes de piégeage partiel des smolts et des adultes. Ces systèmes capturent une partie de la population lors des migrations de départ en mer et de retour en rivière sur le Scorff, la Sélune, la Bresle et la Tamar. Concernant la population de la Frome, il n'y a pas de système de piégeage capturant les adultes à la remontée. Cependant un système de vidéo-comptage semi-automatique produit des estimations d'abondance de 1HM et 2HM utilisant des catégories de longueurs des poissons calibrées pour chaque âge. Afin de produire des estimations annuelles d'abondance de la population totale aux stades smolts, et adultes anadromes 1HM et 2HM, ces données de comptage sont corrigées pour tenir compte de l'efficacité de capture des différents systèmes de piégeage. Pour la Bresle, le Scorff et la Sélune, ces données sont

issues des travaux de Servanty et Prévost 2015 et de Buoro et al. 2019 se basant sur des modèles de capture-marquage-recapture. Pour la Tamar et la Frome, les données de comptage sont corrigées par l'efficacité du piègeage partiel et du vidéo-comptage en utilisant des données complémentaires provenant de vérifications-vidéos et de suivis télémétriques (Cefas, Environment Agency, and Natural Resources Wales 2020).

Comme les données provenant de l'analyse des écailles, ces données d'abondance sont hétérogènes entre populations en termes de couverture temporelle, de méthodologie employée, et de qualité. Les données disponibles pour la population du Scorff offrent une couverture temporelle de 21 années de données d'abondance, de biométrie, de croissance et de sexe-ratio. La localisation de la station de comptage en aval du cours d'eau principal permet de capturer les poissons dès leur retour en rivière, évitant les biais de mortalité dus notamment à la pêche récréative en rivière. C'est pourquoi je me suis appuyée sur la population du Scorff pour le développement d'un modèle de population répondant aux objectifs du Chapitre 2.

VI. Résumé de l'approche d'analyse des données

Afin de mieux comprendre les fluctuations démographiques et phénotypiques, nous mobilisons un large jeu de données empiriques issues du suivi historique de cinq populations européennes de saumon atlantique et couvrant une période temporelle de presque 50 ans. L'acquisition de la donnée de sexe des individus est un apport nouveau pour la comparaison des histoires de vie des mâles et des femelles chez le saumon et leurs conséquences en termes de réponses des populations aux changements de l'environnement. La lecture de la croissance pour chacune des écailles de l'échantillon (2830 smolts et 6528 adultes) suivant un protocole standardisé par un opérateur unique a permis la décomposition fine des patrons temporels de croissance :

1- Dans le temps :

- L'échantillon analysé comprend des données historiques couvrant 49 cohortes de smolts (1969-2018) et permettant une analyse rétrospective des changements de croissance sur une longue période temporelle.
- L'identification des discontinuités des patrons de croissance du saumon permet de décrire et de décomposer les changements de croissance au sein des différentes phases du cycle de vie (phase d'eau douce et phase marine), et différentes saisons du séjour en mer (première et deuxième année, été et hiver).

2- Dans l'espace :

- La décomposition de la croissance entre les phases d'eau douce et marine du cycle de vie permet d'étudier les réponses des populations au sein de deux milieux distincts soumis à des pressions environnementales spécifiques.
- L'analyse de données provenant de différentes populations permet de décomposer la part spécifique à chaque population de la part commune dans les signaux temporels.

3- Et entre individus :

- L'identification des stratégies de vie par lecture des écailles de chaque individu, couplée au sexage génétique, permettent de retracer les trajectoires de croissance propre à chaque stratégie de maturation après une ou deux années en mer, pour mâles et femelles séparément.

Le couplage de ces données avec des estimations annuelles d'abondances au moment de la dévalaison des smolts et de la montaison des adultes permet de comprendre les conséquences des changements de croissance et des histoires de vie contrastées chez mâles et femelles sur le taux de retour et le potentiel reproducteur à l'échelle de la population.

VII. Validation du plan d'échantillonnage

Afin de valider certains choix faits lors de la conception du plan d'échantillonnage, j'ai mené des analyses préliminaires afin de valider un certain nombre de choix méthodologiques destinés à optimiser la répartition de l'effort de lecture des écailles.

1. Utilisation d'une seule écaille par poisson

L'analyse de la croissance des écailles par analyse d'image étant chronophage, une seule écaille par individu a été sélectionnée afin de maximiser le nombre d'individus analysés par année. Certaines études préconisent l'échantillonnage de plusieurs écailles par individu pour augmenter la robustesse des estimations de croissance et d'âge (Haraldstad et al. 2016). D'autres études soutiennent la répétabilité des mesures faites sur plusieurs écailles d'un même individu (Kuparinen et al. 2009). Au préalable nous avons utilisé un échantillon de 104 individus pour lesquels quatre écailles ont été numérisées et lues pour la croissance afin de valider l'hypothèse d'une faible variabilité des mesures entre écailles d'un même poisson. Grâce à cet échantillon nous montrons que la variabilité des mesures intra-individuelles de taille d'écailles (moyenne des variances entre les quatre mesures pour

chaque individu = 0.03) est bien inférieure à la variance inter-individuelle (variance au sein de l'échantillon de 104 individus = 0.28) validant le choix d'échantillonnage (**Figure 22**). Des résultats similaires sont obtenus considérant chacun des incréments de croissance définis précédemment (Sum1, Win1, Plus, Sum2, Win2).

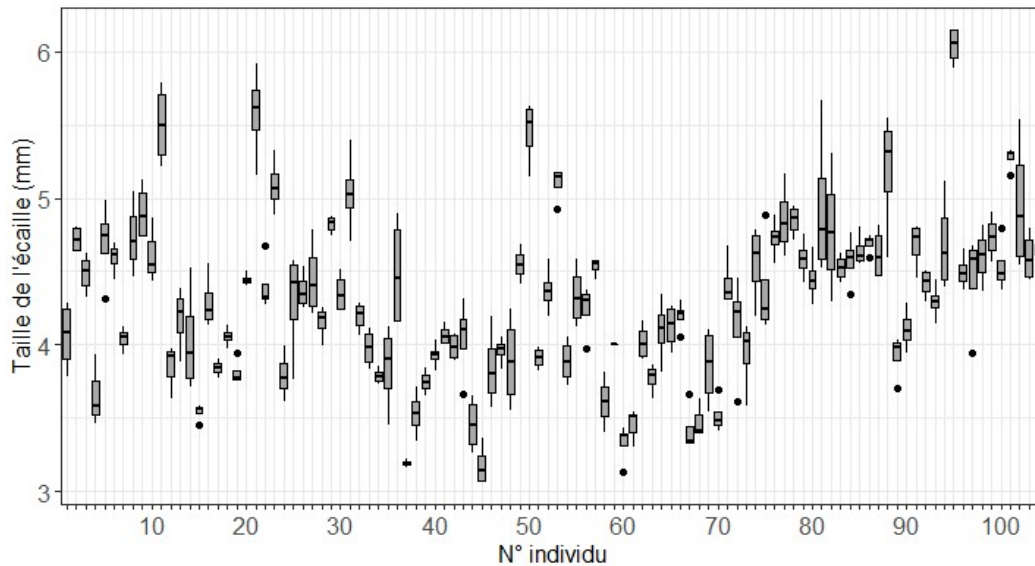


Figure 22 : Variabilité intra-individuelle (entre les écailles d'un même individu) et inter-individuelle de la taille de l'écaille mesurée pour un échantillon de quatre écailles par individu pour 104 individus de la population du Scorff, France. Les boxplots indiquent la distribution de taille d'écaille pour chaque individu. La variance intra-individuelle est calculée à 0.03 tandis que la variance inter-individuelle est calculée à 0.28.

2. Utilisation de l'image d'empreintes d'écailles

Afin de maximiser le nombre de données disponibles pour certaines populations, des impressions d'écailles sur lames d'acétate ont été utilisées pour la lecture de croissance. C'est le cas d'une grande partie de l'échantillon de la population de la Bresle, pour laquelle les écailles n'ont pas été conservées mais stockées sous la forme d'impressions. Nous avons voulu valider l'absence de différence significative entre les mesures réalisées à partir d'écailles ou à partir d'impressions qui pourraient être déformées par rapport à l'écaille. Pour ce faire, nous avons utilisé un échantillon de 104 écailles provenant de la population du Scorff, pour lesquels des mesures de croissance ont été réalisées à la fois à partir d'une écaille et d'une impression de cette même écaille. Nous n'avons pas montré de biais systématique de la taille moyenne de l'écaille entre les mesures faites sur les écailles, les impressions d'écailles, et les écailles après avoir été utilisées pour l'impression ($F_{2,308}$: 0.04, p-value = 0.96). De plus les différences relatives entre les mesures pour chaque individu ne montrent pas de déformation : la variabilité des mesures intra-individuelles de taille d'écailles (moyenne des variances entre les trois

mesures pour chaque individu = 0.0005) est bien inférieure à la variance inter-individuelle (variance au sein de l'échantillon de 104 individus = 0.33 ; **Figure 23**).

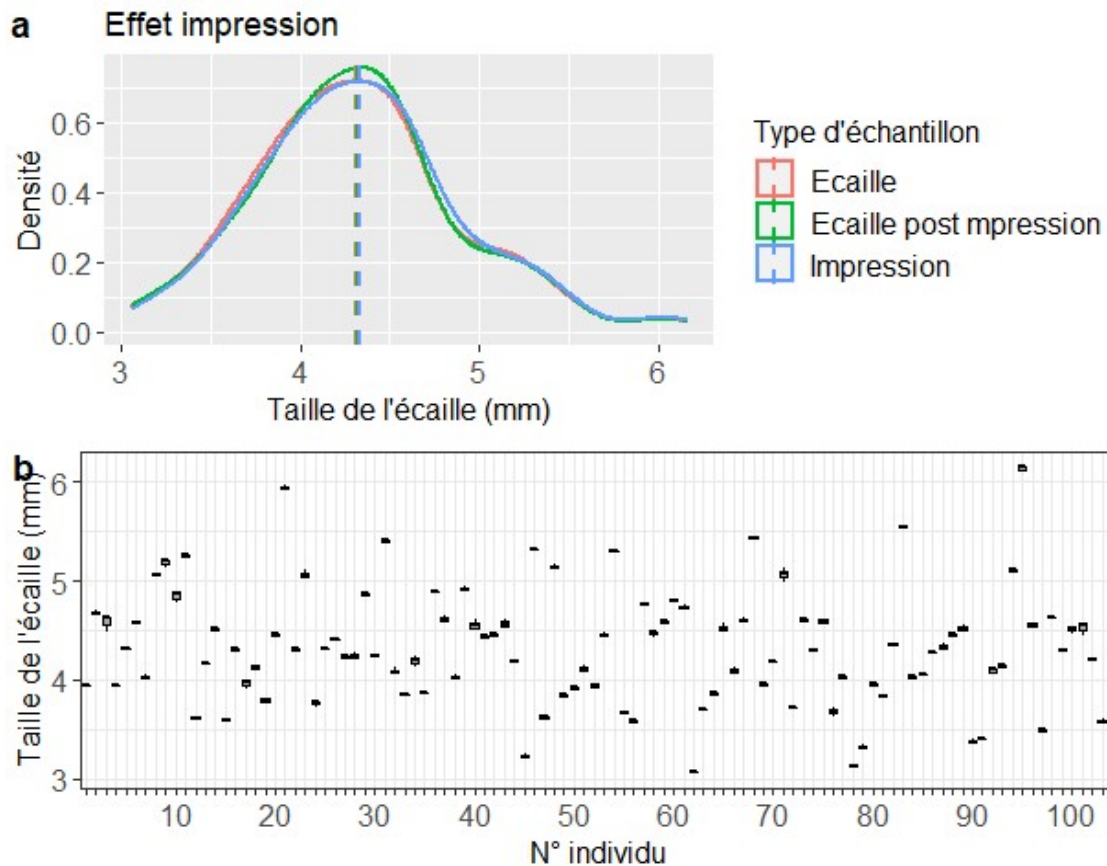


Figure 23 : (a) Distributions et moyenne des tailles d'écailles de 104 individus mesurées directement à partir des écailles (moyenne = 4,31mm), à partir d'impressions (moyenne = 4,34mm) et à partir de ces mêmes écailles qui ont subi une impression sur lame d'acétate (moyenne = 4,32mm). Il n'y a pas de différence significative sur la taille de l'écaille en fonction du type d'échantillon ($F_{2,308} : 0.04$, p -value = 0.96). (b) Boxplots de la distribution de taille d'écaille pour chaque individu mesuré directement sur l'écaille, à partir d'une impression, ou sur l'écaille après utilisation pour impression pour 104 individus de la population du Scorff, France. La variance intra-individuelle est calculée à 0.0005 tandis que la variance inter-individuelle est calculée à 0.33.

3. Combinaison de différentes sources de données

Enfin, à nouveau dans le but de maximiser le nombre de données mobilisable par année et par population, différentes sources de données ont été combinées. Des tests ont été réalisés pour tester l'homogénéité des données combinées et identifier les sources d'hétérogénéité provenant de la méthode et du lieu d'échantillonnage.

3.1 Méthode d'échantillonnage

Les mesures biométriques et les écailles prélevées proviennent à la fois de saumons échantillonnés par les scientifiques aux stations de comptage (smolts pour les 5 rivières, adultes de la Bresle, du Scorff et de la Tamar) et par les pêcheurs en rivière (adultes du Scorff, de la Sélune et de la Frome). D'une part les tailles des poissons sont mesurées en longueur fourche aux stations de comptages alors qu'elles sont mesurées en longueur totale par les pêcheurs français sur le Scorff et la Sélune. Pour les poissons du Scorff pour lesquelles les deux types de mesures existent, cela génère une différence de 2,9 cm pour les 1HM et de 3,7 cm pour les 2HM, les mesures en longueur totale prises par les pêcheurs étant supérieures aux longueurs fourches issues du piégeage. Cependant les tailles des écailles sont beaucoup plus similaires en termes de distribution. Une faible différence de moyenne existe avec des écailles plus petites de 0.26 mm parmi l'échantillon provenant des pêcheurs ($F_{2,1836} = 13.61$, p -value < 0.001) à la fois chez les 1HM et les 2HM échantillonnés (interaction méthode-âge de retour non significative ; **Figure 24**). Cela pourrait s'expliquer par un prélèvement des écailles moins précisément localisé sur la zone standard, incluant potentiellement des écailles plus petites. Ces différences provenant des sources de données au piège et par les pêcheurs devront être prises en compte dans les analyses. Cette différence ne pose pas de problème pour les analyses menées dans le Chapitre 1 partie I incluant uniquement des données provenant des pêcheurs, ni dans celles menées dans le Chapitre 2 incluant uniquement des données provenant du piégeage des poissons. Les analyses menées dans le Chapitre 1 partie II mélangent différentes sources de données : des différences moyennes de croissance entre populations peuvent être partiellement interprétées comme des différences provenant de la méthode d'échantillonnage. Elle peut notamment expliquer (si vérifiée) une croissance en moyenne plus faible pour les adultes de Sélune et de la Frome, et au début de la série temporelle des adultes du Scorff (avant 1995).

3.1 Lieu d'échantillonnage

Pour les populations du Scorff, de la Sélune et de la Frome, les mesures biométriques et les écailles prélevées proviennent à la fois de saumons échantillonnés dans le cours d'eau principal et dans des cours d'eau partageant le même estuaire. Les tests réalisés ont montré l'homogénéité des longueurs des individus et des tailles d'écailles des individus prélevés dans le cours d'eau principal et dans le cours d'eau adjacent (Sélune-Sée : $F_{1,1803} = 2.85$, p -value = 0.09 ; Scorff-Blavet : $F_{1,641} = 0.04$, p -value: 0.84 ; **Figure 25**). En raison du faible échantillon d'individus provenant de la Piddle, la différence Frome-Piddle n'a pas été testée.

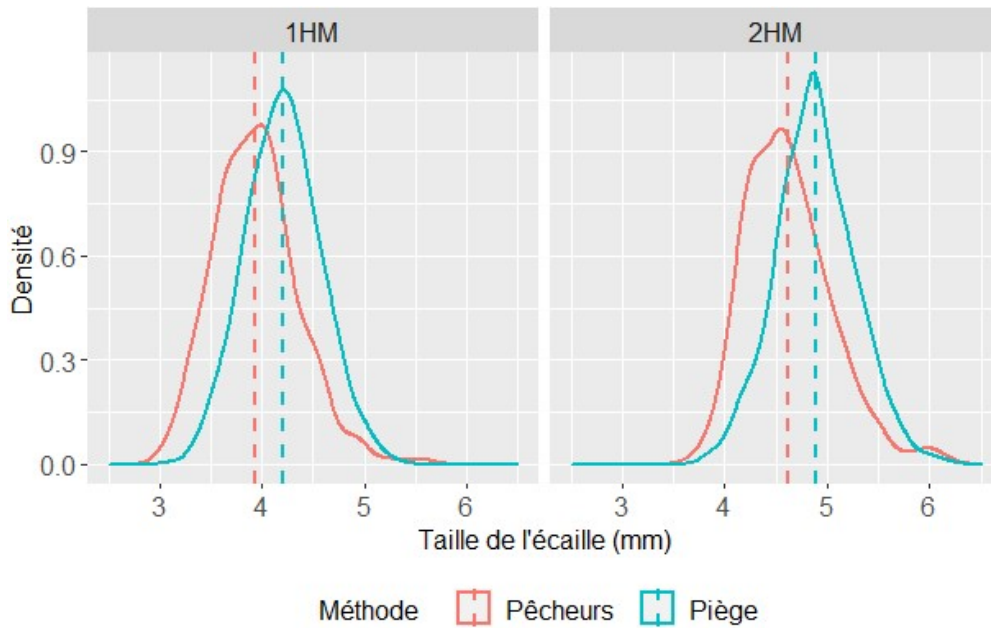


Figure 24 : Distributions et moyenne des tailles d'écaïlle des individus échantillonnés au piège (moyenne 1HM = 4,21mm, moyenne 2HM = 4,88mm) et par les pêcheurs en rivière (moyenne 1HM = 3,94mm, moyenne 2HM = 4,62mm) pour la population du Scorff. La différence entre les deux méthodes d'échantillonnage est significative ($F_{2,1836} = 13.61$, p -value < 0.001 pour 1HM et 2HM, interaction méthode-âge de retour non significative).

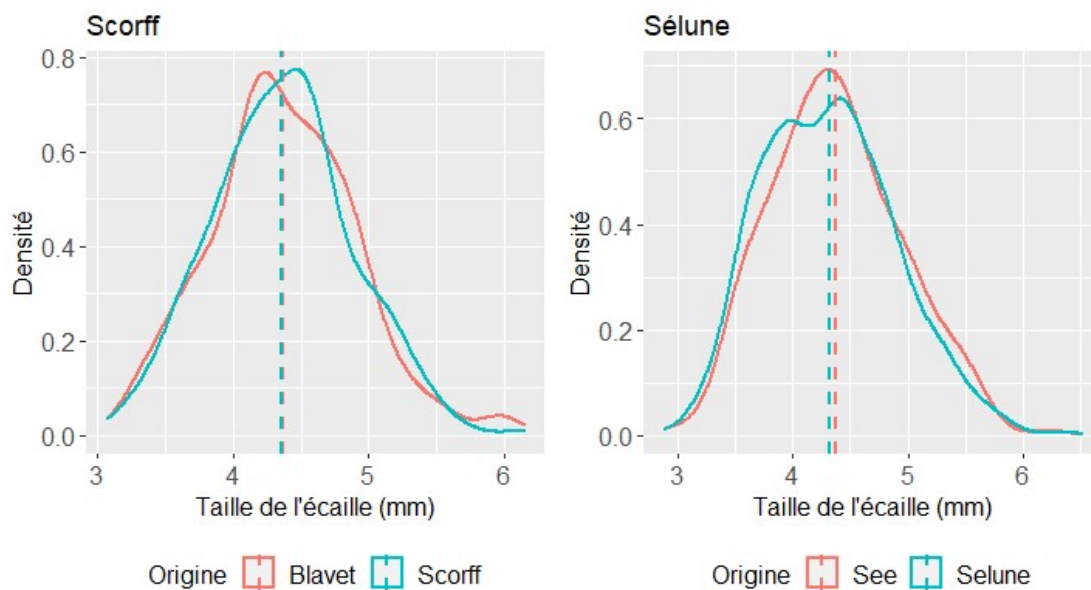
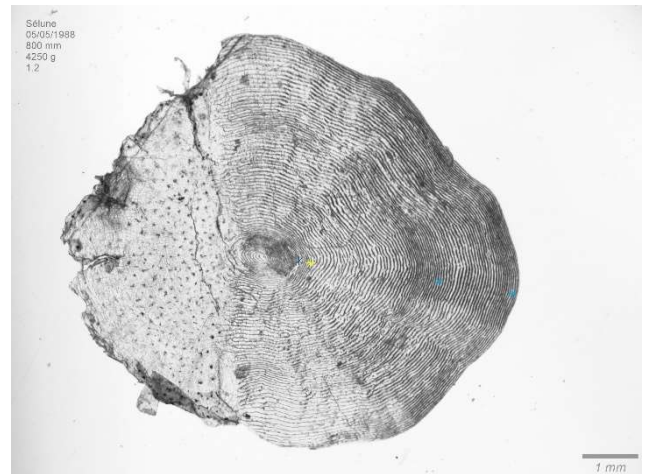


Figure 25 : Distributions et moyenne des tailles d'écaïlle des individus échantillonnés dans le Scorff (moyenne = 4,36mm), le Blavet (moyenne = 4,37), la Sélune (moyenne = 4,31mm) et la Sée (moyenne = 4,37mm). Les différences Scorff-Blavet ($F_{1,641} = 0.04$, p -value: 0.84) et Sélune-Sée ne sont pas significatives ($F_{1,1803} = 2.85$, p -value = 0.09).

Chapitre 1 : Impact de la variabilité de la croissance en mer sur les traits d'histoire de vie des adultes de retour dans les populations européennes de saumon atlantique



Saumon atlantique adulte au retour (gauche, photographie : Marie Nevoux) et écaille de saumon adulte ayant passé deux hivers en mer (droite, photographie : Ludivine Lamireau, Stereomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et camera optique Infinity 3 (Lumenera)).

I. Changements de croissance à long terme dans une population du sud de l'aire de répartition et mécanismes sexe-spécifiques de maturation liés à la croissance en mer

1. Introduction

Le déclin récent de l'abondance de saumon atlantique, ainsi que des changements concomitants observés dans les traits d'histoire de vie des adultes revenant en rivière pourraient découler d'une détérioration des conditions de croissance lors la migration en mer (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Utne, Pauli, et al. 2021). La littérature suggère que la durée du séjour marin avant la maturation sexuelle pourrait répondre de façon plastique à la croissance réalisée en mer (Thorpe et al. 1998 ; Hutchings 2004). La fécondité est fortement corrélée à la taille, particulièrement chez les femelles (Fleming 1996), et peut donc être augmentée en restant une année supplémentaire en mer, permettant ainsi un gain de fécondité en contrepartie d'un risque de mortalité avant reproduction accru. Aussi, les besoins de croissance pour atteindre la maturation seraient plus important pour les femelles que pour les mâles. Dans ce chapitre, j'explore dans quelle mesure la variation de la croissance en mer peut expliquer les variations de l'âge à maturité et de rapport des sexes dans les retours.

Dans une première étape, je teste l'existence de changement de croissance dans le temps avec un intérêt tout particulier pour le premier été en mer supposé être une période critique pour les choix d'histoire de vie. Ensuite, je démontre empiriquement l'existence d'une relation sexe-spécifique entre la croissance individuelle jusqu'à la fin du premier été en mer et l'âge au retour en rivière. La prédiction est que les femelles doivent atteindre une plus forte croissance que les males pour une probabilité de retour identique. Cette analyse s'appuie sur les données de croissance et de sexage issues des écailles et des données biométriques collectées lors des 30 dernières années (1987–2017) sur la Sélune, France.

Hypothèses

H1: La croissance en mer a décliné sur la période 1987-2017.

H2: La décision de maturation répond à la croissance accumulée jusqu'à la fin du premier été en mer, les individus avec par une forte croissance ayant une plus grande probabilité de murer dès la première année en mer.

H3 : Les femelles doivent atteindre un seuil de croissance plus élevé que les mâles pour une même probabilité de maturation et de retour après seulement une année en mer (1HM).

H4 : La croissance automnale et hivernale (suivant le premier été en mer) des individus reportant leur maturation est plus importante que celle des individus mûrant après le premier hiver en mer

2. Article 1: Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon

Article paru en Juin 2021: Tréhin, C., Rivot, E., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., and Nevoux, M. 2021. Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **78**(6): 659–669. doi:10.1139/cjfas-2020-023

Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon

Cécile Tréhin, Etienne Rivot, Ludivine Lamireau, Lisa Meslier, Anne-Laure Besnard, Stephen D. Gregory, and Marie Nevoux

Abstract: Recent decline in abundance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and concomitant changes in life history may result from a decline in the growth conditions during marine migration. Available literature suggests the existence of a sex-specific reaction norm linking maturation with environmental growth conditions at sea. However, the extent to which this mechanism explains variations in age at maturity remains unclear. Using a historical collection of scales (1987–2017) from the Sélune River, France, we showed that marine growth declined over the first summer and remained stable during the subsequent periods at sea among returning salmon. Results support the hypothesis of a sex-specific probabilistic reaction norm, with individual probability to return after 1 year at sea increasing when growth increases. Females may require higher growth than males to attain their maturation threshold. This mechanism is a good candidate to explain temporal variability in sea-age at return at both the individual and population level in the Sélune population and in many other southern European populations.

Résumé : Les baisses récentes de l'abondance des saumons atlantiques (*Salmo salar*), ainsi que des changements concomitants du cycle biologique pourraient découler d'une détérioration des conditions de croissance durant la migration en mer. La documentation disponible semble indiquer l'existence d'une norme de réaction dépendant du sexe qui relie la maturation aux conditions ambiantes durant la croissance en mer. La mesure dans laquelle ce mécanisme pourrait expliquer les variations de l'âge à la maturité demeure toutefois incertaine. En utilisant une collection historique (1987–2017) d'écaillés provenant de la rivière Sélune (France), nous démontrons que la croissance en mer diminuait durant le premier été, pour ensuite demeurer stable durant les périodes subséquentes en mer chez les saumons de retour à la rivière. Les résultats appuient l'hypothèse d'une norme de réaction probabiliste dépendant du sexe, la probabilité individuelle de retour après 1 an en mer augmentant de concert avec la croissance. Les femelles pourraient nécessiter une croissance plus forte que les mâles pour atteindre leur seuil de maturation. Ce mécanisme est un bon candidat pour expliquer la variabilité temporelle de l'âge en mer au moment du retour tant à l'échelle de l'individu que de la population dans la population de la rivière Sélune et de nombreuses autres populations d'Europe méridionale. [Traduit par la Rédaction]

Introduction

Climate change has induced widespread changes in the physical characteristics of the marine environment over recent decades, including increased sea-surface temperature (SST) and ocean acidification (Hoegh-Guldberg and Bruno 2010; IPCC 2019). A growing body of evidence suggests that these changes are associated with a reduction in the productivity of several marine ecosystems. In the Northern Hemisphere, reduced marine productivity has resulted in modifications in population abundance and community composition from phytoplankton to the highest trophic levels (e.g., including seabirds and predatory fish; Sandvik et al. 2005; Barbraud and Weimerskirch 2006; Hoegh-Guldberg and Bruno 2010; Mills et al. 2013; Capuzzo et al. 2018). Reduced marine productivity is thought to affect organisms by decreasing food availability (in quality and quantity; Carscadden et al. 2001; Mills et al. 2013) and distribution (the food is more patchily distributed; Friedland et al. 2018). These factors may directly impact migration timing, size, age at maturation, and survival, with consequent long-term modification to the life-history strategies of many predator

fish (Kuparinen et al. 2009; Jonsson and Jonsson 2011; Fenkes et al. 2016; Vargas-Chacoff et al. 2018). Developing a better understanding of the ecological drivers responsible for changes in population life history is necessary to guide management actions towards conservation and sustainable exploitation of marine resources.

Anadromous salmon species (*Salmo salar* and *Onchrorhynchus* spp.) utilize the marine environment to maximize their somatic growth. Marine growth is particularly critical for females, whose body size at spawning relates to the number and mass of eggs they produce (Hansen and Quinn 1998; Hanson et al. 2020). Changes in growth conditions at sea and their attendant effects on female fecundity could therefore have important implications for salmon population dynamics, as highlighted by the disproportional contributions of BOFFFF (big old fat fertile female fish) to recruitment in several species (Hixon et al. 2014). Atlantic salmon (*Salmo salar*, hereinafter salmon) is an emblematic species of the North Atlantic Ocean. Like many other anadromous species, populations have declined dramatically in abundance since the 1970s (Limburg and Waldman 2009). Despite substantial local and international management

Received 30 June 2020. Accepted 12 December 2020.

C. Tréhin, L. Meslier, and A.-L. Besnard. UMR ESE Ecology and Ecosystem Health, Institut Agro, INRAE, 35042 Rennes, France.

E. Rivot and M. Nevoux. UMR ESE Ecology and Ecosystem Health, Institut Agro, INRAE, 35042 Rennes, France; MIAME, Management of Diadromous Fishes in their Environment, OFB, INRAE, Institut Agro, UPPA-E2S.

L. Lamireau. INRAE, pôle OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA MIAME – Management of Diadromous Fish in their Environment, U3E, F-35042, Rennes, France.

S.D. Gregory. Salmon and Trout Research Centre, Game and Wildlife Conservation Trust, FBA River Laboratory, Wareham, Dorset, BH20 6BB, UK.

Corresponding author: Cécile Tréhin (email: cecile.trehin@inrae.fr).

Copyright remains with the author(s) or their institution(s). Permission for reuse (free in most cases) can be obtained from copyright.com.

efforts, including fishery closures, salmon abundance remains at oftentimes historical low levels, notably in the Northeast Atlantic (Chaput 2012; Olmos et al. 2019). Evidence suggests that these widespread and dramatic declines are due largely to a reduction in marine survival during the first months (summer–autumn) at sea after smolt migration (Beaugrand and Reid 2012; Friedland et al. 2009; Olmos et al. 2019, 2020). Concomitant with population declines, the size of adult salmon returning to their natal river has decreased (Arahamian et al. 2008; Todd et al. 2012; Bal et al. 2017). Together, these trends support the hypothesis that growth conditions at sea have and continue to deteriorate (Friedland and Reddin 2000; Juanes et al. 2004; Friedland et al. 2005; McCarthy et al. 2008; Jonsson and Jonsson 2011; Bal et al. 2017).

The life cycle of anadromous salmon is characterized by a high diversity of life histories (Mills 1989; Aas et al. 2010; Erkinaro et al. 2019). In South European populations, the life cycle is typically 2 to 4 years long; most of the juveniles spend one or two winters in fresh water before migrating to sea as smolts. Salmon spend between one (1SW) or two (2SW) winters at sea before returning to their natal rivers as mature individuals to spawn (Hansen and Quinn 1998). Changes in the duration of the marine phase, which translate into changes in the age structure of returning individuals, have been previously documented (Jonsson et al. 2016; Chaparro-Pedraza and Roos 2019; Olmos et al. 2019). Part of the variations in the duration of the marine phase is genetically determined (Barson et al. 2015). However, there have been marked differences in the timing and the amplitude of these changes across the distributional range of salmonid populations (Jonsson and Jonsson 2011; Otero et al. 2012; Jonsson et al. 2016; Olmos et al. 2019), suggesting that the underlying mechanism(s) are more complex and likely involve other factors, potentially including declining growth opportunity at sea.

In salmonids, seaward migration is followed by a surge in body growth, while their return migration to natal stream generally takes place following the physiological “decision” to mature. Individuals that return at older ages are generally larger, have higher fecundity, and have potentially greater reproductive success (Fleming 1998). Maturation schedule and marine growth are therefore closely related (Ishida et al. 1993). However, the trade-off for delaying maturation is an increase in the probability of mortality prior to reproduction (Stearns 1977). The timing of the maturation decision is therefore a key fitness component driven by selection forces (genetic component) and the environment (plastic component) (Dieckmann and Heino 2007). The probabilistic maturation reaction norm (PMRN) is a commonly used concept describing an individual’s probability of maturing at a given age as a genetically set function of size or growth rate (Stearns and Koella 1986; Silverstein et al. 1997; Hutchings and Jones 1998). It postulates that the capacity to mature is conditioned by the acquisition of sufficient energy, or by reaching a certain physiological threshold (defined by the genotype), to meet the metabolic and physiological costs of reproduction (Thorpe 2007). Thus, for a given threshold, fast-growing individuals are more likely to mature early, while slower-growing individuals are likely to delay maturation decision for a year. Available knowledge supports the hypothesis that maturation decision occurs in the autumn at sea, a year prior spawning, and depends on the environmental condition and the energy reserves accumulated during the summer and early autumn (Rowe and Thorpe 1990; Silverstein et al. 1998; Campbell et al. 2003). Hence, the body length reached at the end of the first summer at sea, which results from the cumulated growth during the freshwater phase and the first summer at sea, would be critical in determining whether individuals will mature after 1 year or later. Because most of the realised growth occurs during the first summer at sea, the expectation is that growth during this period is a key determinant of the maturation schedule.

Moreover, this trade-off is likely to be different for males and females assuming they incur different metabolic and physiological

costs of reproduction. Hence, sex-specific maturation reaction norms are expected. In salmonids, the relationship between body size and fecundity is generally greater in females than in males (Fleming 1996, 1998). Thus, females may achieve a greater fitness advantage by delaying their return to reach a larger body size at the time of maturation than males, thereby resulting in a higher maturation threshold in females compared with males. Empirical evidence for such sex-specific maturation trade-offs have been documented for wild salmon populations in which the average age of returning females is higher than that of males (Hutchings and Jones 1998). However, to date, no sex-specific PMRN in relation to growth at sea has been established.

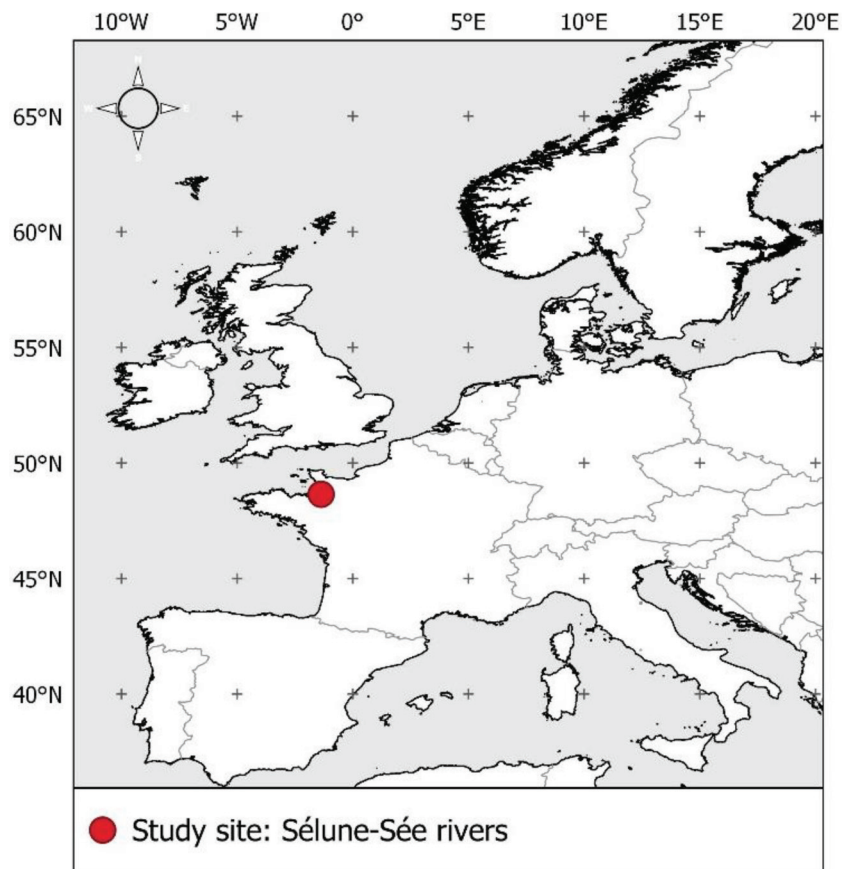
Recent changes in growth conditions at sea offer an opportunity to test the hypothesis that marine growth modulates an individual salmon’s maturation decision and therefore its age as a returning adult and, ultimately, the age and sex structure of the returning population. In this study, our specific objectives were (i) to test for the existence of changes in growth over the last 30 years, with a special focus on the first summer at sea that is thought to be critical for life-history choices and (ii) to investigate empirical evidence for a sex-specific relationship between individual growth experienced until the end of the first summer at sea and age of individual returning adults (i.e., a maturation reaction norm). As salmon growth at sea and maturation decision are not directly observable, we relied on the data collected over the last 30 years on individuals returning to the Sélune River, France, to track individual life history trajectories throughout their marine sojourn. This data consists of individual scale samples that provide indirect observations of individual growth experiences (Ombredane and Baglinière 1992). Growth increments observed on the scales of returning individuals were considered as a proxy of body length at different life stages (Francis 1990; Heidarsson et al. 2006; Thomas et al. 2019). If fast-growing individuals have a higher probability to mature after the first summer at sea, we expect 1SW returning individuals to show higher cumulated growth to the end of the first summer than 2SW individuals. The deterioration in quantity or quality of prey available for salmon at sea might have reduced growth and constrained an increasing proportion of individuals to delay maturation (Friedland and Reddin 2000; Juanes et al. 2004; Friedland et al. 2005; McCarthy et al. 2008; Jonsson and Jonsson 2011). The expectation under the hypothesis of a sex-specific reaction norm is that females would be more affected by those changes than males, the same growth reduction leading to a stronger reduction in the probability of maturation for females than for males.

Materials and methods

Study population and data collection

This study uses data from a self-sustaining population of wild Atlantic salmon reproducing in the Sélune and Sée rivers. These two rivers share a common estuary in the Bay of Mont-Saint-Michel (Normandy, France, 48°38′N, 3°37′W; Fig. 1) and drain a 1038 km² basin dominated by agriculture and livestock production. Further details about this study site can be found in Baglinière et al. (1990, 2005), Bal et al. (2014, 2017), and Forget et al. (2018). On average through time, this population is dominated by 1SW individuals (86%), and females represent the majority of 2SW returning adults (80%). There is no commercial fishery associated with coastal waters, but recreational angling in these rivers accounts for an average of 180 1SW and 70 2SW declared landings per year. Since 1987, a national mandatory salmon catch reporting system has recorded detailed information on returning adults in fresh water. For every salmon caught, total length (mm), mass (g), and a sample of scales for age determination (following Shearer 1992) are returned to the National Centre for the Interpretation of Salmonid Catches (https://www6.rennes.inrae.fr/u3e_eng/ABOUT-Organisation/The-migratory-fish-hub/CNICS) and stored as part

Fig. 1. Sélune–Sée estuary location (Normandy, France, 48°38'N, 3°37'W). Figure produced in QGIS version 3.14.16. [Colour online.]



of the COLISA collection (collection of ichthyologic samples; Marchand et al. 2019). As angling effort tends to be biased towards 2SW individuals, the age composition of returning salmon cannot be inferred from these data (CNICS, unpublished data).

The growth pattern in scales of returning salmon is an indirect tracer of their individual growth history. From the 8704 individual scale samples recorded over the period 1987–2017 for the Sélune–Sée population, a subsample of scales from 30 individuals per year and per sea-age was selected for the analysis of individual life history (total sample size for 1SW = 921 and 2SW = 927). Multiple spawners and three sea winter individuals represented a very low proportion of the individuals in this population ($\leq 1\%$ of the catches) and thus were excluded from the analysis. Most fish were caught in spring and summer soon after their entry into fresh water. Individuals captured after a possible prolonged period in fresh water were removed from the selection because of the high chance that their scales would have been corroded. Subsampling was done independently of the sex of individuals, which was not known prior to the analysis. Detailed sample sizes are presented in Table A1. Scales were used for growth analysis and sex determination.

Growth analysis and sex determination

The analysis of growth patterns from scales was performed by a single aging specialist. For each individual, one scale was scanned using a stereomicroscope (Discovery V8, Zeiss) and an optic camera (Infinity 3, Lumenera). Each circuli was semi-automatically detected on a transect line along the longest axis of the scale (ICES 1984) using Image Pro Premier software 9.2 (Media Cybernetics). Non-detected circuli were added manually. The distance (mm) between the center of the scale and each circuli was recorded. Measures of realised growth of the scale were used in subsequent analyses, as scale

growth has been found to be proportional to body growth and can be considered as a proxy of fish body length at different life stages (Dahl 1910; Lee 1920; Francis 1990; Heidarsson et al. 2006; Thomas et al. 2019), justifying our choice to use the absolute value of growth increments measured on the scales as direct proxy of body length increments. Based on marked changes in the intercirculi spacing, key features in the growth patterns were identified and interpreted as the transition from river to sea and the beginning and the end of each winter season (Baglinière et al. 1985; Ombredane and Baglinière 1992; Thomas et al. 2019). The position of the edge of the scale was recorded. Seven different periods of growth (hereinafter growth periods) were defined from the scale: (1) river (Riv), from the center to the river-to-sea transition; (2) first summer (Sum1), from the river-to-sea transition to the beginning of the first winter; (3) first winter (Win1), from the beginning to the end of the first winter; (4) plus growth (Plus), from the end of first winter to the edge of the scale in 1SW; (5) second summer (Sum2), from the end of the first winter to the beginning of the second winter in 2SW; (6) second winter (Win2), from the beginning to the end of the second winter in 2SW; and (7) the cumulated growth (Riv+Sum1), from the center to the beginning of the first winter. This cumulated growth (Riv+Sum1) is a proxy of salmon body length at the end of first summer at sea. Note that we considered plus growth in 2SW individuals to be negligible. The straight-line-distance growth increment across each period (mm) was used as a proxy of the realized growth over the corresponding period.

A preliminary analysis on a subsample of 100 individuals was carried out to explore the sensitivity of the growth measurement to the number of scales considered per individual. Results showed that intra-individual variability in growth measurement (between different scales of the same individual) was much smaller than

interindividual variability (between individuals; Fig. A1). This result suggests that sampling one scale per individual is appropriate to investigate interindividual differences in growth trajectories. The genetic sex of each fish was assessed using a molecular q-PCR sex marker multiplexing protocol (A.-L. Besnard, personal communication).

Statistical analysis

Temporal changes in individual body length of returning adult and growth at sea

Temporal variation in growth during all growth periods (e.g., Sum1, etc.) for each fish was analyzed using general additive models (GAMs; Wood 2017). GAMs are flexible and efficient tools to analyze nonlinear temporal signals and have been used widely to analyze trends in fish life history (Véron et al. 2020), including salmonids (Otero et al. 2014; Bal et al. 2017; Oke et al. 2020). Statistical analyses were run in R (version 3.5.1) using the gam() function in R package mgcv (version 1.8-31; Wood 2017). Let us denote $Riv_{t,age,sex,i}$, $Sum1_{t,age,sex,i}$, $Win1_{t,age,sex,i}$, $Plus_{t,sex,i}$, $Sum2_{t,sex,i}$, $Win2_{t,sex,i}$, and $(Riv+Sum1)_{t,age,sex,i}$ the growth increments measured over the different periods for each individual i of a given sea-age (1 or 2 years) and sex (male or female), with t denoting the year of smolt migration. Considering the year of smolt migration (rather than the year of return) allows for aligning individuals of different ages to the same influence of growth conditions at sea. Temporal trends in individual growth during these seven growth periods were assessed independently. We considered additive and interaction effects of sea-age and sex on the intercept. In addition, we tested effects of sea-age and sex on the smoothed temporal trends, fitting different trends by sea-age or sex when appropriate. The most complex models considered for each growth period are as follows:

$$(1) \quad Riv_{t,age,sex,i} = \alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age,sex}(t) + \varepsilon_{t,age,sex,i}$$

$$(2) \quad Sum1_{t,age,sex,i} = \alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age,sex}(t) + \varepsilon_{t,age,sex,i}$$

$$(3) \quad Win1_{t,age,sex,i} = \alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age,sex}(t) + \varepsilon_{t,age,sex,i}$$

$$(4) \quad Plus_{t,sex,i} = \alpha + b_{sex} + s_{sex}(t) + \varepsilon_{t,sex,i}$$

$$(5) \quad Sum2_{t,sex,i} = \alpha + b_{sex} + s_{sex}(t) + \varepsilon_{t,sex,i}$$

$$(6) \quad Win2_{t,sex,i} = \alpha + b_{sex} + s_{sex}(t) + \varepsilon_{t,sex,i}$$

$$(7) \quad (Riv + Sum1)_{t,age,sex,i} = \alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age,sex}(t) + \varepsilon_{t,age,sex,i}$$

where α stands for a general intercept, a_{age} is the additive effect of sea-age, b_{sex} is the additive effect of sex, $c_{age,sex}$ is the additive effect due to any interaction between age and sex, and $s_{age,sex}(t)$ and $s_{sex}(t)$ are nonparametric smoothing functions (regression splines) describing the effect of smolt year t for different combinations of sea-age and sex, respectively. $\varepsilon_{t,age,sex,i}$ are independent and identically distributed normal errors. Here, sea-age (a_{age}) and sex (b_{sex}) test for systematic average difference in growth trajectories between 1SW and 2SW individuals and males and females, respectively. The effect of sex (b_{sex}) tests for potential intrinsic difference in growth between males and females, which may be attributed to sex-specific energy allocations (Fleming 1996, 1998). Different smooth temporal trend between age and sex, or both, would be interpreted as different temporal patterns

in the response to environmental condition at sea. Different terms in the most complex models (eqs. 1–7) were selected using a stepwise model comparison approach based on the second-order Akaike information criterion (AIC_c , i.e., AIC for small samples; Hurvich and Tsai 1989; Burnham and Anderson 2002). This approach includes selection from among smoothed functions specific to each combination of sea-age and sex ($s_{age,sex}(t)$), to each sea-age ($s_{age}(t)$), to each sex $s_{sex}(t)$, or common to all individual ($s(t)$). The degree of smoothness of each regression spline was determined using the generalized cross-validation score (Craven and Wahba 1978) that minimizes the prediction error while optimizing the number of knots in the regression spline, as implemented by default in the gam() function of R package mgcv (version 1.8-31; Wood 2017). We calculated percent change in growth increments over the study period from the fitted smooth temporal trends.

Probabilistic maturation reaction norm (PMRN)

Given that the physiological decision to mature in Atlantic salmon is commonly believed to be made in the late summer–autumn (Rowe and Thorpe 1990; Friedland and Haas 1996; Mangel and Satterthwaite 2008), we tested the effect of the cumulated growth ($Riv+Sum1$) as a proxy of body length at the end of summer on the maturation decision. By contrast, $Win1$, $Plus$, $Sum2$, and $Win2$ might be considered as growth trajectories dependent upon the maturation decision and are not selected as explanatory variables of maturation decision. As individuals are nonobservable at the time of the maturation decision, we modelled the probability to return as 1SW (hereinafter denoted $Pmat.1SW$) as a proxy for the probability to mature after one summer spent at sea. We modelled $Pmat.1SW$ as a linear function of $(Riv+Sum1)$ on the logit scale in a general linear model (GLM; McCullagh and Nelder 1989) assuming binomial errors. As constraints on the maturation decision might be different in males and females, we also tested for a sex-specific response to growth. The most complex model considered was

$$(8) \quad \text{logit}(Pmat.1SW_{i,sex}) = \alpha + b_{sex} + \beta_{sex} \times (Riv + Sum1)_{i,sex}$$

where $Pmat.1SW_{i,sex}$ is the probability to return after 1 year spent at sea of individual i of a given sex, α is a general intercept, b_{sex} is the additive effect of sex, and β_{sex} is a coefficient describing the change in the (logit) probability to mature for a unit change of $(Riv+Sum1)_{i,sex}$ for the given sex. Starting with the most complex model (eq. 8), nested models were compared using AIC_c in a stepwise approach. To quantify the sex difference in the probabilistic reaction norm, we can derive the cumulated growth needed to reach 50% probability to return as 1SW fish from the intercept and slope of this model, which is given by $G50_{sex} = -(\alpha + b_{sex})/\beta_{sex}$.

Results

Sex and temporal patterns in growth

Among 1SW fish (854 fish), 390 (46%) in our study population were genetically identified as females and 464 (54%) as males. Among 2SW fish (869 fish), 769 (88%) were identified as females and 100 (12%) as males. Genetic sex determination was not successful for 83 individuals that were therefore excluded from further analysis.

Temporal trends show different patterns among the river growth and the five marine growth periods (Fig. 2, Figs. 3A–3F). As expected, growth was higher during summer periods, and especially during the first summer at sea, when it was also the most variable among years (Fig. 2).

The best model for growth in river (Riv) included specific intercepts for sea-age and sex and a common temporal trend for all individual (Fig. 3A; Table 1A). The additive effects of sea-age and sex and the common temporal effect accounted for only a small amount of deviance explained, particularly for the additive

Fig. 2. Mean growth increments during each growth period over the time series: river (Riv); first summer (Sum1); first winter (Win1); plus growth (Plus); second summer (Sum2); and second winter (Win2) at sea calculated for one-sea- and two-sea-winter (1SW and 2SW).

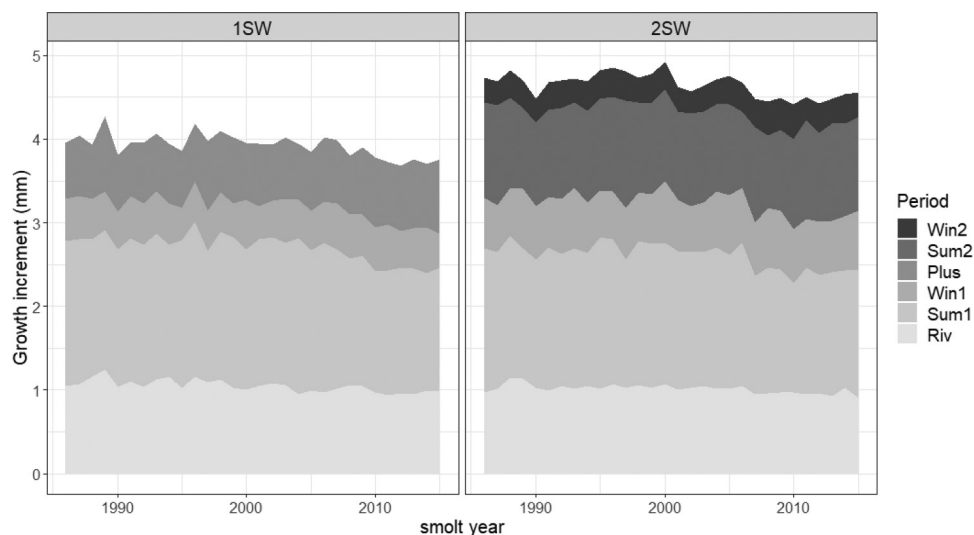
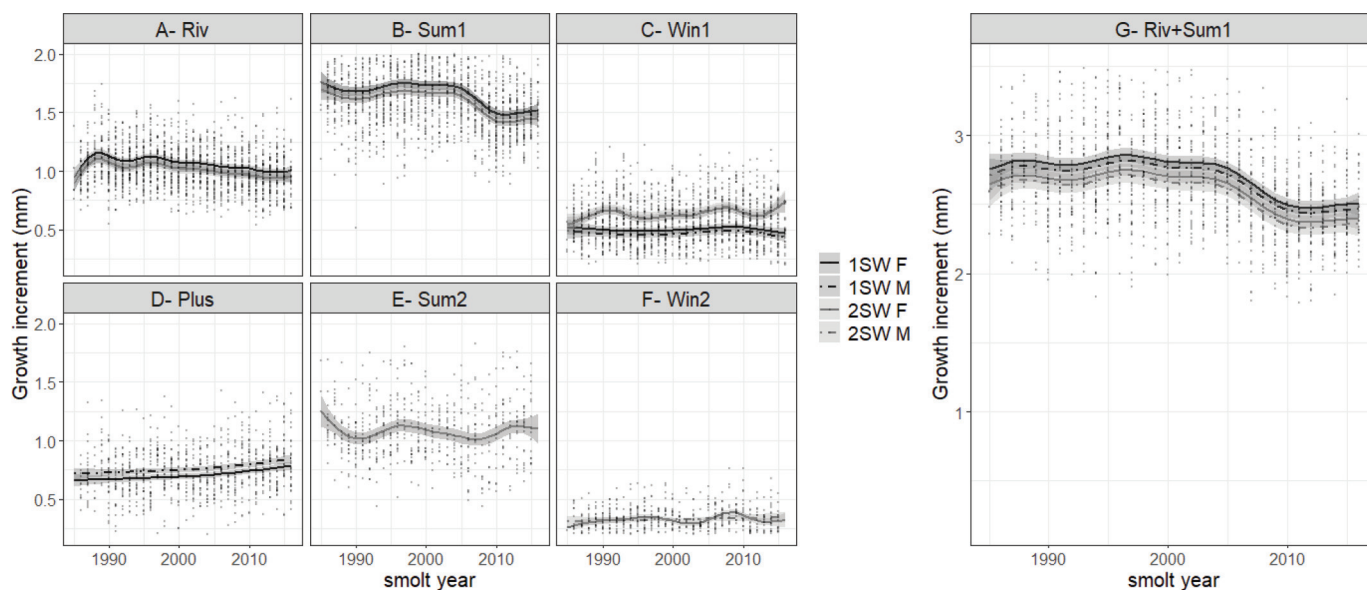


Fig. 3. Smoothed temporal trends in growth during seven growth periods: river (A), first summer (B), first winter (C), plus growth (D), second summer (E), and second winter (F) at sea and the cumulated growth (Riv+Sum1) (G) for one-sea- and two-sea-winter (1SW and 2SW) males and females (M-F) where measurements were available. Shaded bands represent 95% confidence intervals, and dots represent individual data.



effects of sea-age and sex (1% compared with 8% for the temporal effect), suggesting that their effects were only weak. However, temporal variations of growth during the freshwater phase was very low compared with the marine phases (see below). Over the study period, river growth increment declined only slightly by 0.036 mm (–3.6%) on average, as calculated from the fitted smooth temporal trend.

The model that best explained variations in growth during Sum1 included an additive effect of age and a smoothed temporal trend common to all sex and age combinations (Fig. 3B; Table 1B). Results highlight that for a given cohort of smolts, fish returning as 1SW always had higher growth over the first summer at sea than their 2SW counterparts. Growth during Sum1 declined simultaneously among all age and sex classes. Particularly clear is a drop in Sum1 growth since the early 2000s, the lowest growth

being recorded for the 2011 smolt cohort (Fig. 3B). In this recent period, growth during Sum1 was on average 0.28 mm (–16%) shorter than it was at the beginning of the study period.

Interestingly, most of the variability in the cumulated growth during (Riv+Sum1) was attributable to variability in growth during the first summer at sea (Sum1). The cumulated growth during (Riv+Sum1) displayed a temporal pattern similar to Sum1 growth, with a clear drop from the beginning of the 2000s (Fig. 3G). The model that best explained variations in growth during (Riv+Sum1) included an interaction between age and sex and a smoothed temporal trend common to all sex and age combinations (Fig. 3G; Table 1G). The lowest growth was recorded for the 2011 smolt cohort, with a growth increment on average 0.31 mm (–11%) shorter than it was at the beginning of the study period.

Table 1. AIC_c and percentage of deviance explained (%Dev) for GAM models describing growth during the river phase (A), first summer (B), first winter (C), plus growth (D), second summer (E), second winter (F) at sea, and the cumulated growth (Riv+Sum1) (G) testing the effects of smolt year (*t*), sea-age (*a*_{age}), and sex (*b*_{sex}) and any interaction between sea-age and sex (*c*_{age,sex}).

Effect	Model	AIC _c	ΔAIC _c	edf	%Dev
A. Riv					
No trend	α	-990	115	2	0
	$\alpha + b_{sex}$	-990	115	3	<1
	$\alpha + a_{age}$	-993	112	3	<1
	$\alpha + a_{age} + b_{sex}$	-1000	105	4	1
	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex}$	-1001	104	5	1
Common trend	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s(t)$	-1105	0	14	8
Age-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age}(t)$	-1095	10	16	7
Sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{sex}(t)$	-1096	9	10	9
Age- and sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age,sex}(t)$	-1094	11	13	7
B. Sum1					
No trend	α	413	219	2	0
	$\alpha + b_{sex}$	415	221	3	<1
	$\alpha + a_{age}$	405	211	3	<1
	$\alpha + a_{age} + b_{sex}$	406	212	4	1
	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex}$	406	212	5	1
Common trend	$\alpha + a_{age} + s(t)$	194	0	10	14
Age-specific trends	$\alpha + a_{age} + s_{age}(t)$	200	6	15	14
Sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + s_{sex}(t)$	201	7	16	15
Age- and sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + s_{age,sex}(t)$	208	14	24	15
C. Win1					
No trend	α	-735	282	2	0
	$\alpha + b_{sex}$	-800	217	3	4
	$\alpha + a_{age}$	-992	25	3	15
	$\alpha + a_{age} + b_{sex}$	-992	25	4	16
	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex}$	-995	22	5	16
Common trend	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s(t)$	-1007	10	11	17
Age-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age}(t)$	-1017	0	16	18
Sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{sex}(t)$	-1008	9	14	18
Age- and sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex} + s_{age,sex}(t)$	-1011	6	19	18
D. Plus					
No trend	α	-285	38	2	0
	$\alpha + b_{sex}$	-298	25	3	2
Common trend	$\alpha + b_{sex} + s(t)$	-323	0	5	5
Sex-specific trends	$\alpha + b_{sex} + s_{sex}(t)$	-320	3	6	5
E. Sum2					
No trend	α	77	12	2	0
	$\alpha + b_{sex}$	79	14	3	<1
Common trend	$\alpha + s(t)$	65	0	9	4
Sex-specific trends	$\alpha + s_{sex}(t)$	71	6	10	4
F. Win2					
No trend	α	-898	18	2	0
	$\alpha + b_{sex}$	-897	19	3	<1
Common trend	$\alpha + s(t)$	-910	6	9	5
Sex-specific trends	$\alpha + s_{sex}(t)$	-916	0	11	6
G. Riv+Sum1					
No trend	α	1006	308	2	0
	$\alpha + b_{sex}$	1007	309	3	<1
	$\alpha + a_{age}$	994	296	3	<1
	$\alpha + a_{age} + b_{sex}$	990	292	4	1
	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + c_{age,sex}$	992	294	5	1
Common trend	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + s(t)$	698	0	12	8
Age-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + s_{age}(t)$	706	8	16	7
Sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + s_{sex}(t)$	707	9	17	9
Age- and sex-specific trends	$\alpha + a_{age} + b_{sex} + s_{age,sex}(t)$	717	19	21	7

Note: $s_{age,sex}(t)$, $s_{age}(t)$, $s_{sex}(t)$, or $s(t)$ represent the smoothed temporal trend specific or not to each combination of sea-age and sex. ΔAIC_c is relative to the best model (ΔAIC_c = 0) indicated in bold. "edf" indicates estimated degrees of freedom.

Growth during Win1 was substantially lower than during Sum1 (Fig. 3C). The best model for Win1 included a temporal trend specific to each age class and intercepts specific to each combination of sea-age and sex (Table 1C). Female 1SW individuals had on average higher growth during Win1 than 1SW males, but the deviance explained by the sex effect was low (4%). The temporal smooth displayed no discernable trend through time; on average for all sea-age and sex combinations, growth increment changed by +0.047 mm (+7.8%) from the beginning to the end of the study period.

Over the last two decades, Plus growth in 1SW returning adults increased by 0.13 mm (+18%), as calculated from the fitted smooth temporal trend (Fig. 3D). Males had on average higher Plus growth than females (Table 1D). Growth during Sum2 and Win2 showed temporal variability among 2SW individuals (Tables 1E, 1F), but there was no discernable trend through time (Figs. 3E and 3F). On average, Sum2 changed by -0.069 mm (-5.9%) and Win2 by +0.03 mm (+10.3%) from the beginning to the end of the study period. The best model for Win2 included a temporal trend specific to each sex, but this sex effect only explains very low proportion of the deviance (1%; Table 1E).

A sex-specific probabilistic reaction norm

We found a significant positive effect of the cumulated growth during (Riv+Sum1) on the probability to return as 1SW, together with a strong effect of sex (Fig. 4). The best model explained 16% of the deviance, most of which was explained by the sex effect (Table 2). No interaction for $(Riv+Sum1) \times \beta_{sex}$ was detected, suggesting that the shape of the probabilistic reaction norm is the same for males and females. However, females need to achieve a larger body size than males to have the same probability to return after 1SW (Fig. 4). This is illustrated by the estimation of the cumulated growth measured on scales needed to reach 50% probability to return as 1SW fish, estimated at 1.16 mm for males and 3.74 mm for females. Within the range of observed cumulated (Riv+Sum1) growth values on scales, the probability to mature as 1SW ranges from 8% to 51% for females and from 46% to 90% for males.

We also tested for the influence of Sum1 and Riv separately on the probability to return as 1SW. Significant effects were found for both, but interestingly the contribution of Sum1 in explaining age of returning salmon was 2.5 times higher (as measured by percentage of deviance explained). The influence of Sum1 was significant and influenced the probability to return as 1SW with the same model form as for the cumulated growth (Riv+Sum1), but the percentage of deviance explained by Sum1 was lower than for (Riv+Sum1). Taken together, these results support the hypothesis that growth during the first summer at sea has an overwhelming influence on the maturation decision.

Discussion

Our results provide new insights into a mechanism driving an individual's sex-dependent maturation decision and show that this decision could be responsible for temporal changes in population age structure among returning anadromous fish. The strength of our study is in the detailed analysis of a large sample of scales collected over 30 years on a single river, combined with molecular sex determination. This allowed us to characterize marine growth during several seasons and thereby test hitherto untested hypotheses about how growth variations relate to life-history choices for males and females separately. Specifically, we demonstrated that postsmolt growth during the first summer at sea is an important determinant of the maturation decision in a southern European salmon population and may affect interannual variation in population age structure. This provides valuable information to better predict salmon population dynamics and develop appropriate management measures to mitigate the

effect of climate change, especially among southern European populations.

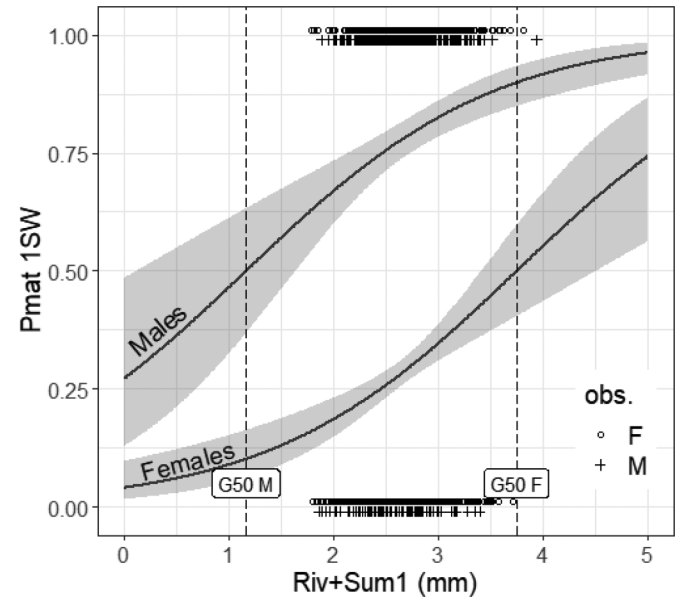


Table 2. AIC_c and percentage of deviance explained (%Dev) for logistic regressions for the individual probability to return as 1SW (Pmat.1SW) testing the effects of the cumulated growth ($\beta_{sex} \times (Riv+Sum1)_i$), sex (b_{sex}), and any difference in slope between males and females (β_{sex}).

Effects	AIC _c	ΔAIC_c	edf	%Dev
α	2058	328	1	0
$\alpha + \beta \times (Riv+Sum1)_i$	2044	21	2	1
$\alpha + b_{sex}$	1751	314	2	15
$\alpha + b_{sex} + \beta \times (Riv+Sum1)_i$	1730	0	3	16
$\alpha + b_{sex} + \beta_{sex} \times (Riv+Sum1)_{i,sex}$	1732	2	4	16

Note: ΔAIC_c is relative to the best model ($\Delta AIC_c = 0$) indicated in bold. "edf" indicates estimated degrees of freedom.

effect of climate change, especially among southern European populations.

Changing growth conditions during the first summer at sea impacts phenotypic traits

Growth increments measured on scales are proxy of body length increments (Francis 1990; Heidarsson et al. 2006; Thomas et al. 2019), and change in body length increments due to change in growth conditions may impact phenotypic traits of salmon returning to their natal river to spawn. Our results demonstrated that salmon experience a decreased growth at the beginning of their marine sojourn (i.e., during their first summer at sea). Interestingly, first summer growth was also the most variable period of growth and showed the strongest decline over the last three decades.

Previous studies reported that mean total length of salmon returning to the Sélune-Sée rivers decreased over recent decades, and this pattern was even more pronounced in 1SW salmon (Bal et al. 2017). Because growth during the later part of the marine migration (i.e., first winter and second year at sea) showed little change during the period of this study, the critical

postsmolt growth phase during the first summer at sea (Friedland and Haas 1996; Friedland 1998) likely explains the widespread decline in body length of returning salmon previously reported (Jonsson et al. 2016; Bal et al. 2017; Todd et al. 2020).

Changes in first summer growth increment is likely to be attributed to a response to changes in marine environmental conditions encountered by salmon during the first summer at sea. In the present case study, a change in smolt migration phenology that would reduce the duration of the growth period over the first summer is unlikely, as no trend in smolt run timing was detected at the nearby fish trap (analysis not shown). Our results are consistent with similar patterns found in other populations and further support a response to large-scale environmental forcing during the marine phase. A recent study showed a decrease in the occurrence of continuous fast growth patterns in the early 2000s among 1SW salmon returning to Scotland, in correlation with SST anomalies in the Norwegian Sea during the early months at sea (Todd et al. 2020). Rapid increase in SST in the Norwegian sea, an area where postsmolts from our study population potentially feed during the first summer at sea (Dadswell et al. 2010; Jonsson et al. 2016; Olmos et al. 2020), has been reported. Jonsson et al. (2016) reported that the decline in salmon body length is unlikely to be explained by the direct effect of global increase in SST affecting metabolic costs, but rather by indirect mechanism(s). Our results provide further evidence to support the findings by Jonsson et al. (2016), who attributed a decrease in size of returning individuals to a decrease in postsmolt growth or growth during the first summer at sea. In the North Atlantic Ocean, increase in SST was correlated with marked changes in food webs, ecosystem functioning (Beaugrand and Reid 2012; Fraimer et al. 2017), and a reduction in the abundance and energetic quality of available salmon prey (Mills et al. 2013; Renkawitz et al. 2015).

Interestingly, the common temporal trend in first summer growth among sea-age and sex supports the idea that all individuals were exposed to similar environmental conditions during this early phase of the marine migration, even if some of them underwent longer migrations and returned as 2SW individuals. Although salmon marine migration journey remains largely speculative, our results add to the limited empirical evidence suggesting that 1SW and 2SW European salmon use a common feeding ground until the end of first autumn or early winter, potentially located in the Norwegian Sea (Dadswell et al. 2010; Jacobsen et al. 2001; Haugland et al. 2006). In addition, our study supports the hypothesis that individuals might visit different areas and (or) feed on different prey during their first and second years at sea (Dadswell et al. 2010; Renkawitz et al. 2015).

Sex-specific differences in PMRN

Our results support the hypothesis that maturation decision is modulated by individual cumulated growth (considered as a proxy of body size) during the river phase and the first summer at sea in both males and females, with small body size increasing the probability to postpone maturation. This negative correlation between individual marine growth and the age of returning salmon is consistent with previous empirical studies (Friedland and Haas 1996; Friedland et al. 1997; Silverstein et al. 1997; Campbell et al. 2003) and theoretical work (Mangel and Satterthwaite 2008). The theory of proximate mechanisms developed by Mangel and Satterthwaite (2008) and Thorpe et al. (1998) postulated that maturation decision occurs in November, based on the body lipid content. Following this decision, the maturation process should be completed by the following autumn. However, if the state of maturing fish deteriorates during the winter following the maturation decision, the maturation process could still be interrupted during the following spring (Silverstein et al. 1997; Shearer and Swanson 2000; Campbell et al. 2003; Mangel and Satterthwaite 2008). First summer at sea displayed the highest and most

variable growth, and further analyses showed its higher contribution in explaining age of returning salmon. Thus, postsmolt marine growth can be considered an important predictor of future maturation decision. This illustrates that growth during some key (and short) life-history periods can influence age at maturity (Siegel et al. 2018).

Our results also suggest that maturation decision impacts subsequent growth trajectories. In the Sélune–Sée population, 1SW fish exhibited on average lower growth than 2SW individuals during their first winter at sea. These results are consistent with the idea that maturation decision will change the balance of energy allocation, with more energy devoted to gametogenesis and less energy to somatic growth. As the maturation process is costly (Thorpe 2007; Fenkes et al. 2016), 1SW individuals might slow down their somatic development to initiate the maturation process, mobilizing their reserves for gonadic growth (Hunt et al. 1982; Todd et al. 2008). In addition to those physiological changes, the fact that temporal trends in growth were no longer common between 1SW and 2SW individuals during the first winter at sea might also support the idea of a spatial separation of maturing and nonmaturing fish soon after the maturation decision.

Our results provide strong evidence for the existence of a reaction norm that differs between males and females, with females requiring a larger size to achieve a maturation probability comparable to that of males. This result is consistent with a study by Siegel et al. (2018) on Alaskan Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). Using a long-term dataset of individual phenotypes, including systematic molecular sex determination, they were able to demonstrate that males had a higher probability to mature after one winter at sea than females. Our results are consistent with the idea that females' fitness is more strongly related to body length than are males (Fleming 1996), suggesting that natural selection for larger body length is stronger for females than for males. A sex-specific maturation reaction norm driven by body length can explain the widely reported difference in age at maturation between males and females.

Perspectives

Our study paves the way for a comprehensive framework to explain temporal variability in salmon life history and of temporal variability in the age and sex composition of returns in particular. Further research is needed to complete the description of the underlying mechanisms. Long-term changes in age at maturity is multifactorial, but temporal variations in growth over the first summer at sea might be a key factor to explain the change in age of salmon returning to southern European rivers. A decline in postsmolt growth may constrain more fish to stay additional year(s) at sea before maturing, thus leading to the observed increase in the proportion of 2SW among returns in the recent years. Other studies have reported decreasing trends in the proportion of early maturing individuals among European salmon populations over the last decade. The timing and amplitude of these changes varied widely among populations, suggesting that key environmental drivers of salmon maturation decision might be due to factors acting at both large and local scales (Jonsson et al. 2016; Otero et al. 2012; Olmos et al. 2019).

Change in the environment might also affect the relative contribution of selective forces driving maturation decision (Reznick et al. 1990), which might be expected to manifest in changes to the probabilistic reaction norm over time (Via and Lande 1985; Kirkpatrick and Heckman 1989). Further analyses should investigate potential modification in the shape of the maturation reaction norm over time. The expectation would be an evolution towards earlier age at maturation for the same body size. If confirmed, a gradual change in the shape of the reaction norm could be considered as a mechanism by which salmon may buffer the negative impact of climate change on their population dynamics, by slowing down the dramatic pace of change in age at maturity

and population structure induced by slower growth at sea. Siegel et al. (2018) already reported a long-term decline in growth thresholds for maturation in Chinook salmon, with no clear link to change in growth condition. Recent progress in molecular genetics have shown that maturation age has a strong genetic support in salmon, with different allele of the *VGLL3* gene controlling a major part of the phenotype (Barson et al. 2015). Combining phenotypic and genotypic approaches could give new insights into sex-specific maturation strategies (Czorlich et al. 2018). In particular, quantifying the variation in *VHLL3* gene allele frequency in the population might explain an important part of the variance in age at maturation (Barson et al. 2015).

Scales are an invaluable resource from which to learn about individual life-history strategies and their implications for population dynamics and evolutionary trade-offs. However, one notable limitation to scale analysis is the reliance on a nonrandom subsample of the population that survived to until returning to fresh water, rather than a sample of the entire population at the time of the maturation decision. This is a fundamental issue in our analysis that may bias inferences on temporal changes in growth but also on the PMRN. Ultimately, it hampers our ability to predict the variation in phenotypic traits of returning adults that results from intricate combination of (at least) two unobserved and size-dependent processes: mortality and maturation. When relying on data from survivor fish, size- or growth-selective mortality may bias inferences on the temporal variations of growth at sea. Fishing mortality at sea should be low, especially since a moratorium was imposed in the 1990s on offshore fisheries in their primary fishing grounds (Chaput 2012). Our understanding of natural mortality is incomplete, but acknowledging that mortality is size-dependent such that higher growth would convey a survival advantage (Gregory et al. 2018, 2019), then drawing inferences from survivors might be biased toward over-representation of the “best-growing individuals”. Specifically, if individuals with lower growth are under-represented, then the decline in growth observed over the study period might be underestimated. Also, because natural mortality is supposed to be the highest during the first months at sea, the worst underestimation of growth decline probably concerns the first summer at sea period. Biased inferences on growth at sea, and in particular on growth during the first summer at sea, may in turn have dramatic consequences on the estimation of the probabilistic reaction norm. If lower growth is actually associated with a lower probability to mature as 1SW, the positive effect of growth during the first summer at sea on the maturation probability is likely higher than the one inferred from our data.

Ultimately, future exciting research avenues would consist in improving data collection and building predictive models that overcome the confounding factors of maturation and survival. More accurate estimates of growth and survival could be derived from direct sampling of salmon caught and tagged at sea. But tracking salmon at sea is difficult, and current methods are expensive and limited to larger individuals that can bear the monitoring devices without impacting their natural behaviour (Lennox et al. 2017). Additionally, samples of salmon caught at sea from scientific surveys and commercial fisheries bycatch may provide complementary data to that of the current investigation. Finally, modelling approaches may be employed to examine the intricate relationships among the factors of growth, maturation, and size-dependent mortality on PMRN as well.

Acknowledgements

We are grateful to all the people involved in collecting the data used in this study, including present and past members of INRAE 1036 U3E (<https://doi.org/10.15454/1.5573930653786494E12>) and OFB. The study was partly funded by the European Regional Development Fund through the Interreg Channel VA Programme

(project: SAMARCH), which funded the salary of CT, LL, LM, and SDG and provided financial support for data collection and analysis.

References

- Aas, Ø., Klemetsen, A., Einum, S., and Skurdal, J. 2010. Atlantic salmon ecology. John Wiley & Sons.
- Aprahamian, M.W., Davidson, I.C., and Cove, R.J. 2008. Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia*, **602**(1): 61–78. doi:10.1007/s10750-008-9286-3.
- Baglinière, J.L., Bomassi, P., Bousquet, B., Chancerel, F., De Pontual, H., Dumas, J., et al. 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale : utilisation pratique et difficultés de la méthode. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* **298**: 69–105. doi:10.1051/kmae:1985002.
- Baglinière, J.L., Maise, G., and Nihouarn, A. 1990. Migratory and reproductive behaviour of female adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a spawning stream. *J. Fish Biol.* **36**(4): 511–520. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb03553.x.
- Baglinière, J.L., Marchand, F., and Vauclin, V. 2005. Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and in-stream habitat. *ICES J. Mar. Sci.* **62**(4): 695–707. doi:10.1016/j.icesjms.2005.02.008.
- Bal, G., Rivot, E., Baglinière, J.L., White, J., and Prévost, E. 2014. A hierarchical Bayesian model to quantify uncertainty of stream water temperature forecasts. *PLoS ONE*, **9**(12): e115659. doi:10.1371/journal.pone.0115659. PMID: 25541732.
- Bal, G., Montorio, L., Rivot, E., Prévost, E., Baglinière, J.L., and Nevoux, M. 2017. Evidence for long-term change in length, mass and migration phenology of anadromous spawners in French Atlantic salmon *Salmo salar*: changing *S. salar* size and phenology. *J. Fish Biol.* **90**(6): 2375–2393. doi:10.1111/jfb.13314. PMID:28474348.
- Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **103**(16): 6248–6251. doi:10.1073/pnas.0510397103. PMID:16601100.
- Barson, N.J., Aykanat, T., Hindar, K., Baranski, M., Bolstad, G.H., Fiske, P., et al. 2015. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. *Nature*, **528**(7582): 405–408. doi:10.1038/nature16062. PMID:26536110.
- Beaugrand, G., and Reid, P.C. 2012. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **69**(9): 1549–1562. doi:10.1093/icesjms/fss153.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Campbell, B., Dickey, J.T., and Swanson, P. 2003. Endocrine changes during onset of puberty in male spring chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Biol. Reprod.* **69**(6): 2109–2117. doi:10.1095/biolreprod.103.020560. PMID: 12930714.
- Capuzzo, E., Lynam, C.P., Barry, J., Stephens, D., Forster, R.M., Greenwood, N., et al. 2018. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Glob. Chang. Biol.* **24**(1): e352–e364. doi:10.1111/gcb.13916.
- Carscadden, J.E., Frank, K.T., and Leggett, W.C. 2001. Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**(1): 73–85. doi:10.1139/f00-185.
- Chaparro-Pedraza, P.C., and Roos, A.M.D. 2019. Environmental change effects on life-history traits and population dynamics of anadromous fishes. *J. Anim. Ecol.* **88**(8): 1178–1190. doi:10.1111/1365-2656.13010.
- Chaput, G. 2012. Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES J. Mar. Sci.* **69**(9): 1538–1548. doi:10.1093/icesjms/fss013.
- Craven, P., and Wahba, G. 1978. Smoothing noisy data with spline functions. *Numer. Math.* **31**(4): 377–403. doi:10.1007/BF01404567.
- Czorlich, Y., Aykanat, T., Erkinaro, J., Orell, P., and Primmer, C.R. 2018. Rapid sex-specific evolution of age at maturity is shaped by genetic architecture in Atlantic salmon. *Nat. Ecol. Evol.* **2**(11): 1800–1807. doi:10.1038/s41559-018-0681-5. PMID:30275465.
- Dadswell, M.J., Spires, A.D., Reader, J.M., and Stokesbury, M.J.W. 2010. The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: the ‘Merry-Go-Round’ hypothesis. *J. Fish Biol.* **77**(3): 435–467. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02673.x. PMID:20701633.
- Dahl, K. 1910. The age and growth of salmon and trout in Norway as shown by their scales. Salmon and Trout Assoc, London. Available at <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/27730>.
- Dieckmann, U., and Heino, M. 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **335**: 253–269. doi:10.3354/meps335253.
- Erkinaro, J., Czorlich, Y., Orell, P., Kuusela, J., Falkegård, M., Lämsman, M., et al. 2019. Life history variation across four decades in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **76**(1): 42–55. doi:10.1139/cjfas-2017-0343.
- Fenkes, M., Shiels, H.A., Fitzpatrick, J.L., and Nudds, R.L. 2016. The potential impacts of migratory difficulty, including warmer waters and altered

- flow conditions, on the reproductive success of salmonid fishes. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* **193**: 11–21. doi:10.1016/j.cbpa.2015.11.012.
- Fleming, I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Rev. Fish Biol. Fish.* **6**(4): 379–416. doi:10.1007/BF00164323.
- Fleming, I.A. 1998. Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**(S1): 59–76. doi:10.1139/d98-009.
- Forget, G., Baglinière, J.-L., Marchand, F., Richard, A., and Nevoux, M. 2018. A new method to estimate habitat potential for Atlantic salmon (*Salmo salar*): predicting the influence of dam removal on the Sélune River (France) as a case study. *ICES J. Mar. Sci.* **75**(6): 2172–2181. doi:10.1093/icesjms/fsy089.
- Frainer, A., Primicerio, R., Kortsch, S., Aune, M., Dolgov, A.V., Fossheim, M., and Aschan, M.M. 2017. Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **114**(46): 12202–12207. doi:10.1073/pnas.1706080114. PMID:29087943.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.* **36**(6): 883–902. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x.
- Friedland, K.D. 1998. Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**(S1): 119–130. doi:10.1139/d98-003.
- Friedland, K.D., and Haas, R.E. 1996. Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* **48**(1): 1–15. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01414.x.
- Friedland, K.D., and Reddin, D.G. 2000. Growth patterns of Labrador Sea Atlantic salmon postsmolts and the temporal scale of recruitment synchrony for North American salmon stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**(6): 1181–1189. doi:10.1139/f00-069.
- Friedland, K.D., Haas, R.E., and Sheehan, T.F. 1997. Post-smolt growth, maturation, and survival of two stocks of Atlantic salmon. *Oceanographic Lit. Rev.* **7**(44): 751.
- Friedland, K.D., Chaput, G., and MacLean, J.C. 2005. The emerging role of climate in post-smolt growth of Atlantic salmon. *ICES J. Mar. Sci.* **62**(7): 1338–1349. doi:10.1016/j.icesjms.2005.04.013.
- Friedland, K.D., MacLean, J.C., Hansen, L.P., Peyronnet, A.J., Karlsson, L., Reddin, D.G., et al. 2009. The recruitment of Atlantic salmon in Europe. *ICES J. Mar. Sci.* **66**(2): 289–304. doi:10.1093/icesjms/fsn210.
- Friedland, K.D., Mouw, C.B., Asch, R.G., Ferreira, A.S.A., Henson, S., Hyde, K.J.W., et al. 2018. Phenology and time series trends of the dominant seasonal phytoplankton bloom across global scales. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **27**(5): 551–569. doi:https://doi.org/10.1111/gcb.12717.
- Gregory, S.D., Armstrong, J.D., and Britton, J.R. 2018. Is bigger really better? Towards improved models for testing how Atlantic salmon *Salmo salar* smolt size affects marine survival. *J. Fish Biol.* **92**(3): 579–592. doi:10.1111/jfb.13550.
- Gregory, S.D., Ibbotson, A.T., Riley, W.D., Nevoux, M., Lauridsen, R.B., Russell, I.C., et al. 2019. Atlantic salmon return rate increases with smolt length. *ICES J. Mar. Sci.* **76**: 1702–1712. doi:10.1093/icesjms/fsz066.
- Hansen, L.P., and Quinn, T.P. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**(S1): 104–118. doi:10.1139/d98-010.
- Hanson, N., Ounsley, J., Burton, T., Auer, S., Hunt, J.H., Shaw, B., et al. 2020. Hierarchical analysis of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) fecundity in relation to body size and developmental traits. *J. Fish Biol.* **96**(2): 316–326. doi:10.1111/jfb.14181. PMID:31647569.
- Haugland, M., Holst, J., Holm, M., and Hansen, L. 2006. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **63**(8): 1488–1500. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.004.
- Heidarsson, T., Antonsson, T., and Snorrason, S.S. 2006. The relationship between body and scale growth proportions and validation of two back-calculation methods using individually tagged and recaptured wild Atlantic salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **135**(5): 1156–1164. doi:10.1577/T05-286.1.
- Hixon, M.A., Johnson, D.W., and Sogard, S.M. 2014. BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *ICES J. Mar. Sci.* **71**(8): 2171–2185. doi:10.1093/icesjms/fst200.
- Hoegh-Guldberg, O., and Bruno, J.F. 2010. The impact of climate change on the World's Marine ecosystems. *Science*, **328**(5985): 1523–1528. doi:10.1126/science.1189930. PMID:20558709.
- Hunt, S.M.V., Simpson, T.H., and Wright, R.S. 1982. Seasonal changes in the levels of 11-oxotestosterone and testosterone in the serum of male salmon, *Salmo salar* L., and their relationship to growth and maturation cycle. *J. Fish Biol.* **20**(1): 105–119. doi:10.1111/j.1095-8649.1982.tb03899.x.
- Hurvich, C.M., and Tsai, C.-L. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, **76**: 297–307. doi:10.1093/biomet/76.2.297.
- Hutchings, J.A., and Jones, M.E.B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**(S1): 22–47. doi:10.1139/d98-004.
- ICES. 1984. Report of the Atlantic salmon scale reading workshop. Aberdeen, Scotland, 23–28 April 1984. Copenhagen.
- IPCC. 2019. IPCC special report on the ocean and cryosphere in a changing climate. Intergovernmental Panel on Climate Change. Available from https://www.ipcc.ch/srocc/.
- Ishida, Y., Ito, S., Kaeriyama, M., McKinnell, S., and Nagasawa, K. 1993. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and Possible Causes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**(2): 290–295. doi:10.1139/f93-033.
- Jacobsen, J.A., Lund, R.A., Hansen, L.P., and O'Maoileidigh, N. 2001. Seasonal differences in the origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Norwegian Sea based on estimates from age structures and tag recaptures. *Fish. Res.* **52**(3): 169–177. doi:10.1016/S0165-7836(00)00255-1.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 2011. Climatic effects on Atlantic salmon and brown trout. In *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout*. Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 473–515. doi:10.1007/978-94-007-1189-1_9.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Albretsen, J. 2016. Environmental change influences the life history of salmon *Salmo salar* in the North Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.* **88**(2): 618–637. doi:10.1111/jfb.12854. PMID:26725985.
- Juanes, F., Gephard, S., and Beland, K.F. 2004. Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **61**(12): 2392–2400. doi:10.1139/f04-207.
- Kirkpatrick, M., and Heckman, N. 1989. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. *J. Math. Biol.* **27**(4): 429–450. doi:10.1007/BF00290638.
- Kuparinen, A., Garcia de Leaniz, C., Consuegra, S., and Merilä, J. 2009. Growth-history perspective on the decreasing age and size at maturation of exploited Atlantic salmon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **376**: 245–252. doi:10.3354/meps07789.
- Lee, R.M. 1920. Age and growth determination in fishes. *Nature*, **106**(2654): 49–51. doi:10.1038/106049a0.
- Lennox, R.J., Aarestrup, K., Cooke, S.J., Cowley, P.D., Deng, Z.D., Fisk, A.T., et al. 2017. Envisioning the future of aquatic animal tracking: technology, science, and application. *BioScience*, **67**(10): 884–896. doi:10.1093/biosci/bix098.
- 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.
- Mangel, M., and Satterthwaite, W.H. 2008. Combining proximate and ultimate approaches to understand life history variation in salmonids with application to fisheries, conservation, an aquaculture. *Bull. Mar. Sci.* **83**(1): 24.
- Marchand, F., Aymes, J.-C., Gueraud, F., Guillard, J., Goulon, C., Hamelet, V., et al. 2019. Colisa, the collection of ichthyological samples. doi:10.15454/D30DJM.
- McCarthy, J.L., Friedland, K.D., and Hansen, L.P. 2008. Monthly indices of the post-smolt growth of Atlantic salmon from the Drammen River, Norway. *J. Fish Biol.* **72**(7): 1572–1588. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01820.x.
- McCullagh, P., and Nelder, J.A. 1989. Generalized linear models (2nd Edition). CRC Press.
- Mills, D. 1989. Ecology and management of Atlantic salmon. Springer Science & Business Media.
- Mills, K.E., Pershing, A.J., Sheehan, T.F., and Mountain, D. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Glob. Chang. Biol.* **19**(10): 3046–3061. doi:10.1111/gcb.12298.
- Oke, K.B., Cunningham, C.J., Westley, P.A.H., Baskett, M.L., Carlson, S.M., Clark, J., et al. 2020. Recent declines in salmon body size impact ecosystems and fisheries. *Nat. Commun.* **11**(1): 4155. doi:10.1038/s41467-020-17726-z. PMID:32814776.
- Olmos, M., Massiot-Granier, F., Prévost, E., Chaput, G., Bradbury, I.R., Nevoux, M., and Rivot, E. 2019. Evidence for spatial coherence in time trends of marine life history traits of Atlantic salmon in the North Atlantic. *Fish Fish.* **20**(2): 322–342. doi:10.1111/faf.12345.
- Olmos, M., Payne, M.R., Nevoux, M., Prévost, E., Chaput, G., Du Pontavice, H., et al. 2020. Spatial synchrony in the response of a long range migratory species (*Salmo salar*) to climate change in the North Atlantic Ocean. *Glob. Chang. Biol.* **26**: 1319–1337. doi:10.1111/gcb.14913.
- Ombredane, D., and Baglinière, J.L. 1992. Les écaillés et leurs utilisations en écologie halieutique. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Colloque national, Bondy. Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA, Paris*. pp. 151–192.
- Otero, J., Jensen, A.J., L'Abée-Lund, J.H., Stenseth, N.C., Storvik, G.O., and Vollestad, L.A. 2012. Contemporary ocean warming and freshwater conditions are related to later sea age at maturity in Atlantic salmon spawning in Norwegian rivers. *Ecol. Evol.* **2**(9): 2192–2203. doi:10.1002/ece3.337. PMID:23139878.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J.H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G.O., Jonsson, B., et al. 2014. Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Glob. Chang. Biol.* **20**(1): 61–75. doi:10.1111/gcb.12363.
- Renkawitz, M., Sheehan, T., Dixon, H., and Nygaard, R. 2015. Changing trophic structure and energy dynamics in the Northwest Atlantic: implications for Atlantic salmon feeding at West Greenland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **538**: 197–211. doi:10.3354/meps11470.
- Reznick, D.A., Bryga, H., and Endler, J.A. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, **346**(6282): 357–359. doi:10.1038/346357a0.
- Rowe, D.K., and Thorpe, J.E. 1990. Differences in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *J. Fish Biol.* **36**(5): 643–658. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb04319.x.

- Sandvik, H., Erikstad, K.E., Barrett, R.T., and Yoccoz, N.G. 2005. The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *J. Anim. Ecol.* **74**(5): 817–831. doi:10.1111/j.1365-2656.2005.00981.x.
- Shearer, M.W.M. 1992. Atlantic salmon scale reading guidelines (No. 188). International Council for the Exploration of the Sea. p. 50.
- Shearer, K.D., and Swanson, P. 2000. The effect of whole body lipid on early sexual maturation of 1+ age male chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Aquaculture*, **190**(3): 343–367. doi:10.1016/S0044-8486(00)00406-3.
- Siegel, J., Adkison, M., and McPhee, M. 2018. Changing maturation reaction norms and the effects of growth history in Alaskan Chinook salmon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **595**: 187–202. doi:10.3354/meps12564.
- Silverstein, J.T., Shimma, H., and Ogata, H. 1997. Early maturity in amago salmon (*Oncorhynchus masu ishikawai*): an association with energy storage. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 444–451. doi:10.1139/f96-284.
- Silverstein, J.T., Shearer, K.D., Dickhoff, W.W., and Plisetzkaya, E.M. 1998. Effects of growth and fatness on sexual development of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**(11): 2376–2382. doi:10.1139/f98-111.
- Stearns, S.C. 1977. The Evolution of Life History Traits: A Critique of the Theory and a Review of the Data. *Ann. Rev. Ecol. System.* **8**(1): 145–171. doi:10.1146/annurev.es.08.110177.001045.
- Stearns, S.C., and Koella, J.C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: Predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**(5): 893–913. doi:10.1111/j.1558-5646.1986.tb00560.x, doi:10.2307/2408752. PMID:28556219.
- Thomas, K., Hansen, T., Brophy, D., Maoiléidigh, N.Ó., and Fjellidal, P.G. 2019. Experimental investigation of the effects of temperature and feeding regime on scale growth in Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts. *J. Fish Biol.* **94**(6): 896–908. doi:10.1111/jfb.13971. PMID:30887504.
- Thorpe, J. 2007. Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **335**: 285–288. doi:10.3354/meps335285.
- Thorpe, J.E., Mangel, M., Metcalfe, N.B., and Huntingford, F.A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application

- to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evol. Ecol.* **12**(5): 581–599. doi:10.1023/A:1022351814644.
- Todd, C.D., Hughes, S.L., Marshall, C.T., MacLEAN, J.C., Lonergan, M.E., and Biuw, E.M. 2008. Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Glob. Chang Biol.* **14**(5): 958–970. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01522.x.
- Todd, C.D., Friedland, K.D., MacLean, J.C., Whyte, B.D., Russell, I.C., Lonergan, M.E., and Morrissey, M.B. 2012. Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES J. Mar. Sci.* **69**(9): 1686–1698. doi:10.1093/icesjms/fss151.
- Todd, C.D., Hanson, N.N., Boehme, L., Revie, C.W., and Marques, A.R. 2020. Variation in post-smolt growth pattern of wild one sea-winter salmon (*Salmo salar* L.), and its linkage to surface warming in the eastern North Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.* **98**: 6–16. doi:10.1111/jfb.14552.
- Vargas-Chacoff, L., Regish, A.M., Weinstock, A., and McCormick, S.D. 2018. Effects of elevated temperature on osmoregulation and stress responses in Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in fresh water and seawater. *J. Fish Biol.* **93**(3): 550–559. doi:10.1111/jfb.13683. PMID:29956316.
- Véron, M., Duhamel, E., Bertignac, M., Pawlowski, L., and Huret, M. 2020. Major changes in sardine growth and body condition in the Bay of Biscay between 2003 and 2016: Temporal trends and drivers. *Prog. Oceanogr.* **182**: 102274. doi:10.1016/j.poccean.2020.102274.
- Via, S., and Lande, R. 1985. Genotype–environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**(3): 505–522. doi:10.1111/j.1558-5646.1985.tb00391.x. PMID:28561964.
- Wood, S.N. 2017. Generalized additive models: an introduction with R (2nd edition). CRC Press/Taylor & Francis Group, Boca Raton.

Appendix A

Fig. A1 and Table A1 appear below.

Fig. A1. Intra-individual and interindividual variability in the size of the scale for a sample of four scales per individual for 100 individuals from Scorff River, France; boxplots indicate the size of the scale for each individual.

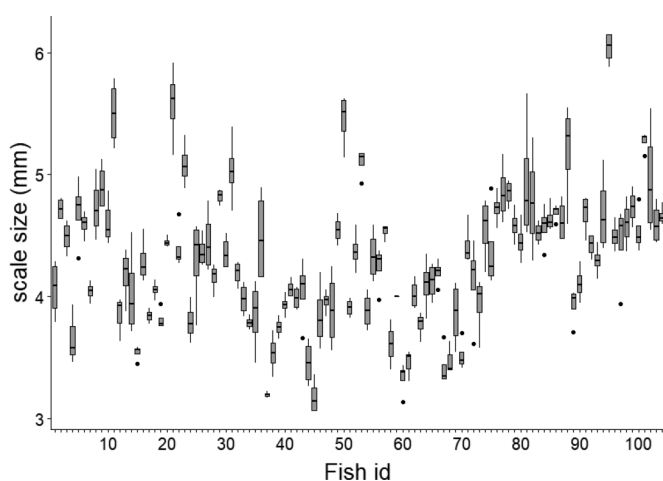


Table A1. Sample size for each smolt year for one-sea-winter (1SW) and two-sea-winter (2SW), males (M) and females (F) and unsuccessfully determined sex (N).

Smolt year	1SW			2SW				
	Total	F	M	N	Total	F	M	N
1986	25	8	4	13	30	5	0	25
1987	28	3	21	4	30	26	3	1
1988	8	1	7	0	30	21	3	6
1989	22	6	11	5	31	24	2	5
1990	30	9	20	1	30	24	4	2
1991	30	18	11	1	30	26	2	2
1992	30	13	14	3	30	22	7	1
1993	30	12	17	1	30	26	3	1
1994	30	19	11	0	32	30	2	0
1995	30	12	17	1	30	26	3	1
1996	30	16	14	0	30	27	3	0
1997	30	6	22	2	30	27	3	0
1998	30	12	18	0	30	27	2	1
1999	30	15	15	0	30	27	3	0
2000	30	11	17	2	31	28	3	0
2001	29	10	19	0	30	29	1	0
2002	25	14	11	0	30	28	1	1
2003	30	17	13	0	30	27	3	0
2004	30	15	15	0	30	30	0	0
2005	30	18	12	0	30	29	1	0
2006	30	14	16	0	30	23	6	1
2007	30	12	18	0	30	26	4	0
2008	30	17	13	0	26	22	4	0
2009	30	18	12	0	23	16	7	0
2010	30	10	20	0	30	25	5	0
2011	30	14	16	0	30	26	4	0
2012	30	17	13	0	30	27	3	0
2013	30	8	22	0	30	24	6	0
2014	30	16	14	0	30	27	3	0
2015	30	14	16	0	30	21	6	3
2016	30	15	15	0	26	23	3	0

3. Conclusion

En s'appuyant sur une collection historique (1987–2017) d'écaillés de saumon atlantique provenant de la rivière Sélune (France), nous avons caractérisé les changements de croissance en rivière et en mer lors de différentes saisons chez des adultes mâles et femelles de retour en rivière après un (1HM) ou deux (2HM) hivers en mer. Nous démontrons que la croissance en mer lors du premier été est la plus forte et la plus variable dans le temps par rapport aux autres phases. La croissance moyenne au premier été en mer a diminué au cours de la série 1987-2017. Mais aucun signal temporel fort n'est détecté durant les phases suivantes en mer avant le retour en rivière. Par ailleurs, le modèle de norme de réaction probabiliste, liant la probabilité de maturation avec la croissance au premier été supporte l'hypothèse d'une réponse plastique de l'âge à maturation en fonction de la croissance. La probabilité individuelle de maturation et de retour après un an en mer augmentant avec la croissance cumulée jusqu'à la fin du premier été en mer (Thorpe et al. 1998 ; 1998 ; Hutchings 2004). Les résultats montrent aussi une différence marquée entre les mâles et les femelles, les femelles devant produire une croissance plus forte que les mâles pour atteindre un même seuil de maturation.

Les résultats montrent aussi que les individus matûrant dès la première année ont une croissance automnale et hivernale (après le premier été en mer) plus faible que ceux reportant la maturation une année plus tard. Cela est cohérent avec l'hypothèse d'un changement de l'allocation énergétique après la décision de maturation, qui se ferait au dépend de la croissance somatique pour les individus matûrant. En outre, les analyses font ressortir des variations temporelles de croissance au cours du premier été qui sont communes aux individus qui reviendront 1HM et 2HM. Par contre les variations temporelles au premier hiver en mer sont spécifiques à chaque âge de mer, 1HM et 2HM. Ces résultats viennent appuyer d'idée que tous les individus d'une même population seraient exposés à des conditions environnementales communes lors des premiers mois de la migration marine. Après la décision de maturation à la fin du premier automne, les variations de croissance désynchronisées suggèrent que les individus destinés à revenir en tant que 2HM pourraient emprunter des routes de migrations différentes vers d'autres zones de grossissement et/ou se nourriraient sur des proies différentes. Si ces hypothèses sont spéculatives elles sont toutefois cohérentes avec les quelques données empiriques et les modèles de migrations existant chez le saumon (Jacobsen 2001 ; Dadswell et al. 2010 ; Renkawitz et al. 2015 ; Gilbey et al. 2021).

Le modèle de norme de réaction offre un cadre général adapté pour décrire le rôle des variations de croissance dans la composition d'âge et de sexes des géniteurs revenant se reproduire en rivière. Les différences de seuils de croissance chez les mâles et les femelles nécessaires pour déclencher la maturation peuvent en partie expliquer les histoires de vie contrastées entre mâles et femelles

(Mobley et al. 2020 ; 2021). Ces différences se traduisent notamment par des déséquilibres des rapports des sexes dans les retours avec une surreprésentation des femelles parmi les 2HM. Un déclin de la croissance lors du premier été en mer dans les années récentes est susceptible de contraindre un plus grand nombre de poissons à rester une année supplémentaire en mer, contribuant à une augmentation de la proportion des 2HM dans les retours. En outre, ce déclin de croissance peut expliquer une diminution de la taille à âge dans les retours.

Ces variations de la croissance en mer induisant une réponse plastique de l'âge à maturation sont cohérentes avec les résultats obtenus sur d'autres rivières du sud de l'Europe qui décrivent une diminution de la taille à âge (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Bal et al. 2017) et une diminution de la proportion de 1HM dans les retours (Otero et al. 2012 ; Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Olmos et al. 2019). Ces diminutions dans la période récente, étant associées à une diminution des conditions de croissance dans les zones de grossissement en mer de Norvège fréquentées lors de la première année en mer (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Utne, Pauli, et al. 2021). Cependant, l'amplitude et le timing de ces changements varient entre les études, suggérant que les variations dans la croissance et les stratégies de maturation des saumons pourraient être des réponses à des combinaisons de mécanismes et de facteurs agissant à la fois de façon commune à l'ensemble des populations et spécifiques à chaque population (Olmos et al. 2019). Des études comparatives sont nécessaires pour tester la généralité des hypothèses émises à partir des données issues de la population de la Sélune.

Résultats clés

1. Les écailles retracent des variations saisonnières de croissance des individus en fonction de leurs stratégies d'histoire de vie et de leur sexe.
 2. La croissance au premier été en mer, qui est la plus forte et la plus variable dans le temps, a diminué au cours de la période récente (après 2005).
 3. La maturation et le retour pour la reproduction en rivière après seulement une année en mer répond à la croissance cumulée jusqu'à la fin du premier été en mer. Le modèle de norme de réaction probabiliste permet de représenter et de quantifier cette réponse.
 4. Les patrons temporels de croissance en mer sont communs chez les 1HM et les 2HM avant la décision de maturation (premier été) et spécifiques à chaque stratégie de maturation après la décision de maturation (premier hiver). Ce résultat suggère que les individus qui reviennent en tant que 2HM emprunteraient des routes de migrations différentes, et/ou se nourriraient sur des proies différentes après la décision de maturation, que les individus qui reviennent en tant que 1HM.
 5. Les femelles doivent atteindre un plus grand seuil de croissance que les mâles pour une même probabilité de maturation. Ce mécanisme est susceptible d'expliquer en partie les histoires de vie contrastées chez mâles et femelles.
-

II. Réponses communes de la croissance marine et la décision de maturation à l'échelle de cinq populations

1. Introduction

En raison des spécificités du cycle de vie du saumon atlantique se reproduisant dans des cours d'eau distants mais partageant le même environnement pendant une partie de la phase marine, les populations du saumon répondent à des combinaisons de facteurs et de mécanismes spécifiques et partagés. Décrypter les réponses des populations aux changements dans l'écosystème de l'Atlantique Nord nécessite de séparer les réponses communes aux populations de celles spécifiques à chaque population.

Grâce à une approche comparative à l'échelle de plusieurs populations, nous testons la généralité des résultats obtenus sur la population de la Sélune dans la première partie de ce chapitre. L'objectif est d'étudier la variabilité spatio-temporelle de la croissance en mer et de séparer les réponses communes des réponses spécifiques à chaque population. Notre attendu est que des populations se reproduisant dans des cours d'eau différents mais partageant un environnement marin commun pendant une période de leur cycle de vie devraient montrer des variations de croissance et de traits d'histoire de vie en partie synchrones (effet Moran, Ranta et al. 1997 ; Jensen et al. 2011 ; Quinn et al. 2012).

Ces analyses s'étendent aux séries d'observation de croissance de 5 populations du littoral français et anglais avec des suivis s'étalant sur 21 à 47 années selon la population. Dans cette étude nous décomposons la variabilité de la croissance en mer et dans la relation croissance-maturation entre des signaux communs et des signaux spécifiques à chaque population pour expliquer les changements de structure d'âge dans les retours des adultes en rivière.

Hypothèses

H1: Les taux intrinsèques et les patrons temporels de croissance en rivière sont principalement expliqués par des facteurs locaux et devraient donc être spécifiques à chaque population.

H2: Les individus provenant de populations géographiquement proches ont des routes de migrations et zones de grossissement communes et devraient avoir des patrons de croissance en mer similaires.

H3: L'influence de la croissance sur la probabilité de maturation, selon des modalités qui dépendent du sexe, est un mécanisme qui devrait être conservé au sein des populations. Mais des différences locales peuvent exister dans les seuils de maturation (adaptation locale).

H4: Les variations de structure d'âge dans les retours résultent de facteurs (croissance) et de mécanismes (réponse plastique de la probabilité de maturation) à la fois communs et spécifiques à chaque population.

2. Article 2: A multi-population approach supports common patterns in marine growth and maturation decision in Atlantic salmon

Article en cours de révision (soumis à *Marine Ecology Progress Series*, Février 2022): Tréhin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Beaumont W., Besnard A. L., Boisson P. Y., Gregory S., Hillman R., King A., Lamireau L., Marchand F., Meslier L., Patin R., Scott L., Stevens J., Nevoux M. A multi-population approach supports common patterns in marine growth and maturation decision in Atlantic salmon.

Tables et figures supplémentaires de l'Article 2 (**Annexe 2**)

Title

A multi-population approach supports common patterns in marine growth and maturation decision in Atlantic salmon

Authors

Tréhin Cécile¹, Rivot Etienne^{1,2}, Santanbien Valentin¹, Beaumont William R.C.³, Besnard Anne-Laure¹, Boisson Pierre-Yves¹, Gregory Stephen D.^{3,4}, Hillman Rob⁵, King Andrew⁶, Lamireau Ludivine⁷, Marchand Frédéric⁷, Meslier Lisa¹, Patin Rémi¹, Scott Luke J.³, Stevens Jamie R.⁶, Nevoux Marie^{1,2}

Affiliations:

¹DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), INRAE, Institut Agro, IFREMER, Rennes, France

²MIAME- Management of Diadromous Fish in their Environment, OFB, INRAE, Institut Agro, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA, Rennes, France

³Salmon and Trout Research Centre, Game and Wildlife Conservation Trust, River Laboratory, Wareham, Dorset, BH20 6BB, UK

⁴Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (Cefas), Weymouth, Dorset, DT4 8U, UK

⁵Environment Agency, Sir John Moore House, Bodmin, Devon, PL31 1EB, UK

⁶Hatherly Laboratories, Department of Biosciences, College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, Exeter EX4 4PS, UK

⁷INRAE, pôle OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA MIAME -Management of Diadromous Fish in their Environment, U3E, F-35042, Rennes, France

Corresponding author email: cecile.trehin@inrae.fr

Abstract

Unravelling population dynamical responses to broad-scale climate-driven changes in the North Atlantic requires separating out the effect of global drivers that are shared among populations from those of local drivers acting on each specific population. The anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) has a complex life cycle, with geographically segregated freshwater populations that migrate to common feeding grounds during their marine phase, and is well-suited to test predictions about the relative effects of global versus local drivers on population dynamics. Recent studies suggest that changes in salmon life history traits, particularly size and age of mature adults returning to freshwater after their marine sojourn, are partly attributable to a decline in climate-driven growth conditions during their marine migration. Using abundance estimates of adult returns and individual season- and sex-specific growth data derived from the analysis of historical fish scales collected in five populations in the Channel area (1969-2018), we partition out the growth pattern that is common to all populations from those that are specific to each population. Although we reveal common and population-specific components in growth during their freshwater and marine phases, growth over their first summer at sea is dominated by a declining temporal component common to all five populations. This suggests that populations under hypothetically shared environmental conditions can produce a synchronous growth response. A sex-specific probabilistic maturation reaction norm (PMRN) driven by growth is a plausible mechanism to describe a common pattern among all populations, but with substantial differences between populations. This might illustrate how local mechanisms can lead to a diversity of population-level responses, including changing age structure, to climate-driven changes in the North Atlantic. Our fitted PMRN including common temporal variations of growth at sea does not, however, allow us to accurately predict variations in the observed proportion of early maturing adults among returns. Further work is needed to resolve the intricate relationship between growth-maturation and survival.

Keywords: Atlantic salmon, spatial scale, growth patterns, life history, maturation decision, probabilistic reaction norm

Introduction

Understanding the demographic and ecological mechanisms shaping a population's response to multiple stressors throughout its life cycle is a prerequisite for sound, science-based management and conservation ecology (Soulé 1991; Koenig 1999; Butchart et al. 2010). This is particularly true if the population is part of an ecosystem that is changing rapidly under climate change (Weimerskirch et al. 2003; Torti and Dunn 2005; Hoegh-Guldberg and Bruno 2010) and other anthropogenic pressures, such as habitat degradation (Halpern et al. 2008) and over exploitation (Christensen and Pauly 2003). A particularly challenging issue is to identify the most influential stressors on all stages of the life cycle, and how they might affect populations similarly or differently and the spatial scale at which they operate (Stelzenmüller et al. 2011; Rochette et al. 2013; Cunningham et al. 2018). Specifically, disentangling the effects of local stressors that impact individual populations from common stressors that can affect multiple populations simultaneously across large spatial scales, is key to providing appropriate management recommendations and prioritising actions (Parmesan and Yohe 2003; Thorstad et al. 2021).

Separating out the different scales at which ecological mechanisms drive population dynamics can be particularly challenging. This is particularly true of migratory species that can interact with a multitude of single and/or synergistic stressors at different points in space and time during their life cycle (Sæther et al. 2006; Wilcove and Wikelski 2008; Limburg and Waldman 2009). In the case of long-distance migrating species, individuals originating from different populations that breed in separate distant habitats can share a common environment at some point in their life cycle, typically for feeding purposes. For example, Atlantic salmon *Salmo salar* throughout the Atlantic basin aggregate on common feeding grounds around west Greenland or the Norwegian Sea (Gilbey et al. 2021). In this way, environmental conditions in a given space-time window might synchronize the temporal dynamics of different and distant populations (Moran 1953; Ranta et al. 1997; Kendall et al. 2000; Gregory et al. 2017).

Myriad different ecological mechanisms could also, however, generate heterogeneous responses between different and distant populations. The effect of local stressors acting on spatially distant populations can have a desynchronising effect on their dynamics (Poff and Huryn 1998; Gregory et al. 2017). In addition, the legacy of local adaptation can result in different responses to a common environment (Hutchings 2011). Local adaptation is especially relevant to consider when populations with strong innate homing behavior breed in distant (and potentially contrasting) habitats, which can generate differences in genotypic and phenotypic structure between populations within species (Carvalho 1993; Oosthuizen et al. 2019; Dallaire et al. 2020). Whether it results from plasticity to past

environmental conditions encountered during previous life stages or local adaptation, any difference in the size, composition, temporal dynamics and spatial distribution of populations can desynchronise the response of migratory populations sharing a common environment for part of their life cycle (Sæther et al. 2006; Friedland et al. 2014; Braun et al. 2016; Goertler et al. 2016).

Diadromous fishes are migratory fishes that partition their life cycle between marine and freshwater habitats and exhibit a huge diversity of life histories (Kuroki et al. 2014; Braun et al. 2016; Erkinaro et al. 2019). Evidence suggests that they can be of key importance for ecosystem functioning (Flecker et al. 2010; Bauer and Hoyer 2014) and the maintenance of socio-ecosystems (Merg et al. 2020). Generally, populations of diadromous fishes have undergone a strong decline in abundance over the last few decades (Limburg and Waldman 2009; Mills et al. 2013; Merg et al. 2020), suggesting an urgent need to better understand the drivers and mechanisms underpinning their responses to multiple stressors acting at different spatial and temporal scales.

Populations of diadromous fishes, including Atlantic salmon and sea trout *S. trutta*, are often geographically isolated during the freshwater part of their life cycle where individuals face multiple stressors affecting their survival as juveniles and subsequently as adults returned to their natal rivers to spawn. Main stressors in the freshwater include habitat fragmentation through hydropower dams and other migration barriers (McCormick et al. 1998; Marschall et al. 2011), increasing water temperatures (Bal et al. 2014) and, modification of water flow regime and pollutants (Marschall et al. 2011; Rosseland and Kroglund 2011; Bal et al. 2014; Lennox et al. 2017; Simmons et al. 2020). When at sea, individuals may also suffer from habitat degradation, increased mortality from fishing or predation (Crozier et al. 2004; Potter et al. 2004; Jepsen et al. 2019; Utne et al. 2021), direct or indirect effects of climate change, such as water temperature increases, and degradation of the quality or quantity of prey species (Mills et al. 2013; Friedland et al. 2017; Strøm et al. 2020; Utne et al. 2021). An ability to partition out the contribution of these different local versus common stressors to the variation in the population dynamics of diadromous fish is therefore critical for their effective management and conservation and requires multi-population approaches (Rogers and Schindler 2011; Ohlberger et al. 2016; Olmos et al. 2019).

Breeding populations of Atlantic salmon (hereafter referred to as salmon) are widely distributed in rivers of the north-eastern and north-western coasts of the Atlantic Ocean and the Baltic Sea (Aas et al. 2010). Salmon migrate out of their natal river as smolts and travel to offshore feeding grounds that are generally common to multiple populations from different, often very distant, origins. Salmon reproducing in eastern Atlantic European rivers undertake long-range foraging migration through the north-east and western Atlantic Ocean, where two main feeding grounds have been identified

(Jacobsen et al. 2012; Gilbey et al. 2021; Rikardsen et al. 2021). Typically, fish gather in common feeding grounds in the Norwegian Sea during their first year at sea (Haugland et al. 2006; Dadswell et al. 2010; Jacobsen et al. 2012; Mork et al. 2012; Gilbey et al. 2021). Fish undertaking a longer migration, travel to west Greenland during the late summer and autumn of their second year at sea, where they then encounter North American populations of Atlantic salmon (Dadswell et al. 2010; Renkawitz et al. 2015; Rikardsen et al. 2021).

Most Atlantic salmon populations throughout their geographical range have undergone a marked and concurrent decline in their abundance in the last five decades (ICES, 2020; Chaput 2012; Olmos et al., 2019), suggesting a common response of diverse populations to stressors acting at the scale of the North Atlantic. The hypothesis of a degradation in the quality and quantity of prey species through bottom-up ecosystem mechanisms (Beaugrand and Reid 2012; Jonsson et al. 2016) is supported by evidence of a decrease in return rate, growth and size of adult returns (Todd et al. 2012; Jonsson et al. 2016; Bal et al. 2017). Similarly, there is accumulating empirical evidence for a role of changing environmental conditions on the temporal synchrony in delayed migration phenology (Bal et al., 2017), declining length of particular age classes and increasing age at time of return (Todd et al., 2012; Jonsson et al. 2016; Bal et al. 2017), marine survival (Olmos et al. 2019; 2020) and marine growth (Peyronnet et al. 2007; McCarthy et al. 2008; Friedland et al. 2009; Todd et al. 2020; Tréhin et al. 2021). The precise timing and amplitude of these observed changes, however, vary widely among populations suggesting that the effects of common stressors might be buffered by local changes specific to each population (Otero et al. 2012; Friedland et al. 2014; Nicola et al. 2018; Olmos et al. 2019).

The complexity of salmon life history, with multiple stressors capable of impacting different life stages at different spatial scales, and the huge plasticity of the phenotypic responses observed among individuals and populations, limit our ability to infer the precise drivers and mechanisms underlying the observed changes (Jonsson and Jonsson 2009; Munsch et al. 2020). This is further compounded by the difficulty in observing salmon at sea. Research on the marine phase of salmon life cycle relies on rare data from sampling at sea and on indirect clues gleaned from data on returning adults. While tagging can provide direct evidence of an individual's origin, duration of marine sojourn and change in biological characteristics, such as length, between capture events (Gregory et al. 2019), the tags are expensive to buy and deploy and must be recovered, which is easiest among individuals that have survived to be recaptured and limits the widespread adoption of such tagging programs (Smyth and Nebel 2013). Scales and otoliths, on the other hand, represent a natural and therefore cheap alternative to capture and tagging programs, and record individual growth trajectories (Ombredane and Baglinière 1992; Wells et al. 2003; Jensen et al. 2012) and can facilitate the assignment of an individual to a population of origin (Griffiths et al. 2010; Eysturskarð et al. 2017; Gilbey et al., 2017;

Czorlich et al. 2018). Increasing evidence suggests that growth plays a central role in mediating the influence of environmental change on salmon life history decisions while at sea (Tréhin et al. 2021). Thus, studying marine growth using abundant scales available from multiple populations might offer key insights into the ecological mechanisms shaping salmon life history in the marine environment.

Growth at sea appears decisive in the timing of maturation and the amount of time they spend at sea before returning to their natal rivers to spawn (hereafter denoted as sea-age at maturity). Salmon spend from one to five years at sea before sexual maturation (Hutchings and Jones 1998; Jonsson and Jonsson 2011). Sea-age at maturity is of particular importance to salmon fitness (Mobley et al. 2020), as it generates heterogeneity in migration routes, with consequences for the specific environmental conditions encountered, migration phenology, body weight and fecundity of spawning adults. It is also a highly heritable life history trait that varies among populations, among sexes within populations, and among individuals within sex (Reznick et al. 1990; Barson et al. 2015; Czorlich et al. 2018; Mobley et al. 2020, 2021). Recent research has highlighted that an individual's genetic makeup contributes to a differential maturation schedule between males and females (Barson et al. 2015; Czorlich et al. 2018). Difference in the physiological state of individuals during the first year at sea also influences maturation decisions, with slow-growers more likely to delay maturation to the following year (Rowe and Thorpe 1990; Silverstein et al. 1998; Campbell et al. 2003). Based on the analysis of salmon scale samples from one population reproducing in southern Europe (Oir River, France), Tréhin et al. (2021) illustrated the existence of a sex-specific probabilistic maturation reaction norm in Atlantic salmon (Stearns and Koella 1986; Kirkpatrick and Heckman 1989). Their results suggest that higher age at maturity in females would result from sex-specific differences in metabolic and physiological costs of reproduction, and would explain why the sex-ratio of fish returning after multiple years spent at sea tends to be biased towards females (Hutchings and Jones 1998; Erkinaro et al. 2019; Mobley et al. 2020). Being a key component of fitness, sea-age at maturity is highly heritable and should be locally adapted. Different selection pressure may explain differences in reaction norms among populations (Hutchings and Jones 1998; Jonsson and Jonsson 2011). Thus, different size or growth thresholds for maturation between populations may generate differences in age at maturity, even though individuals shared a common marine environment. This variability in reaction norms among populations adds an additional level of complexity and further hinders the investigation of population responses to change in the marine environment (Grift et al. 2003; Morrissey 2016).

In this study, we use growth measurements extracted from scales of a large number of individual salmon from five populations in rivers flowing into the Channel to investigate the temporal variation in growth at sea and phenotypic traits of returning adults over the past 50 years. This multi-population approach allows us to partition the variation in growth into a variance component common to all

populations from a variance component that characterizes differences between populations. We first test for the existence of temporal changes in seasonal growth at sea with a special focus on first summer growth, critical for life history choices (**Figure 1**). Specifically, we address whether synchronous growth patterns can be detected between populations that breed in different rivers but share a common marine environment during the marine migration phase. Our expectation is that any change in growth conditions at sea should affect all populations and that similar temporal variations in growth should be detectable between nearby populations. Secondly, we estimate growth-maturation reaction norms and investigate how they differ between populations. We expect growth to be positively related to early maturation and a difference between males and females that is consistent between populations. We note, however, that populations might differ in their plastic response to environmental conditions (growth strategies, optimal maturation choices), which can lead to a diversity of shapes in the growth-maturation reaction norm, and in the resulting sea-age at maturity of returning adults among populations.

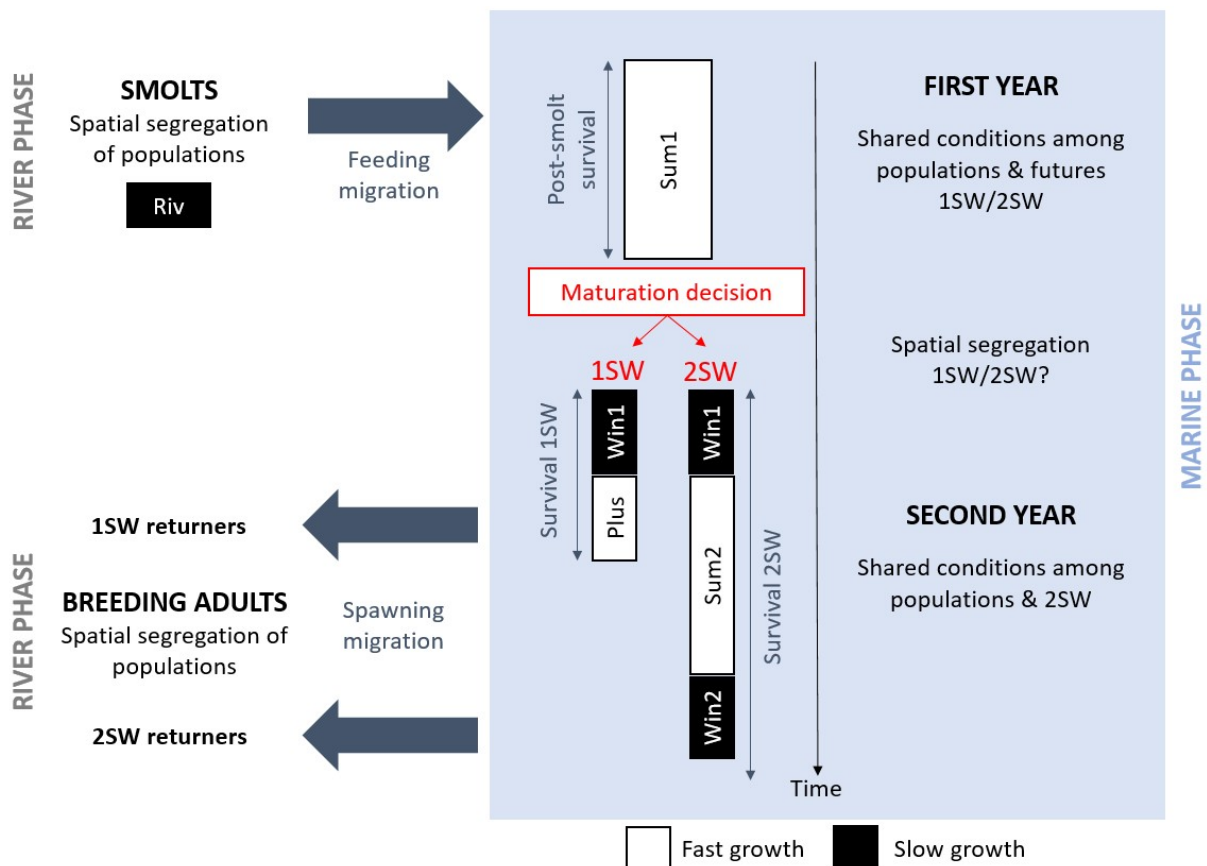


Figure 1: Schematic representation of the Atlantic salmon life cycle with focus on the maturation strategies as one-sea winter (1SW) or two-sea winter (2SW) during marine phase. Seasonal growth periods during river (Riv), first summer (Sum1), first winter (Win1), plus growth (Plus), second summer (Sum2) and second winter (Win2) are identified on the timeline.

Material & Methods

Study sites

This study capitalized on biometric data and scale samples from seaward-migrating smolts and returning adults from five wild Atlantic salmon populations of southern England and northern France, collected over 49 years (1969-2017, but predominantly after 1985). Both English populations (rivers Tamar and Frome) and two of the French populations (rivers Sélune and Bresle) inhabit rivers that discharge via an estuary into the Channel, while the third French population (river Scorff) discharges via an estuary into northern Bay of Biscay (**Figure 2**). For each population, fish were sampled in the main stem of the river, or their tributaries, which share the same estuary. The River Frome population might include individuals from the River Piddle, the River Scorff population is known to include individuals from the River Blavet, and the River Sélune population is known to include individuals from the River Sée.

In the above river salmon populations adult salmon return to their natal river as mature maiden adults after one (1SW), two (2SW) or rarely three winters at sea. Returning adult salmon populations in these rivers are dominated by 1SW sea-age fish, which tend to be dominated by males. In contrast, the 2SW sea-age class tend to be dominated by females (**Table 1**). Salmon returning after three winters at sea and iteroparous individuals are uncommon, representing less than 1% of the individuals sampled for scales, and were not included in our analysis.

Abundance data

For each of the five populations analysed, the abundance of seaward-migrating smolts and upstream returning adults was estimated. Fish traps were operated to count and collect scale samples from varying proportions of seaward-migrating smolts on all five rivers and returning adult salmonids (salmon and sea trout) on the rivers Scorff, Sélune, Bresle and Tamar; the River Frome operates a video-verified semi-automatic fish counter, from which estimated individual lengths are used to assign returning adult sea-ages, and historic scales samples were from the recreational angling fishery. Trapping is a fishery-independent method that samples individual salmon irrespective of their size or age. Count data – corrected for trap / counter inefficiency – were used as annual estimates of returning adult 1SW and 2SW abundances. For the rivers Scorff, Sélune and Bresle, the correction for trap inefficiency was based on capture-mark-recapture experiments (Buoro et al. 2019), whereas for the rivers Tamar and Frome they were based on trap and counter inefficiencies calculated from supplementary data, such as video-verification and radio-tracking (Cefas, Environment Agency, and Natural Resources Wales 2020).

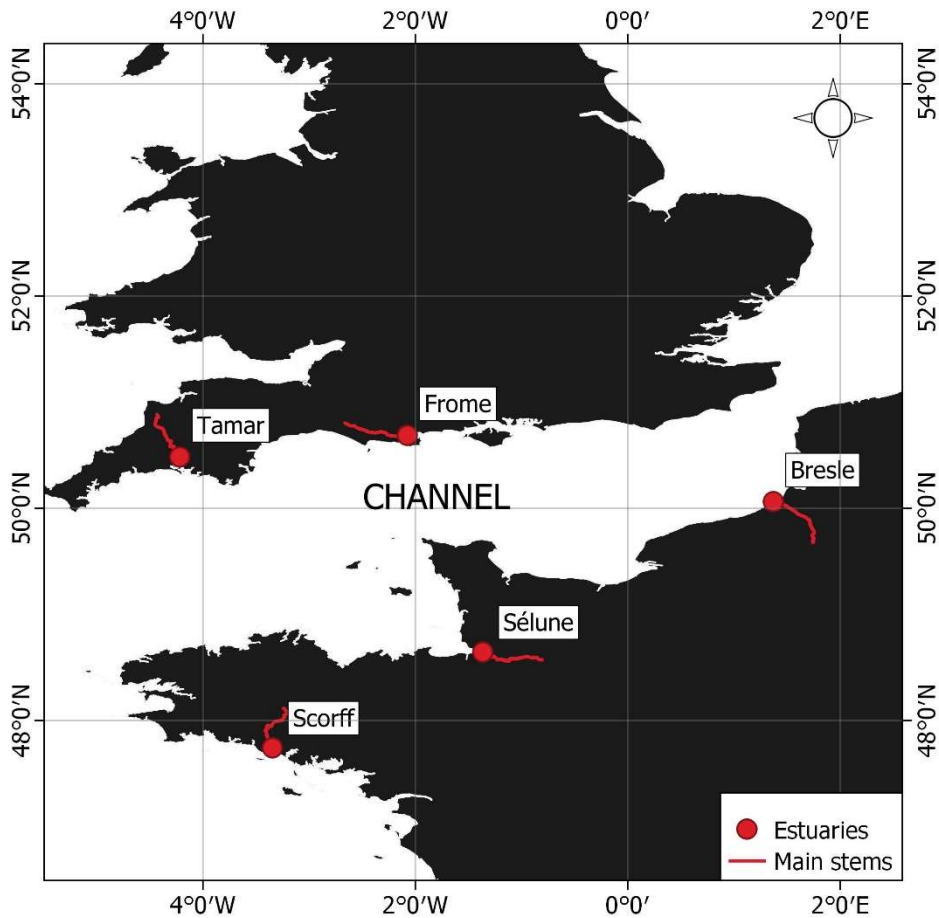


Figure 2: River locations of the five sampled populations: Scorff (47°42' N, 3°22'W), Sélune (48°39'N, 1°29'W), Bresle (50°03'N, 1°22'E), Frome (50°41'N, 1°59'W), Tamar (50°21'N 4°10'W). Figure produced in QGIS version 3.14.

Body Length and individual growth data

Smolt and adult body length data and scales are collected as part of each river's scientific monitoring program, and supplemented with data on returning adults from recreational angling salmon catch reporting programs. When available, we selected a random sample of 30 smolts per year, per population and 30 adults per year, per sea-age class, per population for this study. The total sample size was 2830 smolts and 6528 adults sampled over periods of 22 to 47 years, depending on the population (**Annexe 2 Table A2.1**).

For every individual smolt and adult, fork length (or total length from angler data for the Scorff and Sélune populations) is recorded to the nearest millimeter. Preliminary analysis of body length (**Figure 3**) shows that mean smolt length differs between populations. Smolts from the Bresle are noticeably

longer than smolts from other populations (+ 32 mm on average). In contrast, returning adults for a given sea-age are very similar in size among populations (**Figure 3**).

Also for every individual smolt and adult, scales are collected (following Shearer 1992) for age determination, molecular sexing and growth analysis. Scales from adults caught after a possible prolonged period in freshwater were excluded, as their scales are known to erode as they mature, which would lead to an underestimate of late marine growth (Shearer 1992). The regular deposition of calcic circuli on scales creates light and dark bands that indicate alternating periods of fast and slow growth. A single operator analyzed all the scales from the five rivers according to a standard protocol. One scale per fish was digitalized and the image scaled using a stereomicroscope (Zeiss Discovery V8) and an optic camera (Lumenera Infinity 3). Following ICES recommendations (ICES 1984), all circuli were semi-automatically detected and labelled on a transect line along the longest axis of the scale using a computer software (Media Cybernetics Image Pro Premier 9.2). Non-detected circuli were added manually. Where they were apparent, the operator identified the following key features in the individual growth trajectory: the transition from river-to-sea, the beginning and the end of each summer (a period of fast growth) and winter (a period of slow growth) seasons (Baglinière et al. 1985; Ombredane and Baglinière 1992; Thomas et al. 2019). From these features, we defined six sections from the adult scales and one from the smolt scales, each corresponding to a different period of growth.

Smolt Scales:

- river growth (Riv) - from the center to the edge of the scale

Adult Scales:

- 1st summer (Sum1) – from the river-to-sea transition to the beginning of the first winter;
- 1st winter (Win1) – from the beginning to the end of the first winter;
- plus growth (Plus) – from the end of first winter to the edge of the scale in 1SW;
- 2nd summer (Sum2) – from the end of the first winter to the beginning of the second winter in 2SW;
- 2nd winter (Win2) – from the beginning to the end of the second winter in 2SW;
- the cumulated growth (RivSum1) – from the center to the beginning of the first winter.

On smolt scales, the distance in mm from the center to the edge of the scale was used to describe river growth (Riv). In salmonids, scale growth is positively correlated to incremental increases in body length (Dahl 1910; Panfili 2002), which was confirmed in our dataset (**Annexe 2 Figure A2.1**). Consequently, we used the width (in mm) of each band as a proxy of body length increment during different life stages (Lee 1920; Francis 1990; Heidarsson et al. 2006; Marchand et al. 2019).

Table 1: Geographical characteristics and sampling information of the 5 sampled populations. More detailed sample sizes per year are shown in Appendix Tab.A1

	Scorff		Sélune		Bresle		Frome		Tamar	
Estuary location	Brittany, France (47°42' N, 3°22'W)		Normandy, France (48°39'N, 1°29'W)		Normandy, France (50°03'N, 1°22'E)		Dorset, England (50°41'N, 1°59'W)		Devon, England (50°21'N 4°10'W)	
Catchment area	480 km ²		1038 km ²		748 km ²		454 km ²		920 km ²	
Trap location	Princes Mill, Pont-Scorff, Brittany		Cerisel Mill, Ducey, Normandy		Eu and Lieu-Dieu, Beauchamp, Normandy		Video-verified fish counter, East Stoke, Dorset		Gunnislake Fish Trap, Cornwall	
Stage	Smolts	Adults	Smolts	Adults	Smolts	Adults	Smolts	Adults	Smolts	Adults
Period	1995-2018	1987-2018	1985-2018	1987-2018	1988,1993,1994, 2005-2018	1985-2018	2006-2018	1971-2018	2002-2017	1986-1989, 2003-2017
Sampling method	Trapping	Anglers(<1995), Trap (>1995)	Trapping	Anglers	Trapping	Trapping	Trapping	Anglers	Trapping	Trapping
Sample size	723	1842	958	1806	313	1141	388	737	448	1002
Sexed scales	666	1520	833	1723	202	641	379	0	399	821
Prop. 1SW		84.3%		83.2%		75.0%		73.7%		64.2%
Female proportion	53.1%	1SW: 49.5% 2SW: 83.9%	65.0%	1SW: 46.7% 2SW: 88.2%	75.4%	1SW: 69.1% 2SW: 93.3%	51.4%		60.8%	1SW: 49.0% 2SW: 83.0%
References	National Centre for the Interpretation of Salmonid Catches (https://www6.rennes.inrae.fr/u3e_eng/ABOUT-US/Organisation/The-migratory-fish-hub/CNICS) COLISA collection (collection of ichthyologic samples) (Perrier et al. 2011; Bal et al. 2017; Marchand et al. 2019; Azam et al. 2020)						GWCT Fisheries Research Review 2020 (https://www.gwct.org.uk/media/1234772/Fisheries-Report-2020.pdf) Welton et al. 1999; Gregory et al. 2019		Tamar Salmon and Sea Trout Index River Monitoring Report, 2020 (Hillman 2020) Hendry et al. 2007	

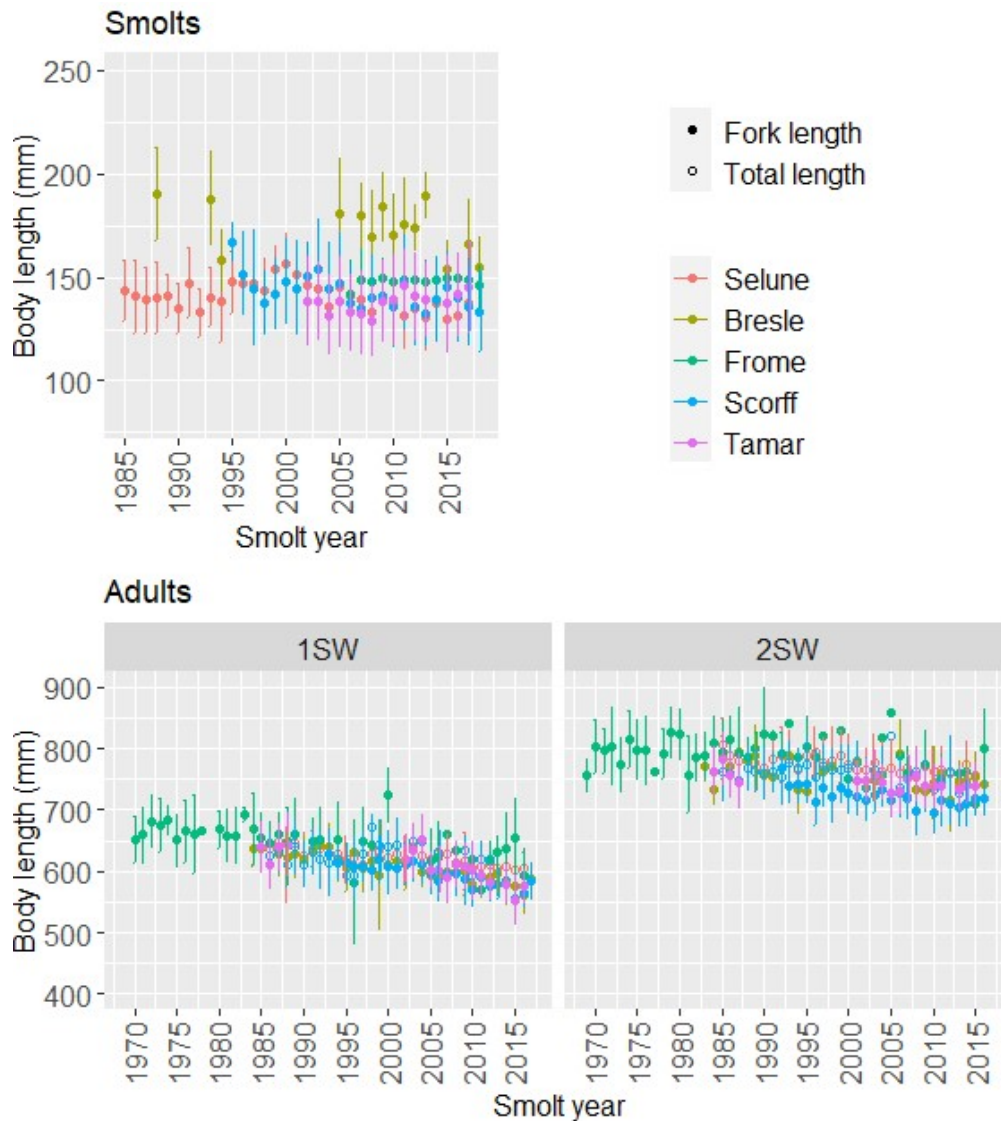


Figure 3: Body length for smolts and one- (1SW) and two-sea winter (2SW) adults over time. Error bars represent 95% confidence intervals. Total lengths are indicated with empty points and fork lengths with filled points.

Molecular sexing

In order to compare growth trajectories and maturation patterns within and between males and females, we assessed the genetic sex of each individual using DNA extracted from scales. Samples from English populations were analyzed using the PCR-based amplification and agarose gel electrophoresis method described in Quéméré et al. (2014) and King and Stevens (2019). Samples from French rivers were analyzed with a q-PCR sex marker multiplexing protocol (A.-L. Besnard, personal communication).

Statistical analysis

Partitioning common from population-specific variability in growth

We used linear mixed-effects models to partition and quantify the relative contributions of common and population-specific effects to the spatio-temporal variability in growth. The parametric formulation of the beyond optimal model (*sensu* Zuur et al. 2009, i.e., the models that include all potential effects) for each growth response variable were:

- (1) $Riv_i = A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t|pop} + \varepsilon_i$
- (2) $Sum1_i = A + B_{pop} + C_{age} + D_{age,pop} + \alpha_t + \beta_{t|pop:age} + \varepsilon_i$
- (3) $Win1_i = A + B_{pop} + C_{age} + D_{age,pop} + \alpha_t + \beta_{t|pop:age} + \varepsilon_i$
- (4) $Plus_i = A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t|pop} + \varepsilon_i$
- (5) $Sum2_i = A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t|pop} + \varepsilon_i$
- (6) $Win2_i = A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t|pop} + \varepsilon_i$

Where i stands for an individual that belongs to smolt year t , a population pop , and a sea-age at return age . A stands for a general fixed intercept representing an overall average growth; B_{pop} is a fixed effect of population of origin representing average differences in growth resulting from factors specific to each population, e.g. phenotypic, environmental and/or genetic background; C_{age} is the fixed effect of sea-age representing differences in growth resulting from physiological behavior and/or from differences in migration routes related to maturation decision; and $D_{age,pop}$ is the fixed effect due to any interaction between population and age. Following a parsimony principle and because sex data were not or sparsely available throughout the time series for some populations, we did not account for sex in the model as sex difference in marine growth is assumed to be negligible when sea-age is taken into account (Tréhin et al. 2021). Random temporal effects α_t were included to test for temporal variation in growth, and to quantify the amount of variation that is common to all populations and/or sea-ages or that is specific to each population and/or sea-age. Temporal variation was introduced in the model using smolt year as a random effect to align temporal variability in marine growth across sea-age classes. We modelled nested random effects of population within smolt year $\beta_{t|pop}$ and sea-age within smolt year $\beta_{t|pop:age}$ to test for temporal variation in growth that would be specific to a population or to maturation strategy. Not selecting for these nested random effects would indicate that temporal variability in marine growth was similar between populations and/or sea-ages. All random effects were assumed to be independent, normally distributed and centered on zero. ε_i is an independent and identically distributed normal random error term.

Each growth variable was z-standardized so that they were on the same unit scale and could be compared directly within and between periods in time and space. Models were fitted to the entire time series from 1969 to 2017 (smolt years).

Comparing probabilistic maturation reaction norms (PMRN) between populations

Following the methodology developed in Tréhin et al. (2021), we used binomial mixed-effects models to investigate how change in cumulative growth during the freshwater and the first summer at sea (RivSum1) influences the probability of maturing as a 1SW fish in the different populations. As individuals are not observable at the time of their maturation, the probability of returning to their natal river as a 1SW adult was used as a proxy of the probability of maturing (Pmat.1SW). The parametric formulation of the saturated model was:

$$(7) \quad \text{logit}(\text{Pmat.1SW}_i) = A + B_{pop} + C_{sex} + D \times \text{RivSum1}_i + \alpha_t + \beta_{t|pop}$$

where i stands for an individual of female or male sex that belongs to smolt year t and population pop . The effect of cumulative growth on the probability of maturing was introduced as a single fixed coefficient considered similar between sexes and populations (D , the slope of the logistic curve). To test for possible differences in the PMRN between populations and sexes, effects of the population of origin B_{pop} and sex C_{sex} were included as additive fixed effects. We also tested for a common α_t and population-specific $\beta_{t|pop}$ temporal variations in the PMRN as normally distributed random terms. As there are no sex data available for River Frome adults, they were excluded from this analysis.

Model selection procedure

All model parameters were estimated in R (R-4.0.0; R Development Core Team 2018) using the lmer() and glmer() functions in the package lme4 (version 1.1-23; Bates et al. 2014). The top-down strategy was used to select the best explanatory variables for growth variations (Zuur et al. 2009). Starting with the saturated model, we selected the optimal structure of the random component using the second order Akaike's information criterion AICc (Burnham and Anderson 2002; Liang et al. 2008) with REML estimators. Then, accounting for the selected random effects structure, we selected the optimal structure of fixed effects using AICc with ML estimators. Finally, the final model structure was compared with a model without random effects to reconfirm the need to account for temporal variation. We quantified the variance explained by the fixed effects (Marginal R^2) and the variance explained by both fixed and random effects (Conditional R^2) for the final most parsimonious model.

Is the PMRN a good predictor of the sea-age composition of returns?

Finally, we investigated whether the PMRN parameterised from a subsample of returning adult individuals was a good predictor of the sea-age composition of all returning adults in the population, as estimated from the trapping or count data. We used the final optimal PMRN model to predict the proportion of 1SW fish in each population for each smolt year for males and females separately, and compared them with the estimated proportion of 1SW fish. Because predictions from the PMRN model are sex-specific, we used the smolt sex-ratio for each population and each smolt year (assessed from a sample of 30 individuals) to weight the predictions for males and females and to predict the total proportion of 1SW (males and females combined) in the population.

Results

Partitioning out the variability of individual growth

Temporal trends in scale growth during the freshwater phase (Riv) and the five marine growth periods (Sum1, Win1, Plus, Sum2, Win2) for each population and each sea-age are shown in **Figure 4**. As expected, growth was higher during summers than during winters and this difference is particularly visible during the first year at sea. **Figure 4** illustrates how temporal variations in summer growth is an important driver of variation in total scale size. The high variability in marine growth observed in the River Frome population in the later years of the study period coincides with a low sample size.

Linear mixed-effect models revealed strong fixed and population-specific effects in scale growth during the river phase (Riv), together with random temporal variations (Δ -AICc for the model without a random year effect was +134). The final optimal model explained 30% of the total variance, out of which more than 60% was captured by the fixed population effects (**Table 2**). On average, river growth of smolts was higher in the River Bresle compared to the other populations (**Figure 5**), which is consistent with observed difference in smolt length. The optimal random effect structure included temporal variations common to all populations, plus additional temporal variations specific to each population. The latter effect had a slightly higher variance (sd = 0.05) than the variance of the common random effect (sd = 0.04; **Table 2**). The common temporal random term showed a decline in growth from 1995 onward (**Figure 5**).

Growth during Sum1 was best explained by fixed effects of population and sea-age (with no interaction), together with random temporal variations (Δ -AICc for model without random effect of year was +738). The model explained 25% of the total variance, out of which more than 70% was captured by the random temporal effects (**Table 2**). Fish from different populations had different average growth during their first summer at sea, with River Bresle fish showing the lowest growth.

Growth during the first summer at sea was higher for fish returning as 1SW than for those returning as 2SW (**Figure 4**). The optimal random effect included temporal variations common to all populations and both sea-ages, and additional temporal variation specific to each population but common to both sea-ages (Δ -AICc for model with age-specific temporal variations was 12) However, the component of the random temporal variation that was common to all populations captured seven times more variability (sd = 0.15) than the population-specific variation (sd = 0.02; **Annexe 2 Table A2.2**). This common component in Sum1 growth declined after 2005 and highlights temporal synchronicity in summer growth between 1SW and 2SW (Δ AIC for model with age-specific temporal variability was +12; **Annexe 2 Table A2.3**).

The best model for Win1 growth included fixed additive effects of sea-age and population, together with random temporal variations. The model explained 26% of the total variance. 50% of explained variance was captured by random temporal variations (**Table 2**). Fish from different populations showed different growth during their first winter at sea and 2SW returners had higher winter growth than their 1SW counterparts. Within-population differences in average growth (i.e., sea-age effect) were higher than between-population differences (**Figure 5, Annexe 2 Table A2.4**). Temporal variations were strong (Δ -AICc for model without random effect of year was +385) and specific to each population and each sea-age. Winter growth exhibited an increase over the time series, but temporal variations accounted for less variability compared to the Sum1 model. Some of the temporal variation in winter growth was population-specific (sd = 0.08 versus sd = 0.05 for the common random component), suggesting that population-specific factors still influence growth during this distant phase of the marine migration. Temporal variations are also specific to each sea-age, supporting differences in growth trajectories after the first summer at sea between maturing and non-maturing individuals.

We selected identical model structures for Plus, Sum2 and Win2 growth. In each of these sections, growth was best explained by a fixed population-specific effect, with fish from different populations having different growth on average, and population-specific random temporal variations. These models only explained a low proportion of variance (conditional R^2 is 11%, 11%, 17% for Plus, Sum2 and Win2 respectively, out of which the fixed effect captures 9%, 27%, 41%, **Table 2**). Interestingly, the average difference between populations explained less variance than random temporal variations (Δ -AICc for model without random effects were +156, +64 and +101 for Plus, Sum2 and Win2, respectively). Standard deviations associated with random temporal variation common to all populations were similar to those specific to each population (**Figure 5, Table 2**).

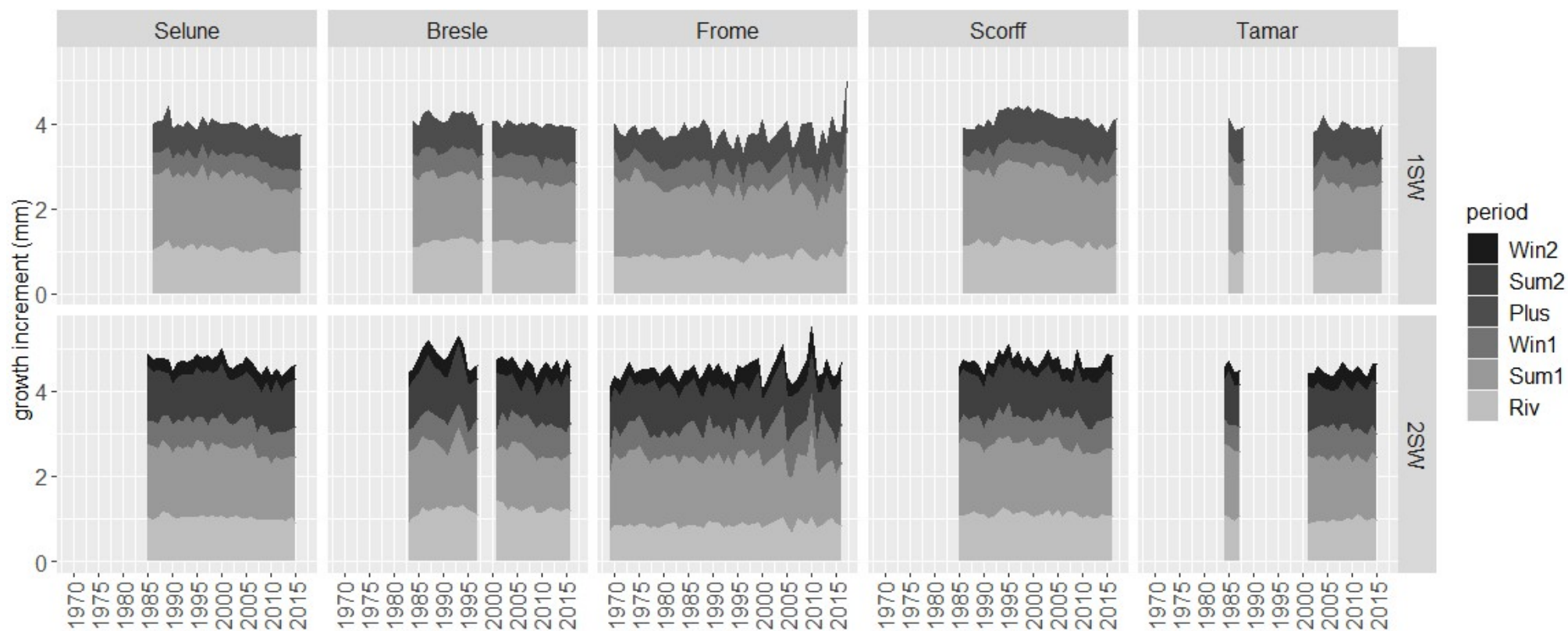


Figure 4: Mean growth increments during each growth period over the time series: river (Riv); first summer (Sum1); first winter (Win1); plus growth (Plus); second summer (Sum2); and second winter (Win2) at sea calculated for each population and for one-sea- and two-sea-winter (1SW and 2SW) separately.

Table 2: Percentage of variance explained by both fixed and random effects (Conditional R2) and part of the conditional R2 explained by fixed effect only (%fixed effect) for the selected models for each growth period in river (Riv) and at sea, first summer (Sum1), first winter (Win1), Plus, second summer (Sum2), second winter (Win2), and for the individual probability to return after 1SW (Pmat.1SW). Variance associated to the estimated common smolt year random effect (α_t) and population / sea-age specific random effect ($\beta_{t|pop}$ or $\beta_{t|pop:age}$) and residual variance ($\epsilon_{t,pop,i}$)

Response variable	Selected model	Conditional R2	%fixed effects	α_t variance (SD)	$\beta_{t pop}$ variance (SD)	$\epsilon_{t,pop,i}$ variance (SD)
Riv	$A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \epsilon_{t,pop,i}$	30%	63%	0.05 (0.22)	0.07 (0.26)	0.71 (0.84)
Sum1	$A + B_{pop} + C_{age} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \epsilon_{t,pop,age,i}$	25%	28%	0.15 (0.39)	0.02 (0.15)	0.78 (0.88)
Win1	$A + B_{pop} + C_{age} + \alpha_t + \beta_{t pop:age} + \epsilon_{t,pop,age,i}$	26%	54%	0.05 (0.22)	0.08 (0.28)	0.76 (0.87)
Plus	$A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \epsilon_{t,pop,i}$	11%	9%	0.05 (0.22)	0.05 (0.23)	0.89 (0.95)
Sum2	$A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \epsilon_{t,pop,i}$	11%	27%	0.05 (0.22)	0.04 (0.19)	0.89 (0.94)
Win2	$A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \epsilon_{t,pop,i}$	17%	41%	0,06 (0,25)	0,04 (0,20)	0,84 (0,92)
Pmat.1SW	$A + B_{pop} + C_{sex} + D \times (Riv+Sum1)_{t,sex,pop,i} + \alpha_t + \beta_{t pop}$	38%	68%	0.13 (0.36)	0.52 (0.72)	

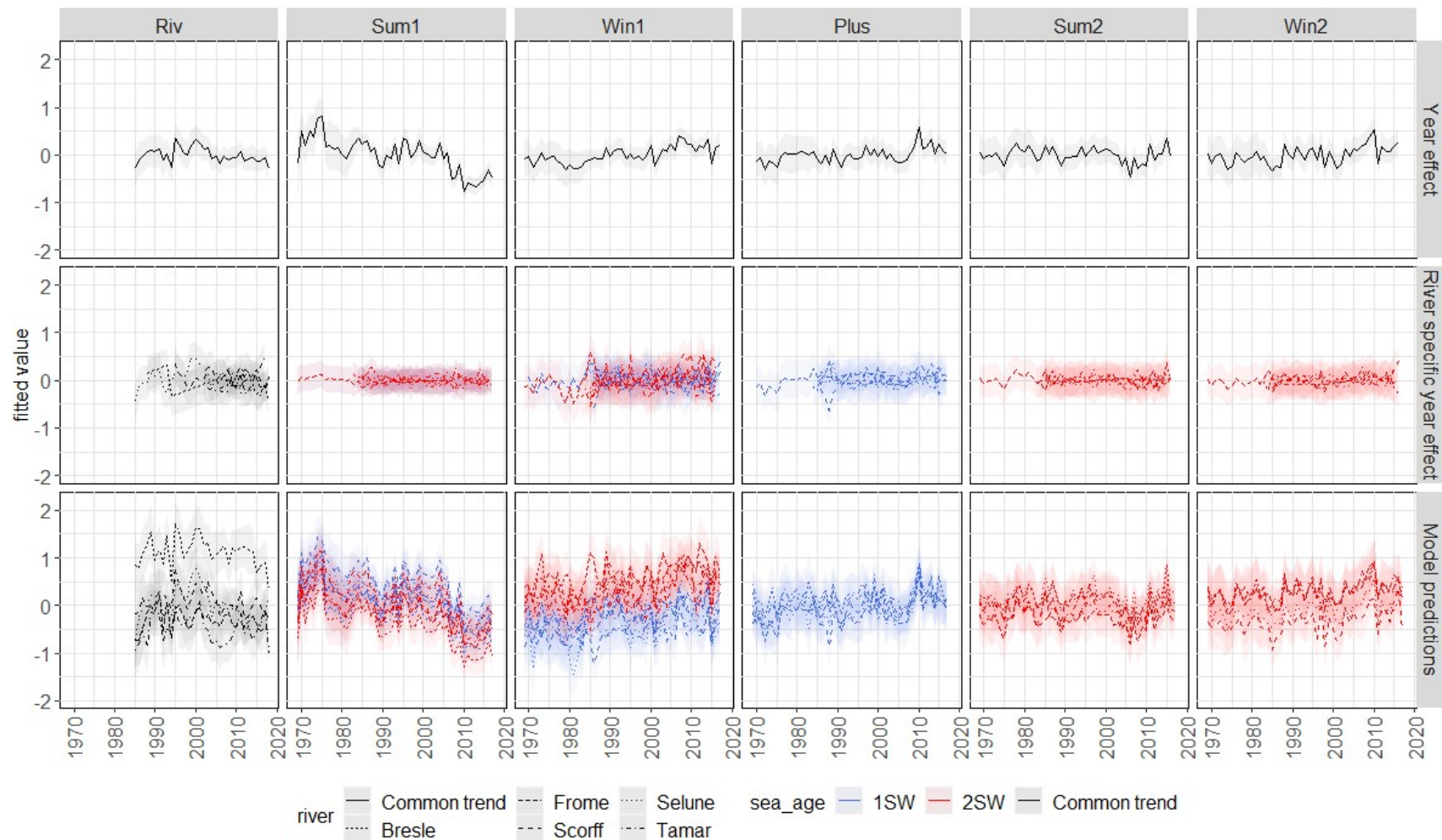


Figure 5: Estimates of the common smolt year random effect (upper panel), population / sea-age specific random effect (middle panel) and model predictions summing all fixed and random effects (lower panel) for all sections read on scales. River (Riv); first summer (Sum1); first winter (Win1); plus growth (Plus); second summer (Sum2); and second winter (Win2). 95% confidence intervals are indicated by the shaded areas.

Sex- and population-specific maturation reaction norms

The final model structure for the probability of maturing as a 1SW fish included a positive effect of the cumulative growth (RivSum1), and indicated that higher growth was associated with a higher probability to return as a mature adult after 1 year at sea (**Table 2**). The variance explained by both fixed and random effects was 38%, of which 68% was captured by fixed effects only. The fixed effect of sex indicated a clear difference between the sexes, with females needing to achieve higher growth than males to reach the same probability to mature as a 1SW fish. The G50 (the cumulated growth needed to reach 50% probability to mature as a 1SW fish) was higher for females than for males for all populations (**Table 3**). We found evidence for population differences in reaction norms, although this effect was weaker than the sex effect (**Table 3; Figure 6**). The reaction norm for the River Bresle population differed markedly from those of the other populations, with individuals maturing on average at a smaller size (RivSum1; **Table 3**). Inter-annual variations in the reaction norm were substantial (Δ -AICc for model without random effect of year was +115), but temporal variations were population-specific and without a clear temporal trend (**Annexe 2 Figure A2.2**).

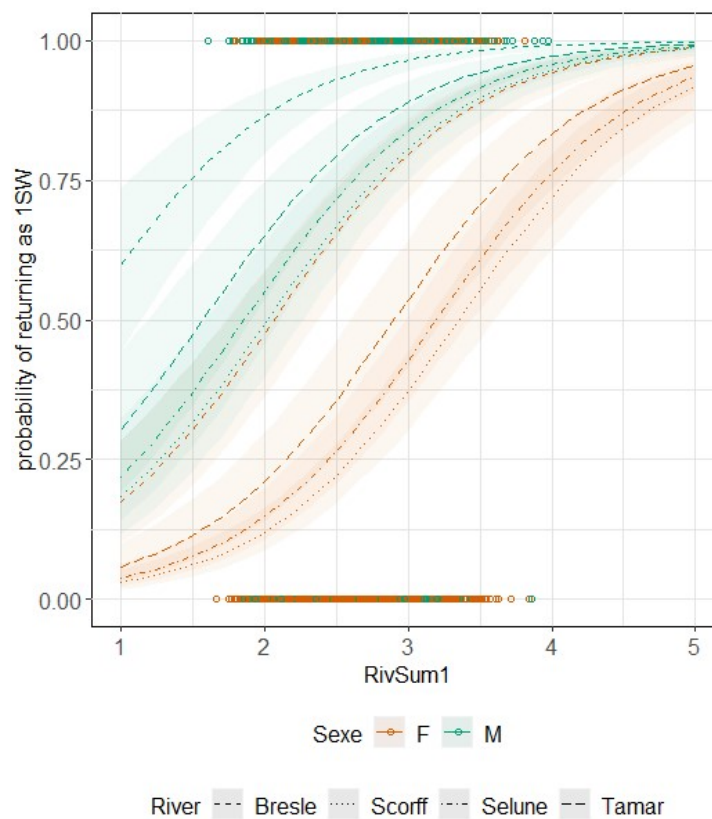


Figure 6: Probabilistic maturation reaction norm showing the individual probability to return after 1SW as a function of the cumulated growth during river and first summer at sea (RivSum1) for each population and males and females separately. 95% confidence intervals are indicated by the shaded areas. Random effect of year is not represented, See Fig. A2 for further details on random effects.

Table 3: G50 calculated as the mean cumulated growth RivSum1 (mm) needed to reach 50% probability to return as 1SW derived from the fixed coefficients of the model $G50_{sex, pop} = -(A + B_{pop} + C_{sex})/D$

	Bresle	Scorff	Sélune	Tamar
G50 Female	2.07	3.36	3.20	2.91
G50 Male	0.73	2.02	1.87	1.57

Prediction of the sea-age composition of returns

When fitting the sex-specific PMRN to growth data, the predicted proportion of 1SW fish was lower and more variable in females than in males. Results suggested that the proportion of 1SW fish predicted by the model did not align well with the average proportion of 1SW fish in returns as estimated by trapping, despite some broad temporal coherence between the two set of estimates (**Figure 7**). Accounting for inter-annual variability in smolt sex-ratio did not substantially improve predictions, which still underestimated the proportion of 1SW fish in returns estimated by trapping in all populations except the River Bresle. Nevertheless, the R-squared between the proportion of 1SW fish predicted by the PMRN and those estimated by trapping was significant in two of four populations, reaching up to 20% and 43% for the rivers Sélune and Scorff populations, respectively (**Table 4**). This result indicates that our model captured some of the temporal variability in the age composition of returns, as illustrated by the decline in the proportion of 1SW fish in the River Scorff population since 2005.

Table 5: Coefficient of correlation and p-value testing for linear relationship between the estimated probability to return after 1SW and the observed proportion of 1SW for each river and each smolt year.

	Bresle	Scorff	Sélune	Tamar
R ²	0.16	0.45	0.23	0.03
p-value	0.32	<0.001 ***	0.006 **	0.61

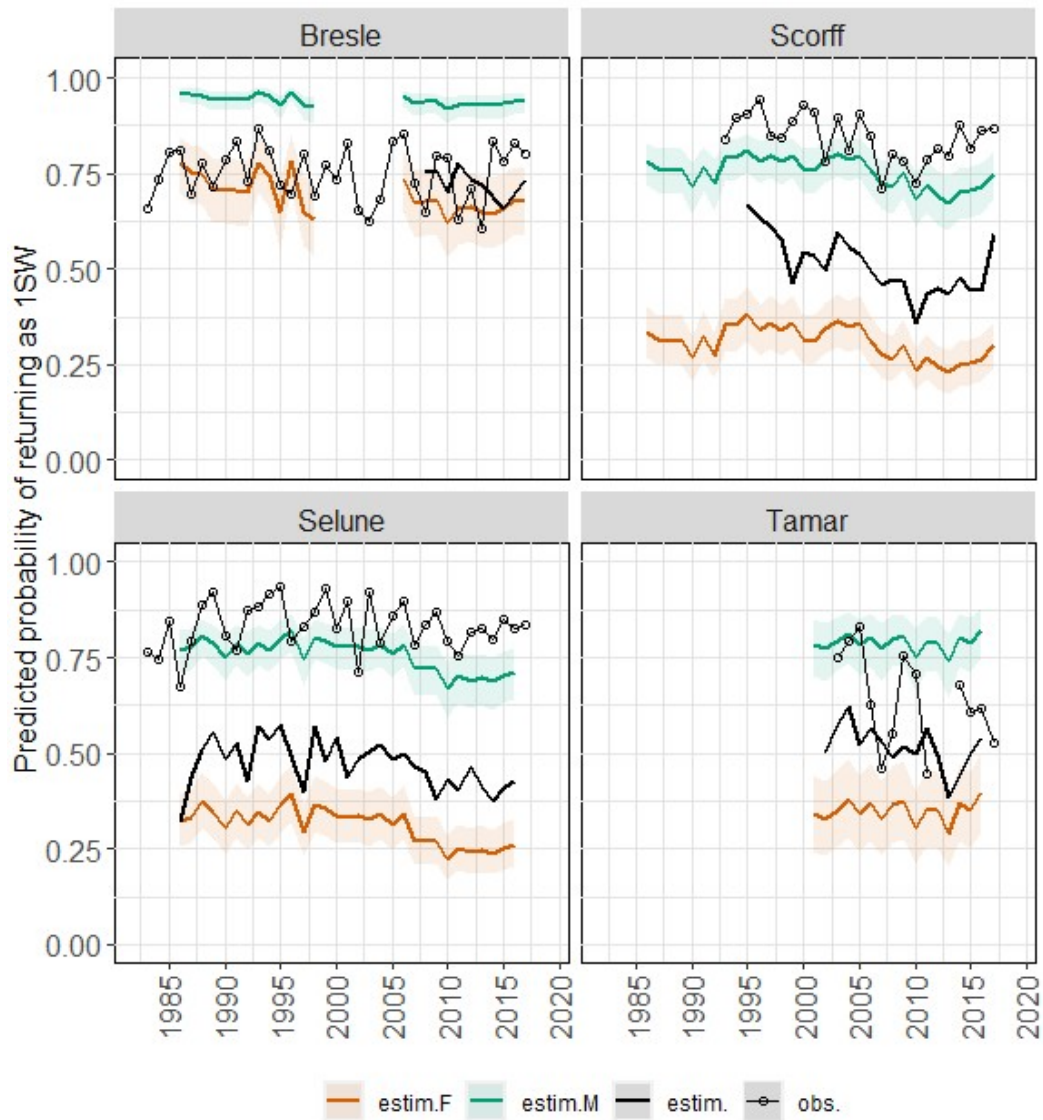


Figure 7: Probability to return as 1SW estimated from the PMRN model for males (green line), females (orange line) and combined taking into account sex-ratio in the smolt cohort (black line) over time according the average growth during river phase and first summer, for each population. 95% confidence intervals are indicated by the shaded areas. Open dots represent the proportion of 1SW estimated from trapping data for each smolt year

Discussion

Detecting and understanding the causes of synchrony among populations has a major role in the successful conservation of threatened species because synchrony tends to relate to broad-scale environmental change – the main cause associated with widespread population declines (Harrison and Quinn 1989; Grenfell et al. 1995). In contrast, maintaining a portfolio of diverse life histories can favor asynchrony and might increase a species' viability and resilience to unfavorable conditions (Schindler et al. 2010; Greene et al. 2010). Unravelling the relative contributions of these synchronous and asynchronous effects among Atlantic salmon populations is key to understanding their life history in

the marine environment and population dynamics under recent ecosystem changes. In this study, we used up to 47 years of historical scale samples as a record of marine growth of migratory Atlantic salmon from five populations to partition variability in growth among synchronous and asynchronous processes in time and space. Although distant populations are characterized by intrinsic difference in growth rate, our results suggest that marine migration to common oceanic foraging areas might synchronize temporal variability in growth across geographically separated populations during specific life stages. By extrapolating individual-level responses to the level of their populations, we demonstrate that the growth-maturation relationship, inferred from a subsample of returning individuals, may partly explain long-term changes in the age composition of returning salmon (1983-2017) at the population level. However, beyond the general patterns in growth variability, especially observed over the first summer, our results reveal differences in temporal variation of sea growth and population-specific mechanisms likely to desynchronize population patterns, especially age of return. Other factors specific to each population might continue to influence growth trajectories and maturation at sea. Overall, our results contribute to narrowing the knowledge gap about salmon life history in their marine environment, especially among southern European Atlantic salmon populations. Our multi-population approach demonstrates how spatio-temporal empirical studies can help improve our understanding of phenotypic changes in the wild and serves as reference for management at different spatial scales (regional, national or global).

Distant populations are characterized by differences in freshwater growth

Our results highlight differences in individual growth rate among populations in freshwater. This might emerge due to an overwhelming influence of local physiological and genetic components, as growth is a heritable trait (Beacham and Murray 1988; Debes et al. 2014, 2019) driving population-specific strategies. This is supported by available knowledge showing differences in the genetic structure among geographically close populations (Heggberget et al. 1986; Griffiths et al. 2010; Perrier et al. 2011; Dallaire et al. 2020) suggesting that populations are locally adapted to the specific habitat characteristics in their natal river. Extrinsic differences in freshwater environments, such as temperature, day length, riverbed substrate, current and food availability, might also contribute to differences in the size of smolts between populations (Metcalf and Thorpe 1990). Finally, the interaction between environmental and genetic factors might lead to different mean age at seaward migration and different departure dates explaining differences in smolt sizes (Fraser et al. 2011).

Our results revealed that a large part of the temporal variability in the length of smolts is explained by independent population-specific signals. Environmental fluctuations are often synchronized over relatively large distances, as illustrated by large scale climate indices (e.g. NAO), driving temperature

and precipitation regimes at the continental scale (Lundberg et al. 2000). Spatially correlated environmental factors might set a “base level” of synchrony across distant freshwater habitats (Ripa 2000) and therefore in phenotypic traits between populations. However, such patterns might be masked by local factors specific to each population, which are thus likely to desynchronize temporal dynamics in freshwater. Similarly, Gregory et al. (2017) demonstrated the combined action of both common climatic factors and local river-specific density dependent factors on parr length in three separate Atlantic salmon populations in the UK and France. The resulting pattern consisted in a similar declining trend, but independent inter-annual variability in parr length. This is consistent with other work showing no evidence for synchronous variations in freshwater productivity among geographically separated populations (Crozier and Zabel 2006; Mills et al. 2013).

Shared foraging areas might synchronize temporal variability in marine growth across populations

Differences in average growth between populations remain substantial at sea. Particularly, during the first summer at sea, differences between populations are quite high and exceeding differences related to maturation strategy (**Annexe 2 Table A2.3**). These results suggest that smolts from different populations have different intrinsic growth rates, particularly in the early months at sea. Moreover, conditions of food availability, temperature or predation encountered in estuaries or during the first weeks of marine migration, i.e. before populations are presumed to mix on common marine feeding grounds, might accentuate differences in intrinsic growth rate. The River Bresle population is particularly distinct from the other populations studied here, with large smolts that grew slowly during their first summer at sea. Further analyses showed that migration date and smolt age do not explain this pattern as populations have similar out-migration dates and are dominated by smolt-age 1, excepted river Tamar population dominated by smolt-age 2. Higher growth at age among smolts was higher in river Bresle population. This might be a sign of specific genetic, physiological, and environmental conditions as illustrated by the genetic and geographical clustering of salmon populations in France proposed by Perrier et al. (2011). In their study, an Upper-Normandy cluster (including the River Bresle population) was very different to a Lower-Normandy and Brittany cluster (containing rivers Sélune and Scorff populations). Coastal distance and geological substrate (siliceous or limestone geology) appear good predictors of this differentiation and might be associated with local adaptation (Grandjean et al. 2009).

We highlight a common decline in first summer growth after 2005. Decline in growth at sea is consistent with previous studies that have reported declines in average body size of Atlantic salmon returners in the same study systems (Bal et al. 2017) and in other populations (Jonsson et al. 2016; Todd et al. 2020). Those similarities in temporal patterns among returning adults from different

populations suggest a response of populations to large-scale synchronizing factors at sea (Olmos et al. 2020). Recent research at the North Atlantic scale using data at the stock unit scale suggested simultaneous climate-induced changes in salmon populations from distant regions with an increased coherence in life history and survival variations with geographic proximity (Bal et al. 2017; Olmos et al. 2019, 2020). This is likely explained by similar migration routes between geographically proximal populations (Dadswell et al. 2010; Mork et al. 2012; Gilbey et al. 2021).

A rise in temperature and a decline in abundance and energetic quality of available salmon prey have been widely reported as potential causes of declining growth at sea. In particular, such a decline has been shown to occur in the Norwegian sea over the study period (Todd et al. 2012; Jonsson et al. 2016; Utne et al. 2020), an area acknowledged as an important feeding ground for European salmon populations (Haugland et al. 2006; Dadswell et al. 2010; Mork et al. 2012; Gilbey et al. 2021). Such broad-scale changes coincide with observed changes in productivity and phenotype in many Atlantic salmon populations (Beaugrand and Reid 2012; Mills et al. 2013; Friedland et al. 2014; Pardo et al. 2021) and other marine species (Nicolas et al. 2014; Frainer et al. 2017; Véron et al. 2020) throughout the Atlantic basin.

In this study, we demonstrate that growth is higher and more variable during the first summer at sea, where the common temporal component explains more variance than population-specific components. Growth over the subsequent periods at sea is low by comparison, with no clear temporal patterns or trend common to or specific to particular populations. However, estimates of growth variability might be biased by potential size-selective mortality mechanisms, which would underestimate the amplitude of temporal changes. Indeed, the analysis of scales from returning fish constitutes a non-random sample of the individuals at sea as it only consists of individuals that survived the marine phase (Izzo and Zydlewski 2017; Todd et al. 2020). This imperfect representation of the whole diversity of individual growth trajectories throughout the marine migration of salmon, and at the specific time of the maturation decision, is a potential limitation of our study.

However, our results also support the existence of specific temporal variations in growth at sea. The contribution of the population-specific component to growth during their first summer growth was much lower than the contribution of the common component. Such temporal differences in growth rates at sea among geographically close populations have been recently demonstrated for Baltic sea populations (Jacobson et al. 2021). Friedland and Reddin (2000) showed that overlapping of growth patterns of populations did not always occur at the same period in any given year. Even if different populations share common environmental conditions, differences in growth at sea might be due to carry-over effects from freshwater life, whether it results from specific past environmental conditions

or genetic background (Ståhl G 1987; Jonsson and Jonsson 2007; Houde et al. 2013; Debes et al. 2014). Even if populations mix on common feeding grounds and encounter similar conditions, stock aggregations in space and time are complex due to differences in their migration behaviors, which might lead to variation in their responses to the environment (Gilbey et al. 2021). Different responses among populations might reflect differences in migration timings or routes at sea (Dadswell et al. 2010; Otero et al. 2014) leading to different access to prey species that vary spatially and temporally. Accounting for such differences between populations in their response to changes in shared feeding habitats at sea will be important to consider for the management of these populations (Jacobson et al. 2021).

Seasonal growth analysis highlights growth differences between individuals that will return as 1SW or 2SW fish (Friedland and Haas 1996; Friedland et al. 1997; Tréhin et al. 2021). Summer growth (supposedly preceding the maturation decision) is higher in 1SW returners, but winter growth (supposedly following maturation decision) is higher in 2SW returners. Differences related to maturation strategy exceed differences between populations during the first winter at sea (**Annexe 2 Table A2.4**). A putative mechanism driving this difference would involve changes in the balance of energy allocation towards a mobilization of reserves to initiate the maturation process and higher energetic cost in 1SW due to migrating (Hunt et al. 1982; Thorpe 2007; Todd et al. 2008; Fenkes et al. 2016; Mobley et al., 2020). Temporal coherence observed in summer growth patterns among sea-ages in our study is consistent with other evidence suggesting that future 1SW and 2SW European salmon respond consistently to the same environmental drivers. This gives further support to the assumption of the use of common feeding grounds by all individuals of a given population, at least until early winter of the post-smolt year. In contrast, we did not detect synchronicity between 1SW and 2SW growth over the following winter, which might be a sign of spatial separation of maturing and non-maturing salmon soon after the maturation decision (Dadswell et al. 2010). A more detailed inter-individual and inter-population comparison of individual growth patterns on scales, as in Friedland and Reddin (2000) or Goertler et al. (2016), could help refine our understanding of salmon life history in the wider Atlantic Ocean.

The maturation decision is driven by specific reaction norms and the environment

Our study adds evidence to previous research suggesting a sex-specific probabilistic maturation reaction norm_driven by growth. This can, in part, explain the widely reported difference in age at maturity between males and females (McPhee et al. 2016; Siegel et al. 2018; Tréhin et al. 2021). In addition, we report differences in the reaction norm among the studied populations even if they account for less difference than the effect of sex. This suggests that sex-specific growth thresholds

related to the maturation norm is a well conserved mechanism across populations which is likely modulated by specific selection pressure associated with local genetic and environmental conditions (Hutchings 2004; Debes et al. 2014; Siegel et al. 2018). Under environmental changes, selection forces could potentially modify the shape of the reaction norm, acting as a buffering mechanism against change in age at maturity induced by lower growth at sea, as has been reported in other salmonids (Grift et al. 2003; Siegel et al. 2018; Bærum et al. 2021). However, we were not able to detect any trend in the reaction norm over time, although we did detect some population-specific temporal variability. Thus, any variations in the age structure of these populations over the study period might be attributed to a direct effect of reduced growth conditions.

From individual response to population pattern

The way in which variation in individual performance and trait-environment relationship mechanisms inferred from individual observations affect population processes is difficult to predict (Brass et al. 2021; Jacobson et al. 2021). Differences in the probabilistic maturation reaction norm detected among populations might lead to population-specific responses related to the age of returning adults. Indeed, the same range of growth variability might interact with different characteristics of the reaction norm (e.g., the slope), producing a different response intensity. For a given amount of growth, even small differences between reactions norms can lead to significant differences in the maturation decision in Bresle, Scorff, Sélune and Tamar populations and may explain differences in age structure of returning adults. Specifically, variations of growth over the study period lead to higher variability in 1SW proportion among females because of steeper slope, while male reaction norms reach a plateau for this range of growth. Differences among populations may be further amplified by the local component of the growth at sea, with some population having better growth in some years.

The cumulated growth during the river phase and the first summer at sea is considered as a proxy of salmon condition at the maturation and can affect the maturation decision. Growth during the first summer at sea has strongly declined for all populations, as too has accumulated growth. This finding might explain not only a decrease in length-at-age of salmon returning to southern European rivers, but might also impact the maturation schedule and drive an increase in the age of returning fish (Friedland and Haas 1996, 1996; Jonsson et al. 2016; Hanson et al. 2020). Combining the probabilistic maturation reaction norm with the inter-annual growth data anomalies only poorly predicts the proportion of 1SW fish in returns observed from trap / counter data. As the probabilistic maturation reaction norm provides estimates for males and females separately, taking into account smolt sex-ratio and sex-specific maturation probability slightly improves predictions of the final proportion of 1SW fish, in terms of average value and temporal variability. Sex-ratio is strongly biased towards

females in the Bresle population (Table1; whereas it is more balanced in other populations) and estimated and observed probabilities of returning as a 1SW fish are close for females. However, differences between estimated and observed probabilities of returning as a 1SW fish remain substantial for the other populations. Specifically, our predictions tended to under-estimated the proportion of 1SW in returns on these rivers.

This discrepancy in probabilities of returning as a 1SW fish could be explained by some limitations of our approach. In particular, we did not account for mortality over the second year at sea in our model, leading to an over-estimation of the proportion of 2SW, as observed in the Scorff and Sélune populations. This bias would be exacerbated if this mortality is to be driven by a size selective mechanism. Although large size might confer a survival advantage in post-smolts (Gregory et al. 2018, 2019), evidence that survival would depend on size at a later stage is more marked in intensity and direction. In addition, our estimates are sensitive to the parameter of smolt sex-ratio. This parameter is estimated from a sub-sample of 30 individuals per year, which may be too small a sample size for robust assessment.

Perspectives

One major challenge in separating common broad-scale and local population-specific processes is to consider the huge diversity of salmon life history traits and population structures in terms of sex, age and size composition across their geographical range (Braun et al. 2016; Erkinaro et al. 2019; Pardo et al. 2021). In this study, populations have similar life histories and are geographically close. Our multi-population approach provides coherent information on how environmental conditions might affect the age-structure of a population and could serve as a reference for regional management in the Channel area. One exciting research avenue is to extend our analysis to a larger set of populations across the North Atlantic basin to embrace more contrasting environments and a wider range of life histories to better partition out common broad-scale and local population-specific mechanisms leading to differences in the timing and the amplitude of population changes across the species' range (Otero et al. 2012; Jonsson et al. 2016; Olmos et al. 2019).

Acknowledgements

We are grateful to all the people involved in collecting the data used in this study, including present and past members of INRAE 1036 U3E, INRAE DECOD, OFB, GWTC, Environment Agency and University of Exeter. We are grateful to the National Center for the Interpretation of Salmonid Catches for running the national catch declaration scheme on Atlantic salmon in France, with the technical and financial support of INRA 1036 U3E. The study was partly funded by the European Regional Development Fund through the Interreg Channel VA Programme (project: SAMARCH), which funded the salary of CT, LL, LM, PYB, VS, RP, AK and SDG and provided financial support for data collection and analysis.

References

- Aas, Ø., Klemetsen, A., Einum, S., and Skurdal, J. 2010. Atlantic Salmon Ecology. John Wiley & Sons, Oxford: Wiley-Blackwell.
- Azam, D., Basilico, L., Beaulaton, L., Marchand, F., and Prévost, E. 2020. Trois décennies d'observations et de recherche sur les poissons migrateurs. Office français de la biodiversité: 60p.
- Bærum, K.M., Finstad, A.G., Ulvan, E.M., and Haugen, T.O. 2021. Population consequences of climate change through effects on functional traits of lentic brown trout in the sub-Arctic. *Sci Rep* 11(1): 11-12. doi:10.1038/s41598-021-94350-x.
- Baglinière, J.L., Bomassi, P., Bousquet, B., Chancerel, F., De Pontual, H., Dumas, J., Euzenat, G., Fontenelle, G., Fournel, F., Gayou, F., Luquet, J.F., Maise, G., Martin Ventura, J.A., Marty, A., Nihouarn, A., Porcher, J.P., Prevost, E., Prouzet, P., Pustelnik, G., Richard, A., and Troadec, H. 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale : utilisation pratique et difficultés de la méthode. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* (298): 69–105. doi:10.1051/kmae:1985002.
- Bal, G., Montorio, L., Rivot, E., Prévost, E., Baglinière, J.-L., and Nevoux, M. 2017. Evidence for long-term change in length, mass and migration phenology of anadromous spawners in French Atlantic salmon *Salmo salar*: changing s. salar size and phenology. *J. Fish Biol* 90(6): 2375–2393. doi:10.1111/jfb.13314.
- Bal, G., Rivot, E., Baglinière, J.-L., White, J., and Prévost, E. 2014. A Hierarchical Bayesian Model to Quantify Uncertainty of Stream Water Temperature Forecasts. *PLoS ONE* 9(12): e115659. doi:10.1371/journal.pone.0115659.
- Barson, N.J., Aykanat, T., Hindar, K., Baranski, M., Bolstad, G.H., Fiske, P., Jacq, C., Jensen, A.J., Johnston, S.E., Karlsson, S., Kent, M., Moen, T., Niemelä, E., Nome, T., Næsje, T.F., Orell, P., Romakkaniemi, A., Sæggrov, H., Urdal, K., Erkinaro, J., Lien, S., and Primmer, C.R. 2015. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. *Nature* 528(7582): 405–408. doi:10.1038/nature16062.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. 2014. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. arXiv:1406.5823 [stat]. Available from <http://arxiv.org/abs/1406.5823> [accessed 9 December 2021].

- Bauer, S., and Hoye, B.J. 2014. Migratory Animals Couple Biodiversity and Ecosystem Functioning Worldwide. *Science* 344(6179): 1242552. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.1242552.
- Beacham, T.D., and Murray, C.B. 1988. Genetic analysis of growth and maturity in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Genome* 30(4): 529–535. doi:10.1139/g88-089.
- Beaugrand, G., and Reid, P.C. 2012. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 69(9): 1549–1562. doi:10.1093/icesjms/fss153.
- Brass, D.P., Cobbold, C.A., Ewing, D.A., Purse, B.V., Callaghan, A., and White, S.M. 2021. Phenotypic plasticity as a cause and consequence of population dynamics. *Ecology Letters* 24(11): 2406–2417. doi:10.1111/ele.13862.
- Braun, D.C., Moore, J.W., Candy, J., and Bailey, R.E. 2016. Population diversity in salmon: linkages among response, genetic and life history diversity. *Ecography* 39(3): 317–328. doi:10.1111/ecog.01102.
- Buoro, M., Servanty, S., Beaulaton, L., and Prévost, E. 2019. Estimation and standardisation of Atlantic salmon abundance time series on DiaPFC ORE rivers | Zenodo. Available from <https://zenodo.org/record/3275148#.XtiR7EHgphE> [accessed 4 June 2020].
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2002. A practical information-theoretic approach. In *Model selection and multimodel inference*, Springer-Verlag. New York. pp. 70–71.
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.-C., and Watson, R. 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328(5982): 1164–1168. doi:10.1126/science.1187512.
- Campbell, B., Dickey, J.T., and Swanson, P. 2003. Endocrine Changes During Onset of Puberty in Male Spring Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Biol Reprod* 69(6): 2109–2117. doi:10.1095/biolreprod.103.020560.
- Carvalho, G.R. 1993. Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology* 43(sA): 53–73. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb01179.x>.
- Chaput, G. 2012. Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES J. Mar. Sci.* 69(9): 1538–1548. doi:10.1093/icesjms/fss013.
- Christensen, V., and Pauly, D. 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries* 4(1): 1–24.
- Crozier, L.G., and Zabel, R.W. 2006. Climate impacts at multiple scales: evidence for differential population responses in juvenile Chinook salmon: Differential population responses to climate. *J. Anim. Ecol.* 75(5): 1100–1109. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01130.x.
- Crozier, W.W., Schön, P.-J., Chaput, G., Potter, E.C.E., Maoiléidigh, N.Ó., and MacLean, J.C. 2004. Managing Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the mixed stock environment: challenges and considerations. *ICES Journal of Marine Science* 61(8): 1344–1358. doi:10.1016/j.icesjms.2004.08.013.

- Cunningham, C.J., Westley, P.A.H., and Adkison, M.D. 2018. Signals of large scale climate drivers, hatchery enhancement, and marine factors in Yukon River Chinook salmon survival revealed with a Bayesian life history model. *Global Change Biology* 24(9): 4399–4416. doi:<https://doi.org/10.1111/gcb.14315>.
- Czorlich, Y., Aykanat, T., Erkinaro, J., Orell, P., and Primmer, C.R. 2018. Rapid sex-specific evolution of age at maturity is shaped by genetic architecture in Atlantic salmon. *Nature ecology & evolution* 2(11): 1800–1807. doi:10.1101/317255.
- Dadswell, M.J., Spares, A.D., Reader, J.M., and Stokesbury, M.J.W. 2010. The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: the 'Merry-Go-Round' hypothesis. *J. Fish Biol.* 77(3): 435–467. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02673.x.
- Dahl, Knut. 1910. The age and growth of salmon and trout in Norway as shown by their scales. Salmon and Trout Assoc., London. Available from <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/27730>.
- Dallaire, X., Normandeau, É., Mainguy, J., Tremblay, J.-É., Bernatchez, L., and Moore, J.-S. 2020. Population structure and genomic evidence for local adaptation to freshwater and marine environments in anadromous Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) throughout Nunavik, Canada. bioRxiv: 2020.04.29.066449. doi:10.1101/2020.04.29.066449.
- Debes, P.V., Fraser, D.J., Yates, M., and Hutchings, J.A. 2014. The Between-Population Genetic Architecture of Growth, Maturation, and Plasticity in Atlantic Salmon. *Genetics* 196(4): 1277–1291. doi:10.1534/genetics.114.161729.
- Debes, P.V., Piavchenko, N., Ruokolainen, A., Ovaskainen, O., Moustakas-Verho, J.E., Parre, N., Aykanat, T., Erkinaro, J., and Primmer, C.R. 2019. Large single-locus effects for maturation timing are mediated via condition variation in Atlantic salmon. BioRxiv. doi:10.1101/780437.
- Erkinaro, J., Czorlich, Y., Orell, P., Kuusela, J., Falkegård, M., Lämsman, M., Pulkkinen, H., Primmer, C.R., and Niemelä, E. 2019. Life history variation across four decades in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 76(1): 42–55. doi:10.1139/cjfas-2017-0343.
- Eysturskarð, J., Dam, M., Kongsstovu, S.K. í, Jacobsen, Á., and Petersen, P.E. 2017. Rapid sex identification of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by real-time PCR. *Aquaculture Research* 48(5): 2618–2620. doi:10.1111/are.13003.
- Fenkes, M., Shiels, H.A., Fitzpatrick, J.L., and Nudds, R.L. 2016. The potential impacts of migratory difficulty, including warmer waters and altered flow conditions, on the reproductive success of salmonid fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 193: 11–21. doi:10.1016/j.cbpa.2015.11.012.
- Flecker, A.S., McIntyre, P.B., Moore, J.W., Anderson, J.T., Taylor, B.W., and Hall, R.O. 2010. Migratory Fishes as Material and Process Subsidies in Riverine Ecosystems. 73(2): 559–592.
- Frainer, A., Primicerio, R., Kortsch, S., Aune, M., Dolgov, A.V., Fossheim, M., and Aschan, M.M. 2017. Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. *Proc Natl Acad Sci USA* 114(46): 12202–12207. doi:10.1073/pnas.1706080114.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J Fish Biology* 36(6): 883–902. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x.
- Fraser, D.J., Weir, L.K., Bernatchez, L., Hansen, M.M., and Taylor, E.B. 2011. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity* 106(3): 404–420. doi:10.1038/hdy.2010.167.

- Friedland, K.D., Dannewitz, J., Romakkaniemi, A., Palm, S., Pulkkinen, H., Pakarinen, T., and Oeberst, R. 2017. Post-smolt survival of Baltic salmon in context to changing environmental conditions and predators. *ICES J. Mar. Sci.* 74(5): 1344–1355. doi:10.1093/icesjms/fsw178.
- Friedland, K.D., and Haas, R.E. 1996. Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon. *J Fish Biology* 48(1): 1–15. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01414.x.
- Friedland, K.D., Haas, R.E., and Sheehan, T.F. 1997. Post-smolt growth, maturation, and survival of two stocks of Atlantic salmon. *Oceanographic Literature Review* 7(44): 751.
- Friedland, K.D., Moore, D., and Hogan, F. 2009. Retrospective growth analysis of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66(8): 1294–1308. doi:10.1139/F09-077.
- Friedland, K.D., and Reddin, D.G. 2000. Growth patterns of Labrador Sea Atlantic salmon postsmolts and the temporal scale of recruitment synchrony for North American salmon stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(6): 1181–1189. doi:10.1139/f00-069.
- Friedland, K.D., Shank, B.V., Todd, C.D., McGinnity, P., and Nye, J.A. 2014. Differential response of continental stock complexes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the Atlantic Multidecadal Oscillation. *Journal of Marine Systems* 133: 77–87. doi:10.1016/j.jmarsys.2013.03.003.
- Gilbey, J., Utne, K.R., Wennevik, V., Beck, A.C., Kausrud, K., Hindar, K., Leaniz, C.G. de, Cherbonnel, C., Coughlan, J., Cross, T.F., Dillane, E., Ensing, D., García-Vázquez, E., Hole, L.R., Holm, M., Holst, J.C., Jacobsen, J.A., Jensen, A.J., Karlsson, S., Maoiléidigh, N.Ó., Mork, K.A., Nielsen, E.E., Nøttestad, L., Primmer, C.R., Prodöhl, P., Prusov, S., Stevens, J.R., Thomas, K., Whelan, K., McGinnity, P., and Verspoor, E. 2021. The early marine distribution of Atlantic salmon in the North-east Atlantic: A genetically informed stock-specific synthesis. *Fish and Fisheries* 22(6): 1274–1306. doi:10.1111/faf.12587.
- Goertler, P.A.L., Scheuerell, M.D., Simenstad, C.A., and Bottom, D.L. 2016. Estimating Common Growth Patterns in Juvenile Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from Diverse Genetic Stocks and a Large Spatial Extent. *PLOS ONE* 11(10): e0162121. doi:10.1371/journal.pone.0162121.
- Grandjean, F., Verne, S., Cherbonnel, C., and Richard, A. 2009. Fine-scale genetic structure of Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellite markers: effects of restocking and natural recolonization. *Freshwater Biology* 54(2): 417–433. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02116.x.
- Greene, C.M., Hall, J.E., Guilbault, K.R., and Quinn, T.P. 2010. Improved viability of populations with diverse life-history portfolios. *Biology Letters* 6(3): 382–386. Royal Society. doi:10.1098/rsbl.2009.0780.
- Gregory, S.D., Armstrong, J.D., and Britton, J.R. 2018. Is bigger really better? Towards improved models for testing how Atlantic salmon *Salmo salar* smolt size affects marine survival. *J Fish Biology* 92(3): 579–592. doi:10.1111/jfb.13550.
- Gregory, S.D., Ibbotson, A.T., Riley, W.D., Nevoux, M., Lauridsen, R.B., Russell, I.C., Britton, J.R., Gillingham, P.K., Simmons, O.M., and Rivot, E. 2019. Atlantic salmon return rate increases with smolt length. *ICES J. Mar. Sci.*: fsz066. doi:10.1093/icesjms/fsz066.
- Gregory, S.D., Nevoux, M., Riley, W.D., Beaumont, W.R.C., Jeannot, N., Lauridsen, R.B., Marchand, F., Scott, L.J., and Roussel, J.-M. 2017. Patterns on a parr: Drivers of long-term salmon parr length in U.K. and French rivers depend on geographical scale. *Freshwater Biology* 62(7): 1117–1129. doi:10.1111/fw.b.12929.

- Grenfell, B.T., Bolker, B.M., and Kleczkowski, A. 1995. Seasonality and extinction in chaotic metapopulations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 259(1354): 97–103. Royal Society. doi:10.1098/rspb.1995.0015.
- Grift, R., Rijnsdorp, A., Barot, S., Heino, M., and Dieckmann, U. 2003. Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 257: 247–257. doi:10.3354/meps257247.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., and Watson, R. 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319(5865): 948–952. doi:10.1126/science.1149345.
- Hanson, N., Ounsley, J., Burton, T., Auer, S., Hunt, J.H., Shaw, B., Henderson, J., and Middlemas, S.J. 2020. Hierarchical analysis of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) fecundity in relation to body size and developmental traits. *J Fish Biology* 96(2): 316–326. doi:https://doi.org/10.1111/jfb.14181.
- Harrison, S., and Quinn, J.F. 1989. Correlated Environments and the Persistence of Metapopulations. *Oikos* 56(3): 293–298. doi:10.2307/3565613.
- Haugland, M., Holst, J., Holm, M., and Hansen, L. 2006. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 63(8): 1488–1500. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.004.
- Heggberget, T.G., Lund, R.A., Ryman, N., and Ståhl, G. 1986. Growth and Genetic Variation of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) from Different Sections of the River Alta, North Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43(10): 1828–1835. doi:10.1139/f86-227.
- Heidarsson, T., Antonsson, T., and Snorrason, S.S. 2006. The Relationship between Body and Scale Growth Proportions and Validation of Two Back-Calculation Methods Using Individually Tagged and Recaptured Wild Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 135(5): 1156–1164. doi:10.1577/T05-286.1.
- Hendry, K., Sambrook, H., and Waterfall, R. 2007. Assessment of salmon stocks and the use of management targets; a case study of the River Tamar, England. *Fisheries Management and Ecology* 14(1): 7–19. doi:10.1111/j.1365-2400.2006.00519.x.
- Hillman, R. 2020. Tamar Salmon and Sea Trout Index River Monitoring Report, 2020. Environment Agency (UK): 22p.
- Hoegh-Guldberg, O., and Bruno, J.F. 2010. The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328(5985): 1523–1528. doi:10.1126/science.1189930.
- Houde, A.L., Wilson, C.C., and Neff, B.D. 2013. Genetic architecture of survival and fitness-related traits in two populations of Atlantic salmon. *Heredity* 111(6): 513–519. doi:10.1038/hdy.2013.74.
- Hunt, S.M.V., Simpson, T.H., and Wright, R.S. 1982. Seasonal changes in the levels of 11-oxotestosterone and testosterone in the serum of male salmon, *Salmo salar* L., and their relationship to growth and maturation cycle. *J Fish Biology* 20(1): 105–119. doi:10.1111/j.1095-8649.1982.tb03899.x.
- Hutchings, J.A. 2004. Norms of reaction and phenotypic plasticity in salmonid life histories. In *Evolution illuminated: salmon and their relatives*, Edited by A.P. Hendry and S.C. Stearns. Oxford University Press. Oxford, UK. pp. 154–174.

- Hutchings, J.A. 2011. Old wine in new bottles: reaction norms in salmonid fishes. *Heredity* 106(3): 421–437. doi:10.1038/hdy.2010.166.
- Hutchings, J.A., and Jones, M.E.B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 22–47.
- ICES. 1984. Report of the Atlantic salmon scale reading workshop. Aberdeen, Scotland, 23-28 April 1984. Copenhagen.
- Izzo, L.K., and Zydlewski, J. 2017. Retrospective Analysis of Seasonal Ocean Growth Rates of Two Sea Winter Atlantic salmon in Eastern Maine Using Historic Scales. *Marine and Coastal Fisheries* 9(1): 357–372. doi:10.1080/19425120.2017.1334723.
- Jacobsen, J.A., Hansen, L.P., Bakkestuen, V., Halvorsen, R., Reddin, D.G., White, J., Ó Maoiléidigh, N., Russell, I.C., Potter, E.C.E. (Ted), Fowler, M., Smith, G.W., Mork, K.A., Isaksson, A., Oskarsson, S., Karlsson, L., and Pedersen, S. 2012. Distribution by origin and sea age of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the sea around the Faroe Islands based on analysis of historical tag recoveries. *ICES Journal of Marine Science* 69(9): 1598–1608. doi:10.1093/icesjms/fss115.
- Jacobson, P., Whitlock, R., Huss, M., Leonardsson, K., Östergren, J., and Gårdmark, A. 2021. Growth variation of Atlantic salmon *Salmo salar* at sea affects their population-specific reproductive potential. *Marine Ecology Progress Series* 671: 165–174. doi:10.3354/meps13734.
- Jensen, A.J., O Maoileidigh, N., Thomas, K., Einarsson, S.M., Haugland, M., Erkinaro, J., Fiske, P., Friedland, K.D., Gudmundsdottir, A.K., Haantie, J., Holm, M., Holst, J.C., Jacobsen, J.A., Jensas, J.G., Kuusela, J., Melle, W., Mork, K.A., Wennevik, V., and Ostborg, G.M. 2012. Age and fine-scale marine growth of Atlantic salmon post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 69(9): 1668–1677. doi:10.1093/icesjms/fss086.
- Jepsen, N., Flávio, H., and Koed, A. 2019. The impact of Cormorant predation on Atlantic salmon and Sea trout smolt survival. *Fisheries Management and Ecology* 26(2): 183–186. doi:10.1111/fme.12329.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 2009. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *J Fish Biology* 75(10): 2381–2447. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 2011. Ecology of Atlantic salmon and Brown Trout: Habitat as a template for life histories. In *Fish&Fisheries Series*. Springer, Netherlands, Amsterdam.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Albretsen, J. 2016. Environmental change influences the life history of salmon *Salmo salar* in the North Atlantic Ocean. *J Fish Biology* 88(2): 618–637. doi:10.1111/jfb.12854.
- Jonsson, N., and Jonsson, B. 2007. Sea growth, smolt age and age at sexual maturation in Atlantic salmon. *J Fish Biology* 71(1): 245–252. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01488.x.
- Kendall, B.E., Bjørnstad, O.N., Bascompte, J., Keitt, T.H., and Fagan, W.F. 2000. Dispersal, Environmental Correlation, and Spatial Synchrony in Population Dynamics. *The American Naturalist* 155(5): 628–636. The University of Chicago Press. doi:10.1086/303350.
- King, A., and Stevens, J.R. 2019. An improved genetic sex test for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genet Resour* 12(2): 191–193. doi:10.1007/s12686-019-01094-y.

- Kirkpatrick, M., and Heckman, N. 1989. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. *J. Math. Biology* 27(4): 429–450. doi:10.1007/BF00290638.
- Koenig, W.D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution* 14(1): 22–26. doi:10.1016/S0169-5347(98)01533-X.
- Kuroki, M., Miller, M.J., and Tsukamoto, K. 2014. Diversity of early life-history traits in freshwater eels and the evolution of their oceanic migrations. *Can. J. Zool.* 92(9): 749–770. doi:10.1139/cjz-2013-0303.
- Lee, R.M. 1920. Age and Growth Determination in Fishes. *Nature* 106(2654): 49–51. doi:10.1038/106049a0.
- Lennox, R.J., Aarestrup, K., Cooke, S.J., Cowley, P.D., Deng, Z.D., Fisk, A.T., Harcourt, R.G., Heupel, M., Hinch, S.G., Holland, K.N., Hussey, N.E., Iverson, S.J., Kessel, S.T., Kocik, J.F., Lucas, M.C., Flemming, J.M., Nguyen, V.M., Stokesbury, M.J.W., Vagle, S., VanderZwaag, D.L., Whoriskey, F.G., and Young, N. 2017. Envisioning the Future of Aquatic Animal Tracking: Technology, Science, and Application. *BioScience* 67(10): 884–896. doi:10.1093/biosci/bix098.
- Liang, H., Wu, H., and Zou, G. 2008. A note on conditional AIC for linear mixed-effects models. *Biometrika* 95(3): 773–778. doi:10.1093/biomet/asn023.
- 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.
- Lundberg, P., Ranta, E., Ripa, J., and Kaitala, V. 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 15(11): 460–464. doi:10.1016/S0169-5347(00)01981-9.
- Marchand, F., Aymes, J.-C., Gueraud, F., Guillard, J., Goulon, C., Hamelet, V., Lange, F., Prevost, E., Baglinière, J.-L., Beaulaton, L., Penil, C., and Azam, D. 2019. Colisa, the collection of ichthyological samples. doi:10.15454/D3ODJM.
- Marschall, E.A., Mather, M.E., Parrish, D.L., Allison, G.W., and McMenemy, J.R. 2011. Migration delays caused by anthropogenic barriers: modeling dams, temperature, and success of migrating salmon smolts. *Ecological Applications* 21(8): 3014–3031. doi:10.1890/10-0593.1.
- McCarthy, J.L., Friedland, K.D., and Hansen, L.P. 2008. Monthly indices of the post-smolt growth of Atlantic salmon from the Drammen River, Norway. *J Fish Biology* 72(7): 1572–1588. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01820.x.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., and Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 77–92. doi:10.1139/cjfas-55-S1-77.
- McPhee, M., Leon, J., Wilson, L., Siegel, J., and Agler, B. 2016. Changing Growth and Maturity in Western Alaskan Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, Brood Years 1975–2005. *NPAFC Bull.* 6(1): 307–327. doi:10.23849/npafcb6/307.327.
- Merg, M.-L., Dézerald, O., Kreutzenberger, K., Demski, S., Reyjol, Y., Usseglio-Polatera, P., and Belliard, J. 2020. Modeling diadromous fish loss from historical data: Identification of anthropogenic drivers and testing of mitigation scenarios. *PLoS ONE* 15(7): e0236575. doi:10.1371/journal.pone.0236575.
- Metcalf, N.B., and Thorpe, J.E. 1990. Determinants of Geographical Variation in the Age of Seaward-Migrating Salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 59(1): 135–145. [Wiley, British Ecological Society]. doi:10.2307/5163.

- Mills, K.E., Pershing, A.J., Sheehan, T.F., and Mountain, D. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Glob Change Biol* 19(10): 3046–3061. doi:10.1111/gcb.12298.
- Mobley, K.B., Aykanat, T., Czorlich, Y., House, A., Kurko, J., Miettinen, A., Moustakas-Verho, J., Salgado, A., Sinclair-Waters, M., Verta, J.-P., and Primmer, C.R. 2021. Maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*, Salmonidae): a synthesis of ecological, genetic, and molecular processes. *Rev Fish Biol Fisheries* 31(3): 523–571. doi:10.1007/s11160-021-09656-w.
- Mobley, K.B., Granroth-Wilding, H., Ellmén, M., Orell, P., Erkinaro, J., and Primmer, C.R. 2020. Time spent in distinct life history stages has sex-specific effects on reproductive fitness in wild Atlantic salmon. *Molecular Ecology* 29(6): 1173–1184. doi:10.1111/mec.15390.
- Moran, P. a. P. 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Aust. J. Zool.* 1(3): 291–298. CSIRO PUBLISHING. doi:10.1071/zo9530291.
- Mork, K.A., Gilbey, J., Hansen, L.P., Jensen, A.J., Jacobsen, J.A., Holm, M., Holst, J.C., Ó Maoiléidigh, N., Vikebø, F., McGinnity, P., Melle, W., Thomas, K., Verspoor, E., and Wennevik, V. 2012. Modelling the migration of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 69(9): 1616–1624. doi:10.1093/icesjms/fss108.
- Morrissey, M.B. 2016. Meta-analysis of magnitudes, differences and variation in evolutionary parameters. *Journal of Evolutionary Biology* 29(10): 1882–1904. doi:10.1111/jeb.12950.
- Munsch, S.H., Greene, C.M., Johnson, R.C., Satterthwaite, W.H., Imaki, H., Brandes, P.L., and O'Farrell, M.R. 2020. Science for integrative management of a diadromous fish stock: interdependencies of fisheries, flow, and habitat restoration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 77(9): 1487–1504. doi:10.1139/cjfas-2020-0075.
- Nicola, G.G., Elvira, B., Jonsson, B., Ayllón, D., and Almodóvar, A. 2018. Local and global climatic drivers of Atlantic salmon decline in southern Europe. *Fisheries Research* 198: 78–85. doi:10.1016/j.fishres.2017.10.012.
- Nicolas, D., Rochette, S., Llope, M., and Licandro, P. 2014. Spatio-Temporal Variability of the North Sea Cod Recruitment in Relation to Temperature and Zooplankton. *PLoS ONE* 9(2): e88447. doi:10.1371/journal.pone.0088447.
- Ohlberger, J., Scheuerell, M.D., and Schindler, D.E. 2016. Population coherence and environmental impacts across spatial scales: a case study of Chinook salmon. *Ecosphere* 7(4): e01333. doi:10.1002/ecs2.1333.
- Olmos, M., Massiot-Granier, F., Prévost, E., Chaput, G., Bradbury, I.R., Nevoux, M., and Rivot, E. 2019. Evidence for spatial coherence in time trends of marine life history traits of Atlantic salmon in the North Atlantic. *Fish and Fisheries* 20(2): 322–342. doi:10.1111/faf.12345.
- Olmos, M., Payne, M.R., Nevoux, M., Prévost, E., Chaput, G., Du Pontavice, H., Guitton, J., Sheehan, T., Mills, K., and Rivot, E. 2020. Spatial synchrony in the response of a long range migratory species (*Salmo salar*) to climate change in the North Atlantic Ocean. *Glob Change Biol*: gcb.14913. doi:10.1111/gcb.14913.
- Ombredane, D., and Baglinière, J.L. 1992. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Colloque national, Bondy. Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA, Paris*: 151–192.
- Oosthuizen, W.C., Postma, M., Altwegg, R., Nevoux, M., Pradel, R., Bester, M.N., and de Bruyn, P.J.N. 2019. Individual heterogeneity in life-history trade-offs with age at first reproduction in capital

- breeding elephant seals. *Population Ecology*: 1438–390X.2015. doi:10.1002/1438-390X.2015.
- Otero, J., Jensen, A.J., L'Abée-Lund, J.H., Stenseth, N.C., Storvik, G.O., and Vøllestad, L.A. 2012. Contemporary ocean warming and freshwater conditions are related to later sea age at maturity in Atlantic salmon spawning in Norwegian rivers. *Ecology and Evolution* 2(9): 2192–2203. doi:10.1002/ece3.337.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J.H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G.O., Jonsson, B., Dempson, B., Russell, I.C., Jensen, A.J., Baglinière, J.-L., Dionne, M., Armstrong, J.D., Romakkaniemi, A., Letcher, B.H., Kocik, J.F., Erkinaro, J., Poole, R., Rogan, G., Lundqvist, H., MacLean, J.C., Jokikokko, E., Arnekleiv, J.V., Kennedy, R.J., Niemelä, E., Caballero, P., Music, P.A., Antonsson, T., Gudjonsson, S., Veselov, A.E., Lamberg, A., Groom, S., Taylor, B.H., Taberner, M., Dillane, M., Arnason, F., Horton, G., Hvidsten, N.A., Jonsson, I.R., Jonsson, N., McKelvey, S., Næsje, T.F., Skaala, Ø., Smith, G.W., Sægrov, H., Stenseth, N.C., and Vøllestad, L.A. 2014. Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Glob Change Biol* 20(1): 61–75. doi:10.1111/gcb.12363.
- Panfili, J. 2002. Manuel de sclérochronologie des poissons. Editions Quae. IFREMER ; IRD, Plouzané, France; Paris.
- Pardo, S.A., Bolstad, G.H., Dempson, J.B., April, J., Jones, R.A., Raab, D., and Hutchings, J.A. 2021. Trends in marine survival of Atlantic salmon populations in eastern Canada. *ICES Journal of Marine Science* 78(7): 2460–2473. doi:10.1093/icesjms/fsab118.
- Parmesan, C., and Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421(6918): 37–42. doi:10.1038/nature01286.
- Perrier, C., Guyomard, R., Bagliniere, J.-L., and Evanno, G. 2011. Determinants of hierarchical genetic structure in Atlantic salmon populations: environmental factors vs. anthropogenic influences. *Molecular Ecology* 20(20): 4231–4245. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05266.x.
- Peyronnet, A., Friedland, K.D., Maoileidigh, N. ó, Manning, M., and Poole, W.R. 2007. Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L. *J Fish Biology* 71(3): 684–700. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01538.x.
- Poff, N.L., and Huryn, A.D. 1998. Multi-scale determinants of secondary production in Atlantic salmon (*Salmo salar*) streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 201–217. doi:10.1139/d98-013.
- Potter, E.C.E., Crozier, W.W., Schön, P.-J., Nicholson, M.D., Maxwell, D.L., Prévost, E., Erkinaro, J., Gudbergsson, G., Karlsson, L., Hansen, L.P., MacLean, J.C., Ó Maoiléidigh, N., and Prusov, S. 2004. Estimating and forecasting pre-fishery abundance of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northeast Atlantic for the management of mixed-stock fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 61(8): 1359–1369. doi:10.1016/j.icesjms.2004.08.012.
- Quéméré, E., Perrier, C., Besnard, A.-L., Evanno, G., Baglinière, J.-L., Guiguen, Y., and Launey, S. 2014. An improved PCR-based method for faster sex determination in brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Conservation Genetics Resources* 6(4): 825–827. doi:10.1007/s12686-014-0259-8.
- R Development Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing (7094). Available from <https://www.r-project.org/> [accessed 9 December 2021].
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindström, J., and Helle, E. 1997. The Moran Effect and Synchrony in Population Dynamics. *Oikos* 78(1): 136–142. doi:10.2307/3545809.

- Renkawitz, M.D., Sheehan, T.F., Dixon, H.J., and Nygaard, R. 2015. Changing trophic structure and energy dynamics in the Northwest Atlantic: implications for Atlantic salmon feeding at West Greenland. *Marine Ecology Progress Series* 538: 197–211. doi:10.3354/meps11470.
- Reznick, D.A., Bryga, H., and Endler, J.A. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346(6282): 357–359. doi:10.1038/346357a0.
- Rikardsen, A.H., Righton, D., Strøm, J.F., Thorstad, E.B., Gargan, P., Sheehan, T., Økland, F., Chittenden, C.M., Hedger, R.D., Næsje, T.F., Renkawitz, M., Sturlaugsson, J., Caballero, P., Baktoft, H., Davidsen, J.G., Halttunen, E., Wright, S., Finstad, B., and Aarestrup, K. 2021. Redefining the oceanic distribution of Atlantic salmon. *Sci Rep* 11(1): 12266. doi:10.1038/s41598-021-91137-y.
- Ripa, J. 2000. Analysing the Moran effect and dispersal: their significance and interaction in synchronous population dynamics. *Oikos* 89(1): 175–187. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.890119.x.
- Rochette, S., Le Pape, O., Vigneau, J., and Rivot, E. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecological Applications* 23(7): 1659–1676. doi:10.1890/12-0336.1.
- Rogers, L.A., and Schindler, D.E. 2011. Scale and the detection of climatic influences on the productivity of salmon populations. *Global Change Biology* 17(8): 2546–2558. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02415.x.
- Rosseland, B.O., and Kroglund, F. 2011. Lessons from acidification and pesticides. In Atlantic salmon ecology, Lessons from acidification and pesticides. In: Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen, J. Skurdal (Eds.). Oxford: Wiley-Blackwell. pp. 387–407.
- Rowe, D.K., and Thorpe, J.E. 1990. Differences in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *J Fish Biology* 36(5): 643–658. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb04319.x.
- Sæther, B.-E., Grøtan, V., Tryjanowski, P., Barbraud, C., Engen, S., and Fulin, M. 2006. Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *Journal of Animal Ecology* 75(1): 80–90. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01023.x.
- Schindler, D.E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C.P., Quinn, T.P., Rogers, L.A., and Webster, M.S. 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature* 465(7298): 609–612. doi:10.1038/nature09060.
- Shearer, M.W.M. 1992. Atlantic salmon scale reading guidelines (No. 188). International Council for the Exploration of the Sea: 50p.
- Siegel, J., Adkison, M., and McPhee, M. 2018. Changing maturation reaction norms and the effects of growth history in Alaskan Chinook salmon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 595: 187–202. doi:10.3354/meps12564.
- Silverstein, J.T., Shearer, K.D., Dickhoff, W.W., and Plisetzkaya, E.M. 1998. Effects of growth and fatness on sexual development of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(11): 2376–2382. doi:10.1139/f98-111.
- Simmons, O.M., Britton, J.R., Gillingham, P.K., and Gregory, S.D. 2020. Influence of environmental and biological factors on the overwinter growth rate of Atlantic salmon *Salmo salar* parr in a UK chalk stream. *Ecology of Freshwater Fish* 29(4): 665–678. doi:10.1111/eff.12542.

- Smyth, B., and Nebel, S. 2013. Passive Integrated Transponder (PIT) Tags in the Study of Animal Movement. *Nature Education Knowledge* 4(3): 3.
- Soulé, M.E. 1991. Conservation: Tactics for a Constant Crisis. *Science* 253(5021): 744–750.
- Ståhl G. 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. In In: Ryman N, Utter F (eds) *Population genetics and fishery management.*, Washington Sea Grant Program/University of Washington Press. Seattle, WA. pp. 121–140.
- Stearns, S.C., and Koella, J.C. 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Predictions of Reaction Norms for Age and Size at Maturity. *Evolution* 40(5): 893–913. doi:10.1111/j.1558-5646.1986.tb00560.x.
- Stelzenmüller, V., Schulze, T., Fock, H.O., and Berkenhagen, J. 2011. Integrated modelling tools to support risk-based decision-making in marine spatial management. *Marine Ecology Progress Series* 441: 197–212. doi:10.3354/meps09354.
- Strøm, J.F., Thorstad, E.B., and Rikardsen, A.H. 2020. Thermal habitat of adult Atlantic salmon *Salmo salar* in a warming ocean. *Journal of Fish Biology* 96(2): 327–336. doi:10.1111/jfb.14187.
- Thomas, K., Hansen, T., Brophy, D., Maoiléidigh, N.Ó., and Fjellidal, P.G. 2019. Experimental investigation of the effects of temperature and feeding regime on scale growth in Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts. *J Fish Biology* 94(6): 896–908. doi:10.1111/jfb.13971.
- Thorpe, J. 2007. Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 335: 285–288. doi:10.3354/meps335285.
- Thorstad, E.B., Bliss, D., Breau, C., Damon-Randall, K., Sundt-Hansen, L.E., Hatfield, E.M.C., Horsburgh, G., Hansen, H., Maoiléidigh, N.Ó., Sheehan, T., and Sutton, S.G. 2021. Atlantic salmon in a rapidly changing environment—facing the challenges of reduced marine survival and climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31(9): 2654–2665. doi:10.1002/aqc.3624.
- Todd, C.D., Friedland, K.D., MacLean, J.C., Whyte, B.D., Russell, I.C., Lonergan, M.E., and Morrissey, M.B. 2012. Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES J. Mar. Sci.* 69(9): 1686–1698. doi:10.1093/icesjms/fss151.
- Todd, C.D., Hanson, N.N., Boehme, L., Revie, C.W., and Marques, A.R. 2020. Variation in post-smolt growth pattern of wild one sea-winter salmon (*Salmo salar* L.), and its linkage to surface warming in the eastern North Atlantic Ocean. *J Fish Biol*: jfb.14552. doi:10.1111/jfb.14552.
- Todd, C.D., Hughes, S.L., Marshall, C.T., MacLEAN, J.C., Lonergan, M.E., and Biuw, E.M. 2008. Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Glob Change Biol* 14(5): 958–970. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01522.x.
- Torti, V.M., and Dunn, P.O. 2005. Variable effects of climate change on six species of North American birds. *Oecologia* 145(3): 486–495. doi:10.1007/s00442-005-0175-4.
- Tréhin, C., Rivot, E., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., and Nevoux, M. 2021. Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 78(6): 659–669. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2020-0236.
- Utne, K.R., Pauli, B.D., Haugland, M., Jacobsen, J.A., Maoileidigh, N., Melle, W., Broms, C.T., Nøttestad, L., Holm, M., Thomas, K., and Wennevik, V. 2021a. Poor feeding opportunities and reduced condition factor for salmon post-smolts in the Northeast Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science* 78(8): 2844–2857. doi:10.1093/icesjms/fsab163.

- Utne, K.R., Thomas, K., Jacobsen, J.A., Fall, J., Maoiléidigh, N.Ó., Broms, C.T., and Melle, W. 2021b. Feeding interactions between Atlantic salmon (*Salmo salar*) postsmolts and other planktivorous fish in the Northeast Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 78(3): 255–268. doi:10.1139/cjfas-2020-0037.
- Véron, M., Duhamel, E., Bertignac, M., Pawlowski, L., and Huret, M. 2020. Major changes in sardine growth and body condition in the Bay of Biscay between 2003 and 2016: Temporal trends and drivers. *Progress in Oceanography* 182: 102274. doi:10.1016/j.pocean.2020.102274.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C., and Barbraud, C. 2003. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic science* 15(2): 249–256. doi:10.1017/S0954102003001202.
- Wells, B., Friedland, K., and Clarke, L. 2003. Increment patterns in otoliths and scales from mature Atlantic salmon *Salmo salar*. *Marine Ecology Progress Series* 262: 293–298. doi:10.3354/meps262293.
- Welton, J.S., Beaumont, W.R.C., and Ladle, M. 1999. Timing of migration and changes in age structure of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Frome, a Dorset chalk stream, over a 24-year period. *Fisheries Management and Ecology* 6(6): 437–458. doi:10.1046/j.1365-2400.1999.00166.x.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., and Smith, G.M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science & Business Media.

3. Conclusion

A l'aide de l'analyse de collections d'écaillés provenant de cinq population de saumon atlantique nous avons caractérisé les variations de croissance au cours du temps et entre les populations. Les résultats montrent que les variations résultent d'une combinaison de composantes à la fois communes et spécifiques à chaque population dans la croissance lors des phases d'eau douce et marine, et dans les stratégies de maturation.

Nos résultats révèlent que le taux de croissance moyen en rivière est différent entre les populations. Par ailleurs, les variations temporelles de la croissance en rivière spécifiques à chaque population représentent l'essentiel de la variabilité. Le taux de croissance moyen en mer est aussi différent entre les populations. Cependant, une composante temporelle commune entre les populations explique une grande part de la variabilité temporelle de la croissance en mer. Ces résultats suggèrent que la migration marine vers des zones de grossissement partagée synchronise en partie la croissance des individus appartenant à des populations distinctes et distantes, particulièrement lors du premier été en mer marqué par un déclin commun à toutes les populations au début des années 2000. Une partie du signal temporel de la croissance au premier été en mer et lors des saisons de croissance suivantes reste néanmoins spécifique à chaque population pouvant refléter des différences de routes migratoires, pouvant entraîner des différences dans les conditions environnementales rencontrées et/ou dans l'accès aux proies (Dadswell et al. 2010 ; Otero et al. 2014). Ces différences de croissance entre populations pourraient être induites par des composantes physiologiques et génétiques spécifiques à chaque population (Beacham et Murray 1988; Debes et al. 2014; Debes et al. 2019).

La dépendance de la probabilité de maturation à la taille atteinte à la fin du premier été, et la différence de réponse entre mâles et femelles, semble être un mécanisme partagé par toutes les populations mais avec des différences entre populations dans le seuil de croissance à atteindre pour déclencher la maturation. Ces différences peuvent refléter de l'adaptation locale sur ce trait d'âge à maturation sexuelle (Hutchings 2004; Debes et al. 2014; Siegel, Adkison, et McPhee 2018).

Le modèle de norme de réaction dépendante de la croissance explique en partie les variations temporelles de structure d'âge dans les retours. Cependant, le modèle de norme de réaction combiné aux variations temporelles moyennes de croissance n'a qu'un faible pouvoir prédictif de la proportion de 1HM observée dans les retours dans les données de piégeage. Pour aller plus loin dans la compréhension de la contribution de ce mécanisme à la dynamique de population, notamment son impact sur les structures d'âge et de sexe dans les retours, nous avons besoin d'intégrer d'autres processus démographiques, en particulier la survie différentielle des 1HM et 2HM en mer.

Résultats clés

1. L'analyse conjointe de plusieurs populations permet de séparer les réponses communes et spécifiques à chaque population aux variations des conditions de croissance.
 2. La croissance en rivière (croissance moyenne et fluctuations temporelles) est spécifique à chaque population.
 3. La majeure partie du signal temporel de la croissance au premier été en mer est capturée par un déclin de la croissance dans la période récente (après 2005) commun à toutes les populations, suggérant une réponse commune à des forçages environnementaux communs.
 4. Des différences entre les populations de la croissance moyenne et des variations temporelles de la croissance en mer subsistent toutefois, suggérant une part de réponses spécifiques en lien avec des composantes physiologiques, génétiques et/ou des routes migratoires partiellement distinctes.
 5. Les patrons généraux de variabilité temporelle de la croissance et la norme de réaction dépendante du sexe sont partagés par les cinq populations.
 6. Des différences de seuils de maturation entre populations peuvent refléter de l'adaptation locale sur ce trait d'histoire de vie et peuvent expliquer en partie des réponses spécifiques dans les changements de structure d'âge dans les retours des populations de saumon.
-

Chapitre 2 : Un modèle de population structuré par classe d'âge et par sexe pour analyser la contribution de la survie, de la décision de maturation et le rôle de la croissance dans la dynamique des retours



Saumon atlantique au stade adulte (gauche) capturé sur le Scorff (Photographie : Nicolas Jeannot).

1. Introduction

Les récentes tendances au déclin des populations de Saumon Atlantique sont souvent attribuées à un déclin de la survie marine pendant les premiers mois de la phase marine. Cependant, la littérature suggère aussi que la survie diminue avec le temps passé en mer avant le retour des géniteurs, les poissons passant plus de temps en mer étant logiquement plus soumis à la mortalité naturelle. Ainsi, des changements dans le temps passé en mer, qui peuvent être différents entre les mâles et les femelles, peuvent impacter le taux de retour des smolts et conduire à des changements dans la structure d'âge et de rapport des sexes dans les retours, et *in fine* impacter le potentiel reproducteur. Par ailleurs, la littérature suggère que la survie pendant les premiers mois pourrait dépendre de la taille et de la croissance. Et les résultats des chapitres précédents montrent que la croissance pendant les premiers mois en mer conditionne en partie la décision de maturation et donc le temps passé en mer, avec des différences marquées entre mâles et femelles.

Dans ce dernier chapitre nous cherchons à explorer comment les interactions complexes existant entre la croissance, la survie et la maturation, qui peuvent aussi dépendre du sexe, peuvent affecter les taux de retours des smolts et la structure démographique (âge et sexe) des adultes. Ce travail repose sur la construction d'un modèle de population structuré par âge et par sexe pour décrire la phase marine du cycle de vie du saumon, en intégrant les connaissances acquises lors du premier chapitre de cette thèse. La séparation des dynamiques mâles et femelles permet de tenir compte de leurs histoires de vie contrastées et constitue un apport considérable par rapport aux travaux de modélisation de la phase marine déjà existant (Chaput 2012 ; Piou et al. 2015 ; Olmos et al. 2019 ; Pardo et al. 2021). Plus spécifiquement, nous testons l'hypothèse que les processus se déroulant pendant le premier été en mer, phase critique du cycle de vie, sont susceptibles d'expliquer une partie de la variabilité temporelle du taux de retour des smolts et de leur potentiel reproducteur. En particulier, les premiers mois en mer auraient un rôle clé dans la dynamique des populations de saumons car (1) la mortalité dépendante de la taille est très élevée lors des premières semaines en estuaire et dans les zones côtières ; (2) la décision de maturation après un ou deux hivers en mer dépend en partie de la croissance accumulée à la fin du premier été en mer.

Construit dans une démarche de modélisation statistique intégrée dans un cadre bayésien, le modèle de population est basé sur 21 années d'observation de la population de saumons du Scorff. Il intègre différentes sources de données et d'informations provenant des suivis populationnels (estimations d'abondance de smolts), sex-ratios et données de croissance provenant de la lecture d'écaille. La structure du modèle est parfaitement transférable à d'autres cas d'étude. Les résultats permettront

d'améliorer les bases scientifiques des modèles utilisés comme outils d'aide à la décision pour la gestion.

Hypothèses

H1: La variabilité temporelle du taux de retour et du potentiel reproducteur des smolts résulte en partie de la combinaison des processus démographiques prenant place lors du premier été en mer, en particulier des taux de survie et de maturation.

H2: Les interactions complexes entre survie et maturation, qui peuvent dépendre du sexe, conduisent à des changements dans la structure d'âge et de sexe des retours.

H3: Le taux de survie lors des premiers mois en mer dépend de la taille des smolts au départ en mer.

H4: Le taux de maturation après une année en mer dépend de la croissance au premier été en mer, avec des réponses différentes chez mâles et femelles.

2. Article 3: Beyond return rates: assessing the contribution of the maturation schedule, sex and growth to Atlantic salmon return dynamics

Article en preparation: Trehin, C., Nevoux, M., Bolstad, G., Czorlich, Y., Patin, R., Day, L., Silve, V., Buoro, M., Prevost, E., Gregory S. D., Rivot, E. Beyond return rates: assessing the contribution of survival, maturation schedule, sex and growth to Atlantic salmon return dynamics.

Tables et figures supplémentaires de l'Article 3 (**Annexe 3**)

Code Nimble du modèle Bayésien (**Annexe 4**)

Title

Beyond return rates: assessing the contribution of survival, maturation schedule and the influence of growth to Atlantic salmon smolt return rates

Authors

Trehin C.¹, Nevoux M.^{1,2}, Bolstad G.³, Czorlich Y.³, Patin R., Day L.¹, Prévost E.⁴, Buoro, M.⁴, Silve, V.¹, Gregory S. D.^{5,6}, and Rivot E.^{1,2}

Affiliations:

¹DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), INRAE, Institut Agro, IFREMER, Rennes, France

²MIAME- Management of Diadromous Fish in their Environment, OFB, INRAE, Institut Agro, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA, Rennes, France

³Norwegian Institute for Nature Research (NINA), Trondheim, NO-7485, Norway

⁴Université de Pau et des Pays de l'Adour, e2s UPPA, INRAE, ECOBIOP, Saint-Pée-sur-Nivelle, France

⁵Salmon and Trout Research Centre, Game and Wildlife Conservation Trust, River Laboratory, Wareham, Dorset, BH20 6BB, UK

⁶Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (Cefas), Weymouth, Dorset, DT4 8U, UK

Corresponding author email: cecile.trehin@inrae.fr

Abstract

The complexity of salmon life history, and the difficulty in observing salmon at sea has fueled uncertainties on the mechanisms and the drivers of the changes in survival, maturation, and the resulting abundance and composition of returns. In this study we developed an integrated stage- and sex-structured population model that articulates key demographic processes controlling survival at sea and maturation decision for males and females separately. The model was fitted to the data available from the survey of the Scorff population, one of the ICES index river (ICES 2021). By linking the growth of fish to return rate, sex and age structure of returns, and ultimately the reproductive potential, our model improves our ecological knowledge of the past influence of environmental conditions on population dynamics and productivity, and could also be used to predict the effect of future environmental changes and to provide indicators for management decision making.

Results revealed that post-smolt survival is similar between males and females, and confirm a size selective mortality with length at smolt migration that drives 21.4% of among year variations in this parameter. Our results support the hypothesis that maturation schedule is sex-specific and partly depends on early growth at sea. First summer growth explain 29.3% and 23.5% of among year's variations in maturation rate for females and males respectively. Temporal variations of post-smolt survival mostly contribute to temporal variations of both the return rate and the reproductive potential as measured by the average number of eggs spawned for one female migrating smolt. Although weaker, the contribution of the maturation rate is non negligible in explaining the variability in the return rate of 2SW females.

Keywords: Atlantic salmon, population dynamics, survival at sea, maturation decision, growth

Introduction

The Anthropocene is marked by the growing influence of climate change and other direct anthropic pressure on ecosystems. The unprecedented rate of changes in environmental conditions already affect life history traits of several species like birds (Torti and Dunn 2005; Barbraud and Weimerskirch 2006; Jenouvrier et al. 2018) or sea mammals (Weimerskirch et al. 2003) and compromise their potential for adaptive adjustment, and their resilience to ongoing and future changes (Sala et al. 2000; McLean et al. 2016). Recent climate-induced environmental changes in the marine ecosystem (Hoegh-Guldberg and Bruno 2010), combined with other direct or indirect anthropic pressures like habitat degradation (Halpern et al. 2008) and over harvesting (Christensen et al., 2003; Worm et al., 2006), have already affected the productivity of many fish populations. There is growing evidence of reduced recruitment in fish population, which is particularly visible in the North Atlantic (Britten et al. 2016). Other reported changes affect fish survival at older stages as well as their phenotypes, like maturation age, body length or body weight with consequences on the productivity and resilience of populations (Crozier and Hutchings 2014; Chaparro-Pedraza and Roos 2019; Véron et al. 2020; Bærum et al. 2021).

Understanding the demographic and ecological mechanisms shaping the response of populations to multiple stressors is a prerequisite for scientific expertise on the status of population and for sound science based management (Soulé 1991; Koenig 1999; Butchart et al. 2010). This is particularly critical in the context of rapidly changing ecosystems under climate change. Quantifying the effects of multiple pressures on the life cycle is particularly challenging in the case of migratory species, which interact with a multitude of single and/or synergistic factors at different points in time and space during their life cycle (Sæther et al. 2006; Petitgas et al. 2013). This is even more challenging for anadromous fishes that share their life cycle between a freshwater breeding habitat and the marine environment where they need to acquire sufficient resources for a surge in body growth and maturation (Gross 2019; Olmos et al. 2020; Thorstad et al. 2021).

Distributed across the north Atlantic region and the Baltic sea, many wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations have declined dramatically during the past few decades (Limburg and Waldman, 2009; Chaput 2012; Olmos et al. 2019; ICES 2021). A. Salmon typically spend one to six years in freshwater as juvenile before migrating to the sea as smolt, and spend one to 4 years at sea before sexual maturation and returning back to freshwater for breeding (Hansen and Quinn 1998; Aas et al. 2010). At sea, A. salmon follows transoceanic North Atlantic currents to travel to offshore feeding grounds common to several distant populations (Dadswell et al. 2010). In South European populations, juveniles stay in freshwater during one or two years (rarely more) before migrating out as smolts. Most

individuals spend one (1SW) or two (2SW) winters at sea before maturing and returning back to freshwater spawning grounds.

The decline in *A. salmon* abundance is most often attributed to a decline in smolt return rate, which is considered as a proxy of the marine survival rate (Chaput 2012; ICES 2021). In addition, marked changes in the demographic structure and phenotype of adults after the marine sojourn may impact population structure and dynamics, which is of major concern for salmon conservation and management (Mobley et al. 2021). Reduction in the size at age, which is particularly visible in South European populations (Arahamian et al. 2008; Todd et al. 2012; Jonsson et al. 2016; Bal et al. 2017) is expected to further exacerbate the impact of ongoing changes on marine survival through a reduction in females fecundity (Hanson et al. 2020). In addition, changes in the sea-age composition of returning fish have been observed widely, the proportion of early maturing fish increased from the 1970's to the early 2000's, and then reached a plateau or even declined over the last 20 years (Jonsson et al. 2016; Olmos et al. 2019). Any changes in the sea-age composition of return can dramatically affect the amount of eggs deposited by the females. Indeed, females' body length and weight dramatically increases with the duration of the marine sojourn. Such an impact is further amplified by the uneven sex-ratio between sea-age classes in *A. salmon*, as females dominates among 2SW individuals (Rowe and Thorpe 1990; Hutchings and Jones 1998; Barneche et al., 2018; Erkinaro et al. 2019; Mobley et al. 2020). Nevertheless, a longer marine sojourn also means a higher risk of mortality. Although more fecund, late maturing individuals are fewer to survive to reproduction than early maturing ones, thus materializing the tradeoff between early maturation decision to maximize survival and delayed maturation decision to maximize fecundity (Stearns 1992; Mobley et al. 2020).

Even if the underlying mechanisms of those changes are still unclear, the available knowledge strongly point to the key role of ecological and demographic mechanisms occurring during the first months at sea. Available literature suggests that the first months at sea, from smolt migration to the end of the first summer-autumn at sea is a critical period for both survival (Friedland et al. 1993, 2009; Friedland 2000) and maturation (Rowe and Thorpe 1990; Friedland and Haas 1996; Friedland 1998; Silverstein et al. 1998; Mobley et al. 2021). Mortality after smolts seaward migration has been shown to be high, due to high level of predation in estuaries and coastal waters (Dieperink et al. 2002; Thorstad et al. 2012; Renkawitz et al. 2012; Flávio et al. 2020). There is now growing evidence that the body length of smolts at migration modulates return rates, with bigger smolts having a higher probability of returning (Friedland et al. 2009; Gregory et al. 2019; Simmons et al. 2021). Although less supported in the literature, post-smolts growth during the first months at sea may also be positively correlated with marine survival (Friedland et al. 1993; Friedland 1998, 2000; Peyronnet et al. 2007). In addition, evidences now accumulate that the body length reached at the end of the first summer at sea partly

determines the decision to mature after only one winter at sea or to delay maturation. Recent modeling work proposes probabilistic maturation reaction norm as a proximate mechanism: the maturation decision would depend on an individual body length threshold at the end of the first summer at sea, with small size increasing the probability to delay maturation decision (Rowe and Thorpe 1990; Silverstein et al. 1998; Campbell et al. 2003; Tréhin et al. 2021). Available results also provide strong evidence for a difference between males and females in the maturation decision, with females having a lower probability to mature as 1SW than males of similar size (Siegel et al. 2018; Mobley et al. 2020; Tréhin et al. 2021). Such a sex-specific response partly explains the disequilibrium in sex-ratio between sea-age classes (Hutchings and Jones 1998), with males that generally dominate 1SW fish and females that dominate older sea age classes. But still, the way reduced growth conditions, both in freshwater and at sea, may impact the abundance, sea-age and sex composition of returns is difficult to quantify.

Hence, quantifying how the variations in survival at sea and sea-age at maturation contribute to the variations in the smolts return rate and in the reproductive potential, and improving our understanding of the drivers and mechanisms underlying those variations is critical to better understand the response of populations to environmental changes, anticipate their capacity of adaptation to future changes and propose the most adapted management measures.

In this study we investigate how combinations of survival and maturation age, that eventually depend on sex, smolt body length and growth at sea may affect the dynamic of return rates and of the reproductive potential in salmon's populations. We built an age- and sex- structured population model with a focus on the marine phase of the life cycle, to decompose the smolt return rates as a combination of sea survival and maturation schedule, and to investigate effect of key ecological drivers related to growth. The model is based on data from a self-sustaining population of wild Atlantic salmon reproducing in the Scorff River (Brittany, France; one of four Index River for A. salmon in France (ICES 2021) between 1995 and 2018. Built in an integrated population modelling framework, our model integrates different sources of data and information from the population monitoring: abundance estimates, sex-ratio, and growth data. It proposes an explicit representation of transitions occurring during the first year at sea, i.e. post-smolt survival and maturation decision, in order to investigate the contribution of key demographic and ecological drivers to the variability in abundance, sea-age composition and sex-ratios in returns. Our expectation is that the survival is highly variable among years but not necessarily different between males and females. We also expect large temporal variation in the maturation schedule, and differences between sex, with females having a lower maturation rate after 1 year at sea than males. In addition, we tested whether the body length at smolt migration and growth during the first summer at sea were good predictors of the variation in the

survival and the maturation rates. Finally we quantified the relative contribution of temporal variations in the survival and maturation processes to the return rates for the different sea-age classes and for the males and females separately, and to the reproductive potential.

Material & Methods

Study site

The Scorff River is a 75km-long coastal river draining a 480 km² basin of in southern Brittany, Bay of Biscay (France) (47°42' N, 3°22'W; See Bal et al. 2017; Azam et al. 2020 for further details). A partial trapping facility is located on the head of the tide in Pont-Scorff. It is operated by INRAE and the local angling association since 1995 (Bal et al. 2017). Fish are caught at the smolt stage during their migration to the sea, as well as at the adult stage during their return migration to reproduce in the river. Each fish captured at the trap has its length to the fork measured, and a sample of scales was taken in the standard zone for age determination, molecular sexing and growth measurement (Baglinière et al. 1985; Shearer 1992). All data and samples are available as part of the COLISA collection (Marchand et al. 2019). The A. salmon from river Scorff spend generally one (1SW) or two (2SW) winter at sea. Individuals spending three winters at sea or reproducing more than once represent a very small proportion of the returns ($\leq 1\%$ of the catches) and will be neglected for our study. In this population returning adults are dominated by 1SW (84.3%) with majority of males among 1SW (50.5% males) and of females among 2SW (83.9% females).

Data

Abundance estimates

A hierarchical Bayesian model accounting for imperfect detection has been developed to estimate annual abundance of smolt (all ages confounded) and returning adults by sea-age class (1SW and 2SW) (Buoro et al. 2019). We fitted our model with abundance estimates for the 21 cohorts of smolts running from 1995 to 2016. Uncertainty in abundance estimates is explicitly accounted for in the model (see hereafter).

Molecular sexing

The sex of A. salmon is genetically determined from birth, however sexual dimorphism is virtually non-detectable until reproduction. The annual sex-ratio of smolts, 1SW adults and 2SW adults was assessed based on subsample of 30 smolts and 60 adults per year (30 1SW and 30 2SW) over the cohorts of smolts running from 1996 to 2016. DNA extracted from scales was used to determine the sex of each

individual using a q-PCR sex marker multiplexing protocol for French data (A.-L. Besnard, personal communication). In total, a sample of 1451 individuals was successfully sexed: 583 smolts, 482 1SW adults and 386 2SW adults. Sampling uncertainty was accounted for in the modelling process.

Smolt length and growth at sea

The body length at smolt migration and growth at sea were tested as potential candidate to explain temporal variability in survival and maturation decision. The body length at smolt migration was measured for each smolt caught at the trapping device. Growth at sea is assessed by the analysis of scales of returning adults for a subsample of 30 individuals per year and per stage (smolt, 1SW, and 2SW). Circuli measurements are used as a proxy of body length increment during the marine sojourn (see Tréhin et al. (2021) for further details). We use the width (in mm) of the growth increment on the scale corresponding to the first summer at sea, starting at the river-to-sea transition and ending at the beginning of the first winter annulus. This variable is supposed to describe large scale changes in marine growth conditions that has been reported in several distant populations of *A. salmon* over the last decades (Jonsson et al. 2016; Todd et al. 2020; Tréhin et al. 2021). We also considered the width (in mm) of the scale at the end of the first summer at sea, starting at the center of the scale (nucleus) and ending at the beginning of the first winter annulus. This variable corresponds to the cumulated growth over the freshwater phase and first summer at sea and is a proxy of fish body length at the end of first summer at sea. It is supposed to impact the maturation schedule in *A. salmon* (Rowe and Thorpe 1990; Campbell et al. 2003; Tréhin et al. 2021). For each year of smolt migration t , we calculate the mean smolt fork length ($L_{smolt,t}$), the mean growth over first summer at sea among returning adults from a given smolt cohort ($Sum1_t$), and the mean cumulated [river + first summer] growth ($RivSum1_t$). All variables are standardized in order to consider growth anomalies over time as explicative variables in our model. Preliminary analyses revealed no difference between males and females in those variables (**Annexe 3 Figure A3.1-b**). Hence the same variables are used for males and females. Preliminary analyses also revealed relatively strong positive correlation in the between year variations of (L_{smolt} , $Sum1$) and ($Sum1$, $RivSum1$).

Model

Model outlines

We build a stage-structured population model that describes the main demographic transition from the smolt to the mature adult stages over 21 cohorts of smolts (**Figure 1**). The model is composed of 3 observed stages (smolts, 1SW returns and 2SW returns) and 3 non-observed latent stages (surviving post-smolts, maturing post-smolts and non-maturing post-smolt). Males and females are considered

separately from the smolts to the mature adults stages. The model integrates demographic transitions at a seasonal (infra-annual) time scale: post-smolt or pre-maturation decision period, going from smolt migration (April year t) to maturation decision timing at the end of first summer at sea (November year t), post-maturation decision period going from maturation decision timing to 1SW returns (July year $t+1$), and from maturation decision timing to 2SW returns (May year $t+2$). The model is also structured by sex to capture potential sex-specific transition rates and variations in the sex-ratio throughout the different stages. The model is built in a Bayesian state-space framework (Buckland et al. 2004; Rivot et al. 2004; Parent and Rivot 2012). It incorporates both environmental stochasticity through random variations in demographic transition rates over time, and observation errors in the abundance of smolts and adults and in the proportion of males and females in smolts and adults. In the following, we first describe the general structure of the population dynamic model (state-process) and then describe the observation model to integrate the available data while accounting for observation errors. We then detail the modelling of environmental stochasticity in the transition rates to quantify the influence of random variations and growth variables in the different transition rates.

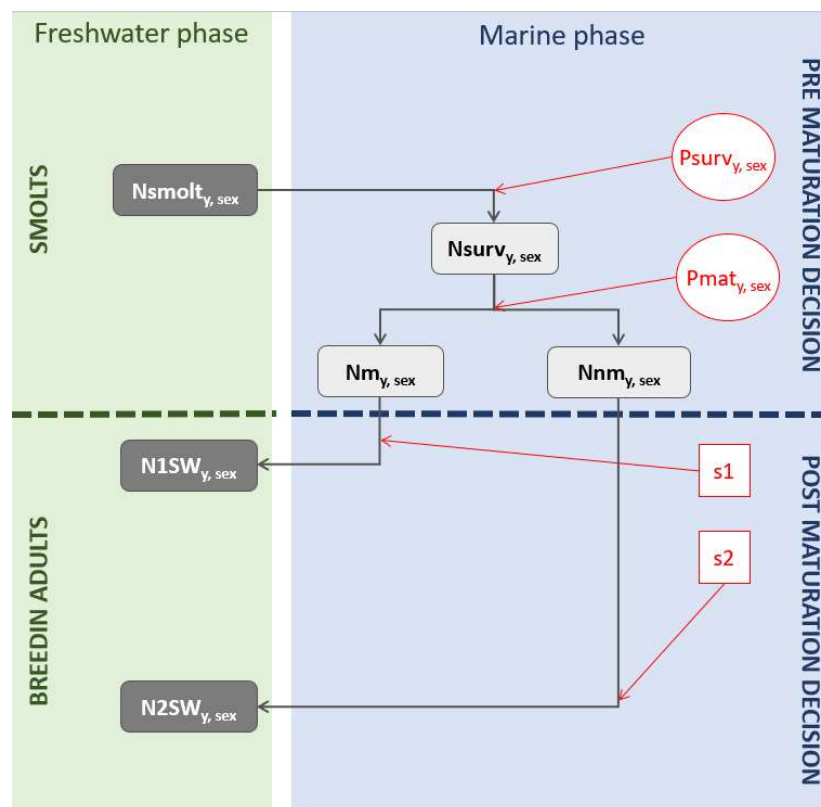


Figure 1: Diagram of the age- and sex-structured population model from smolt to return stages. Subscript y is year of smolts migration. Dark grey boxes are observed sex-specific abundances at smolt ($N_{smolt_{y,sex}}$), 1SW and 2SW returns stages ($N_{1SW_{y,sex}}$, $N_{2SW_{y,sex}}$). Light grey boxes represent non-observable life stages, abundance of post-smolts maturing ($N_{m_{y,sex}}$), non maturing ($N_{nm_{y,sex}}$) and total ($N_{surv_{y,sex}}$) at the end of first summer at sea. Red rounds are estimated transition rates during the first summer at sea: survival ($p_{surv_{y,sex}}$) and maturation ($p_{mat_{y,sex}}$). Red box are the fixed survival probabilities after the maturation decision to 1SW (s_1) and 2SW (s_2) returns.

General state process for the population model

The state process uses latent variables to model the changes of abundance from one stage to another over time, in males and females separately. We use simple equations inspired from the seminal Murphy's maturation schedule model (Murphy 1952; Olmos et al. 2019). Starting from the number of smolts migrating at year t for each sex, denoted $Nsmolt_{t,sex}$ the number of post-smolts that survived, $Nsurv_{t,sex}$ is obtained as:

$$(1) Nsurv_{t,sex} = Nsmolt_{t,sex} \times p_{surv_{t,sex}}$$

where $p_{surv_{t,sex}}$ is the survival rate during the first summer at sea, that is potentially different between males and females. Then, post-smolts can mature (and potentially return to the river as 1SW), with a maturation rate denoted $p_{mat_{t,sex}}$, that is also potentially different between males and females. Fish that do not mature at that time delay maturation before returning to the river as 2SW fish upon survival, with the probability $1-p_{mat_{t,sex}}$:

$$(2) Nm_{t,sex} = Nsurv_{t,sex} \times p_{mat_{t,sex}}$$

$$Nnm_{t,sex} = Nsurv_{t,sex} \times (1 - p_{mat_{t,sex}})$$

where $Nm_{t,sex}$ and $Nnm_{t,sex}$ are the sex-specific abundances of maturing and non-maturing fish at the end of first summer at sea. Finally, fish suffer additional mortality rate to their return, denoted $s1$ and $s2$ for 1SW and 2SW, respectively:

$$(3) N1SW_{t,sex} = Nm_{t,sex} \times s1$$

$$N2SW_{t,sex} = Nnm_{t,sex} \times s2$$

where $N1SW_{t,sex}$ and $N2SW_{t,sex}$ are the sex-specific abundances of 1SW and 2SW returns. Survival rates $s1$ and $s2$ are constant over time and equal between sexes. Following life cycle models developed by ICES (Olmos et al. 2019; ICES 2021), $s1$ and $s2$ are directly calculated from a fixed monthly mortality rate (M , considered equal for 1SW and 2SW and for males and females, fixed to $0.03 \cdot \text{month}^{-1}$), and Δ_{1SW} and Δ_{2SW} the number of additional months at sea after the end of first summer respectively for 1SW and 2SW:

$$(4) s1 = \exp(-M \times \Delta_{1SW})$$

$$s2 = \exp(-M \times \Delta_{2SW})$$

Following the hypotheses that maturation decision is taken in November of the first year at sea and that 1SW fish return on average in July while 2SW fish stay an additional year and return in May, we

fixed $\Delta_{1SW} = 9$ and $\Delta_{2SW} = 17$. These differences in timing generates a +27% differential in survival from the maturation decision to the return for 1SW with regards to 2SW ($s_1=0.76$, $s_2 = 0.60$).

Observation equations

The model is fitted to abundance data at the smolt and adult stages, and completed by observation equations on the sex-ratio for both smolts and adults. Observation models for abundance were first processed separately (based on capture-mark-recapture data and accounting for imperfect detectability) to derive probability distributions that synthetize observation uncertainty around the abundance of smolts and of returns (1SW and 2SW separately) for each smolt migration year (Buoro et al. 2019). Those distributions were used to approximate likelihoods in the state-space model. Estimates support the hypothesis that observation errors around the smolts and returns abundance are lognormaly distributed, allowing to approximate the likelihood following the pseudo-likelihood method (Michielsens et al. 2008; Olmos et al. 2019) as follows. For any year t the expected mean of the distribution derived from the observations models for smolts (respectively 1SW and 2SW returns) in log scale, denoted $\mathbb{E}_{\log(NSmolt_t)}$ (respectively $\mathbb{E}_{\log(N1SW_t)}$ and $\mathbb{E}_{\log(N2SW_t)}$), is considered as an observed realization of a Normal distribution of non-observed smolt abundance (in log-scale) $\log(NSmolt_t)$ (respectively $\log(N1SW_t)$ and $\log(N2SW_t)$) with known variance $\sigma_{Smolt_t}^2$ (respectively $\sigma_{1SW_t}^2, \sigma_{2SW_t}^2$) set to the value derived from the observation error models. These observation errors are considered independent across years and stages.

$$(6) \quad \mathbb{E}_{\log(NSmolt_t)} \sim Normal(\log(NSmolt_t), \sigma_{Smolt_t}^2)$$

$$(7) \quad \mathbb{E}_{\log(N1SW_t)} \sim Normal(\log(N1SW_t), \sigma_{1SW_t}^2)$$

$$(8) \quad \mathbb{E}_{\log(N2SW_t)} \sim Normal(\log(N2SW_t), \sigma_{2SW_t}^2)$$

Observation equations for abundances were completed by observation models to integrate data on the sex-ratio at the smolts and adults stage. The number of individuals sexed as females and males among scales samples for smolts and 1SW and 2SW returns were considered as observed with multinomial errors, with males/females proportions derived from the state process of our model:

$$(9) \quad (nsmolt_{t,fem}^{scales}, nsmolt_{t,males}^{scales}) \sim Multi((psmolt_{t,fem}, psmolt_{t,males}), nsmolt_t^{scales})$$

$$(10) \quad (n1SW_{t,fem}^{scales}, n1SW_{t,males}^{scales}) \sim Multi((p1SW_{t,fem}, p1SW_{t,males}), n1SW_t^{scales})$$

$$(11) \quad (n2SW_{t,fem}^{scales}, n2SW_{t,males}^{scales}) \sim Multi((p2SW_{t,fem}, p2SW_{t,males}), n2SW_t^{scales})$$

where $nsmolt_{t,fem}^{scales}$ and $nsmolt_{t,males}^{scales}$ are the number of smolts genetically sexed as females and males in the sample $nsmolt_t^{scales}$ and $(psmolt_{t,fem})$ and $psmolt_{t,males}$ are the proportion of females and males in the state process (and respectively for 1SW and 2SW returns).

Modelling environmental stochasticity and the effect of sex on demographic transition rates

We test a suite of models based on the population dynamics equations (1)-(4) with different construction of the random variations of demographic rates $psurv$ and $pmat$. All tested models (**Table 2**) are embedded within the most complex model (M12, **Table 2**) that supposes random variations among years in both the survival and maturation rates:

$$(12) \quad \text{logit}(psurv_{t,sex}) = \alpha_{sex} + \varepsilon_t + \xi_{t,sex} \text{ with } \varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2\varepsilon) \text{ and } \xi_{t,sex} \sim N(0, \sigma^2\xi_{sex})$$

$$(13) \quad \text{logit}(pmat_{t,sex}) = \gamma_{sex} + \psi_t + \omega_{t,sex} \text{ with } \psi_t \sim N(0, \sigma^2\psi) \text{ and } \omega_{t,sex} \sim N(0, \sigma^2\omega_{sex})$$

This model supposes random variation of both the survival and maturation rates around a grand mean that may be different between males and females (denoted α_{sex} and γ_{sex} for survival and maturation, respectively). Random variations in survival and maturation rates are expected to capture a large amount of variance. They are structured into a random component common to both sexes (denoted ε_t and ψ_t for survival and maturation, respectively) eventually completed by an additional component specific to each sex (denoted $\xi_{t,sex}$ and $\omega_{t,sex}$ for survival and maturation, respectively).

Our expectation is that the average survival would not be different between males and females. By contrast, we expect different average maturation rates between males and females can explain the highly female-biased sex-ratio observed in returns (Erkinaro et al. 2019; Mobley et al. 2020; Tréhin et al., 2021). If drivers and mechanisms under survival and maturation are different between males and females, males and females may respond differently to the same fluctuations in the marine environment, thus providing support for a model where the sex-specific random components $\xi_{t,sex}$ and/or $\omega_{t,sex}$ would capture a large amount of inter-annual variance.

Modelling the effect of growth on transition rates

We test the hypothesis that part of the variation of the survival and the maturation rates can be driven by inter-annual variation in growth related mechanism. To test for those effects, equations (12) and (13) are then modified by introducing a linear effect of growth anomalies data for a given smolt year t (here denoted X_t for genericity) on survival and maturation rate (**Annexe 3 Figure A3.1-a**). We test the influence of three different variables: the average body length at smolt migration ($Lsmolt_t$) which may be good predictor of the survival (Gregory et al. 2019; Simmons et al. 2021), the average growth during the first summer at sea ($Sum1_t$), and the cumulated growth during the freshwater and the first summer

at sea (RivSum1_t) which may both have an effect on the maturation decision (Mangel and Satterthwaite 2008; Tréhin et al. 2021). Given the positive correlation existing between them, each covariate is tested separately. Moreover, body length at smolt migration is available for both fish that survived or died during the marine phase whereas growth at sea is only available for a subsample of fish that survived the marine phase, thus making impossible to test for the influence of growth at sea on the survival before the maturation decision. Thus we only test for effect of Lsmolt on the survival rate (survival before the maturation decision) and test for the influence of growth during the first summer at sea (or the cumulated growth [river + first summer]; data based on a sample of survivors) on the maturation rate.

Based on the model structures without any effect of covariates that best explain the data (**Table 2**), covariates were tested separately using models of the form:

$$(14) \quad \text{logit}(psurv_t) = \alpha + \beta \times X_t + \varepsilon_t$$

$$(15) \quad \text{logit}(pmat_{t,sex}) = \gamma_{sex} + \lambda \times X_t + \psi_t + \omega_{t,sex}$$

where X_t denote the times series of anomalies of Lsmots, Sum1 or RivSum1, and β and λ are the slopes of the regression in the logit scale that do not depend on sex. Because the sample size was too limited, and because no difference in the covariates were detected between males and females (see **Annexe 3 Figure A3.1-b**), we did not test for sex-specific slope β and λ .

Prior distributions

Weakly informative priors are set on all parameters (**Table 1**) and state variables that are not defined by a demographic transition (**Table 1**).

Model comparison and contribution of the covariates

Different model configuration for the random variation of survival and maturation rates and the influence of covariates (**Table 2 & Table 3**) are compared using the Watanabe information criterion (WAIC), a generalized version of the Akaike information criterion (AIC) applicable to Bayesian models (Watanabe 2010; Vehtari et al. 2017). The most parsimonious model structure is selected among models with less than 2 points difference from the model with the lowest WAIC.

In addition, we quantify how much among year variation in survival and maturation rates is explained by covariates Lsmolt, RivSum1 and Sum1 by calculating the reduction in residual deviance when including the covariate in the model, in eq. (14) and (15). The amount of residual variance captured by the covariate is calculated as:

$$(16) \quad 1 - \sigma_{res}^2(Cov) / \sigma_{res}^2(NoCov)$$

where $\sigma_{res}^2(Cov)$ and $\sigma_{res}^2(NoCov)$ are residual variances obtained from the models with and without covariates, respectively. The residual variances are simply calculated as $\sigma^2\varepsilon$ for the models on *psurv* (males and females confounded), and as $\sigma^2\psi + \sigma^2\omega_{sex}$ (for males and females separately), for the model on *pmat*.

Table 1: Prior distributions used for the model parameters. *Lnorm*, *N* and *U* refer to lognormal, normal and uniform distributions. Prior distribution for proportion of females in smolts for each year (*psex.smolt,t,F*) is normal in logit scale with mean $\mu.pF.smolt$ and standard deviation $\sigma.pF.smolt$. $\mu.pF.smolt$ and $\sigma.pF.smolt$ have non informative prior distributions (Tab. 1).

Parameter	Name	Prior distribution
Total smolt abundance (log scale)	$\log(Nsmolt_t)$	$\sim N(0, 100)$
Mean for proportion of females in smolts (logit scale)	$\mu.pF.smolt$	$\sim N(0, 100)$
Standard deviation for proportion of females in smolts (logit scale)	$\sigma.pF.smolt$	$\sim U(0, 5)$
Mean survival probability (logit scale)	α_{sex}	$\sim N(0, 10)$
Mean survival maturation (logit scale)	γ_{sex}	$\sim N(0, 10)$
Standard deviation for common component of temporal variability in survival probability (logit scale)	$\sigma\varepsilon$	$\sim U(0, 5)$
Standard deviation for common component of temporal variability in maturation probability (logit scale)	$\sigma^2\psi$	$\sim U(0, 5)$
Standard deviation for sex-specific component of temporal variability in survival probability (logit scale)	$\sigma^2\xi_{sex}$	$\sim U(0, 5)$
Standard deviation for sex-specific component of temporal variability in maturation probability (logit scale)	$\sigma^2\omega_{sex}$	$\sim U(0, 5)$
Slope of the relationship between the covariate and <i>psurv</i> processes (logit scale)	β_s	$\sim N(0, 10)$
Slope of the relationship between the covariate and <i>psurv</i> processes (logit scale)	β_m	$\sim N(0, 10)$

Contribution of survival & maturation to return rates

We assess the contribution of temporal variations of survival and maturation rates in explaining the temporal variations of smolt return rates (RR), for the two sea-age classes and the two sexes separately. For any cohort of smolt in year *t*, the return rate of migrating smolts as 1SW adults, 2SW adults and total (1SW + 2SW) is constructed as follow (for males and females separately):

$$(17) \quad RR_{1SW,t,sex} = \frac{N1SW_{t,sex}}{Nsmolt_{t,sex}} = psurv_t \times pmat_{t,sex} \times s_1$$

$$(18) \quad RR_{2SW,t,sex} = \frac{N2SW_{t,sex}}{Nsmolt_{t,sex}} = psurv_{t,sex} \times (1 - pmat_{t,sex}) \times s_2$$

$$(19) \quad RR_{tot,t,sex} = \frac{N1SW_{t,sex} + N2SW_{t,sex}}{Nsmolt_{t,sex}} = psurv_t \times (pmat_{t,sex} \times (s_1 - s_2) + s_2)$$

We also assess how much the variations of the survival and maturation rates explain the variations of the reproductive potential (RP) measured as the ratio between the total number of eggs spawned by returning females and the total number of seaward migrating female smolts. The total number of eggs is estimated by multiplying the number of 1SW and 2SW females by the average number of eggs spawned by 1SW and 2SW females, following the fecundity estimates fixed by ICES WGNAS for the French stock unit ($fec_{1SW}=3450$ eggs/female and $fec_{2SW} = 6900$ eggs/female; ICES WGNAS 2021). Hence, for any female smolt migrating in year t , the reproductive potential is calculated as:

$$(20) \quad RP_t = \frac{N_{1SW_{t,f}} \times fec_{1SW} + N_{2SW_{t,f}} \times fec_{2SW}}{N_{smolt_{t,f}}} = p_{surv_t} \times (p_{mat_{t,f}} \times (s_1 \times fec_{1SW} - s_2 \times fec_{2SW}) + s_2 \times fec_{2SW})$$

We then quantify the expected and the realized contribution of the survival and maturation to the return rate (for each category of sea-age and sex) and to the reproductive potential. The expected contribution is plotted as a 2D surface response directly calculated from eq. (17)-(20). The expected contribution is to be compared with the realized values calculated from the survival and maturation rates estimated for each year over the study period. To quantify the realized contribution, following Pardo et al. (2021), we calculate the squared of the Pearson correlation coefficients (the classical R-squared), between the smolt return rate and the reproductive potential as measured in the left terms of eq. (17)-(20) and the estimated survival and maturation rates. The Pearson correlation coefficient was calculated for each MCMC iteration so as to capture the posterior uncertainty in the states variables and parameters.

MCMC simulations

Bayesian posterior distributions are estimated using Nimble R package (<https://r-nimble.org>; de Valpine et al. 2017) based on Markov Chain Monte Carlo (MCMC) methods. Each model is run with 3 independent chains of 500,000 iterations. The first 250,000 iterations are used as a burn-in period. Then one out of 10 iterations is kept to estimate the posterior distribution of each parameter reducing the autocorrelation in the chain, resulting of 25,000 final iterations for each chain. We check that all retained parameters respect the Gelman–Rubin diagnostic (Rhat statistic <1.05) (Gelman and Rubin 1992). The quality of fit of the model to the different sources of data is analyzed by plotting the distribution of the observation errors against the posterior distribution of the corresponding state variable.

Results

Model selection

Model selection was carried out in two steps. The first step consists in selecting the structure of variability of the maturation and survival rates among years and sex (M1-M12, **Table 2**). Based on the model structure selected at step 1, the second step consists in considering the additional influence of covariates to capture part of the variations of maturation and survival rates. The models that best explain abundance and sex ratio data are based on the model structure M8 (**Table 2**) that considers temporal variations in both survival and maturation, and an effect of the sex on the maturation rate but not on the survival. Extending the model M8 to include the influence of covariates (M13-M15; **Table 3**) does not modify the core structure of variations of the survival and maturation rates among years and sexes, and therefore does not impact the fit of the model to the different data sources. Hence the WAIC of the model M8 and of its extensions M13-M15 including covariates are roughly similar (**Table 3**). Among the models M13-M15, model M15 is finally retained as the covariates capture most of the temporal variability of the transition rates (see hereafter). In the following, all detailed results are therefore derived from model M15.

Table 2: Hypotheses on post-smolt survival ($psurv$) and maturation probability as one-sea winter ($pmat$) for each model scenario testing for A- temporal variability (effect of smolt-year t) and B- sex-effect on survival and maturation processes. WAIC criterion values are indicated for each model. For each scenario we checked that all parameters respect the R-hat convergence diagnostic ($Rhat < 1.05$).

Model	Surv			Pmat			W-AIC
	Year	Sex	Year x Sex	Year	Sex	Year x Sex	
1							1548
2				x			1382
3	x						563
4	x			x			359
5	x	x		x			351
6	x	x	x	x			380
7	x			x	X		183
8	x			x	X	x	179
9	x	x		x	X		186
10	x	x		x	X	x	181
11	x	x	x	x	X		186
12	x	x	x	x	X	x	180

Temporal variability and sex effect on survival and maturation

Models that consider temporal variability in both survival and maturation rates unambiguously outperform models with constant survival and/or maturation. WAIC drops from 1548 to 563 (**Table 2**, M1-3) when temporal variability is considered on survival only, to 1381 (**Table 2**, M2) when temporal variability is considered on maturation only, and to 359 (**Table 2**, M4) when temporal variability is considered on both survival and maturation. The gap in WAIC clearly arises from the inability of the model without any temporal variability to fit the abundance at both smolt and return stages (**Annexe 3 Figure A3.2**). Further drastic improvement of the fit to the different data sources, and especially to the sex ratio in smolt and returns, is obtained when considering that temporal variations of the maturation are different between males and females (**Table 2**, M7-12; **Annexe 3 Figure A3.2**). In particular, allowing for the possibility of the maturation rate to be lower for females than for males is needed to capture the strongly females-biased sex-ratio in 2SW returns. Considering different temporal variations between males and females (M8, WAIC=179) in addition to a difference in the average level of the maturation rate only (M7, WAIC=183) provides a slight model improvement. By contrast, considering sex-specific variations in the survival (M9-M12) does not further improve the model fit and was not retained in the final model structure.

The retained model M15, based on the model structure M8 with additional effect of covariates, exhibits a good fit to the different data sources (**Figure 2**). Smolt abundance increases since the 2000s, and the abundance of 2SW returns as well. The proportion of females at smolt and return stages exhibits slight variations over time but with no temporal trends. Proportion of females at the smolts stages is slightly biased towards females (average = 56%). Proportion of females is balanced for 1SW returns (average = 49%), but clearly biased towards females for 2SW returns (average = 88%). Some particularly high or low proportion of females in returns (e.g. 1SW returns in year 1998, 2SW returns in years 2006, 2010, 2011) cannot be fully captured by the model. The proportion of 1SW fish in returns (**Figure 2**, as directly calculated from the abundance by sex and sea-age in the model) declines for females from 87% in 1996 to 62% at the lowest in 2007 and 2010, and starts to increase again after 2011. This temporal signal appears much weaker for males.

Both survival and maturation rates vary over time, with a marked decline of the maturation rate between 2005 and 2010, especially for females (**Figure 3-a**). Survival is estimated at 11% on average but varies in time from 4 to 30% without any particular trend. The inter-annual variance of the survival (the variance of the common component $\sigma\epsilon^2$ only) has its posterior median estimated at 0.36 (**Annexe 3 Figure A3.3-a**). The maturation rate is on average 70% for females and 94% for males (**Figure 3-a**), and varies between 57%-84% for females and between 82%-98% for males (**Figure 3-a**). The decline in

the maturation rate for females directly relates to the decline in the proportion of 1SW fish in the females as observed at **Figure 2**. Variations of the maturation rate are weakly synchronous between males and females, but stronger for females in the natural scale. In the logit scale, temporal variability is decomposed into a common and sex-specific component (**Annexe 3 Figure A3.3-a**). Because of the distortion of values close to 1 in the logit-scale, the total inter-annual variance ($\sigma^2\psi + \sigma^2\omega_{sex}$) is much higher for males (0.93) than for females (0.30).

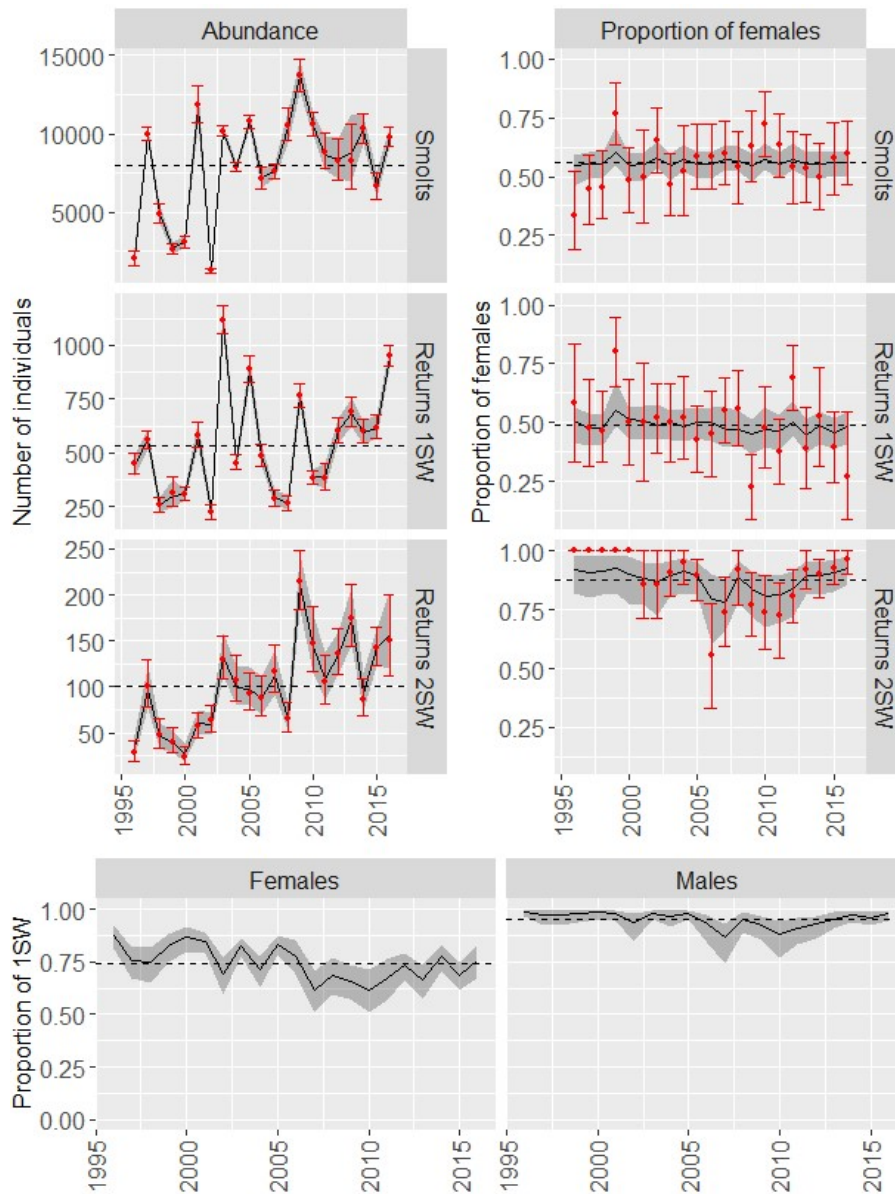


Figure 2: Fit to abundance and sex-ratio data for model M15 (Tab. 3) including temporal variability on both survival and maturation and inter-annual variations in the maturation different between males and females (but no effect of sex on the survival). Bottom-panel represent posterior estimates of the proportion of 1SW fish in returns for males and females separately from combined adult abundance and sex-ratios estimates. Black solid lines with shaded areas represent the median and the 95% credibility interval of the marginal posterior distribution of abundance and sex-ratio. Black horizontal line is the estimate inter-annual mean. Red dots with error bars represent the median and 95% credible interval of the sampling distribution used in the integrated model.

Influence of smolt body length and growth at sea on survival and maturation

The average body length of smolt at migration and the average growth during the first summer at sea capture a substantive amount of temporal variations in the survival and the maturation rates, respectively (M15; **Table 3**). Temporal variations in the smolt size anomaly (see the data at **Annexe 3 Figure A3.1**) explain 21.4% of the temporal variations of the survival rate for males and females confounded (**Table 3**; M15). The higher the body length, the higher the survival. Model predicts that the survival can increase from 0.08 to 0.19 when body length at smolt migration that increases from 139 mm (anomaly = -0.50) to 147 mm (anomaly = 0.54) (**Figure 3-b**).

Temporal variations of the summer growth anomalies explain 29.3% and 23.5% of the among year variations in the maturation rate for females and males respectively (**Table 3**; M15). Considering the cumulated growth during the freshwater phase and the first summer at sea does not improve the amount of variance explained (**Table 3**, M14). Much of the temporal variations in the cumulated growth arises from variations of growth during the first summer at sea. RivSum1 growth anomalies logically display similar variations than Sum1 growth anomaly (**Annexe 3 Figure A3.1**). Hence, there were logically no substantial support for including cumulated growth anomaly RivSum1 with regards to Sum1. The model in the logit scale includes an average sex effect but no effect of sex on the slope of the regression (see parameters estimates, **Annexe 3 Figure A3.3-b**, and slopes of the relationship in logit scale **Annexe 3 Figure A3.5**). However, because of the different intercept between sexes, the same variation of Sum1 growth anomalies leads to higher variations of the maturation rate (in the natural probability scale) for females than for males (**Annexe 3 Figure A3.3-b**). Model predict that the maturation rates can increase from 0.93 to 0.97 for males and from 0.61 to 0.79 for females for a summer growth that increases from 1.60 mm (anomaly = -0.56) to 1.75 mm (anomaly = 0.79).

Table 3: Hypotheses on post-smolt survival (*psurv*) and maturation probability as one-sea winter (*pmat*) for each model scenario testing for effect of smolt size (*Lsmolt*), first summer growth (*Sum1*) and the cumulated river + first summer growth (*RivSum1*) anomalies on survival and maturation processes. Model structure for *psurv* and *pmat* is based on model 8 (Tab. 2). WAIC criterion values are indicated for each model. For each scenario we checked that all parameters respect the *R-hat* convergence diagnostic ($R_{hat} < 1.05$). See Tab. A1 A&B for further details on equations structure for *psurv* and *pmat* in each model scenario. Percentages of explained variance by each covariate on *psurv* and *pmat* calculated as $1 - \sigma_{sex}^2(cov) / \sigma_{sex}^2(nocov)$ are indicated in the bottom table.

Model	Covariates on <i>psurv</i>	Covariates on <i>pmat</i>	WAIC	%Var.expl. <i>psurv</i>	%Var.expl. <i>pmat</i> (F)	%Var.expl. <i>pmat</i> (M)
8	None	None	179			
13	Lsmolt	None	180	21.8%		
14	Lsmolt	RivSum1	179	21.4%	30.5%	14.2%
15	Lsmolt	Sum1	179	21.4%	29.3%	23.5%

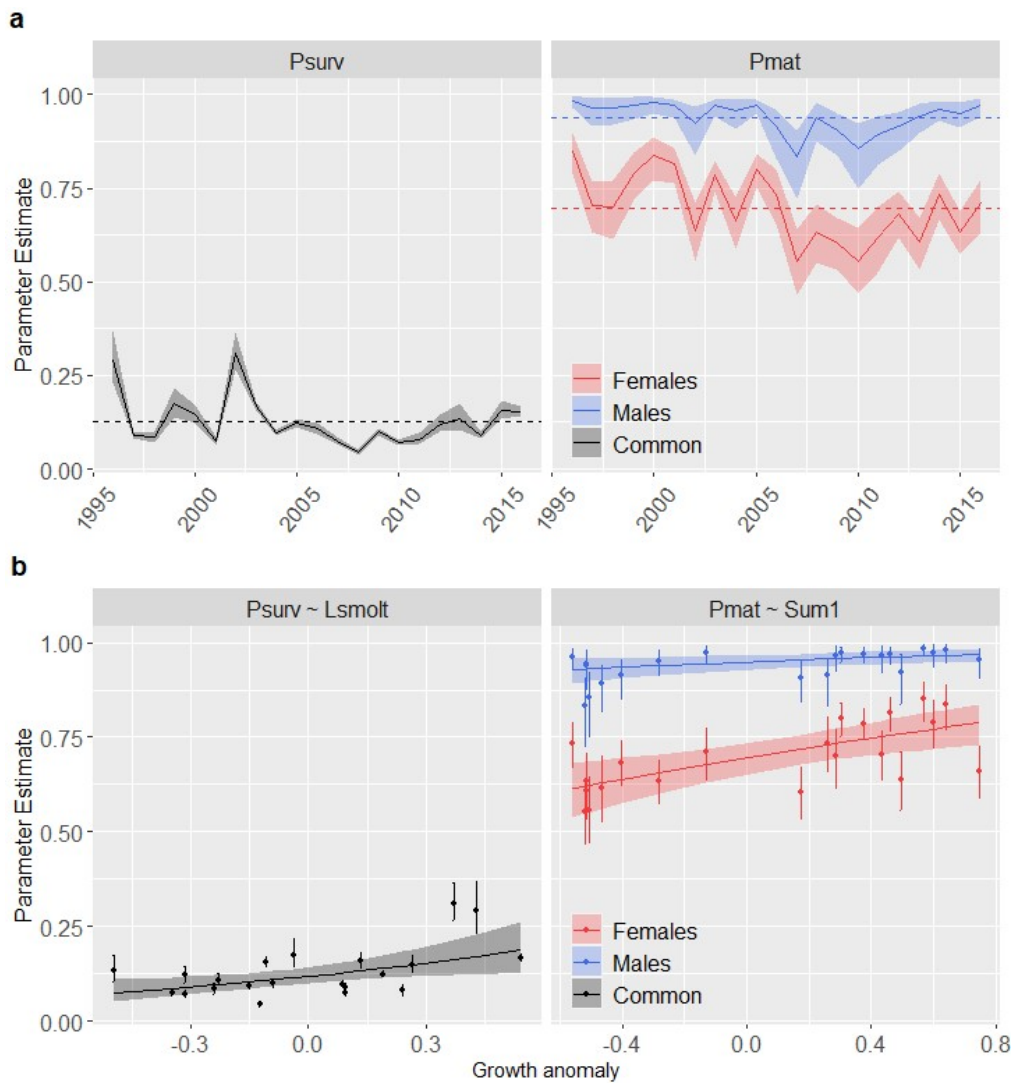


Figure 3: (a) Temporal fluctuations for the survival and maturation rates, and (b) relationship between the survival rate and the smolt body length at migration (L_{smolt}) and between the maturation rate and the growth during the first summer at sea ($Sum1$) from model M15 (Tab. 3). Black solid lines with shaded areas represent the median and the 95% credibility interval of the marginal posterior distribution of the survival and maturation rates (a) and for the logistic regression depending of covariates (b). Panel (b): points with errors bars represent marginal posterior distribution of survival and maturation rates (median and 95% credible intervals).

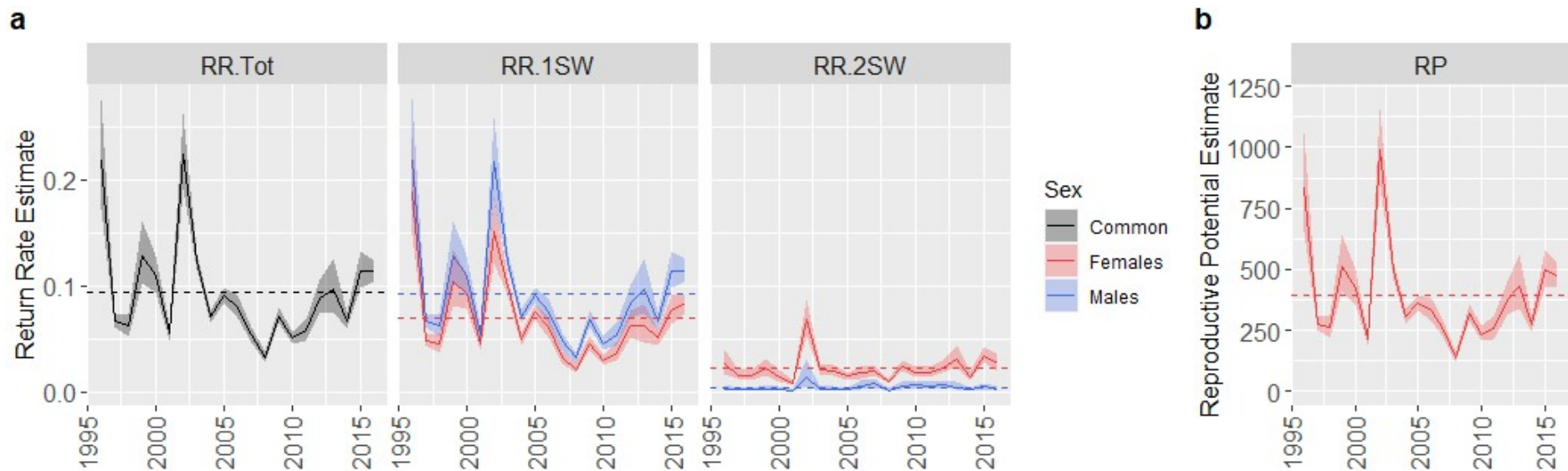


Figure 4: (a) Total return rates and decomposition in sea-age- (1SW/2SW) and sex- specific return rates fluctuations over time expressed in terms of smolt year and (b) reproductive potential estimates over time expressed in terms of smolt year from model M15 (Tab. 3). Shaded areas represent 95% confidence intervals. Dashed horizontal lines represent inter-annual means.

Contribution of survival and maturation to the return rates

Total return rates (as 1SW or 2SW fish, males and females confounded) exhibit huge temporal variations over the time series, around a 9.4% average, with particularly high values above 20% for smolts migrating in years 1995 and 2002 (**Figure 1-a**). Lowest return rates (5%, 3%, 5%, and 5%) are reached in years 2001, 2006, 2010, 2011. As expected, because 1SW fish represent the great majority of returns, the average return rate across years (7.9%) and temporal variations of return rates as 1SW fish are close to those of the total return rates. By contrast, return rates as 2SW are much lower (average 1.4%) and have temporal variations different than those of the total return rate. Return rates as 1SW are slightly higher for males (average 9.2%) than for females (average) 6.9%, but return rates as 2SW fish are about five times higher for females (average 2.2%) than for males (average 0.4%). The reproductive potential, measured as the number of eggs spawned per female smolt varies between 142 and 988 (average 393) over the time series with no particular time trends (**Figure 4-b**).

Theoretical response surface directly derived from equations 19 and 20 show that both RR and RP are expected to be much more sensitive to survival rate than to the maturation rate (**Figure 5 a-b**). The total RR and the RP increases linearly with increasing survival rate. The influence of the maturation rate is expected to be much weaker. The total RR is only weakly positively influenced by the maturation rate, because increasing the maturation rate favors the returns as 1SW fish that have a higher post-maturation survival (s_1) than 2SW fish (s_2). On the contrary the RP is slightly negatively influenced by the maturation rate, because a lower maturation rate favors the return of 2SW fish, which are mostly females with a high fecundity. In this case, the gain in fecundity of returning as 2SW fish overcome the loss in fish number.

The realized contribution of the temporal variations of survival and maturation to the temporal variation of the RR, as estimated from the model fitted a posteriori, are consistent with the expectation (**Figure 5-c**). The contribution of the survival rate to the total RR is strong (positive correlation, $R^2=99.9\%$ for females and 99.7% for males), and the contribution of the maturation rate is much lower (positive correlation, $R^2=9.0\%$ for females and $R^2=11.9\%$ for males). As expected too, the temporal variation of the survival explains most of the variation in RP (positive correlation, $R^2=99.0\%$). But contrary to our expectations, we observe a low and positive correlation between inter-annual variations of the maturation rate and RP ($R^2=4.8\%$; **Figure 5-c**). This results from the positive correlation between estimates of survival and maturation rates across years (Pearson $R^2 = 10.4\%$ for males and 11.5% for females; see Fig. 5a-b, Fig. A4). Because survival and maturation covary positively over the time series, the negative effect of an increase in the maturation rate on RP is balanced by a positive effect of an increase in the maturation rate.

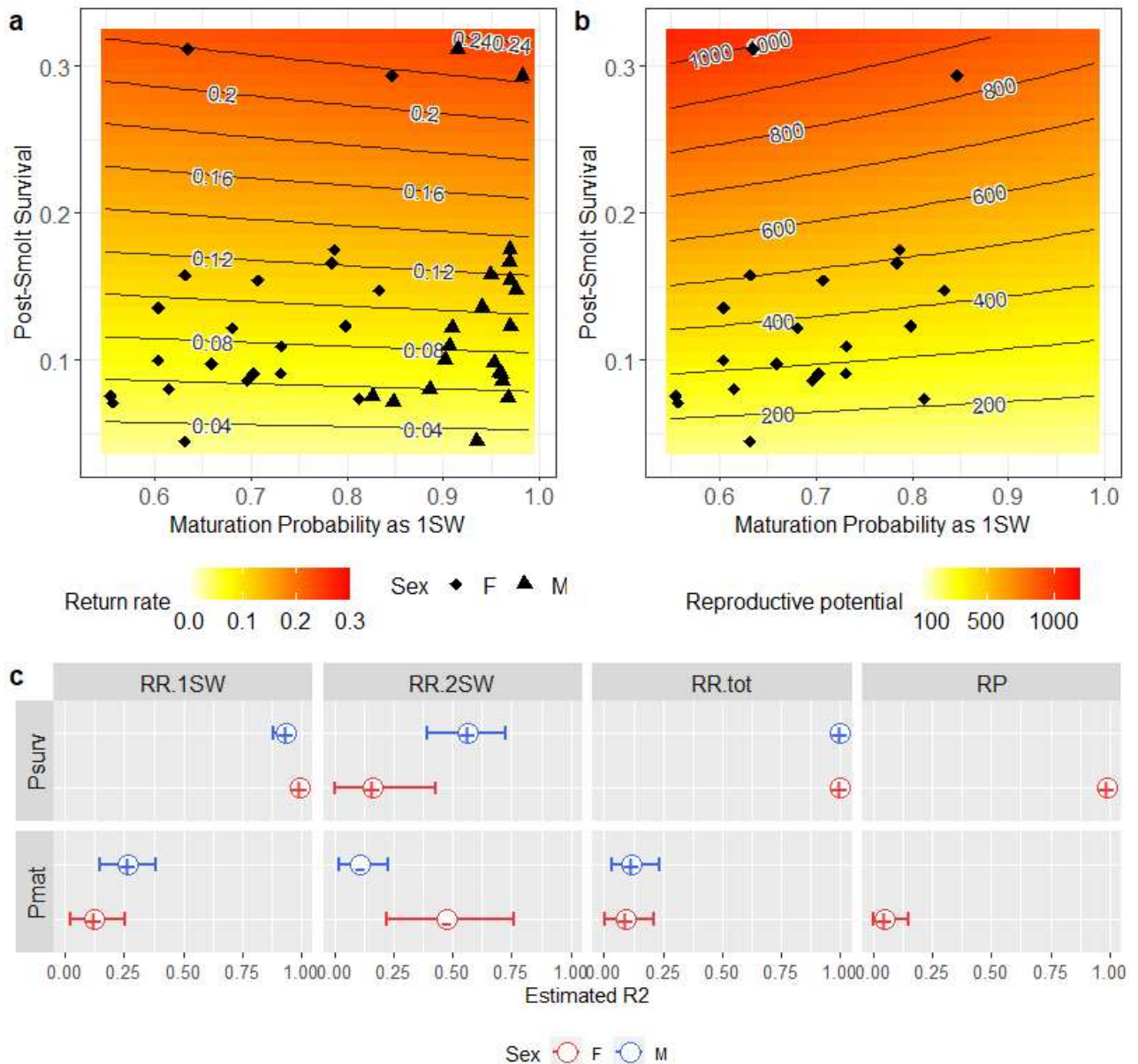


Figure 5: Theoretical surface response for (a) total return rates and (b) reproductive potential as functions of post-smolt survival and maturation probability as one-sea winter (1SW). Points represent estimated values for $psurv_y$, $pmat_{M,y}$ and $pmat_{F,y}$ for males and females separately from the model. (c) Estimations of the classical R-squared between the smolts return rates (age specific return rates RR.1SW and RR.2SW and total return rate RR.tot), the reproductive potential (RP.tot) and the estimated parameters $psurv_y$, $pmat_{F,y}$ and $pmat_{M,y}$. The sign of the correlation is indicated inside the circles.

When looking at the return rates separately for 1SW and 2SW and for males and females, the contribution of survival and maturation rates to the temporal variation of the RR are more balanced, especially for 2SW. The contribution of survival rate to variations in 1SW RR is still very high (positive correlation, $R^2=99.4\%$ for females and $R^2=93.4\%$ for males), and the contribution of the maturation rate remains low (positive correlation, $R^2=12.5\%$ for females and 26.2% for males). The contribution of survival to the 2SW RR is lower than for 1SW (positive correlation, $R^2=16.4\%$ for females and $R^2=56.6\%$ for males). By contrast with 1SW fish, the contribution of the temporal variation of the maturation rate

to the RR as 2SW is rather high especially for females ($R^2= 47.2\%$ for females and 10.5% for males) and, as expected, the correlation is negative as increasing the maturation rate decreases the number of 2SW in returns (**Figure 5-c**).

Discussion

A framework to explore demographic mechanisms of the marine phase of A. salmon life cycle

The complexity of salmon life history, and the difficulty in observing salmon at sea has fueled uncertainties on the mechanisms and the drivers of the changes in survival, maturation, and the resulting abundance and composition of returns. In this study we developed an integrated stage- and sex-structured population model that articulates key demographic processes controlling survival at sea and maturation decision for males and females separately. By linking the growth of fish to return rate, sex and age structure of returns, and ultimately the reproductive potential, our model improves our ecological knowledge of the past influence of environmental conditions on population dynamics and productivity. It could also be used to predict the effect of future environmental changes and to provide indicators for management decision making. The model was fitted to the data available from the survey of the Scorff population, one of the ICES index river (ICES 2021). But the structure of our model is transferable to other index rivers that serve as a reference for regional or national management. It provide new insights to the demographic and ecological mechanisms that could also be transferred to life cycle models built at a larger scale, like the one developed to assess A. salmon stock status at the scale of the North Atlantic basin (Olmos et al. 2019, 2020).

Our model offers a framework to explore demographic and ecological hypotheses occurring over the non-observed marine life of A. salmon. In particular, the explicit decomposition of smolt-to-adult transition into non observed post-smolt stages that undertake successive survival and maturation transitions overcomes the limitation of considering return rate as a direct proxy of marine survival (Chaput 2012; Massiot-Granier et al. 2014; Olmos et al. 2019). Similar to the study on Atlantic salmon populations in Canada by Pardo et al. (2021), our results illustrate that trends in returns in Scorff River also depend on change in the maturation rate, which influences the balance between short sojourn at sea associated with reduced mortality and long sojourn at sea associated with a higher mortality.

Our framework can be used to test hypotheses about the ecological drivers of the recent change in post-smolt survival and maturation rate. Given the importance of growth-related mechanisms in shaping A. salmon life history, we used the model to assess the influence of body length at smolts migration and marine growth on the dynamics of A. salmon life at sea. Similar to Jacobson et al. (2021) we developed a quantitative assessment of the impact of the smolt size on their survival at sea. In

In addition, the structure of our model allows to estimate the impact of growth on maturation, and its cumulated impact on return rate. Ultimately, this mechanistic approach helps to better understand the dynamics of populations in a changing environment and may be used to simulate the response of populations under different scenarios of growth condition in freshwater and at sea.

Our model is sex-specific and better accounts for available experimental and theoretical knowledge that long highlighted contrasted life history trajectories in males and females. Very few empirical evidence of differences in smolt to adult transition rates between males and females in salmonids exist in the literature. This is partly due to the difficulty in assessing the sex of salmonids in non-mature individuals. Recent development of molecular sexing for A. salmon (Yano et al. 2013; Quéméré et al. 2014; King and Stevens 2019), and the development of large datasets of sex data as part of routine monitoring of wild populations, allow to overcome this limitation and to improve the biological realism of the model by separating males and females. This results in a better representation of population dynamics in response to changing environmental conditions in freshwater and at sea. As such, we greatly encourage the acquisition of sex information in smolts and returning adults and the development of sex-specific modelling approach.

New insights into the drivers of survival and maturation schedule

Our sex-specific modelling approach fitted to sex specific smolt and adult data provides the first explicit quantitative assessment of sex-specific post-smolt survival. Interestingly, we find no support for the existence of sex-specific survival in our A. salmon population. This result contrasts with reported cases of sex-specific survival involving different foraging and growth strategies. In some Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations, differential mortality between males and females, potentially in relation with different growth, have been reported (Spidle et al. 1998). Also, weak differences between males and females survivorship was demonstrated in some steelhead populations during smolt migration (Thompson et al. 2016). In Masu salmon, higher mortality for female smolts during migration from river to lake was reported and attributed to a more intensive foraging behavior with its greater inherent risks undertaken by females (Tamate and Maekawa 2004). Similar assumptions on sex-specific foraging and risk-taking behaviors was reported in the anadromous Coho salmon (Holtby and Healey 1990) and in other fish species (Swain 1997). Those differences in behavior between sexes often results in differences in size at the same age that in turn can explain differences in survival from size selective survival.

Our results suggest a significant positive relationship between body length at smolt migration and early marine phase of post-smolt that confirms previous results obtained on other European and North American populations (Meekan et al. 1998; Russell et al. 2012; Armstrong et al. 2018; Gregory et al.

2019). This has important management implications as it exemplifies that, in addition to maximizing the smolt number, maximizing the length of the migrating smolt may also be an important leverage to maximize returns. Our results show that temporal variations in smolt length explain 21.4% of the variation in post-smolt survival, and suggest that survival rate can vary 2.4 times between a smolts of 13.9 cm and 14.7 cm (fork length). Those results were fully consistent with previous ones obtained by Gregory et al. (2019) and Simmons et al. (2021) on the Frome River (UK). Those authors found that smolt length between 12 and 16 cm may increase 1SW return rate by a factor two to three. This supports the “bigger-is-better” paradigm based on the hypothesis of size-selective mortality during ocean migration (Armstrong et al. 2018; Gregory et al. 2018, 2019). Size selective mortality may be due to higher capacity of large smolts to escape predators (Dieperink et al. 2002; Berejikian et al. 2016; Friedland et al. 2017), and may be particularly strong in the early phase of the marine migration. However, other studies balance these results. Jonsson et al. (2017) suggest that medium-sized smolts (14-19 cm) have the highest survival thanks to an adapted migration timing to escape predators, whereas shorter (<13 cm) and longer (>20 cm) smolts that migrate at other time of the year experiment higher mortality from predation pressure.

Some authors have suggested that the early marine survival rate could also depend on the growth at sea (Friedland 2000; Friedland et al. 2009; Tillotson et al. 2021). Indeed, we observe a positive effect of Sum1 on post-smolt survival, which is however weaker than that of Lsmolt. However, the growth at sea, as measured from scales, was only available from fish that survived the marine sojourn. Thus marine growth variables may be biased towards high values if growth-selective mortality at sea is at play. Nevertheless, we evidenced a positive correlation at the population level between the body length at smolt migration and the growth during the first summer at sea, making impossible to conclude to an effect of these variables independently. Hence, we cannot reject an effect of growth over first summer on early survival at sea as proposed by Friedland et al. (1993, 2009) and Friedland (2000).

Our sex-specific modelling provides further evidence to the hypothesis of a sex-specific maturation decision, with males having higher probability to mature as 1SW than females. Because of strong sex differences in the maturation rates, females have lower and more variable maturation rate. We also show that growth during the first summer at sea affect the maturation rate differently for males and females. In total, we estimated that temporal variation of summer growth is likely to explain 29.3% of the temporal variations in the maturation rate of female fish, against 23.5% for males. This result is consistent with previous studies accumulating evidence for proximal mechanisms showing that the body length reached at the end of the first summer at sea partly determines the decision to mature after only one sea winter or to delay the maturation (Rowe and Thorpe 1990; Silverstein et al. 1998; Campbell et al. 2003; Trehin et al. 2021). Sex difference in maturation rate may result from sexual

difference in metabolic and physiological costs of reproduction explaining that females require a larger size to achieve the same probability to mature as 1SW (Erkinaro et al. 2019; Mobley et al. 2020, 2021; Tréhin et al. 2021). We show that summer growth induces stronger variations in the maturation rate for females (57% to 84%) whereas male maturation rates remain high and more stable (82% to 98%). First summer growth observed on scales of fish from the Scorff population was characterized by two periods: high growth period before 2005, low growth period after a brutal decline in 2005. This results in a change in the population age-structure with the proportion of 1SW declining from 87% in 1996 to 62% at the lowest in 2007 and 2010. This decline is weaker for males but it induces a substantial change in the sex-ratio of 2SW with males reaching up to 20%. But note however that both maturation and growth are heritable traits (Beacham and Murray 1988; Debes et al. 2014, 2019) under the control of a combination of environmental conditions and genotype. IN particular, part of the variations in sex-specific maturation rate can be attributable to change in the frequency of a major-effect allele (Barson et al. 2015; Czorlich et al. 2018). Further model improvement should consider integrating heritability in these traits to contrast part of inter-annual variability attributable to a genetic and a plastic response to environmental factors.

By integrating survival and maturation rates between the smolts and the return stage for males and females separately, we show that variations in the return rates are mostly explained by variations in survival. On the other hand, variations in other processes such as maturation generate variations of returns rates between the two sexes and the two sea-ages, and ultimately shape the sea-age composition and sex-ratio of returns.

Return rate, as the result of survival and maturation mechanisms taking place at sea, does not exhibit noticeable trend over the study period. When considering the total return rates for both sea age classes confounded, return rates for males and females are similar over time. When looking at differences between sexes, 1SW males have higher return rates than 1SW females whereas 2SW females return rates are higher than for 2SW males, and also more variable in time. This underlines the interest of considering males and females dynamics separately because female's returns variations specifically control reproductive potential through eggs deposition.

Our results show that temporal variations in the post-smolt survival contribute the most to temporal variations in abundance at the return stage. Although weaker, the contribution of the maturation rate is non negligible in explaining the variability in the return rate of 2SW females. This results is consistent with Pardo et al. (2021) who show that the variations in the post-smolt survival dominates the variations in the return rates for salmon in North American rivers. Also, Piou et al. (2015) and Pardo et al. (2021) highlighted a similar weaker but significant contribution of the maturation rate, with the

strength of the contribution of maturation to return rate differing between populations (Pardo et al. 2021), thus counterbalancing the idea that dynamics of salmon populations only result from the decline of survival. We highlight that contribution of the maturation rates may increase when considering males and females return rates separately.

The contribution of the maturation rate in explaining temporal variations in reproductive potential was expected to be higher than for return rate. It was assumed that an increase in maturation rate, which would produce a higher proportion of low-fecund 1SW, would lead to a decrease in the reproductive potential. However, interestingly, survival and maturation estimates were positively correlated over time. Hence, an increase in the maturation rate is balanced by an increase in the survival rate, thus resulting in a weak positive correlation between maturation rate and reproductive potential.

The positive correlation between first year survival rate and maturation rate may be a general pattern. The same pattern was also observed in 5 out of 7 rivers in North America (Pardo et al. (2021)). This could result from interactions in growth over subsequent periods. Seasonal growth is not only determined by environmental conditions over this period but also by prior growth periods (Tillotson et al. 2021). In Scorff preliminary analyses demonstrate positive correlation in the between year variations of freshwater and first summer growth (Lsmolt, Sum1) which could indirectly generate positive correlation between survival and maturation. Moreover as previously stated we could not exclude a positive effect of growth at sea on post-smolt survival itself. But strength and sign of the correlation between growth and survival may differ among populations (Friedland et al. 2005 p. 200; Izzo and Zydlewski 2017; Tillotson et al. 2021). Recent studies document non-stationary mechanisms linking environment, growth, survival and maturation impacting salmon productivity dynamics (Tillotson et al. 2021). Particularly mechanisms determining post-smolt survival diverged between North American and European stocks in the early 1990s: European populations' survival remains growth mediated whereas growth and survival became uncorrelated in North American stocks.

Limitations and future research avenues

The egg deposition was considered as a proxy of the reproductive potential and calculated using a constant fecundity. However, reduced marine growth conditions may reduce the body condition of returning adults (size and/or weight at age) Such declines in the recent years have been described in Scorff population and in many other populations in France (Bal et al. 2017), Scotland (Ikpewe et al. 2020; Todd et al. 2020), Wales (Ikpewe et al. 2020), Norway (Jonsson et al. 2016). Those decline are likely affecting the reproductive success of individuals and ultimately the population growth rate (Chaparro-Pedraza and Roos 2019). Body length / weight at return is an important factor influencing reproductive potential directly through the eggs deposition because of a direct weight/fecundity

relationship (Jacobson et al. 2021) or through a lower survival in rivers leading to a lower reproductive success (Fleming 1996). Body length of females may have a direct impact on the number of eggs, their size and their energetic content (Heinimaa and Heinimaa 2004; Dickerson et al. 2005).

Using growth at sea measured from the scales of returning fish may lead to a bias (the so called "winners" bias) in inferences. Indeed, data from returning adults provide a non-random sample of the population, as it only represents individuals that survived to the marine phase (Izzo and Zydlewski 2017; Todd et al. 2020). Size-selective mortality may have selected for the fast growing individuals, or the larger individuals. This may bias the estimations of growth at sea toward high values in the former case, or this pattern may be counteracted by fishing mortality (Salminen et al. 1995). This may also bias estimates of the relationship between growth and maturation towards larger maturation threshold. However being able to detect such relationships despite a potentially reduced range of growth values highlight the robustness of the effect. Data sampled at intermediate stages at sea may be considered for model improvement to better quantify size-selective phenomenon that could occur throughout the marine phase.

As in all stage-based population model, all individuals in the same class are considered to have the same transition rate. This precludes from considering the influence of body length or growth at sea at the individual level. This even does not allow for tracking the length distribution of the population across life stages and eventually how size selective demographic process influence this distribution. Also, such a population model does not allow for modelling tradeoff in life history traits among individuals. Neither, they do not allow, to assess the medium to long term consequences of evolutionary consequences of environmental changes that disrupt the selection forces.

Another limitation in estimating survival is that direct observations of salmon at sea were not available in this study making difficult to partition survival over different periods. As a strong hypothesis to overcome this limitation, our model attributes all temporal variability in the model to processes occurring during first summer at sea. The model considers fixed and constant survival over the supplementary months at sea post-maturation decision for 1SW (s_1) and 2SW (s_2). Yet, estimations of post-smolt survival and maturation rates, as well as their relative contribution to return rates and reproductive potential are dependent of those arbitrarily fixed values for s_1 and s_2 . Considering constant survival over the second year at sea may be unrealistic. Indeed, it is unlikely that 1SW and 2SW fish experience the same environment during their additional months at sea before returning to freshwater. Existing knowledge on South European salmon migration routes suggests that after overwintering in the Norwegian sea 1SW directly return to natal rivers whereas 2SW stay at sea a second year and may use feeding zones situated in West Greenland (Dadswell et al. 2010; Reddin et

al. 2012; Renkawitz et al. 2015; Bradbury et al. 2021). In particular, rapid warming of sea surface temperature in West Greenland, the key foraging area for 2SW fish during the second year at sea, correlates with a decline in energetic quality of preys used by salmon (Taboada and Anadón 2012; Renkawitz et al. 2015) and was shown to impact the marine productivity of 2SW stock component in North Ae America (Mills et al. 2013). Mobilizing new data on salmon sampled at sea (Renkawitz et al. 2015; Gilbey et al. 2021; Utne et al. 2021b, 2021a; Bradbury et al. 2021) and developing modelling approaches to separate out the survival before and after maturation decision is a key challenge for future research (Pardo et al. 2021).

Aknowledgements

We are grateful to all the people involved in collecting the data used in this study, scale reading and molecular sexing, including present and past members of INRAE 1036 U3E, INRAE 0985 ESE and the local angling association. We thank Frédéric Marchand in charge of scales data collection, Ludivine Lamireau in charge of the scale reading, and Anne-Laure Besnard, Lisa Meslier and Thibaut Jousseume in charge of the genetic sexing. The study was part-funded by the European Regional Development Fund through the Interreg Channel VA Programme (project: SAMARCH), which funded the salary of CT and SDG and provided financial support for data collection and analysis.

References

- Aas, Ø., Klemetsen, A., Einum, S., and Skurdal, J. 2010. *Atlantic Salmon Ecology*. John Wiley & Sons, Oxford: Wiley-Blackwell.
- Aprahamian, M.W., Davidson, I.C., and Cove, R.J. 2008. Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia* 602(1): 61–78. doi:10.1007/s10750-008-9286-3.
- Armstrong, J.D., McKelvey, S., Smith, G.W., Rycroft, P., and Fryer, R.J. 2018. Effects of individual variation in length, condition and run-time on return rates of wild-reared Atlantic salmon *Salmo salar* smolts. *J Fish Biology* 92(3): 569–578. doi:10.1111/jfb.13548.
- Azam, D., Basilico, L., Beaulaton, L., Marchand, F., and Prévost, E. 2020. Trois décennies d'observations et de recherche sur les poissons migrateurs. Office français de la biodiversité: 60p.
- Bærum, K.M., Finstad, A.G., Ulvan, E.M., and Haugen, T.O. 2021. Population consequences of climate change through effects on functional traits of lentic brown trout in the sub-Arctic. *Sci Rep* 11(1): 11-12. doi:10.1038/s41598-021-94350-x.
- Baglinière, J.L., Bomassi, P., Bousquet, B., Chancerel, F., De Pontual, H., Dumas, J., Euzenat, G., Fontenelle, G., Fournel, F., Gayou, F., Luquet, J.F., Maise, G., Martin Ventura, J.A., Marty, A., Nihouarn, A., Porcher, J.P., Prevost, E., Prouzet, P., Pustelnik, G., Richard, A., and Troadec, H. 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale : utilisation pratique et difficultés de la méthode. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* (298): 69–105. doi:10.1051/kmae:1985002.

- Bal, G., Montorio, L., Rivot, E., Prévost, E., Baglinière, J.-L., and Nevoux, M. 2017. Evidence for long-term change in length, mass and migration phenology of anadromous spawners in French Atlantic salmon *Salmo salar*: changing s. salar size and phenology. *J. Fish Biol* 90(6): 2375–2393. doi:10.1111/jfb.13314.
- Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change. *PNAS* 103(16): 6248–6251. doi:10.1073/pnas.0510397103.
- Barson, N.J., Aykanat, T., Hindar, K., Baranski, M., Bolstad, G.H., Fiske, P., Jacq, C., Jensen, A.J., Johnston, S.E., Karlsson, S., Kent, M., Moen, T., Niemelä, E., Nome, T., Næsje, T.F., Orell, P., Romakkaniemi, A., Sæggrov, H., Urdal, K., Erkinaro, J., Lien, S., and Primmer, C.R. 2015. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. *Nature* 528(7582): 405–408. doi:10.1038/nature16062.
- Beacham, T.D., and Murray, C.B. 1988. Genetic analysis of growth and maturity in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Genome* 30(4): 529–535. doi:10.1139/g88-089.
- Berejikian, B., Moore, M., and Jeffries, S. 2016. Predator-prey interactions between harbor seals and migrating steelhead trout smolts revealed by acoustic telemetry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 543: 21–35. doi:10.3354/meps11579.
- Bradbury, I.R., Lehnert, S.J., Messmer, A., Duffy, S.J., Verspoor, E., Kess, T., Gilbey, J., Wennevik, V., Robertson, M., Chaput, G., Sheehan, T., Bentzen, P., Dempson, J.B., and Reddin, D. 2021. Range-wide genetic assignment confirms long-distance oceanic migration in Atlantic salmon over half a century. *ICES Journal of Marine Science (fsaa152)*. doi:10.1093/icesjms/fsaa152.
- Britten, G.L., Dowd, M., and Worm, B. 2016. Changing recruitment capacity in global fish stocks. *PNAS* 113(1): 134–139. doi:10.1073/pnas.1504709112.
- Buckland, S.T., Newman, K.B., Thomas, L., and Koesters, N.B. 2004. State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecological Modelling* 171(1): 157–175. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.08.002.
- Buoro, M., Servanty, S., Beaulaton, L., and Prévost, E. 2019. Estimation and standardisation of Atlantic salmon abundance time series on DiaPFC ORE rivers | Zenodo. Available from <https://zenodo.org/record/3275148#.XtiR7EHgphE> [accessed 4 June 2020].
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.-C., and Watson, R. 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328(5982): 1164–1168. doi:10.1126/science.1187512.
- Campbell, B., Dickey, J.T., and Swanson, P. 2003. Endocrine Changes During Onset of Puberty in Male Spring Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Biol Reprod* 69(6): 2109–2117. doi:10.1095/biolreprod.103.020560.
- Chaparro-Pedraza, P.C., and Roos, A.M. de. 2019. Environmental change effects on life-history traits and population dynamics of anadromous fishes. *J. Anim. Ecol.* 88(8): 1178–1190. doi:10.1111/1365-2656.13010.
- Chaput, G. 2012. Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES J. Mar. Sci.* 69(9): 1538–1548. doi:10.1093/icesjms/fss013.

- Crozier, L.G., and Hutchings, J.A. 2014. Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evolutionary Applications* 7(1): 68–87. doi:10.1111/eva.12135.
- Czorlich, Y., Aykanat, T., Erkinaro, J., Orell, P., and Primmer, C.R. 2018. Rapid sex-specific evolution of age at maturity is shaped by genetic architecture in Atlantic salmon. *Nature ecology & evolution* 2(11): 1800–1807. doi:10.1101/317255.
- Dadswell, M.J., Spares, A.D., Reader, J.M., and Stokesbury, M.J.W. 2010. The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: the 'Merry-Go-Round' hypothesis. *J. Fish Biol.* 77(3): 435–467. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02673.x.
- Debes, P.V., Fraser, D.J., Yates, M., and Hutchings, J.A. 2014. The Between-Population Genetic Architecture of Growth, Maturation, and Plasticity in Atlantic Salmon. *Genetics* 196(4): 1277–1291. doi:10.1534/genetics.114.161729.
- Debes, P.V., Piavchenko, N., Ruokolainen, A., Ovaskainen, O., Moustakas-Verho, J.E., Parre, N., Aykanat, T., Erkinaro, J., and Primmer, C.R. 2019. Large single-locus effects for maturation timing are mediated via condition variation in Atlantic salmon. *BioRxiv*. doi:10.1101/780437.
- Dickerson, B.R., Brinck, K.W., Willson, M.F., Bentzen, P., and Quinn, T.P. 2005. Relative Importance of Salmon Body Size and Arrival Time at Breeding Grounds to Reproductive Success. *Ecology* 86(2): 347–352. doi:10.1890/03-625.
- Dieperink, C., Bak, B.D., Pedersen, L.-F., Pedersen, M.I., and Pedersen, S. 2002. Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. *Journal of Fish Biology* 61(3): 848–852. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb00917.x.
- Erkinaro, J., Czorlich, Y., Orell, P., Kuusela, J., Falkegård, M., Lämsman, M., Pulkkinen, H., Primmer, C.R., and Niemelä, E. 2019. Life history variation across four decades in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 76(1): 42–55. doi:10.1139/cjfas-2017-0343.
- Flávio, H., Kennedy, R., Ensing, D., Jepsen, N., and Aarestrup, K. 2020. Marine mortality in the river? Atlantic salmon smolts under high predation pressure in the last kilometres of a river monitored for stock assessment. *Fisheries Management and Ecology* 27(1): 92–101. doi:10.1111/fme.12405.
- Fleming, I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Rev Fish Biol Fisheries* 6(4): 379–416. doi:10.1007/BF00164323.
- Friedland, K.D. 1998. Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 119–130.
- Friedland, K.D. 2000. Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *ICES J. Mar. Sci.* 57(2): 419–429. doi:10.1006/jmsc.1999.0639.
- Friedland, K.D., Clarke, L.M., Dutil, J.-D., and Salminen, M. 2005. The relationship between smolt and postsmolt growth for Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Gulf of St. Lawrence. *Fishery Bulletin*: 8.
- Friedland, K.D., Dannewitz, J., Romakkaniemi, A., Palm, S., Pulkkinen, H., Pakarinen, T., and Oeberst, R. 2017. Post-smolt survival of Baltic salmon in context to changing environmental conditions and predators. *ICES J. Mar. Sci.* 74(5): 1344–1355. doi:10.1093/icesjms/fsw178.
- Friedland, K.D., and Haas, R.E. 1996. Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon. *J Fish Biology* 48(1): 1–15. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01414.x.

- Friedland, K.D., MacLean, J.C., Hansen, L.P., Peyronnet, A.J., Karlsson, L., Reddin, D.G., Ó Maoiléidigh, N., and McCarthy, J.L. 2009. The recruitment of Atlantic salmon in Europe. *ICES J. Mar. Sci.* 66(2): 289–304. doi:10.1093/icesjms/fsn210.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G., and Kocik, J.F. 1993. Marine survival of North American and European Atlantic salmon: effects of growth and environment. *ICES Journal of Marine Science* 50(4): 481–492. doi:10.1006/jmsc.1993.1051.
- Gelman, A., and Rubin, D.B. 1992. Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. *Statistical Science* 7(4): 457–472. Institute of Mathematical Statistics. doi:10.1214/ss/1177011136.
- Gilbey, J., Utne, K.R., Wennevik, V., Beck, A.C., Kausrud, K., Hindar, K., Leaniz, C.G. de, Cherbonnel, C., Coughlan, J., Cross, T.F., Dillane, E., Ensing, D., García-Vázquez, E., Hole, L.R., Holm, M., Holst, J.C., Jacobsen, J.A., Jensen, A.J., Karlsson, S., Maoiléidigh, N.Ó., Mork, K.A., Nielsen, E.E., Nøttestad, L., Primmer, C.R., Prodöhl, P., Prusov, S., Stevens, J.R., Thomas, K., Whelan, K., McGinnity, P., and Verspoor, E. 2021. The early marine distribution of Atlantic salmon in the North-east Atlantic: A genetically informed stock-specific synthesis. *Fish and Fisheries* 22(6): 1274–1306. doi:10.1111/faf.12587.
- Gregory, S.D., Armstrong, J.D., and Britton, J.R. 2018. Is bigger really better? Towards improved models for testing how Atlantic salmon *Salmo salar* smolt size affects marine survival. *J Fish Biology* 92(3): 579–592. doi:10.1111/jfb.13550.
- Gregory, S.D., Ibbotson, A.T., Riley, W.D., Nevoux, M., Lauridsen, R.B., Russell, I.C., Britton, J.R., Gillingham, P.K., Simmons, O.M., and Rivot, E. 2019. Atlantic salmon return rate increases with smolt length. *ICES J. Mar. Sci.*: fsz066. doi:10.1093/icesjms/fsz066.
- Gross, M. 2019. Salmon face uphill struggle. *Current Biology* 29(24): R1269–R1272. doi:10.1016/j.cub.2019.11.074.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., and Watson, R. 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319(5865): 948–952. doi:10.1126/science.1149345.
- Hansen, L.P., and Quinn, T.P. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 104–118.
- Hanson, N., Ounsley, J., Burton, T., Auer, S., Hunt, J.H., Shaw, B., Henderson, J., and Middlemas, S.J. 2020. Hierarchical analysis of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) fecundity in relation to body size and developmental traits. *J Fish Biology* 96(2): 316–326. doi:https://doi.org/10.1111/jfb.14181.
- Heinimaa, S., and Heinimaa, P. 2004. Effect of the female size on egg quality and fecundity of the wild Atlantic salmon in the sub-arctic River Teno. *Boreal environment research* 9(1): 55–62.
- Hoegh-Guldberg, O., and Bruno, J.F. 2010. The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328(5985): 1523–1528. doi:10.1126/science.1189930.
- Holtby, L.B., and Healey, M.C. 1990. Sex-Specific Life History Tactics and Risk-Taking in Coho Salmon. *Ecology* 71(2): 678–690. doi:10.2307/1940322.
- Hutchings, J.A., and Jones, M.E.B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 22–47.
- ICES. 2021. Working Group on North Atlantic Salmon. ICES. doi:10.17895/ICES.PUB.7923.

- Ikpewe, I.E., Baudron, A.R., Ponchon, A., and Fernandes, P.G. 2020. Bigger juveniles and smaller adults: Changes in fish size correlate with warming seas. *Journal of Applied Ecology* 58(4): 847–856. doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13807>.
- Izzo, L.K., and Zydlewski, J. 2017. Retrospective Analysis of Seasonal Ocean Growth Rates of Two Sea Winter Atlantic Salmon in Eastern Maine Using Historic Scales. *Marine and Coastal Fisheries* 9(1): 357–372. doi:[10.1080/19425120.2017.1334723](https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1334723).
- Jacobson, P., Whitlock, R., Huss, M., Leonardsson, K., Östergren, J., and Gårdmark, A. 2021. Growth variation of Atlantic salmon *Salmo salar* at sea affects their population-specific reproductive potential. *Marine Ecology Progress Series* 671: 165–174. doi:[10.3354/meps13734](https://doi.org/10.3354/meps13734).
- Jenouvrier, S., Desprez, M., Fay, R., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Delord, K., and Caswell, H. 2018. Climate change and functional traits affect population dynamics of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 87(4): 906–920. doi:[10.1111/1365-2656.12827](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12827).
- Jonsson, B., Jonsson, M., and Jonsson, N. 2017. Influences of migration phenology on survival are size-dependent in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology* 95(8): 581–587. doi:[10.1139/cjz-2016-0136](https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0136).
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Albretsen, J. 2016. Environmental change influences the life history of salmon *Salmo salar* in the North Atlantic Ocean. *J Fish Biology* 88(2): 618–637. doi:[10.1111/jfb.12854](https://doi.org/10.1111/jfb.12854).
- King, A., and Stevens, J.R. 2019. An improved genetic sex test for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genet Resour* 12(2): 191–193. doi:[10.1007/s12686-019-01094-y](https://doi.org/10.1007/s12686-019-01094-y).
- Koenig, W.D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution* 14(1): 22–26. doi:[10.1016/S0169-5347\(98\)01533-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01533-X).
- Mangel, M., and Satterthwaite, W.H. 2008. Combining proximate and ultimate approaches to understand life history variation in salmonids with application to fisheries, conservation, and aquaculture. *Bull. Mar. Sci.* 83(1): 24.
- Marchand, F., Aymes, J.-C., Gueraud, F., Guillard, J., Goulon, C., Hamelet, V., Lange, F., Prevost, E., Baglinière, J.-L., Beaulaton, L., Penil, C., and Azam, D. 2019. Colisa, the collection of ichthyological samples. doi:[10.15454/D3ODJM](https://doi.org/10.15454/D3ODJM).
- Massiot-Granier, F., Prevost, E., Chaput, G., Potter, T., Smith, G., White, J., Mäntyniemi, S., and Rivot, E. 2014. Embedding stock assessment within an integrated hierarchical Bayesian life cycle modelling framework: an application to Atlantic salmon in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 71(7): 1653–1670. doi:[10.1093/icesjms/fst240](https://doi.org/10.1093/icesjms/fst240).
- McLean, N., Lawson, C.R., Leech, D.I., and van de Pol, M. 2016. Predicting when climate-driven phenotypic change affects population dynamics. *Ecology Letters* 19(6): 595–608. doi:[10.1111/ele.12599](https://doi.org/10.1111/ele.12599).
- Meekan, M.G., Dodson, J.J., Good, S.P., and Ryan, D. 1998. Otolith and fish size relationships, measurement error, and size-selective mortality during the early life of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(7): 1663–1673. NRC Research Press. doi:[10.1139/f98-047](https://doi.org/10.1139/f98-047).
- Mills, K.E., Pershing, A.J., Sheehan, T.F., and Mountain, D. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Glob Change Biol* 19(10): 3046–3061. doi:[10.1111/gcb.12298](https://doi.org/10.1111/gcb.12298).
- Mobley, K.B., Aykanat, T., Czorlich, Y., House, A., Kurko, J., Miettinen, A., Moustakas-Verho, J., Salgado, A., Sinclair-Waters, M., Verta, J.-P., and Primmer, C.R. 2021. Maturation in Atlantic salmon

- (*Salmo salar*, Salmonidae): a synthesis of ecological, genetic, and molecular processes. *Rev Fish Biol Fisheries* 31(3): 523–571. doi:10.1007/s11160-021-09656-w.
- Mobley, K.B., Granroth-Wilding, H., Ellmén, M., Orell, P., Erkinaro, J., and Primmer, C.R. 2020. Time spent in distinct life history stages has sex-specific effects on reproductive fitness in wild Atlantic salmon. *Molecular Ecology* 29(6): 1173–1184. doi:10.1111/mec.15390.
- Murphy, G. 1952. An analysis of silver salmon counts at Benbow dam, South Fork of Eel River, California. *California Fish and Game* 38(11): 105–112.
- Olmos, M., Massiot-Granier, F., Prévost, E., Chaput, G., Bradbury, I.R., Nevoux, M., and Rivot, E. 2019. Evidence for spatial coherence in time trends of marine life history traits of Atlantic salmon in the North Atlantic. *Fish and Fisheries* 20(2): 322–342. doi:10.1111/faf.12345.
- Olmos, M., Payne, M.R., Nevoux, M., Prévost, E., Chaput, G., Du Pontavice, H., Guitton, J., Sheehan, T., Mills, K., and Rivot, E. 2020. Spatial synchrony in the response of a long range migratory species (*Salmo salar*) to climate change in the North Atlantic Ocean. *Glob Change Biol: gcb*.14913. doi:10.1111/gcb.14913.
- Pardo, S.A., Bolstad, G.H., Dempson, J.B., April, J., Jones, R.A., Raab, D., and Hutchings, J.A. 2021. Trends in marine survival of Atlantic salmon populations in eastern Canada. *ICES Journal of Marine Science* 78(7): 2460–2473. doi:10.1093/icesjms/fsab118.
- Parent, E., and Rivot, E. 2013. *Introduction to Hierarchical Bayesian Modeling for Ecological Data*. In Boca Raton. CRC press, Florida. doi:10.1201/b12501.
- Petitgas, P., Rijnsdorp, A.D., Dickey-Collas, M., Engelhard, G.H., Peck, M.A., Pinnegar, J.K., Drinkwater, K., Huret, M., and Nash, R.D.M. 2013. Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fisheries Oceanography* 22(2): 121–139. doi:10.1111/fog.12010.
- Peyronnet, A., Friedland, K.D., Maoileidigh, N. ó, Manning, M., and Poole, W.R. 2007. Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, *L. J Fish Biology* 71(3): 684–700. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01538.x.
- Piou, C., Taylor, M.H., Papaix, J., and Prévost, E. 2015. Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on Atlantic salmon demogenetics. *Journal of Applied Ecology* 52(6): 1629–1637. doi:10.1111/1365-2664.12512.
- Quéméré, E., Perrier, C., Besnard, A.-L., Evanno, G., Baglinière, J.-L., Guiguen, Y., and Launey, S. 2014. An improved PCR-based method for faster sex determination in brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Conservation Genetics Resources* 6(4): 825–827. doi:10.1007/s12686-014-0259-8.
- Reddin, D.G., Hansen, L.P., Bakkestuen, V., Russell, I., White, J., Potter, E.C.E. (Ted), Dempson, J.B., Sheehan, T.F., Ó Maoiléidigh, N., Smith, G.W., Isaksson, A., Jacobsen, J.A., Fowler, M., Mork, K.A., and Amiro, P. 2012. Distribution and biological characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at Greenland based on the analysis of historical tag recoveries. *ICES Journal of Marine Science* 69(9): 1589–1597. doi:10.1093/icesjms/fss087.
- Renkawitz, M.D., Sheehan, T.F., Dixon, H.J., and Nygaard, R. 2015. Changing trophic structure and energy dynamics in the Northwest Atlantic: implications for Atlantic salmon feeding at West Greenland. *Marine Ecology Progress Series* 538: 197–211. doi:10.3354/meps11470.
- Renkawitz, M.D., Sheehan, T.F., and Goulette, G.S. 2012. Swimming Depth, Behavior, and Survival of Atlantic Salmon Postsmolts in Penobscot Bay, Maine. *Transactions of the American Fisheries Society* 141(5): 1219–1229. Taylor & Francis. doi:10.1080/00028487.2012.688916.

- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., and Baglinière, J.L. 2004. A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling* 179(4): 463–485. doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.05.011.
- Rowe, D.K., and Thorpe, J.E. 1990. Differences in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *J Fish Biology* 36(5): 643–658. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb04319.x.
- Russell, I.C., Aprahamian, M.W., Barry, J., Davidson, I.C., Fiske, P., Ibbotson, A.T., Kennedy, R.J., Maclean, J.C., Moore, A., Otero, J., Potter, T. (E. C.E.), and Todd, C.D. 2012. The influence of the freshwater environment and the biological characteristics of Atlantic salmon smolts on their subsequent marine survival. *ICES Journal of Marine Science* 69(9): 1563–1573. doi:10.1093/icesjms/fsr208.
- Sæther, B.-E., Grøtan, V., Tryjanowski, P., Barbraud, C., Engen, S., and Fulin, M. 2006. Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *Journal of Animal Ecology* 75(1): 80–90. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01023.x.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., 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., Walker, B.H., Walker, M., and Wall, D.H. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287(5459): 1770–1774. doi:10.1126/science.287.5459.1770.
- Salminen, M., Kuikka, S., and Erkamo, E. 1995. Annual variability in survival of sea-ranched Baltic salmon, *Salmo salar* L: significance of smolt size and marine conditions. *Fisheries Management and Ecology* 2(3): 171–184. doi:10.1111/j.1365-2400.1995.tb00110.x.
- Shearer, M.W.M. 1992. Atlantic salmon scale reading guidelines (No. 188). International Council for the Exploration of the Sea: 50p.
- Siegel, J., Adkison, M., and McPhee, M. 2018. Changing maturation reaction norms and the effects of growth history in Alaskan Chinook salmon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 595: 187–202. doi:10.3354/meps12564.
- Silverstein, J.T., Shearer, K.D., Dickhoff, W.W., and Plisetskaya, E.M. 1998. Effects of growth and fatness on sexual development of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(11): 2376–2382. doi:10.1139/f98-111.
- Simmons, O.M., Gregory, S.D., Gillingham, P.K., Riley, W.D., Scott, L.J., and Britton, J.R. 2021. Biological and environmental influences on the migration phenology of Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in a chalk stream in southern England. *Freshwater Biology* 66(8): 1581–1594. doi:10.1111/fwb.13776.
- Soulé, M.E. 1991. Conservation: Tactics for a Constant Crisis. *Science* 253(5021): 744–750.
- Spidle, A.P., Puinn, T.P., and Bentzen, P. 1998. Sex-biased marine survival and growth in a population of coho salmon. *Journal of Fish Biology* 52(5): 907–915. doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb00591.x.
- Stearns, S.C. 1977. The Evolution of Life History Traits: A Critique of the Theory and a Review of the Data. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8(1): 145–171. doi:10.1146/annurev.es.08.110177.001045.

- Stearns, S.C., and Koella, J.C. 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Predictions of Reaction Norms for Age and Size at Maturity. *Evolution* 40(5): 893–913. doi:10.1111/j.1558-5646.1986.tb00560.x.
- Swain, D.P. 1997. Sex-specific temperature distribution of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and its relation to age and abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54(5): 1077–1087. NRC Research Press. doi:10.1139/f97-017.
- Taboada, F.G., and Anadón, R. 2012. Patterns of change in sea surface temperature in the North Atlantic during the last three decades: beyond mean trends. *Climatic Change* 115(2): 419–431. doi:10.1007/s10584-012-0485-6.
- Tamate, T., and Maekawa, K. 2004. Female-biased mortality rate and sexual size dimorphism of migratory masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Ecology Freshwater Fish* 13(2): 96–103. doi:10.1111/j.1600-0633.2004.00043.x.
- Thompson, N.F., Leblanc, C.A., Romer, J.D., Schreck, C.B., Blouin, M.S., and Noakes, D.L.G. 2016. Sex-biased survivorship and differences in migration of wild steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) smolts from two coastal Oregon rivers. *Ecol Freshw Fish* 25(4): 642–651. doi:10.1111/eff.12242.
- Thorstad, E.B., Bliss, D., Breau, C., Damon-Randall, K., Sundt-Hansen, L.E., Hatfield, E.M.C., Horsburgh, G., Hansen, H., Maoiléidigh, N.Ó., Sheehan, T., and Sutton, S.G. 2021. Atlantic salmon in a rapidly changing environment—Facing the challenges of reduced marine survival and climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31(9): 2654–2665. doi:10.1002/aqc.3624.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H., and Finstad, B. 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *Journal of Fish Biology* 81(2): 500–542. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03370.x.
- Tillotson, M.D., Sheehan, T.F., Ellingson, B., Haas-Castro, R.E., Olmos, M., and Mills, K.E. 2021. Non-stationary effects of growth on the survival of North American Atlantic salmon (*Salmo salar*). *ICES Journal of Marine Science: fsab174*. doi:10.1093/icesjms/fsab174.
- Todd, C.D., Friedland, K.D., MacLean, J.C., Whyte, B.D., Russell, I.C., Lonergan, M.E., and Morrissey, M.B. 2012. Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES J. Mar. Sci.* 69(9): 1686–1698. doi:10.1093/icesjms/fss151.
- Todd, C.D., Hanson, N.N., Boehme, L., Revie, C.W., and Marques, A.R. 2020. Variation in post-smolt growth pattern of wild one sea-winter salmon (*Salmo salar* L.), and its linkage to surface warming in the eastern North Atlantic Ocean. *J Fish Biol*: jfb.14552. doi:10.1111/jfb.14552.
- Torti, V.M., and Dunn, P.O. 2005. Variable effects of climate change on six species of North American birds. *Oecologia* 145(3): 486–495. doi:10.1007/s00442-005-0175-4.
- Tréhin, C., Rivot, E., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., and Nevoux, M. 2021. Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 78(6): 659–669. NRC Research Press. doi:10.1139/cjfas-2020-0236.
- Utne, K.R., Pauli, B.D., Haugland, M., Jacobsen, J.A., Maoileidigh, N., Melle, W., Broms, C.T., Nøttestad, L., Holm, M., Thomas, K., and Wennevik, V. 2021a. Poor feeding opportunities and reduced condition factor for salmon post-smolts in the Northeast Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science* 78(8): 2844–2857. doi:10.1093/icesjms/fsab163.

- Utne, K.R., Thomas, K., Jacobsen, J.A., Fall, J., Maoiléidigh, N.Ó., Broms, C.T., and Melle, W. 2021b. Feeding interactions between Atlantic salmon (*Salmo salar*) postsmolts and other planktivorous fish in the Northeast Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 78(3): 255–268. doi:10.1139/cjfas-2020-0037.
- de Valpine, P., Turek, D., Paciorek, C.J., Anderson-Bergman, C., Lang, D.T., and Bodik, R. 2017. Programming With Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 26(2): 403–413. Taylor & Francis. doi:10.1080/10618600.2016.1172487.
- Vehtari, A., Gelman, A., and Gabry, J. 2017. Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC. *Stat Comput* 27(5): 1413–1432. doi:10.1007/s11222-016-9696-4.
- Véron, M., Duhamel, E., Bertignac, M., Pawlowski, L., and Huret, M. 2020. Major changes in sardine growth and body condition in the Bay of Biscay between 2003 and 2016: Temporal trends and drivers. *Progress in Oceanography* 182: 102274. doi:10.1016/j.pocean.2020.102274.
- Watanabe, S. 2010. Asymptotic Equivalence of Bayes Cross Validation and Widely Applicable Information Criterion in Singular Learning Theory. *Journal of Machine Learning Research* 11(3571–3594): 24.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C., and Barbraud, C. 2003. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic science* 15(2): 249–256. doi:10.1017/S0954102003001202.
- Yano, A., Nicol, B., Jouanno, E., Quillet, E., Fostier, A., Guyomard, R., and Guiguen, Y. 2013. The sexually dimorphic on the Y-chromosome gene (sdY) is a conserved male-specific Y-chromosome sequence in many salmonids. *Evolutionary Applications* 6(3): 486–496. doi:10.1111/eva.12032.

3. Conclusion

Dans ce dernier chapitre nous avons développé un modèle de population pour décrire la phase marine du cycle de vie du Saumon Atlantique, structuré par classes d'âge et par sexe qui articule les processus démographiques clés de survie et de maturation dépendante du sexe. Le modèle intègre les connaissances acquises précédemment sur le rôle de la croissance dans le contrôle de ces processus démographiques et la dynamique de population du saumon en mer.

La prise en compte des différences d'histoires de vie entre les mâles et les femelles constitue un apport nouveau dans la compréhension des mécanismes démographiques sous-jacents au taux de retour. Les résultats montrent l'absence de différence de survie pendant les premiers mois de la phase marine entre les mâles et les femelles, et renforcent les conclusions sur l'existence d'une décision de maturation dépendante du sexe, les mâles ayant une plus forte probabilité de maturation en tant que 1HM que les femelles. Les résultats renforcent l'hypothèse d'une survie sélective des post-smolts pendant les premiers mois en mer. La taille moyenne des smolts au départ en mer explique 21,4% des variations interannuelles de la survie des post-smolts. Cela est cohérent avec des résultats obtenus sur d'autres populations soulignant que la survie dépend de la taille des smolts donc de la croissance en rivière. Il est probable que les poissons les plus grands échappent plus facilement aux prédateurs en estuaire et dans les zones côtières.

En outre, les résultats soutiennent aussi, à l'échelle populationnelle, l'existence d'un mécanisme de maturation sexe-spécifique lié à la croissance au premier été en mer. L'anomalie de croissance moyenne au premier été explique 29,3% et 23,5% des fluctuations annuelles du taux de maturation chez femelles et chez les mâles respectivement. Ce mécanisme, déjà mis en évidence sur la base d'analyse à l'échelle individuelle dans les chapitres précédents, permet d'expliquer en partie les variations temporelles de structure d'âge et de sexe dans les retours.

Le modèle permet de quantifier la contribution relative des variations temporelles de la survie et de la maturation sexuelle dans les variations du taux de retour. Les résultats montrent que les variations temporelles de la survie des post-smolts expliquent l'essentiel de la variabilité temporelle du taux de retour global et du potentiel reproducteur. Mais le processus de maturation gagne en importance en considérant les taux de retour spécifiques à chaque âge et chaque sexe, expliquant une forte part des variations du taux de retours des 1HM mâles et des 2HM femelles.

Les résultats montrent une faible contribution de la variabilité temporelle de la maturation aux variations du potentiel reproducteur, défini comme la dépose d'œuf moyenne attendue par smolt

femelle. Ce résultat est relativement inattendu car la différence de fécondité entre les femelles 1HM et 2HM est grande. Ainsi, notre hypothèse de travail était qu'une forte probabilité de maturer en tant que 1HM devrait être associée à une faible proportion de femelles 2HM dans les retours, et donc à un faible potentiel reproducteur. Cependant, nos résultats montrent que les variations temporelles de la probabilité de maturation en tant que 1HM réalisées au cours de la série chronologique sont positivement corrélées aux variations de la survie des post-smolts. Les années où la survie post-smolt est forte sont caractérisées par un fort taux de maturation. La conséquence directe est l'atténuation du lien attendu entre la probabilité de maturation et le potentiel reproducteur des smolts. Il est alors difficile de mettre en évidence un effet potentiel du taux de maturation sur le potentiel reproducteur car la majorité du signal temporel est capturée par la survie post-smolt. Ces résultats sont cohérents avec de précédents modèles de population développés sur la phase marine du saumon (Piou et al. 2015 ; Pardo et al. 2021).

Ces résultats viennent aussi combler les incertitudes sur les processus démographiques survenant lors la phase marine du cycle de vie du Saumon Atlantique et sur les mécanismes à l'origine de la variabilité des traits d'histoire de vie et du nombre de géniteurs venant se reproduire en rivière. Des recherches supplémentaires sont nécessaires notamment pour estimer la variabilité temporelle de la survie sur l'ensemble de la phase marine, en particulier lors de la deuxième année passée en mer, et les conséquences des changements de tailles au retour sur la fécondité.

Résultats clés

1. L'approche de modélisation intègre explicitement les différences entre mâles et femelles dans les paramètres démographiques et les variations de croissance dans la dynamique des retours.
 2. Les résultats montrent que la variabilité temporelle du taux de retour et du potentiel reproducteur des smolts dépend essentiellement de la variabilité temporelle du taux de survie des post-smolts, et dans une moindre mesure de la variabilité temporelle de la maturation.
 3. Il y a des différences entre les taux de maturations des mâles et des femelles (les taux de maturation mâles étant plus élevés), mais pas de différence dans les taux de survie post-smolt.
 4. Les résultats confirment l'existence d'une survie sélective des post-smolts en fonction de la taille. 21,4% des variations interannuelles de la survie post-smolt sont expliquées par la taille des smolts au départ en mer.
 5. Les résultats confirment l'importance de la croissance pendant le premier été en mer dans le contrôle de la dynamique de maturation. 29,3% et 23,5% des variations interannuelles du taux de maturation sont expliquées par la croissance au premier été en mer chez femelles et mâles respectivement.
 6. Les taux de survie et de maturation sont positivement corrélés dans le temps.
-

Discussion générale



Recaptures nocturnes de saumon atlantique adultes sur la rivière Børsa, Norvège (Photographie : Cécile Tréhin, Octobre 2020).

Le travail réalisé au cours de cette thèse apporte une meilleure compréhension des mécanismes qui influencent les variations d'abondance et de structure phénotypique des populations dans le temps et l'espace. Les connaissances acquises contribuent ainsi à un enjeu majeur en écologie des populations dans un contexte de changement rapide de l'environnement. En utilisant des outils statistiques et de modélisation pour analyser des données empiriques issues de suivis de populations sauvages en milieu naturel sur le long terme, nous avons démontré des différences de réponses entre individus. La prise en compte de cette hétérogénéité dans les traits d'histoire de vie face aux variations de l'environnement est importante pour mieux comprendre les réponses observées à l'échelle des populations. Nous soulignons aussi l'intérêt de décomposer ces réponses entre une part spécifique à chaque population et une part partagée par plusieurs populations, afin de mieux comprendre les impacts des changements de l'environnement. Nous illustrons comment les conclusions apportées par ce travail viennent alimenter les connaissances nécessaires pour comprendre et anticiper la réponse des populations aux changements de l'environnement, et formuler des recommandations pour leur gestion dans un contexte de changements globaux.

- I. Synthèse des résultats : vers une meilleure compréhension de la phase marine du cycle de vie du saumon
 1. Apport de l'approche méthodologique couplant réponses individuelles et conséquences populationnelles

Cette thèse contribue à améliorer la compréhension des mécanismes de la variabilité des traits d'histoire de vie et leurs conséquences sur la dynamique des populations de saumon atlantique en réponse aux changements de l'environnement, avec un focus sur la phase marine du cycle de vie. Le travail réalisé contribue ainsi à combler certains manques de connaissance sur la vie marine de cette espèce. L'originalité est de relier des mécanismes à l'origine des trajectoires de vie à l'échelle individuelle (Chapitre 1) avec des répercussions sur la composition phénotypique des populations (Chapitre 2).

En particulier, nous avons mobilisé un large jeu de données empiriques issue du suivi historique provenant de cinq populations européennes de saumon sauvage en milieu naturel et couvrant une large période temporelle. Notre approche met en valeur ces données issues des suivis scientifiques et halieutiques en rivière qui ont nécessité un travail de longue haleine pour leur acquisition et leur

analyse qui a débuté bien en amont de cette thèse : collecte, estimations d'abondance à partir des données de capture, lecture des écailles pour la croissance, sexage génétique. Le couplage des données individuelles de croissance et de sexage des écailles avec les estimations d'abondance des populations ont permis de mieux comprendre les variations d'abondance et de structure démographique des populations de saumon.

En particulier, la mobilisation des données individuelles de croissance a permis de mieux comprendre les réponses individuelles pendant la phase marine, phase difficilement observable du cycle de vie (Chapitre 1). La séparation des dynamiques temporelles des mâles et des femelles a permis de mieux comprendre les mécanismes à l'origine de leurs histoires de vie contrastées (Chapitre 1.I). En outre, nous décomposons les réponses à différentes échelles spatiales parmi les populations de saumon (Chapitre 1.II). Dans un second temps un travail de modélisation à une échelle populationnelle a permis de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux variations d'abondance et de phénotypes des retours d'adultes après leur migration marine (Chapitre 2), en intégrant explicitement 1) les différences entre mâles et femelles dans les paramètres démographiques ; 2) l'impact des variations de croissance sur ces paramètres et les variations de structures de d'âge dans la dynamique des retours. Nous avons testé et validé l'hypothèse d'un déclin de la croissance lors de la phase marine du cycle de vie qui est un facteur clé dans la détermination du temps passé en mer avant la maturation sexuelle à l'échelle individuelle. Il serait responsable des changements de phénotypes et d'abondance observés dans la population au moment du retour des géniteurs en rivière. L'approche populationnelle relativise néanmoins la part du taux de maturation en mer quant à la dynamique du taux de retour et du potentiel reproducteur qui repose principalement sur la survie post-smolt et sur la taille des smolts à la migration.

2. Vers une meilleure compréhension de la variabilité des traits d'histoire de vie en réponse aux changements des conditions de croissance

2.1 Des variations d'âge moyen et de taille moyenne au retour en réponse à une diminution de la croissance au premier été en mer

Déclin de la croissance en mer et des tailles au retour

Le Chapitre 1 valide l'hypothèse d'un déclin de la taille au retour qui pourrait être expliqué par un changement de la croissance lors de la phase marine du cycle de vie, caractérisé par un déclin lors du premier été en mer au cours de la série chronologique. Ce déclin n'est pas linéaire dans le temps et est caractérisé par une diminution particulièrement marquée de la croissance après 2005 et une légère

remontée dans les dernières années. Ce patron se vérifie pour tous les poissons revenus après une (1HM) ou deux (2HM) années en mer, mâles ou femelles et pour les cinq populations françaises et anglaises étudiées. Le premier été est la période générant le plus fort gain de croissance par rapport aux autres périodes (Fig 4, Chapitre 1.II). Aussi toute variation durant cette période influence la taille finale des saumons au retour en rivière pour une classe d'âge donnée. Nos résultats montrent que le déclin commun des tailles moyennes des adultes de retour en rivière (1HM ou 2HM ; Fig. 3, Chapitre 1.II) est en partie expliqué par une diminution des conditions de croissance lors du premier été en mer. Ce déclin est par ailleurs plus marqué pour les adultes revenant en tant que 1HM. Ce déclin est cohérent avec les récentes diminutions de tailles au retour dans les populations de saumon identifiées dans d'autres études (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Bal et al. 2017 ; Todd et al. 2020).

Cette tendance au déclin dans la croissance au premier été en mer est captée par une composante de la variabilité temporelle commune à toutes les populations étudiées, validant l'hypothèse de réponse commune à des pressions partagées dans l'Océan Atlantique Nord (Olmos et al. 2020). S'il existe des fluctuations temporelles spécifiques à chaque population, celles-ci ne montrent pas de tendance et sont de moindre intensité par rapport à la composante commune au premier été en mer. Les périodes de croissance suivantes (premier hiver, reprise de croissance, deuxième été et deuxième hiver) sont caractérisées par de faibles variations temporelles.

Augmentation de l'âge à maturité sexuelle en réponse à une diminution de la croissance

Le Chapitre 1 met en évidence un lien positif entre la croissance cumulée jusqu'à la fin du premier été en mer et la probabilité de retour après un hiver en mer, qui est susceptible d'expliquer les variations de structure d'âge dans les retours. D'autres études empiriques ont mis en évidence cette corrélation entre croissance et maturation chez le saumon atlantique (Friedland et Haas 1996 ; Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016) ou chez d'autres salmonidés (Kendall et al. 2014 ; Siegel, Adkison, et McPhee 2018) ou d'autres espèces de poissons (Siegel, McPhee, et Adkison 2017). Les femelles doivent atteindre une taille plus grande que les mâles pour la même probabilité de retour après seulement un hiver en mer. Cette relation entre croissance et maturation dépendante du sexe est vérifiée dans les populations de la Bresle, du Scorff, de la Sélune et de la Tamar avec des différences entre populations inférieures aux différences entre mâles et femelles.

Nous n'avons pas détecté de changements dans la forme de la norme de réaction entre croissance et maturation au cours des années comme cela a pu être mis en évidence chez d'autres salmonidés (Grift et al. 2003 ; Siegel, Adkison, et McPhee 2018). Ce résultat suggère que les variations dans les proportions de 1HM et 2HM sont une réponse plastique à la diminution des conditions de croissance. Des changements de structure d'âge des retours sont visibles dans plusieurs des populations étudiées

avec une augmentation des retours de 2HM qui coïncide avec la diminution de la croissance en 2005. De tels changements ont été identifiés dans d'autres populations européennes de saumon (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016). Nous avons pu mettre en évidence une corrélation entre les fluctuations temporelles des proportions de 1HM observées dans les retours au piège et des prédictions issues de norme de réaction utilisant la croissance annuelle moyenne de la population. Cependant, le niveau moyen des proportions de 1HM dans les retours prédit par le modèle de norme de réaction est différent de la proportion observée, ce qui suggère l'intervention d'un processus de survie post-maturation différentielle entre les 1HM et les 2HM non pris en compte dans notre approche.

2.2 Mécanismes impliqués dans les variations d'âge et de tailles à maturité sexuelle ?

L'approche mise en œuvre dans cette thèse ne permet pas d'identifier clairement les sources de variations et les mécanismes plastiques et évolutifs responsables des réponses dans la croissance et de la taille et l'âge à maturation. Nous pouvons néanmoins proposer des hypothèses sur l'origine des pressions environnementales contrôlant à la fois en rivière et en mer les patrons de croissance mis en évidence. En outre taille et âge à maturité sexuelle sont des traits d'histoire de vie clés chez le saumon car ils conditionnent la dépose d'œufs et par conséquent le succès reproducteur (Fleming 1996). Leurs variations conduisent à des différences de fitness entre individus (Stearns 1992 ; Thorpe et al. 1998 ; Mangel et Satterthwaite 2008). La compréhension des mécanismes à l'origine des réponses observées dans ces traits est à mettre en perspective en se plaçant dans le cadre de la théorie des histoires de vie.

Des facteurs locaux contrôlant la croissance en rivière

Les patrons de croissance en rivière sont dominés par des dynamiques spécifiques à chaque population de plus forte intensité que la composante commune allant dans le sens de l'hypothèse de réponses à des pressions et mécanismes propres à chacune des populations séparées géographiquement, venant désynchroniser les patrons temporels (Gregory et al. 2017). Ainsi, les smolts de différentes populations migrent en mer avec des antécédents différents.

Les différences de croissance en rivière entre différentes populations soulignent l'effet de facteurs locaux sur des populations susceptibles de contrôler à la fois la croissance moyenne de chaque population et ses variations temporelles. Les différences extrinsèques existant dans chaque rivière (température, luminosité, substrat, ressources alimentaires), ainsi que des facteurs génétiques contrôlant la croissance et l'âge moyen à la smoltification peuvent en effet conduire à des différences de taille à la migration des smolts entre populations (Metcalf et Thorpe 1990 ; Fraser et al. 2011). Le changement climatique provoque des changements environnementaux cohérents dans les régimes de

températures et de précipitations à une échelle continentale susceptibles d'établir un niveau de base de synchronie entre rivières distantes (Ripa 2000 ; Lundberg et al. 2000 ; Hansen et al. 2010 ; Taboada et Anadón 2012). Mais d'autres études portant sur des populations de saumon atlantique (Gregory et al. 2017) ou de saumon pacifique (Ulaski et al. 2022) ont montré que des facteurs locaux, notamment des phénomènes de densité dépendance propres à chaque population, peuvent dominer les effets à large échelle du climat, désynchronisant les dynamiques temporelles des changements de taille des poissons en rivière.

Une réponse commune à des pressions dans l'environnement marin

Les tendances temporelles récentes observées dans la taille et l'âge à maturation chez le saumon semblent mettre en cause des mécanismes dépendant de la croissance soutenant d'hypothèse d'une réponse à des changements dans l'écosystème marin, sous l'influence d'un contrôle climatique de type bottom-up, et agissant de façon commune sur les populations de saumon en mer. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse d'un changement de régime en Atlantique Nord (Beaugrand et Reid 2012) caractérisé par une diminution de la productivité du réseau trophique pélagique. En particulier une diminution de la quantité et de la qualité des proies disponibles pour les saumons en mer, depuis les années 1990, qui contrôlent la croissance et survie pendant les premiers mois en mer (Friedland et al. 2009 ; Jensen et al. 2011). Les capelans côté Atlantique nord-ouest (Carscadden, Frank, et Leggett 2001 ; Renkawitz et al. 2015) et les lançons et harengs côté Atlantique nord-est (Rikardsen et al. 2004 ; Clausen et al. 2018 ; Utne, Pauli, et al. 2021) sont des proies clés des saumons et auraient été particulièrement impactés. Sur la période récente (2003-2012), il y a une diminution du facteur de condition des post-smolts capturés en mer de Norvège sur les zones de nourrissage, synchrones avec une diminution de la présence des larves d'amphipodes et de poissons dans les contenus stomacaux (Utne, Pauli, et al. 2021).

Les impacts de la diminution de la productivité du réseau trophique dans l'Océan Atlantique ne sont pas propres au saumon. Ces changements de croissance sont visibles chez d'autres poissons prédateurs (cabillaud, haddock, merlan, lieu noir : Baudron et al. 2014 ; Nicolas et al. 2014 ; Ikpewe et al. 2020 ; Denechaud et al. 2020) ainsi que sur les espèces fourragères (sardine, maquereaux, harengs : Carscadden et al. 2001 ; Olafsdottir et al. 2016 ; Véron et al. 2020) servant de proies à ces espèces. La diminution de la croissance de ces espèces provoque des changements dans les structures d'âge et de taille (Capuzzo et al. 2018 ; Charbonneau, Keith, et Hutchings 2018) et impacte la productivité de leurs populations et celles de leurs prédateurs.

De façon similaire des changements écosystémiques d'origine climatique sont observés dans l'Océan Pacifique (Hare et Mantua 2000). Chez le saumon sockeye (*Oncorhynchus nerka*), les indices

climatiques sont reliés à des changements d'origine trophique visibles sur les signatures isotopiques provenant de collections historiques d'écaillés (Espinasse et al. 2019). Chez plusieurs espèces de saumon du Pacifique, une baisse générale de la productivité des populations et des changements dans les traits d'histoire de vie (incluant une diminution de la taille à reproduction) seraient le résultat de processus d'origine climatique, agissant à large échelle et susceptibles d'impacter de manière synchrone les populations en mer (Malick et Cox 2016 ; Ohlberger, Scheuerell, et Schindler 2016 ; Ohlberger et al. 2018 ; 2020).

Normes de réaction et théorie des mécanismes proximaux

Le lien positif entre la croissance cumulée jusqu'à la fin du premier été en mer et la probabilité de retour après un hiver en mer est cohérent avec la théorie des mécanismes proximaux développée par Thorpe (Thorpe et al. 1998 ; Mangel and Satterthwaite 2008 ; **Figure 26**) pour le saumon postulant que les « décisions » de vie à des stades clés du cycle de vie (smoltification et migration en mer, maturation et migration de retour en rivière) sont conditionnées par l'atteinte de seuils physiologiques. Selon ces auteurs, l'automne de la première année en mer (~ novembre) constituerait la principale fenêtre de décision pour les choix de maturation. L'inhibition sur le processus de maturation serait levée si le poisson a atteint des réserves lipidiques suffisantes à ce stade. L'atteinte de ce seuil permettrait d'initier des transformations physiologiques afin de rentrer en rivière et se reproduire l'année suivante. Les individus qui n'atteignent pas ce seuil seraient obligés de rester une année supplémentaire en mer. Ainsi, les années de mauvaises conditions de croissance, particulièrement avant l'automne, une plus forte proportion de poissons serait susceptible de prolonger le séjour en mer. Néanmoins, selon ces auteurs, chez les poissons ayant initié leur maturation, le processus pourrait aussi être interrompu en avril si les réserves accumulées pendant l'hiver n'ont pas été suffisantes. Ce dernier mécanisme, non représenté dans notre approche, pourrait en partie expliquer la faible capacité prédictive du modèle de norme de réaction probabiliste pour la composition en classes d'âge de mer des retours observée dans nos cours d'eau.

Cette théorie se place dans le cadre d'un mécanisme de plasticité phénotypique qui conduit des individus de même génotype à produire des phénotypes différents lorsqu'ils sont exposés à des conditions environnementales différentes. La diminution de la taille à âge (1HM ou 2HM) dans les retours serait une réponse plastique à la détérioration de la croissance lors du premier été en mer. Dans un environnement où les ressources sont limitées, les individus doivent faire un compromis dans l'allocation d'énergie entre les différentes fonctions vitales dont la croissance (Noordwijk et De Jong 1986 ; Thorpe 2007). La diminution de la croissance au premier été engendre une diminution de la

taille atteinte à la fin du premier été et, en l'absence de toute croissance compensatoire, de la taille atteinte par les adultes de retour en rivière.

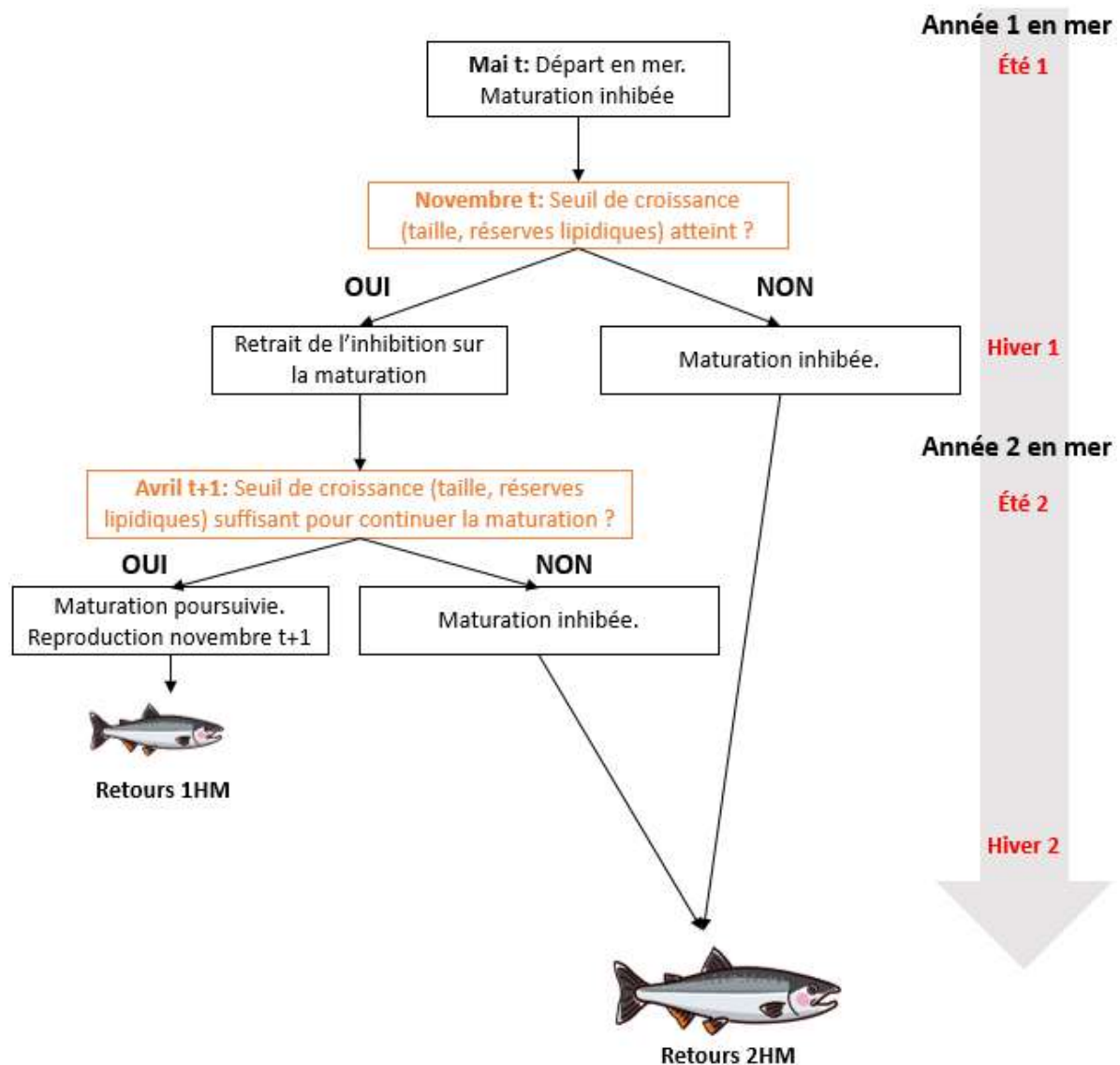


Figure 26 : Décisions d'histoire de vie liées à la maturation sexuelle chez le saumon atlantique lors de la phase marine du cycle de vie d'après la théorie des mécanismes proximaux développée par (J. E. Thorpe et al. 1998). 1HM représente les saumons revenant après un hiver en mer et 2HM ceux revenus après deux hivers en mer. Figure reprise à partir de Mangel and Satterthwaite (2008).

Comme présenté en introduction, cette plasticité phénotypique peut être formalisée à l'aide de modèles de norme de réaction (Via et Lande 1985) décrivant la valeur prise par un trait phénotypique en fonction de la valeur de la covariable environnementale testée, du sexe de l'individu et de son stade de vie (Chevin, Collins, et Lefèvre 2013). Les résultats suggèrent l'existence d'un contrôle de l'âge à maturation par la croissance, que nous avons modélisé par une norme de réaction probabiliste (PMRN) reliant croissance et âge à maturation sexuelle (Stearns and Koella 1986 ; Hutchings 2004). Une plus

faible croissance atteinte à la fin du premier été en mer diminue la probabilité de maturation après seulement une année en mer favorisant le retour en tant que 2HM. Nous avons formalisé cette relation sous la forme d'une réponse logistique autour d'une valeur de taille seuil au-delà de laquelle la probabilité de maturer est supérieure à 50% (G50) (**Figure 27**). Dans le cas de conditions de croissance défavorables un plus grand nombre de poissons se retrouvent en dessous de ce seuil et ont une plus grande probabilité de retarder la maturation générant des changements de structure d'âge au retour.

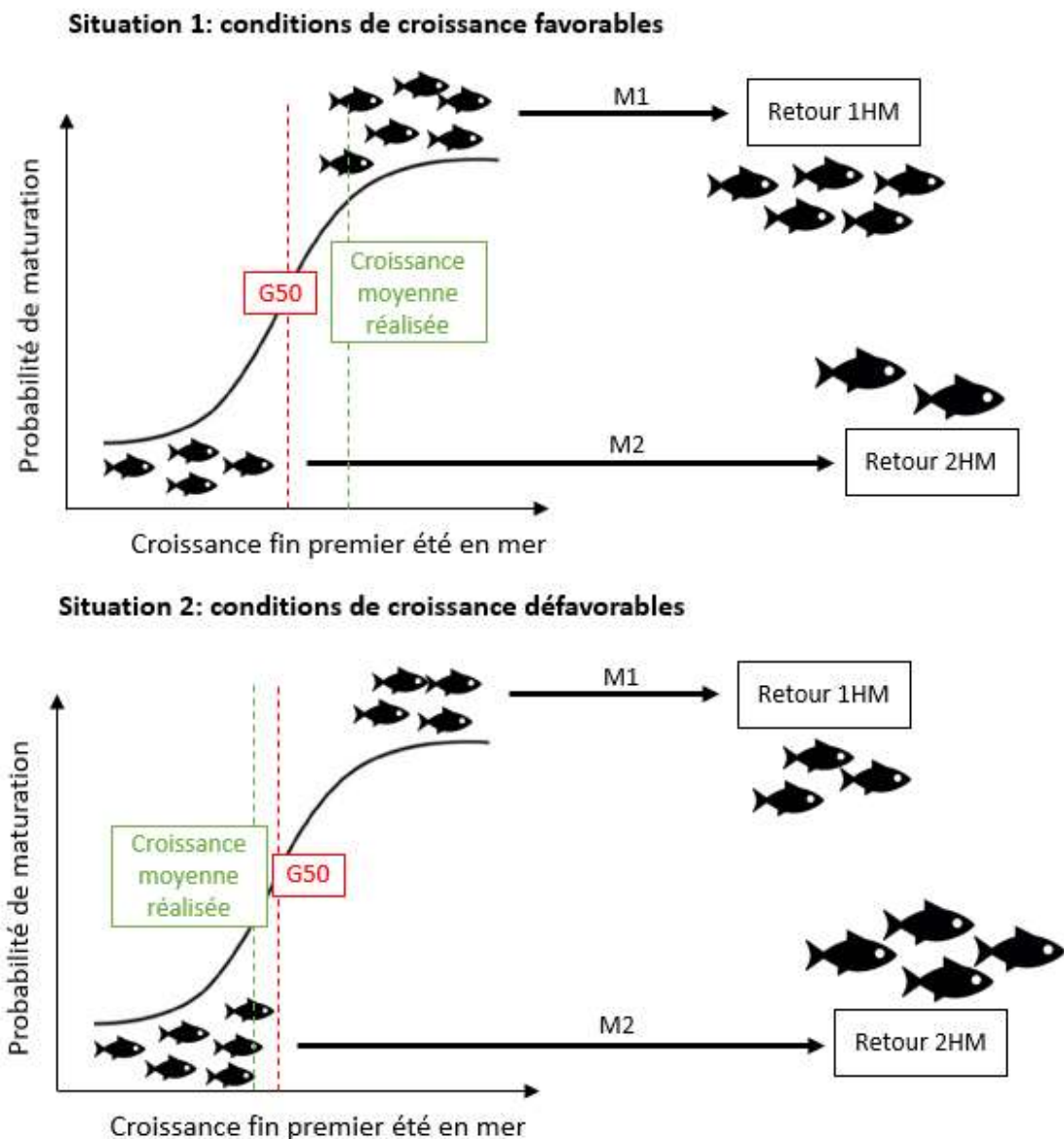


Figure 27 : Représentation schématique de la norme de réaction probabiliste de maturation et des réponses des individus (retours en tant que 1HM ou 2HM) dans le cas où les conditions de croissance sont favorables (situation 1) ou défavorables (situation 2). Les paramètres M1 et M2 sont les paramètres de mortalité additionnelle (post-décision de maturation) expérimentés par les 1HM et les 2HM respectivement ($M2 > M1$).

Un compromis évolutif entre la survie et la maturation

Le fitness des individus dépend à la fois de la capacité à survivre et de la fécondité associée à une occasion de reproduction. Au sein des espèces animales ou végétales, les stratégies de maturation peuvent se classer le long d'un continuum entre des cycles de vie courts, à forte croissance et maturation précoce et des cycles de vie longs, à croissance lente et maturation tardive (Pianka 1970 ; Stearns 1992). Chez le saumon, on observe une multitude de stratégies de vie alternatives (jusqu'à 120 stratégies recensées dans une même population sur un cours d'au Finlandais ; Erkinaro et al. 2018), qui combinent nombres d'années passées en rivière et en mer, possibilité de maturation précoce en rivière chez les mâles, et possibilité d'itéroparité chez les femelles.

Taille et âge à maturité sexuelle sont directement corrélés à la survie par un compromis évolutif pour optimiser les opportunités de reproduction (Roff 2001, **Figure 28**). Les individus se reproduisant tardivement sont généralement plus grands et ont potentiellement une plus grande fécondité (Fleming 1998). Retarder l'âge à maturité engendre une augmentation du risque de mortalité avant la première reproduction (Stearns 1977). Le bénéfice d'une reproduction avancée est une réduction du risque de mortalité et une diminution du temps de génération au prix d'une plus faible fécondité (Reznick, Bryga, et Endler 1990). Une relation entre l'âge à maturité et la croissance a été démontrée chez de nombreuses espèces notamment chez les poissons (Alm 1959). Chez le saumon, prolonger la durée du séjour en mer permet un gain de taille associé à une plus grande fécondité. Cependant, le taux de survie en mer est faible et il peut être avantageux de revenir plus tôt et à plus petite taille en rivière pour maximiser ses chances de reproduction. La plasticité phénotypique caractérisant l'âge à maturation pourrait être le résultat d'une adaptation à la forte variabilité de son environnement, car la faculté de maintenir de multiples stratégies de vie permet de compenser les bonnes ou mauvaises conditions environnementales rencontrées pour une année donnée et ainsi de maintenir la fitness moyenne à l'échelle de la population (Via et al. 1995). Elle pourrait être source de stabilité et résilience de la population face aux perturbations (effet portfolio ; Heino et al. 1997 ; Greene et al. 2010).

Enfin taille et âge à maturation sexuelle sont des traits fortement héréditaires (Reznick, Bryga, et Endler 1990 ; Debes et al. 2014 ; Debes et al. 2019 ; Barson et al. 2015). En plus de réponse directes à l'environnement, le changement climatique peut induire des changements dans les coûts et bénéfices associés aux stratégies d'histoire de vie alternatives, et conduire ainsi à une réponse évolutive en sélectionnant certains traits de vie (Jonsson et Jonsson 2009 ; Siegel, Adkison, et McPhee 2018). Une réponse plastique à la diminution de la croissance en mer est un retard dans l'atteinte des seuils de maturation et une augmentation de la mortalité cumulée en mer. Mais si la croissance diminue en réponse à des conditions environnementales défavorables, la mortalité en mer peut se retrouver

accentuée et il devient moins avantageux de retarder la reproduction. Ces changements dans les conditions de croissance peuvent alors venir déséquilibrer les forces de sélection en faveur d'une maturation précoce afin d'éviter une trop forte mortalité en mer et engendrer une réponse évolutive de la norme de réaction : décalage du seuil de maturation vers une plus faible G50 (valeur de croissance pour une probabilité de maturation de 50%). Se reproduire plus tôt permet en effet d'éviter la mortalité avant reproduction accentuée par la dégradation des conditions environnementales. Ces forces de sélection pourraient mener à une évolution des seuils physiologiques liés à la maturation au cours du temps (**Figure 28**). Canales et al. (2018) a montré chez des Sardines et Anchois au Chili des changements dans les traits liés à la reproduction (augmentation poids des gonades et de la proportion d'individus matures), associés à des tailles et poids plus faibles qui seraient la manifestation d'une réponse évolutive liée à un changement du rapport coûts bénéfices à la reproduction, probablement associée à une diminution de la disponibilité en nourriture. .

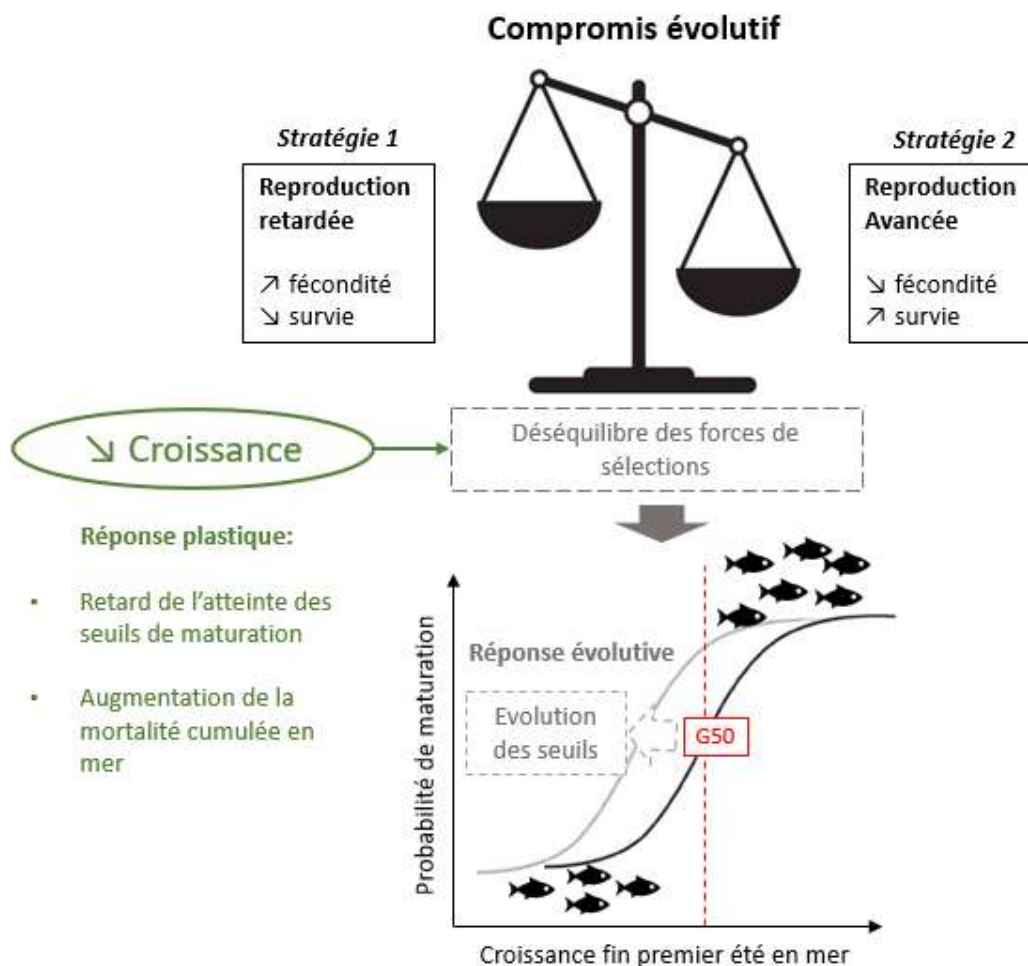


Figure 28 : Représentation schématique de l'effet de l'environnement sur le compromis évolutif entre les stratégies de reproduction tardive ou précoce et du mécanisme d'évolution de la norme de réaction probabiliste de maturation.

Conflit sexuel

Chez les espèces à reproduction sexuée, la stratégie optimale de reproduction peut être différente chez les mâles et les femelles conduisant à des forces de sélections divergentes sur les traits d'histoire de vie associés. On dit alors qu'il y a un conflit sexuel sur ces traits (Arnqvist et Rowe 2005). Chez certaines espèces on observe de grandes différences dans les traits liés à la reproduction entre les mâles et les femelles (Winemiller 1992). Notamment des différences de taille à maturité sexuelle. Chez les femelles un lien plus fort entre taux de croissance ou taille à reproduction et fécondité induit généralement une pression de sélection plus forte dans le sens d'une maturation plus tardive que chez les mâles (Shirose et al. 1993 ; Mobley et al. 2020). Ce conflit sexuel s'exprime notamment au niveau génétique avec des différences dans l'expression de certains gènes liés à la reproduction (Mokkonen et al. 2011 ; Parsch et Ellegren 2013 ; Barson et al. 2015). Ce conflit sexuel contribue à expliquer le maintien de différentes stratégies d'histoire de vie dans les populations.

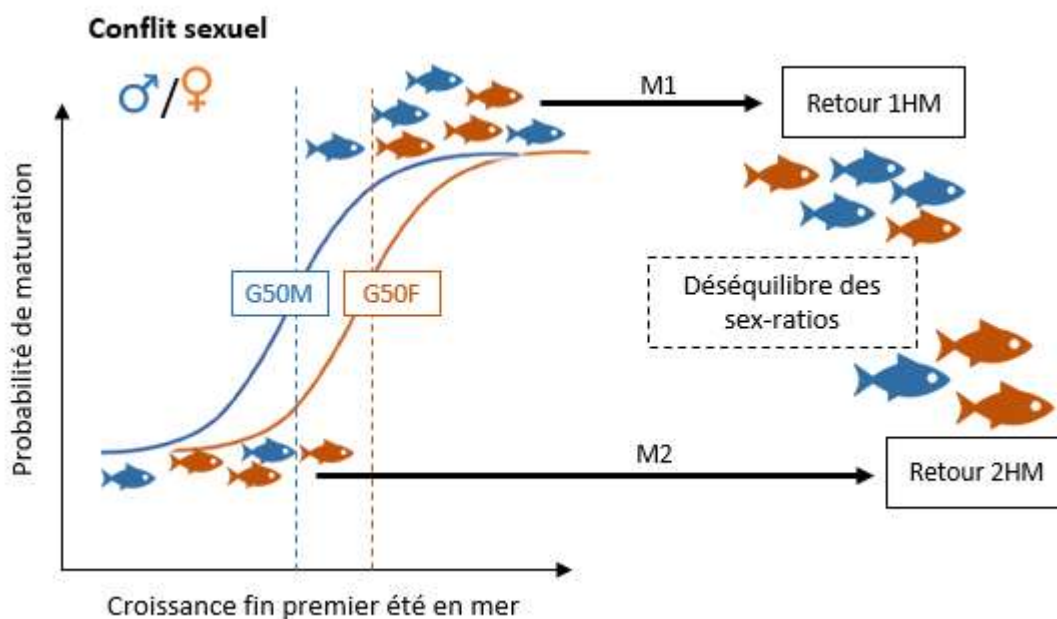


Figure 29 : Représentation schématique de la norme de réaction probabiliste de maturation et réponses (retours en tant que 1HM ou 2HM) en fonction du sexe des individus (mâles = bleu, femelles = orange). Les paramètres M1 et M2 sont les paramètres de mortalité additionnelle (post-décision de maturation) expérimentés par les 1HM et les 2HM respectivement ($M2 > M1$).

Chez le saumon, la forte différence mise en évidence entre mâles et femelles dans leurs normes de réaction reliant croissance et maturation suggère des pressions de sélections dépendantes du sexe, en lien avec des stratégies de reproduction très différentes (**Figure 29**). Les différences dans les G50 consistent à des sexe-ratios déséquilibrés dans les retours de 1HM et 2HM. Mais elles peuvent être à l'origine de réponses plastiques différentes chez les mâles et les femelles aux variations de croissance :

dans le chapitre 2 nous montrons des variations temporelles plus fortes dans la structure d'âge des femelles. Des différences génétiques peuvent être à l'origine de seuils physiologiques différents déclenchant la maturité sexuelle chez les mâles et les femelles chez le saumon. Des différences dans les seuils de maturation ont aussi été mis en évidence chez d'autres espèces de salmonidés (saumon chinook ; Siegel et al. 2018).

Différenciation des populations

Les populations d'une même espèce constituent généralement des entités spécifiques en termes de composition phénotypique et génétique. Les différences de traits phénotypiques entre les populations résultent à la fois de réponses à des conditions environnementales localement rencontrées par chaque population mais aussi de différences dans les mécanismes de réponse à une même pression, liés à l'adaptation locale des populations.

Nos résultats montrent des valeurs de G50 différentes entre mâles et femelles et entre populations. En effet les individus de chaque population ne doivent pas atteindre la même croissance à la fin du premier été en mer pour une même probabilité de maturation (**Figure 30**). Ce résultat appuie l'hypothèse que l'âge à maturation est un trait localement adapté. Ainsi, pour une même croissance, ce mécanisme est susceptible d'être à l'origine de différences d'histoire de vie entre les saumons d'une même population en fonction de leur sexe, et entre populations. La diversité des réponses et des histoires de vie entre populations, engendrée par ces mécanismes en réponse aux changements de l'environnement, constitue une caractéristique déterminante de la résilience des populations de salmonidés sur leur aire de répartition (Erkinaro et al. 2018; Braun et al. 2016).

En outre, nous avons mis en évidence des différences de croissance intrinsèque en mer entre les cinq populations de saumon étudiées. Les différences de croissance peuvent être associées à une différence dans les conditions environnementales locales rencontrées, particulièrement en rivière et pendant les premiers mois en mer avant le mélange des populations (Friedland et Reddin 2000 ; Jacobson et al. 2021). Mais la croissance est aussi un trait héritable, les stratégies d'allocation des ressources à la croissance et la spécialisation des régimes alimentaires peuvent être localement adaptées (Aykanat et al. 2020).

L'hétérogénéité des environnements fréquentés par différentes populations d'une même espèce est à l'origine de forces de sélection locales (Kawecki et Ebert 2004 ; Adkison 2011). De manière générale, les traits propres à chaque population sont adaptés localement, c'est-à-dire qu'ils procurent aux individus un avantage en terme de fitness dans leur habitat local (Kawecki et Ebert 2004 ; Carlson et Seamons 2008). La divergence entre populations pourra être d'autant plus forte que le flux de gènes est faible entre populations. De par leur forte structuration spatiale et un comportement de

« homing » limitant la dispersion entre populations (Fraser et al. 2011 ; Hutchings et al. 2019), les salmonidés sont particulièrement sensibles à l'adaptation locale. D'autre part, les individus d'une même population se reproduisant majoritairement entre eux, les traits phénotypiques au sein de chaque population évoluent sous l'effet de la dérive génétique. Ce phénomène est d'autant plus fort que les effectifs des populations sont faibles.

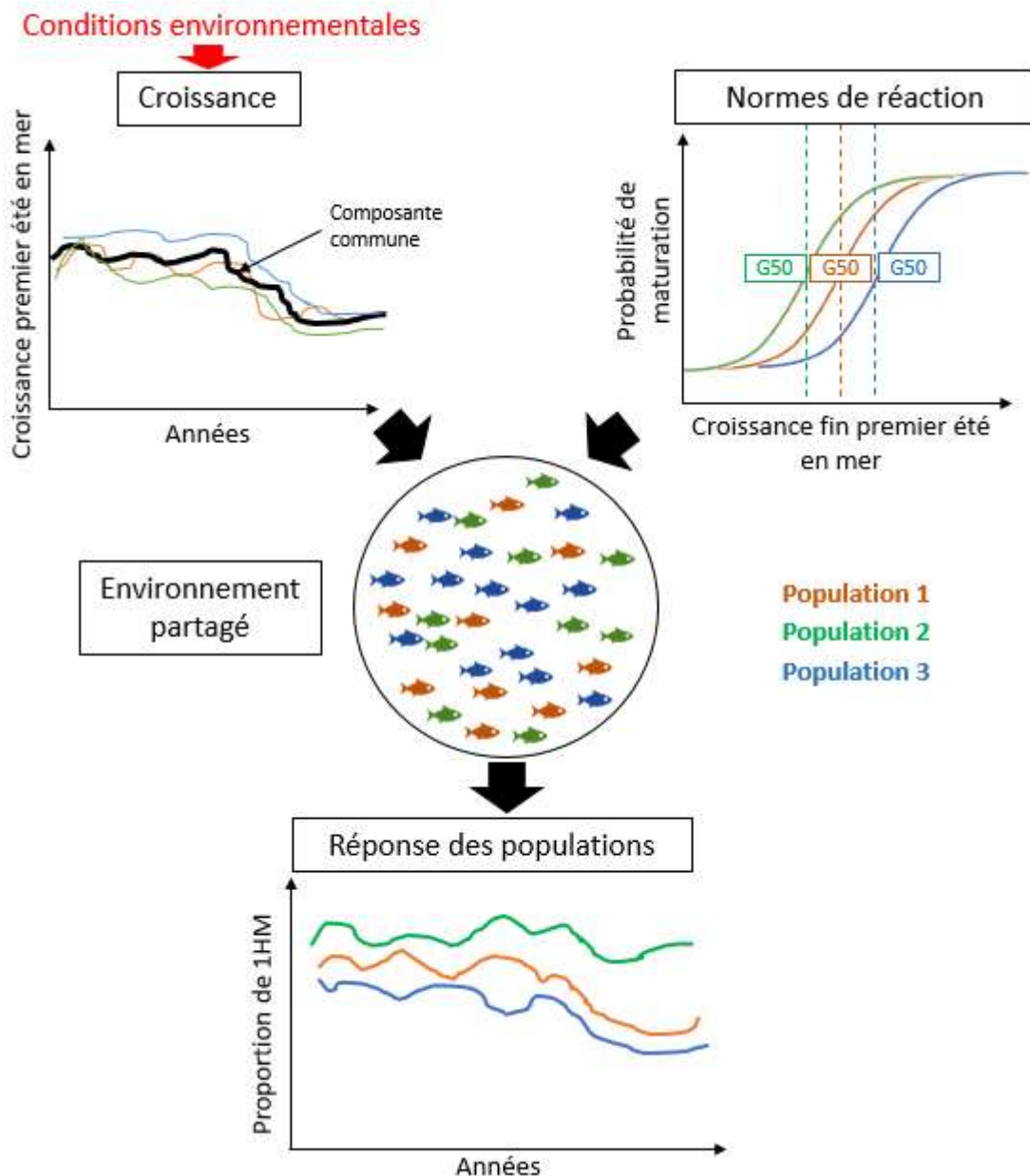


Figure 30 : Représentation schématique des réponses spécifiques à chaque population dans la proportion de 1HM dans un environnement marin partagé sous l'action de 1) de variations de croissance au premier été en mer spécifiques aux populations mais synchronisées par un composante commune ; 2) un mécanisme de réponse localement adapté sous la forme de norme de réaction probabiliste de maturation lié à la croissance spécifique à chaque population.

3. Des résultats qui renforcent les hypothèses sur la distribution spatiale des saumons en mer

L'analyse des patrons temporels de croissance à l'échelle de plusieurs populations vient compléter les connaissances existantes sur la distribution spatiale des saumons lors de la phase de migration marine. Les interprétations formulées sur la cohérence des patrons de croissance reposent sur l'hypothèse que les conditions environnementales partagées par des individus dans une fenêtre spatio-temporelle donnée peuvent synchroniser leurs dynamiques temporelles (Moran 1953 ; Ranta et al. 1997 ; Kendall et al. 2000 ; Lundberg et al. 2000 ; Olmos et al. 2019 ; 2020). Au contraire, les conditions environnementales rencontrées dans des habitats distincts sont susceptibles de désynchroniser les dynamiques temporelles (Gregory et al. 2017; Ohlberger, Scheuerell, et Schindler 2016). Notre approche nous permet de formuler des hypothèses sur les routes migratoires des saumons, qui bien que spéculatives, semblent refléter un réalisme écologique.

3.1 Des stratégies migratoires pré- et post- décision de maturation

Le Chapitre 1 souligne des variations de croissance communes chez les 1HM et les 2HM avant la décision de maturation (premier été en mer) et des variations temporelles spécifiques à chaque classe d'âge après la décision de maturation (premier hiver). Ces résultats sont cohérents avec le modèle proposé dans la synthèse des migrations des saumons en Atlantique Nord de Dadswell et al. (2010) qui propose que les populations à leur arrivée en mer rejoignent les courants de la circulation subpolaire de l'Atlantique Nord (North Atlantic's Subpolar Gyre, NAspG). Les post-smolt des populations européennes entreraient dans la circulation via la Mer de Norvège (Dadswell et al. 2010 ; Mork et al. 2012 ; Gilbey et al. 2021) tandis que les populations américaines rejoindraient les courants via la Mer du Labrador (Friedland et Reddin 2000 ; Dadswell et al. 2010). Les futurs géniteurs en tant que 1HM ou PHM seraient donc mélangés à leur entrée en mer. Ce n'est que plus tardivement (hiver ou printemps) que les routes de migrations se sépareraient, les PHM européens et nord-américains rejoignant la côte ouest du Groenland au deuxième été en mer (Dadswell et al. 2010 ; Reddin et al. 2012 ; Renkawitz et al. 2015).

3.2 Agrégation des populations dès le premier été en mer

Nos résultats montrent que malgré une part de variabilité spécifique à chaque population, la croissance en mer au premier été est contrôlée par une composante commune captant la majeure partie de la variabilité temporelle au cours de la série temporelle, supportant l'hypothèse d'une agrégation de ces populations en mer dès le premier été en mer. A l'échelle de nos populations d'étude

qui sont proches spatialement, les résultats suggèrent l'action de pressions communes agissant sur ces populations (**Figure 31**). Le mélange des populations provenant des rivières européennes en Mer de Norvège dès le premier été (juin-juillet) est soutenue par de nombreuses études (Jacobsen et al. 2001 ; Dadswell et al. 2010 ; Gilbey et al. 2021). Cependant la composition des agrégations en terme d'origine varie spatialement et temporellement (Jacobsen et al. 2001 ; Gilbey et al. 2021). Les populations sud-européennes mettraient environ deux mois à rejoindre les courants de la Mer de Norvège (Dadswell et al. 2010). Les agrégations en mer pourraient être influencées par des dates de migrations qui sont très variables entre populations selon leur latitude et les composantes locales de leur habitats (Otero et al. 2014). Des différences de timing de migration et dans les routes au tout début du premier été en mer (tel qu'identifié dans nos analyses) sont susceptibles de générer des réponses de croissance différentes entre populations.

Les patrons de croissance sont cohérents avec les changements rapportés dans d'autres populations qui rejoignent les zones de grossissement en mer de Norvège. Notamment, les résultats soulignent une forte diminution de la croissance au premier été particulièrement sur la période 2005-2010 associés à une diminution de la proportion de 1HM dans les retours marquée dans certaines populations (Scorff, Sélune). En cohérence avec ce résultat Todd et al. (2021) font état d'une forte augmentation des patrons lents de croissance lors de la phase post-smolt au début des années 2000 des populations écossaises rejoignant les zones de grossissement en Mer de Norvège. Aussi, les saumons échantillonnés directement en mer de Norvège entre 1995 et 2019 ont montré une forte diminution de leur facteur de condition entre 2003 et 2012 associée à une diminution de la quantité et de la qualité de leurs proies (Utne, Pauli, et al. 2021). Ces différents résultats suggèrent que l'hypothèse de pressions communes agissant sur nos populations études serait généralisable à d'autres populations.

Ce phénomène d'agrégation des populations pendant une période du cycle de vie est une caractéristique partagée chez d'autres poissons migrateurs. C'est le cas des populations d'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et d'Anguille américaine (*Anguilla rostrata*) qui migrent sur des distances allant de 2000 à 8000 km pour rejoindre leurs zones de reproduction en mer, principalement en Mer des Sargasses (Kuroki, Miller, et Tsukamoto 2014). Chez les espèces de saumon du Pacifique, les patrons de migrations sont plus complexes et pas toujours comparables à ceux du saumon atlantique : certaines espèces fréquentent des zones plutôt estuariennes ou côtières (saumon chinook *Oncorhynchus tshawytscha*, saumon coho *Oncorhynchus kisutch*) tandis que d'autres fréquentent des zones situées au large du Pacifique dans le Golf d'Alaska et la Mer de Béring (saumon rouge *Oncorhynchus nerka*, saumon rose à bosse *Oncorhynchus gorbuscha*, saumon keta *Oncorhynchus*

keta). Tous connaissent aussi des phénomènes d'agrégation de plusieurs populations lors de la phase marine (Hansen et Quinn 1998 ; Neave 1964).

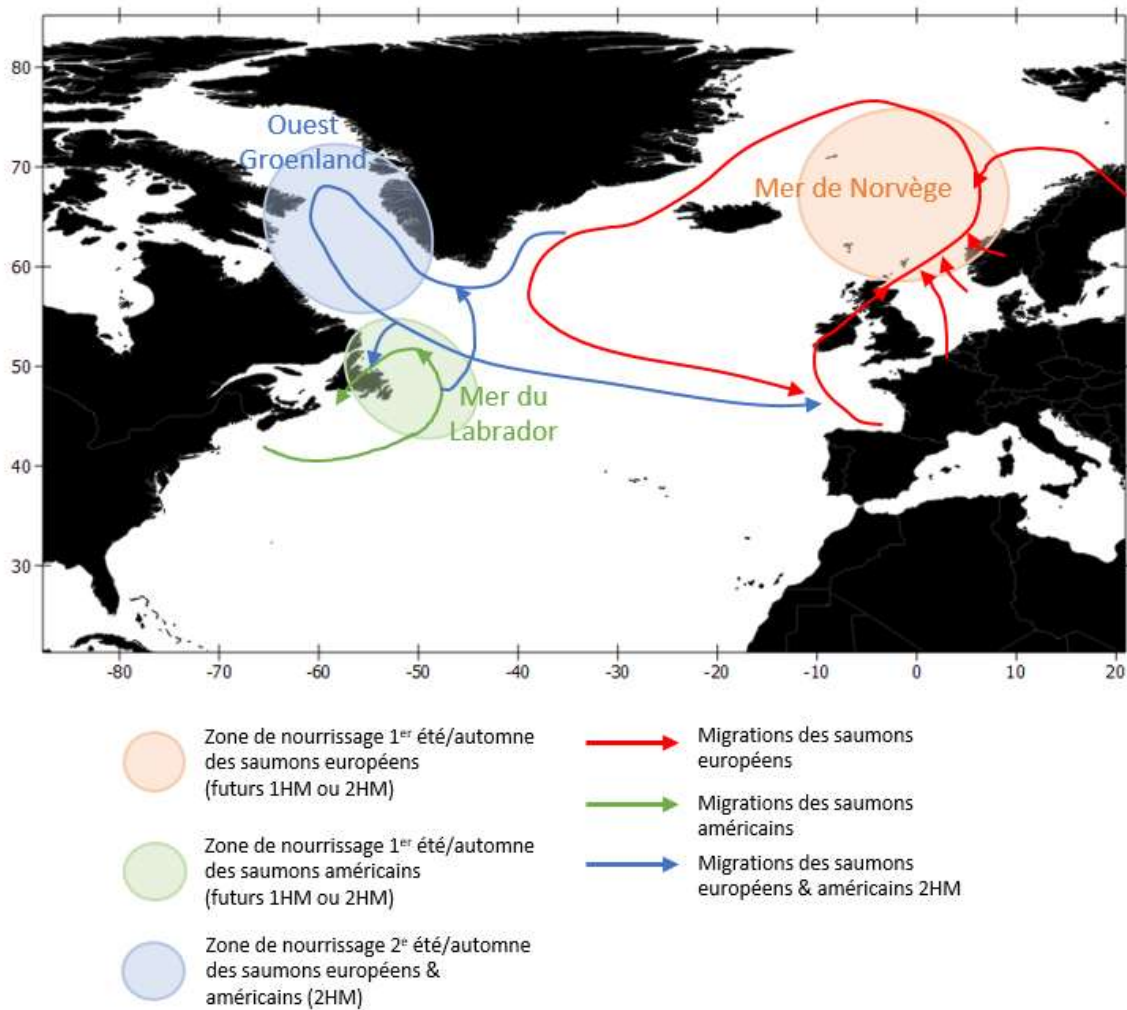


Figure 31 : Représentation simplifiée des routes de migrations et zones de grossissement des populations de saumon en fonction de leur origine (Figure reprise d'après thèse Maxime Olmos 2019 basé sur le modèle de Dadswell et al., 2010).

4. Conséquences pour la dynamique de population

4.1 Relation trait-environnement et réponse démographique

Les réponses à la variabilité des conditions environnementales nous informent sur les mécanismes susceptibles d'affecter la dynamique des populations. Les travaux du Chapitre 1 suggèrent que la détérioration de la croissance des saumons en mer influe sur les stratégies de maturation, en retardant l'âge à maturation. Par ailleurs, les effets de la croissance sur l'âge à maturation sont sexe-spécifiques et génèrent des histoires de vie contrastées chez mâles et femelles.

Cependant, les résultats du Chapitre 1. II montrent que le mécanisme de norme de réaction liée à la croissance n'explique qu'une partie de la variation des proportions des différentes classes d'âge dans les retours. Le modèle de PMRN permet de prédire des fluctuations temporelles de composition d'âge relativement cohérentes avec celles observées dans les retours pour les populations du Scorff et de la Sélune. Le déclin de la croissance à partir de 2005 se traduit par une augmentation de l'âge moyen des retours. Pour autant, les proportions des différentes classes d'âge de mer dans les retours sont très largement surestimées, suggérant l'influence d'autres processus démographiques susceptibles d'intervenir dans les transitions entre les smolts et les retours d'adultes (notamment la survie post décision de maturation plus élevée chez les 2HM que chez les 1HM). Cela renforce l'intérêt d'intégrer ces mécanismes dans un modèle de dynamique de population pour prendre en compte la variation des effectifs dans les différents stades de développement.

La difficulté de faire des prédictions sur les réponses des populations à partir des relations traits-environnement décrite par les normes de réaction est une propriété inhérente des systèmes naturels où il est difficile d'avoir un contrôle de l'ensemble des facteurs confondants et les réplicats sont limités (Chevin, Collins, et Lefèvre 2013). Les approches s'appuyant uniquement sur les relations traits-environnement sont souvent imprécises pour les réponses à l'échelle des populations dépendant d'interactions complexes entre mécanismes individuels et populationnels (Brass et al. 2021). Dans plusieurs stocks de poissons commerciaux (cabillaud, haddock, merlan, tacaud), Marty et al. (2014) montre la contribution de trois mécanismes, démographique, plastique et évolutif, non-exclusifs, sur l'âge et la taille à maturité sexuelle. Mais ces mécanismes sont insuffisants pour expliquer les tendances temporelles dans ces traits lorsqu'ils sont considérés indépendamment. Le développement de modèles, intégrant une structure phénotypique et sa plasticité à l'environnement en interaction avec les processus démographiques populationnels, devrait permettre une représentation riche de la dynamique des populations (Brass et al. 2021).

4.2 Intérêt des modèles structurés

La prise en compte de cycles de vie complexes de certaines populations de poissons (plie, hareng, cabillaud, anchois) comprenant différents stades de vie, différentes classes d'individus, et fréquentant une diversité d'habitats, permet de mieux appréhender les effets du changement climatique (Petitgas et al. 2013). En effet, ils permettent de prendre en compte l'hétérogénéité des réponses entre individus ou classes d'individus existant au sein des populations. En outre, ils permettent d'identifier les habitats et stades de vie auxquels se situent les changements, ainsi que les conséquences sur les stades de vie consécutifs et les goulots d'étranglement que représentent certains stades de vie. L'environnement fréquenté pendant des périodes courtes mais cruciales du cycle de vie peut en effet avoir des impacts démesurés sur la réponse des populations (Siegel, Adkison, et McPhee 2018). Chez le cabillaud, le capelan et le haddock, Stige et al. (2019) modélisent et quantifient l'importance de la survie et de la variabilité de la croissance lors des jeunes stades de vie sur les stades de vie suivants et sur la dynamique des populations dans son ensemble. La prise en compte de dynamiques séparées pour mâles et femelles permet chez certaines espèces de quantifier les impacts disproportionnés que peuvent avoir certaines pressions chez un sexe par rapport à l'autre. Par exemple chez le Makaire bleu, un modèle de population structuré par sexe a permis d'identifier l'impact de la pression de pêche sur la structure d'âge des femelles (Lee et al. 2014). Chez le dauphin, Schwacke et al. (2017) développe un modèle structuré par âge et par sexe pour identifier l'impact de la mortalité femelle comme facteur critique du potentiel reproducteur de la population.

Pour comprendre comment les changements de croissance affectent la dynamique des populations, nous avons intégré les résultats du Chapitre 1 dans un modèle de dynamique de population structuré par stade et par sexe centré sur la phase marine du cycle de vie entre le stade smolt et le stade retour des individus matures après leur séjour marin (Chapitre 2). Cette approche nous permet de quantifier l'impact des processus prenant place lors du premier été en mer, phase supposée critique pour la survie et les choix maturation, sur les retours des géniteurs, et sur les paramètres contrôlant la dynamique de population. La dynamique de la phase marine du cycle de vie est souvent modélisée en agrégeant l'ensemble des transitions sous la forme d'un taux de retour entre les smolts et les adultes, associé à un taux de survie marine. Il est pourtant nécessaire de décomposer les processus prenant place lors de la phase marine, en particulier la variabilité du taux de maturation après un ou deux hivers en mer et la survie différentielle associée à ces deux stratégies. Décomposer ces processus permet de mieux représenter comment l'environnement impacte spécifiquement chaque transition. Il est aussi nécessaire de décomposer le taux de retour par âge de retour car la taille des géniteurs, directement reliée à la durée de leur séjour marin, impacte la dépose d'œuf (Fleming 1996). Enfin, mâles et femelles ont des histoires de vie différentes. Il est donc nécessaire de considérer des taux de transition

spécifiques entre mâles et femelles afin notamment de pouvoir intégrer l'influence de l'environnement sur la dynamique de la population. L'apport du modèle de population développé dans le Chapitre 2 est d'intégrer et de tester ces relations entre croissance et taux de transition dans un modèle de population basé sur la phase marine qui intègre explicitement les différences mâles femelles (**Figure 32**).

4.3 Interactions croissance-survie-maturation

Cette approche de modélisation de la dynamique de population montre une influence forte des anomalies temporelles de la taille moyenne à la migration sur la survie post-smolt (21,4% des fluctuations temporelles expliquées). Le taux de survie de la population du Scorff pourrait être multiplié par 2,4 pour des smolts dont la taille moyenne passerait de 13,9 cm à 14,7 cm. Les premières semaines en mer constituent une phase critique du cycle de vie car elles concentrent la majorité de la mortalité en raison de la forte pression de prédation en estuaire (Friedland 1998 ; 2000 ; Thorstad et al. 2012). Nos résultats renforcent les conclusions obtenues par Gregory et al. (2019) et par Simmons et al. (2021) pour la population de la Frome (Grande Bretagne) dans le cadre du programme SAMARCH.

Les résultats montrent aussi que les anomalies interannuelles de la croissance moyenne au premier été en mer permettent d'expliquer une part importante des variations du taux de maturation dépendante du sexe (29,3% des fluctuations temporelles expliquées chez les femelles ; 23,5% chez les mâles). Une telle corrélation a été mise en évidence dans d'autres études empiriques qui trouvent des corrélations positives entre la croissance post-smolt, particulièrement au premier été, et la proportion de poissons revenant en tant que 1HM (Friedland et Haas 1996 ; Hutchings et Jones 1998). Dans le Chapitre 1.II, la proportion de 1HM prédite par le modèle de norme de réaction à partir de la croissance moyenne de la population est positivement corrélée ($R^2 = 0.45$) avec les proportions de 1HM observées dans les retours du Scorff, mâles et femelles confondus. Nos résultats soulignent l'importance de considérer des dynamiques séparées chez mâles et femelles. Probablement en raison de normes de réactions croissance-maturation dépendantes du sexe (Chapitre 1), les variations dans l'âge moyen au retour en réponse aux changements de croissance sont plus fortes chez les femelles pour la population du Scorff (Chapitre 2) : la probabilité de maturation en tant que 1HM est multipliée par 1,30 chez les femelles contre 1,04 chez les mâles pour une croissance moyenne de l'écaille passant de 1,60 mm à 1,75 mm sur l'incrément de croissance d'écaille correspondant au premier été en mer. Aussi, l'augmentation de la proportion de 2HM dans les retours est plus marquée chez les femelles sur la période 2005-2010.

Ainsi, les variations temporelles de taux de retour sont expliquées très majoritairement par les variations temporelles du taux de survie des post-smolt ($R^2 > 99\%$). Cependant, lorsque les taux de

retour sont considérés séparément par âge de mer (1HM ou 2HM) et par sexe, les variations temporelles du taux de maturation après un an de mer expliquent une part importante des variations temporelles des taux de retour : jusqu'à un R^2 de 57% pour le taux de retour 1HM mâles, et 47% pour le taux de retour 2HM femelles). Dans de précédents travaux la survie post-smolt ressortait également comme le principal facteur contrôlant le taux de retours, mais les auteurs soulignent l'importance de prendre en compte les changements des taux de maturation et des taux de retours spécifiques à chaque âge (Piou et al. 2015 ; Pardo et al. 2021).

Les relations entre les changements de croissance et les variations des paramètres démographiques sont compliquées à établir en raison du manque d'observations directes en mer et des corrélations existantes entre les traits et taux de transition. Les résultats soulèvent une corrélation positive entre le taux de survie en mer et le taux de maturation en tant que 1HM vérifiée chez mâles et femelles. Les années de forte survie correspondent aussi, en moyenne, à des années pour lesquelles la probabilité de maturation après un hiver en mer est élevée dans notre population. D'une part, cette interaction peut résulter d'interactions entre les périodes de croissance consécutives. Dans la population du Scorff les deux covariables d'anomalies de tailles de smolts et de croissance au premier été sont corrélées positivement. Les incréments de croissance saisonniers pourraient être déterminés à la fois par l'environnement mais aussi par des relations encore mal comprises entre la croissance pendant des périodes différentes, rendant difficile de quantifier le pouvoir explicatif de chacune séparément (Tillotson et al. 2021). En outre, la survie post-smolt pourrait dépendre aussi des conditions de croissance au premier été (Friedland, Chaput, et MacLean 2005 ; Friedland et al. 2017 ; Peyronnet et al. 2007), des conditions de croissance défavorables étant aussi défavorables à la survie, expliquant la corrélation positive observée. De façon concomitante à la diminution des conditions trophiques, le changement climatique a pu accroître la pression de prédation sur les post-smolts concentrant les prédateurs dans les eaux côtières (Friedland et al. 2017).

Le sens des corrélations entre périodes de croissance et dans les relations croissance-survie-maturation est connu pour ne pas être stationnaire dans le temps ni entre populations (Friedland, Chaput, et MacLean 2005 ; Izzo et Zydlewski 2017 ; Olmos et al. 2019 ; Tillotson et al. 2021). Une corrélation positive entre survie post-smolt et maturation a été mise en évidence de la même façon dans plusieurs populations mais le sens de la corrélation peut varier en fonction des populations (Pardo et al. 2021). Un enjeu est d'intégrer plus finement les covariations existant entre les traits pour mieux quantifier les relations existant entre croissance, survie, maturation et dynamique des populations, prenant par exemple en compte la covariance entre les paramètres (Pardo et al. 2021). Mais ces relations sont difficiles à établir en l'absence d'observations indépendantes.

4.4 Conséquences démographiques

Les années de mauvaise croissance en mer (notamment sur la période 2005-2010) sont caractérisées par une maturation retardée provoquant une plus forte proportion de saumons ayant passé plusieurs années en mer dans les retours, particulièrement chez les femelles (Fig. 2, Chapitre 2). Etant donné que la fécondité des femelles 2HM est en moyenne deux fois supérieure à celles des femelles 1HM (**Figure 32**), un résultat attendu serait que les variations de la proportion de femelles maturant en tant que 1HM devraient avoir une influence forte sur la dépose d'œufs moyenne induite par un individu smolt femelle. Cependant, la corrélation positive entre survie post-smolt et maturation se traduit par une faible proportion d'individus 1HM les années où la survie et donc le taux de retour moyen est faible. Ainsi, le taux de maturation n'a finalement que peu d'influence sur la dépose d'œuf moyenne par smolt femelle. Chaput (2012) propose qu'une population théorique de 1HM avec une fécondité moyenne de 3000 œufs par femelle doit atteindre un taux de retour de 13% alors qu'un taux de retour de 6.7% serait suffisant pour maintenir une population de 2HM avec une fécondité moyenne de 6000 œufs par femelle (ceci pour une survie œuf-smolt fixée à 0.5). Sur le Scorff, le potentiel reproducteur est le plus bas sur la période 2005-2010, ses variations temporelles sont presque entièrement déterminées par la survie post-smolt et ne semblent pas compensées par l'augmentation de la proportion de 2HM dont le taux de retour reste très bas, remettant ainsi en cause le taux de renouvellement suffisant pour la population.

Des changements dans les structures démographiques d'âge et de taille en réponse aux changements récents de l'environnement marin sont observés chez beaucoup de salmonidés et d'autres espèces de poissons en Atlantique Nord (Baudron et al. 2014 ; Charbonneau, Keith, et Hutchings 2018 ; Ikpewe et al. 2020) mais aussi dans l'Océan Pacifique (Siegel, McPhee, et Adkison 2017 ; Ohlberger et al. 2018 ; Cline, Ohlberger, et Schindler 2019 ; Oke et al. 2020). Ces changements ont des conséquences sur le potentiel reproducteur de ces poissons par une diminution de la qualité des géniteurs. Chez la sardine, une diminution du facteur de condition est susceptible d'accroître la mortalité naturelle et d'impacter le succès reproducteur diminuant le taux de croissance des populations (Véron et al. 2020). Des déclin de la taille à âge sont reportés chez plusieurs espèces de saumons du Pacifique associés à des changements de structure d'âge de mer dans des directions différentes selon les espèces, mais de manière générale provoquant une diminution de 16% de la dépose d'œufs (Oke et al. 2020). Chez le saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) on observe plutôt une avancée de l'âge moyen à maturité (Ohlberger et al. 2018 ; 2020). Si les causes de ces changements sont multifactorielles (pêche, prédation, élevage, compétition), le réchauffement climatique a pu privilégier des stratégies d'histoires de vie plus rapides, avec une croissance et une maturation accélérées. La disparition des grands individus âgé peut être responsable d'une diminution de la productivité des population car la

diminution de la taille et de l'âge moyens des géniteurs provoque une diminution de la fécondité et la survie juvénile (Ohlberger et al. 2018). En intégrant la contribution relative de chaque sexe Ohlberger et al. (2020) montre une réduction du potentiel reproducteur femelle (calculé dans le cas présent comme la masse d'œufs par femelle) de 24 à 35% depuis les années 1970.

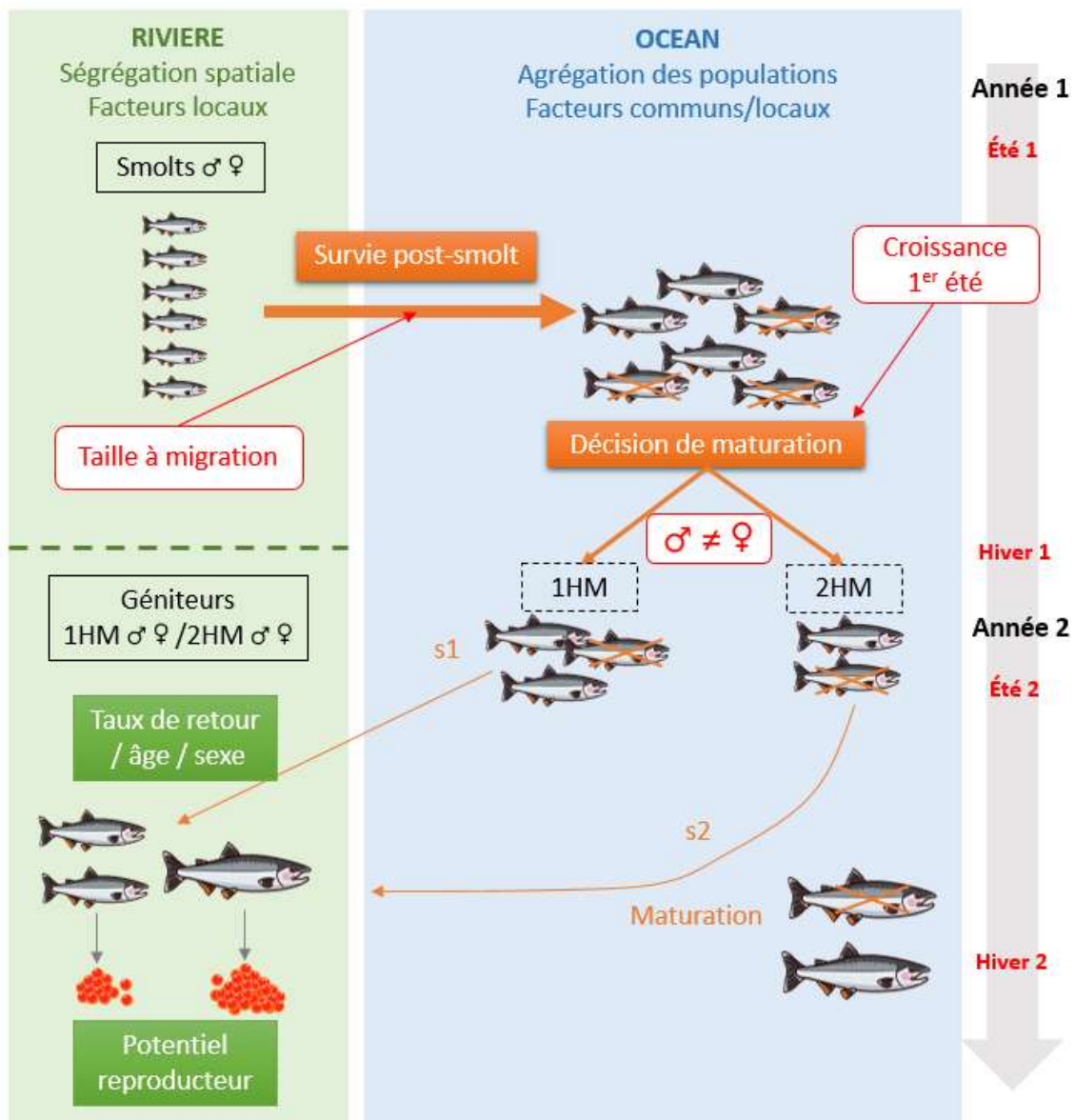


Figure 32 : Représentation schématique des effets des facteurs (encadrés rouges) sexe ($\sigma \neq \varphi$), taille de smolts à la migration et croissance au 1^{er} été sur les taux de survie post-smolt et de maturation (boîtes oranges) au cours de la phase marine et conséquences populationnelles (boîtes vertes) sur le retour des géniteurs en rivière. Les paramètres s_1 , s_2 (survie additionnelle expérimentée par les 1HM et les 2HM) sont des taux fixes et le taux de maturation en 2^e année est fixé à 100%. La contribution des taux de transition aux taux de retour et au potentiel reproducteur sont représentés par l'épaisseur des flèches. Les smolts et les géniteurs sont des stades observables (encadrés noirs), 1HM et 2HM sont des stades non observables (encadrés noirs pointillés).

II. Apport des résultats pour la gestion

Le travail réalisé au cours de cette thèse a pour objectif d'améliorer les bases scientifiques des modèles utilisés comme outils d'aide à la décision pour la gestion à plusieurs échelles (**Figure 33**). Les résultats obtenus apportent une meilleure compréhension des mécanismes de la variabilité des traits d'histoire de vie et du nombre de géniteurs venant se reproduire dans plusieurs rivières index (cours d'eau de référence identifiées par la NASCO (ICES 2021) du sud de l'Europe. L'étude des dynamique de population sur les rivières index sert de base pour la construction et la paramétrisation des modèles démographiques qui permettent des évaluations à plusieurs échelles. D'une part les modèles à l'échelle des populations servent de base d'évaluation pour une gestion par les instances locales, régionales ou nationales en charge de la gestion de la qualité des habitats en rivière et de la gestion des pêches territoriales côtières, en estuaire ou en rivière. D'autre part, les informations provenant des rivières index sont agrégées pour construire des modèles à l'échelle des grandes unités de stock développés par les experts du Groupe de travail sur le saumon de l'Atlantique Nord du CIEM (ICES 2021), en charge de l'évaluation des stratégies de gestion en mer, notamment de la gestion des pêcheries opérant au large sur des mélanges de populations.

Les limites de conservation (CLs) pour le saumon atlantique sont souvent établies selon un principe analogue au Rendement Maximum Durable (MSY), c'est-à-dire basé sur la dépose d'œufs qui permet dans un régime d'équilibre de maximiser les captures. En particulier dans les stocks européens, les limites de conservation correspondent au nombre de géniteurs de retour en rivière qui permet de maintenir, en moyenne sur le long terme, le rendement maximal durable (Prévost et Chaput 2001; ICES 2021). Il n'y a pas de données suffisantes pour estimer des limites de conservation pour chacune des rivières à saumon existantes. L'évaluation à l'échelle régionale ou nationale se base donc sur un transfert de connaissances à partir de rivières index vers les autres rivières. Ainsi les modèles développés sur les rivières index doivent décrire des mécanismes généralisables tenant compte des covariables locales (ex : taille du bassin, latitude) (Prévost et al. 2003). L'agrégation des connaissances régionales permet ensuite l'estimation de limites de conservation à l'échelle des grandes unités de stocks nationales reconnues par le CIEM sur l'ensemble de l'aire de répartition du saumon en Atlantique Nord.

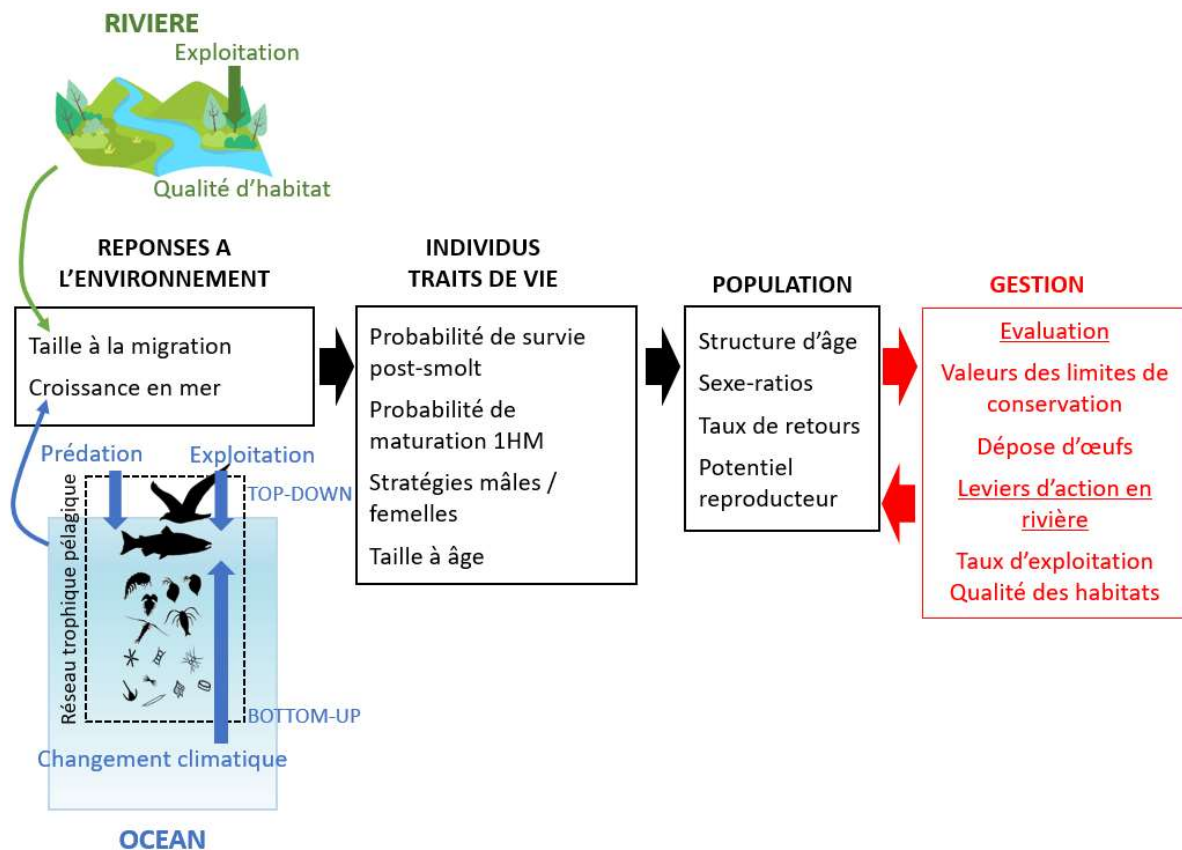


Figure 33 : Représentation schématique des liens entre gestion et réponses des populations de saumon à l'environnement au niveau individuel sur les traits de vie et au niveau populationnel sur le taux de retour, la composition et le potentiel reproducteur des géniteurs de retour en rivière.

1. Prendre en compte la non-stationnarité des paramètres démographiques dans l'établissement des points de références pour la gestion

Une des limites actuelles de la méthode d'établissement des limites de conservation est la stationnarité des paramètres démographiques dans le temps. La rapidité et l'intensité des changements observés nécessite d'adapter la définition de ces points de référence aux conditions environnementales actuelles en rivière et en mer (Lennox et al. 2021). La prise en compte de la variabilité de l'environnement permet de construire des limites de conservation plus fiables avec des intervalles de confiance tenant compte de l'incertitude des conditions environnementales (White et al. 2016). Dans cette thèse nous apportons de nouveaux éléments pour comprendre l'impact des récents changements de croissance sur la variabilité des paramètres démographiques prenant place lors de la phase marine, et *in fine* les conséquences sur la phase de reproduction conditionnant la capacité des populations à se renouveler. Dans un contexte de changement rapide de l'environnement d'origine climatique, nous préconisons l'intégration de l'incertitude liées à l'effet de la variabilité des

conditions environnementales sur les taux de transitions, et la considération des tendances temporelles pour adapter les points de référence aux changements.

Notre travail à l'échelle de rivières index souligne l'intérêt d'intégrer à ces modèles le rôle de la variabilité environnementale (influant notamment sur la croissance) dans les processus démographiques à plus large échelle. Les préoccupations quant à l'influence des changements récents de l'environnement marin sont présentes sur l'ensemble de l'aire de répartition du saumon atlantique car elles touchent la gestion des stocks partagés sur les zones de grossissement en mer. De récents travaux de modélisation de la dynamique de population à des fins d'évaluation des stocks à l'échelle du bassin de l'Atlantique Nord se sont intéressés à tester l'hypothèse que la variabilité de la survie marine et des histoires de vie résultent d'interactions entre survie pré-maturation, taux de maturation et survie post-maturation (Olmos et al. 2019) répondant en partie à des pressions environnementales d'origine climatique communes (Olmos et al. 2020). Ces travaux sont venus nourrir les modèles utilisés par le Groupe de Travail pour l'Evaluation du Saumon de l'Atlantique Nord (CIEM/NASCO ; ICES 2019). Une perspective intéressante serait d'y intégrer des processus dépendants de la croissance en rivière et en mer et l'hétérogénéité des réponses entre les mâles et les femelles et entre populations.

2. Prendre en compte la non-stationnarité des paramètres démographiques dans l'évaluation du potentiel reproducteur

L'estimation de la dépose d'œufs (équivalent de la biomasse féconde dans les modèles halieutiques classiques) relativement à la limite de conservation sert de base à l'évaluation du statut des populations et à l'évaluation des stratégies de gestion. Dans les évaluations utilisées par le CIEM pour le stock français, le calcul de la dépose d'œufs de chaque unité de stock dépend de la structure démographique des retours et de la fécondité associée à chaque classe d'âge : la valeur estimée de dépose d'œuf par femelle 2HM peut être plus que doublée par rapport à celle estimée pour une femelle 1HM (Chaput 2012; ICES 2019 ; 2021).

Nous soulignons l'importance de prendre en compte les changements phénotypiques au cours du temps. La contribution d'un individu à la reproduction varie en fonction de son phénotype. Le récent déclin de la croissance au premier été, en affectant le taux de maturation, est responsable de changements dans les taux de retours spécifiques à chaque classe d'âge et de sexe, provoquant des changements dans la composition des géniteurs et donc dans le potentiel reproducteur des retours. En outre, les géniteurs reviennent plus petit au même âge dans toutes nos populations (**Figure 3, Article 2**). Si le calcul de la dépose d'œufs annuelle dans les modèles d'évaluation prend en compte la

contribution respective de chaque classe d'âge à la reproduction, la fécondité est fixé pour une classe d'âge donnée. L'importance des changements de taille aux ages constatés milite fortement pour l'intégration de la non stationarité des fécondités des femelles de chaque âge (Lennox et al. 2021).

Le calcul de la dépose d'œufs dans les modèles ne prend généralement pas en compte le changement dans le rapport des sexes des différentes classes d'âge, une proportion de femelles constante par classe d'âge étant généralement considérée. Nos résultats soulignent l'importante de considérer des dynamiques séparées chez les mâles et les femelles et les changements de sexe-ratios dans chaque classe d'âge de retour. Les nombres de géniteurs utilisés pour définir les limites de conservation sont parfois sous-optimaux car il ne tiennent pas compte de la variabilité des sexe-ratios au sein des classes d'âge au cours du temps (Perrier et al. 2016). Considérer des dynamiques mâles et femelles séparées nécessite d'intégrer des informations sur les sexe-ratios à la fois chez les smolts et les adultes. Le compromis existant entre l'échelle considérée et la quantité et qualité des données disponibles constitue un important challenge. En particulier, les données de sexe-ratio au stade smolts sont plus rarement disponibles que chez les adultes dont le sexe-phénotypique est plus identifiable lors de la reproduction.

3. Importance de la gestion en rivière

Nos résultats soulignent aussi l'importance de la croissance pendant la phase dulçaquicole du cycle de vie sur la productivité des populations. En cohérence avec de précédents travaux (Armstrong et al. 2018 ; Gregory et al. 2019 ; Simmons et al. 2021), nous montrons un effet important de la taille des smolts au départ en mer sur la probabilité de survie des post-smolts. Ainsi, toute action de gestion permettant de garantir de bonnes conditions de croissance en rivière afin de maximiser la taille des smolts devrait permettre en retour de maximiser le taux de retour des géniteurs. Outre la taille, de mauvaises conditions de croissance en rivière pourraient engendrer un retard à la smoltification impactant finalement le nombre de smolts à la migration (Jonsson et Jonsson 2009). En effet, les smolts âgés de deux ans ou plus ont cumulé un plus grand taux de mortalité en rivière.

La question des actions de gestions à mener pour directement contrebalancer les effets du climat n'est pas résolue. Cependant dans le contexte de conditions de croissance et de survie continuant de se dégrader en mer sous l'effet du changement climatique, il paraît important pour les gestionnaires de réduire les risques en contrôlant la qualité des habitats en rivière, pour maximiser la taille des smolts au départ en mer (Simmons et al. 2020). En particulier, favoriser la croissance des juvéniles peut impliquer 1) la préservation de zones refuges d'eau froides préservant un effet négatif de trop fortes températures ; 2) l'amélioration de la couverture en végétation dans les zones riveraines de la rivière

favorisant l'abondance de proies pour les juvéniles (Thorstad et al. 2021). En outre la réduction des dommages causés par la modification des habitats, la pollution, l'eutrophisation, la restriction des mouvements causés par les barrages peut contribuer à améliorer la survie juvénile et le nombre de smolts à dévalaison (Lennox et al. 2021). Thorstad et al. (2021) propose le développement de limites de conservation basées sur la productivité des smolts au départ en mer, incluant l'incertitude quant à la variabilité des conditions environnementales de croissance en rivière pour mieux évaluer l'état des populations.

4. Prendre en compte l'hétérogénéité des réponses entre populations

Enfin, la variabilité des réponses aux pressions entre populations et les mécanismes contrôlant les traits d'histoire de vie propres à chacune doivent être intégrés dans la gestion comme une source d'incertitude dans le calcul des limites de conservation. La proportion de cours d'eau (donc de populations) sur lesquels on dispose de données est relativement faible. L'hypothèse que les populations se comportent de façon similaire sert souvent de base dans le transfert des informations acquises sur les populations riches en données vers les populations pauvres en données (Prévost et al. 2003). Les résultats de cette thèse montrent que la variabilité des paramètres peut être grande même entre des populations proches géographiquement. L'extension du modèle développé dans le Chapitre 2 pour la population du Scorff aux quatre autres populations des rivières index étudiées dans cette thèse soulèvent déjà de nombreux challenges. D'une part, des différences régionales sont à prendre en compte dans les pressions exercées en mer et en rivière sur les populations de saumon pour mieux guider leur gestion. D'autre part, nous avons mis en évidence des réponses dans la croissance, à la fois en rivière et en mer, et des mécanismes de réponse dans l'âge à maturation qui résultent à la fois de facteurs communs et spécifiques à chaque population (Chapitre 1.II). Le récent travail de modélisation mené par Pardo et al. (2021) à l'échelle de plusieurs populations suggère aussi des différences dans les mécanismes démographiques contrôlant chaque population. De manière plus large, le transfert des connaissances aux modèles d'évaluation des stocks développés à l'échelle du bassin par la NASCO pour modéliser et prédire les abondances de saumon atlantique dans les unités de stocks (ICES 2019 ; 2021) tout en tenant compte de l'hétérogénéité entre populations et régionales des réponses et mécanismes contrôlant les dynamiques des retours pose des challenges encore plus grands. Il nécessite la prise en compte d'un plus grand degré de complexité et d'une grande richesse de données disponibles. En outre cela pose la question du juste degré de perfectionnement de la représentation des mécanismes démographique par rapport aux questions de gestion que l'on se pose.

III. Perspectives

A l'issue de ce travail de thèse, nous avons apporté plusieurs avancées pour une meilleure compréhension des mécanismes démographiques qui sont sous-jacents au taux de retour et au potentiel reproducteur des adultes de saumon atlantique de retour en rivière. Ces résultats permettent de combler certains manques de connaissance sur la phase marine du saumon et de proposer des voies d'amélioration des bases scientifiques des modèles utilisés pour la gestion des populations. Cependant de nombreuses questions restent en suspens et je vais tenter ici de proposer quelques pistes concrètes qui pourraient être envisagées pour répondre à certaines de ces questions. Les pistes que je propose d'explorer concernent notamment une meilleure caractérisation des facteurs environnementaux à l'origine des réponses observées et de la distribution spatiale des populations en mer. De futurs développements du modèle de population sont possibles pour mieux représenter les conséquences des changements de croissance sur la structure de tailles au retour des adultes et pour estimer la variabilité temporelle de la survie sur l'ensemble de la phase marine. Je propose aussi d'intégrer l'héritabilité dans les traits d'histoire de vie pour mieux identifier les mécanismes plastiques et évolutifs en jeu. Enfin, un enjeu sera de quantifier les conséquences des changements environnementaux sur l'ensemble du cycle de vie. Les données disponibles offrent encore de nombreuses richesses pour répondre à ces questions. Certaines perspectives seront analysées lors de projets de recherche à venir. D'autres perspectives ont été en partie explorées au cours de cette thèse mais nécessitent d'être approfondies.

1. Meilleure caractérisation des conditions environnementales marine

1.1 Relier changements de croissance et modification des conditions trophiques en mer

Dans cette thèse nous mettons en évidence des changements de croissance cohérents pendant la phase marine de cinq populations européennes de saumon. Cependant, la compréhension des mécanismes et des facteurs environnementaux responsables de la variabilité de la croissance pendant la phase marine pose des questions encore non résolues. Pour aller plus loin dans la compréhension des changements de croissance en mer il est nécessaire de mieux caractériser les conditions environnementales « favorables » et « défavorables » à la croissance en se rapprochant notamment de l'hypothèse de mécanismes d'origine trophique. La croissance est directement influencée par l'environnement physique (température, oxygène : Baudron et al. 2014 ; Lindmark et al. 2018 ; Denechaud et al. 2020). Cependant, un impact indirect du climat se traduisant par des changements

dans l'abondance, la qualité et la distribution des proies sur les zones de grossissement, a été proposés comme étant le principal facteur des récents changements de croissance et du déclin des populations de saumon atlantique (Beaugrand et Reid 2012 ; Mills et al. 2013 ; Utne, Pauli, et al. 2021). Beaucoup d'études se sont basées sur des approches corrélatives mettant en relation des séries temporelles de croissance ou de survie avec des covariables environnementales moyennées dans les domaines spatio-temporels supposés fréquentés lors de la migration marine (Friedland 2000 ; Friedland et al. 2009; Jensen et al. 2011; Olmos et al. 2020). D'autres ont étudié les changements dans les contenus stomacaux de poissons directement prélevés en mer (Renkawitz et al. 2015; Utne, Pauli, et al. 2021).

De nouvelles approches innovantes, basées sur l'analyse des isotopes stables, ont permis d'étudier l'écologie trophique et les mouvements des espèces marines (Trueman, McGill, et Guyard 2005 ; Boecklen et al. 2011). En effet, la composition en isotopes du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans les tissus dépend à la fois de la composition isotopique à la base du réseau trophique (les producteurs primaires), de la longueur du réseau et du niveau trophique de l'animal au sein de ce réseau (Almodóvar et al. 2020). Le rapport $\delta^{13}\text{C}$ dépend aussi de la température et est intrinsèquement lié aux zones thermiques fréquentées dans l'océan (McMahon, Hamady, et Thorrold 2013). Le rapport $\delta^{15}\text{N}$ est plus directement lié au niveau trophique et toute diminution de sa valeur peut être associée à une modification des ressources alimentaires vers des niveaux trophiques plus bas, un raccourcissement des chaînes alimentaires, ou un changement dans la composition isotopique à la base du réseau (McCutchan et al. 2003 ; 2003 ; Marcoux et al. 2012).

Comme illustré précédemment, les archives d'écailles comprennent des informations précieuses pour remonter dans le temps et retracer les changements dans les conditions environnementales rencontrées par les saumons au cours de leur vie. Les signatures isotopiques contenues dans les écailles permettent d'identifier la position trophique et la localisation potentielle des zones de nourrissage fréquentées par les saumons en mer, et d'en identifier les changements éventuels au cours du temps. De récentes études ont permis d'identifier les zones fréquentées par différents stocks au cours des derniers mois en mer (Espinasse et al. 2019 ; Almodóvar et al. 2020). En outre, des différences liées aux stratégies de maturation ont été mises en évidence. Les PHM fréquentent des zones de nourrissage et ont un régime alimentaire différents des 1HM lors de leurs derniers mois en mer : Ils sont moins opportunistes (rapport isotopique moins variable) et se basent sur des proies de plus haut niveau trophique (Kelly et al. 2019 ; Almodóvar et al. 2020). Des changements de composition isotopique sont corrélés à des changements de taux de croissance (Trueman, McGill, et Guyard 2005).

Une piste de recherche prometteuse serait de coupler les informations sur la croissance lue sur les écailles avec la signature isotopique de ces mêmes écailles afin d'identifier des facteurs responsables

des variations de croissance. En particulier il s'agirait de tester si la variabilité individuelle de la croissance est associée à une variabilité spatiale ($\delta^{13}\text{C}$) des zones de grossissement fréquentées et/ou à une variabilité du niveau trophique ($\delta^{15}\text{N}$) pouvant être associée aux ressources alimentaires utilisées.

La signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) d'une partie des écailles analysées dans le cadre de cette thèse a été caractérisée. Un détournage de chaque écaille est réalisé pour récupérer le matériel à partir duquel sont mesurés les ratios isotopiques correspondant à la dernière période de croissance en mer (derniers mois en mer pour les 1HM et les 2HM). Les analyses à venir dans le cadre du programme SAMARCH (post-doc de Quentin Queiros) permettront d'appuyer ou non nos hypothèses sur l'origine trophique de la variabilité temporelle de la croissance des saumons en mer. En outre, elles apporteront des éléments complémentaires pour préciser notre hypothèse sur la ségrégation spatiale des 1HM et 2HM après la décision de maturation. Ces analyses permettront enfin d'identifier des différences spatiales et/ou trophiques parmi les populations étudiées pouvant être à l'origine de réponses différentes dans la croissance en mer.

1.2 Affiner la compréhension de la distribution spatiale des populations en mer

Une autre perspective de cette thèse serait d'affiner notre compréhension de la distribution spatiale des populations une fois en mer en utilisant l'information issue des données de croissance. Nous avons mis en évidence l'existence de patrons de croissance communs entre populations lors du premier été passé en mer soutenant l'hypothèse d'une agrégation des populations issues de ces différentes rivières. Une part de la variabilité temporelle de la croissance reste néanmoins spécifique à chaque population. Le degré de similarité des patrons temporels de croissance est-il lié à la distance entre ces populations ? Etudier la corrélation dans les patrons de croissance temporels des populations deux à deux pourrait mettre en évidence des groupes de populations fonctionnant de façon similaire (Exemple : **Figure 34**).

Une autre approche serait de s'appuyer sur l'analyse des trajectoires de croissance individuelles (séries temporelles d'incrément de croissance pour chaque écaille) pour analyser plus finement la synchronisation des populations dans le temps à partir de leur entrée en mer (**Figure 35**). Cela permettrait d'avoir une idée plus précise de quand les populations s'agrègent, si certaines se rejoignent plus rapidement que d'autres. Friedland and Reddin (2000) soulignent un chevauchement des patrons de croissance en mer de plusieurs populations nord-américaines après 4 ou 5 paires de circuli suivant l'entrée en mer permettant ainsi de dater au mois de juin ou juillet l'agrégation de ces populations en Mer du Labrador. De récentes approches s'appuient sur des méthodes de modélisation statistique adaptées au traitement des séries chronologiques multivariées de types Dynamic Factor

Analysis (DFA ; Zuur et al., 2003) pour décrire les patrons de croissance sur les otolithes, identifier des patrons communs ou spécifiques liés à leur origine des populations ou à d'autres facteurs environnementaux (Goertler et al. 2016 ; Ohlberger, Scheuerell, et Schindler 2016). En outre, ce type d'analyse permettrait de comparer les patrons de croissance avant et après la décision de maturation et d'appuyer ainsi nos hypothèses sur les stratégies de croissance spécifiques des 1HM et 2HM après la décision de maturation.

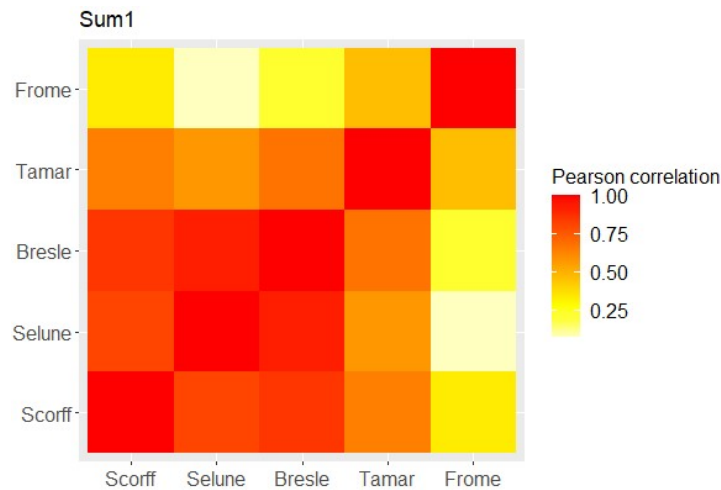


Figure 34 : Corrélation de Pearson entre les cinq populations pour les variations temporelles de croissance au premier été. (D'après le stage de Master 2 de V. Santanbien, 2020).

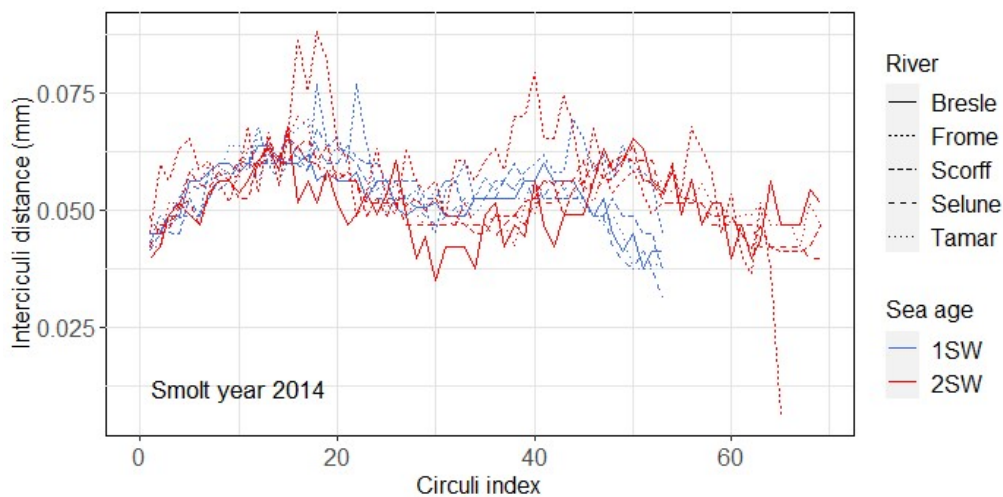


Figure 35 : Distance moyenne entre chaque paire de circuli (mm) sur les écailles des cinq populations en fonction de leur âge de retour (1HM/2HM) pour l'année de dévalaison de la cohorte de smolt 2014.

2. Mieux caractériser les conséquences d'une survie dépendante de la taille

Dans le modèle de population développé dans le Chapitre 2 les fécondités propres aux 1SW et 2SW sont fixées. Cependant, nous avons montré dans le Chapitres 1 une diminution de la croissance en mer

affectant la taille à âge au retour en rivière, particulièrement marqué chez les 1HM. Ce déclin dans les tailles au retour est soutenu dans d'autres systèmes (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Bal et al. 2017). Or, la qualité des géniteurs au moment de la reproduction, et notamment leur taille et leur condition, affecte le nombre et la taille des œufs produits (Fleming 1996), et donc le potentiel reproducteur à l'échelle de la population. Ce phénomène peut venir amplifier des phénomènes de déclin des populations. Une perspective de développement du modèle serait donc de mieux prendre en compte la croissance au cours de la phase marine à travers la modélisation de processus démographiques taille-dépendants pour en quantifier les répercussions sur la structure de taille de la population depuis le départ en mer jusqu'au retour en rivière, et la dynamique de population dans son ensemble.

2.1 Modéliser les effets de la survie dépendante de la taille

La mortalité taille-dépendante ciblant les petits individus est un phénomène connu, particulièrement dans les premiers mois qui suivent la migration en mer. Les smolts les plus grands ont une plus grande probabilité de survie car ils ont plus de chances d'échapper aux prédateurs (Armstrong et al. 2018 ; Gregory et al. 2019 ; Simmons et al. 2021). Nous avons pu valider l'effet de la taille des poissons au stade smolt sur la survie post-smolt lors des premiers mois en mer (Chapitre 2).

D'autres approches ont été menées lors de cette thèse pour explorer comment la mortalité taille-dépendante en mer est susceptible d'affecter la structure de taille des populations entre le départ en mer et le retour en rivière (Violette Silve, Stage de Master 1, 2019). Ce travail s'est appuyé sur l'analyse des collections historiques d'écaillés de saumon disponibles sur la rivière Scorff. A partir de l'analyse des écaillés adultes par des modèles de rétro-calcul (Dahl 1910 ; Francis 1990 ; Heidarsson, Antonsson, et Snorrason 2006) il a été possible d'estimer la taille qu'avaient les poissons au moment de leur migration marine au stade smolt. Ainsi nous avons pu comparer la distribution de taille des smolts ayant survécu à leur séjour en mer avec la distribution de taille des smolts lors de la dévalaison. Sous l'hypothèse d'une survie marine post-smolt dépendant de la taille des smolts à la migration, les smolts « survivants » devraient être un sous-échantillon biaisé vers les grandes tailles de l'ensemble des smolts ayant migré vers la mer.

La qualité prédictive de différents modèles de rétro-calcul identifiés dans la littérature (Francis 1990 ; Campana 1990 ; Ricker 1992 ; Vigliola et Meekan 2009) a été étudiée en utilisant un échantillon de validation constitué de quatorze individus marqués individuellement par un transpondeur dont la taille au stade smolt et au stade adulte est connu (**Figure 36**). Le décalage entre la distribution rétro-calculée de tailles de smolts chez les adultes ayant survécu au séjour marin et la distribution de taille observées chez les smolts dévalant, indique des tailles plus grandes chez les individus revenus en tant qu'adulte.

Ce résultat suggère une survie dépendante de la taille. Cette sélection contre les smolts de petite taille semble s'opérer plus fortement chez les smolts ayant passé une seule année en rivière par rapport aux smolts qui ont passé deux années en rivière (**Figure 37**). En effet, migrer après deux années en rivière, donc à une plus grande taille, améliore clairement les chances de survie en mer. Distinguer un effet taille d'un effet âge sur la survie nécessite cependant de pousser plus loin les analyses. Une piste envisagée est d'estimer la survie relative pour une classe de taille donnée afin de déterminer s'il y a des différences entre âge de smolt pour une même taille.

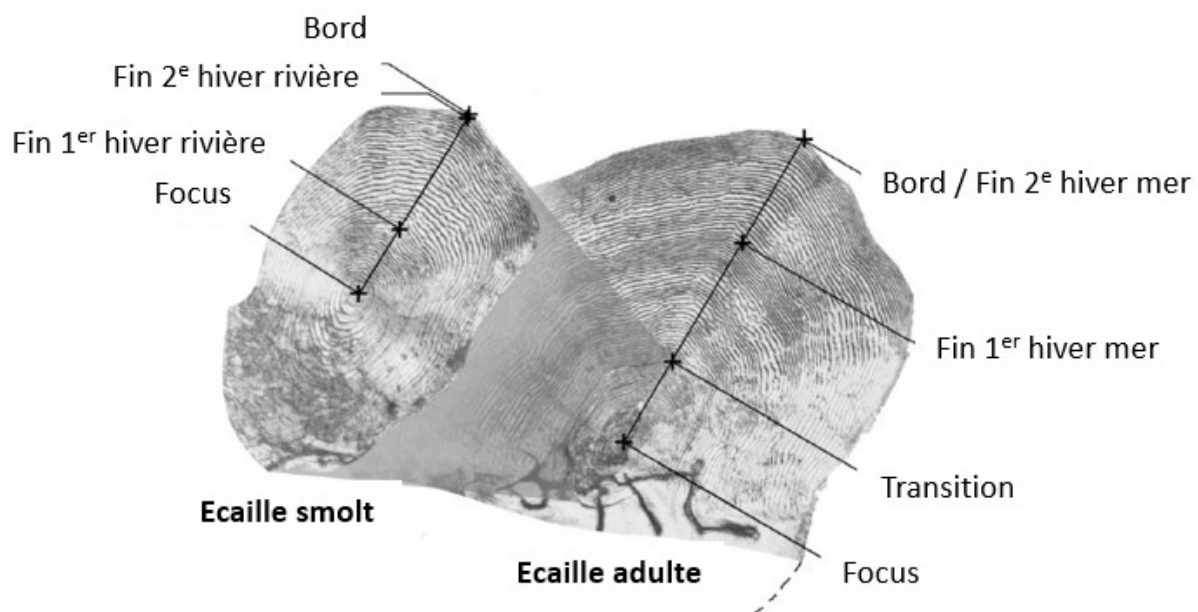


Figure 36 : Photos de deux écailles prélevées sur un même saumon atlantique (marquage individuel) au stade smolt (a) et recapturé 737 jours plus tard en tant qu'adulte (b). (D'après le stage de Master 1 de V. Silve, 2019).

Dans le prolongement du travail de V. Silve, nous avons initié la construction d'un modèle bayésien structuré par classes de taille de smolts afin d'estimer les paramètres reliant les histogrammes de tailles rétro-calculées des smolts revenus au stade adulte (post-mortalité sélective) et les histogrammes de tailles observées dans la population de smolts à la dévalaison (pré-mortalité sélective). L'information issue de la distorsion de ces deux histogrammes permet d'estimer les paramètres d'une survie taille-sélective en estimant la survie relative de chaque classe de taille (voir **Annexe 5**). Pour finaliser cette analyse, un travail de paramétrage et d'optimisation de la structure du modèle est encore nécessaire (choix du nombre de classes de tailles, robustesse de l'estimation des paramètres au nombre de classe, prise en compte d'un biais de rétro-calcul).

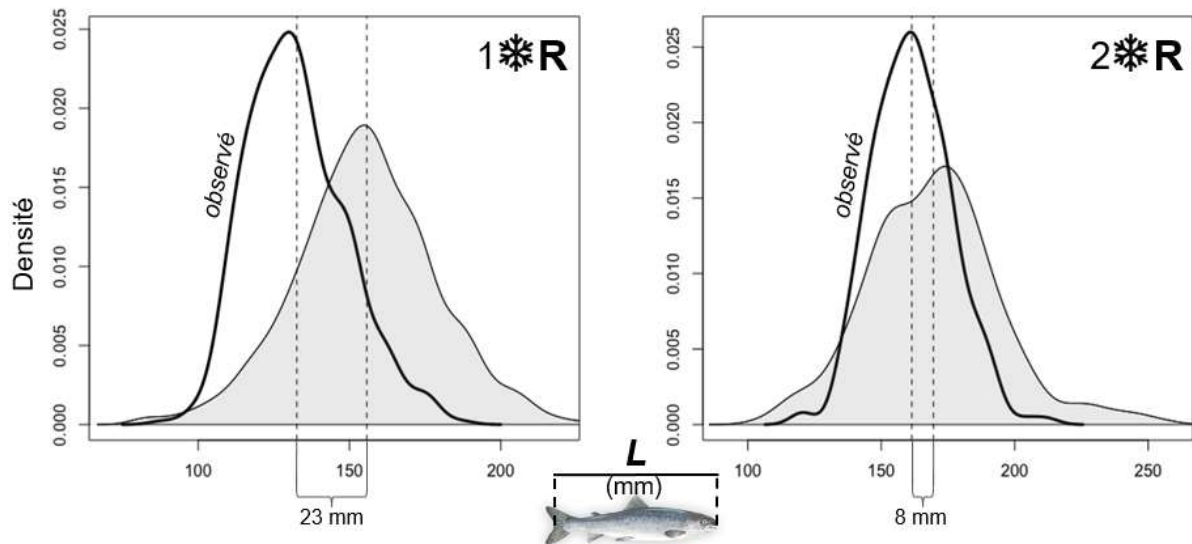


Figure 37 : Distributions de tailles de smolts observées (lignes épaisses) et estimées par rétro calcul à partir des écailles adultes (distribution grisée) pour les smolts d'âge 1 ($N_{\text{observé}} = 441$, $N_{\text{estimé}} = 778$) et les smolts d'âge 2 ($N_{\text{observé}} = 214$, $N_{\text{estimé}} = 292$). (D'après le stage de Master 1 de V. Silve, 2019).

2.2 Modéliser la croissance sur l'ensemble de la phase marine : conséquences sur la structure de tailles des retours

En s'appuyant sur les travaux cités dans la section précédente, une perspective de développement du modèle de population présenté dans le Chapitre 2 est la construction d'un modèle structuré par la taille qui décrit explicitement la croissance au cours de la phase marine et qui permet de quantifier les conséquences des processus de survie et de maturation dépendant de la taille sur les structures d'âge et de tailles dans les retours, impactant ultimement le potentiel reproducteur et la dynamique de la population. J'ai initié un tel travail de modélisation en collaboration avec l'équipe de Geir Bolstad lors d'un séjour scientifique de 3 mois au Norwegian Institute for Nature Research (NINA), Trondheim, Norvège. Nous avons développé une version du modèle qui décrit la croissance entre les structures de taille de différents stades, entre le stade smolt et la fin du premier été en mer des post-smolts (pré-décision de maturation) et entre la fin du premier été en mer et le retour des 1HM et 2HM séparément (post-décision de maturation). A chaque stade (smolt, sum1, retour 1HM, retour 2HM) les individus sont répartis en 3 classes de taille (petits, moyens, grands) et la croissance est décrite d'un stade à l'autre grâce à un gain moyen de taille et un paramètre de diffusion dans l'ensemble des classes. L'idée est de faire dépendre directement la survie et la maturation de chaque classe de taille (**Figure 38**). Afin d'estimer les taux de survie et de maturation, le modèle utilise l'information issue des histogrammes de tailles observées aux stades smolts et adultes, et retro-calculées à la fin du premier été en mer. On fait l'hypothèse de l'absence de tout processus taille-dépendant après la décision de maturation à la fin du premier été. On ne considère donc pas de nouveau filtre sur les distributions des tailles après cet événement. Dès lors, la distribution de taille rétro-calculée à la fin du premier été en mer à partir des

écailles adultes pour les 1HM et les 2HM est la résultante des processus de survie post-smolt taille-dépendante, de croissance et de maturation taille dépendante ayant lieu avant la fin du premier été (Voir **Annexe 5** pour détails).

Cependant ce modèle demande encore un travail important de développement et pose de nombreux challenges : comment choisir des classes de tailles représentatives de chaque stade ? comment déterminer le nombre de classes de tailles ? Quelles est la sensibilité des paramètres au nombre de classes de tailles ? Comment estimer les paramètres liés à la croissance (gain moyen de taille, paramètres de diffusion, ou autre fonction de croissance de type Von Bertalanffy par exemple)? Le modèle actuel pose des problèmes de convergence. En effet trois classes de tailles ne permettent pas d'estimer correctement les paramètres de survie et de maturation. Notamment les paramètres estimés semblent conduire à une sous-estimation de la survie des petites classes et surestimation de la survie des grandes classes. En effet l'histogramme de taille généré avec les paramètres de survie estimés conduit à un décalage beaucoup plus grand par rapport à celui estimé précédemment grâce aux distributions de tailles de smolts observées (lignes épaisses) et estimées par rétro calcul à partir des écailles adultes (**Figure 37**). Pour pallier à ce problème il serait nécessaire d'augmenter le nombre de classes afin de mieux estimer les paramètres de survie et de maturation taille-sélectives

Les résultats préliminaires montrent néanmoins une diminution progressive du nombre d'individus dans la grande classe de taille et une augmentation de la proportion d'individus dans la plus petite classe de taille dans les retours (

Figure 39). Ce phénomène est susceptible d'affecter la fécondité des poissons en affectant leur survie et la dépose d'œufs (nombre et taille des œufs), et ultimement l'ensemble de la dynamique des populations.

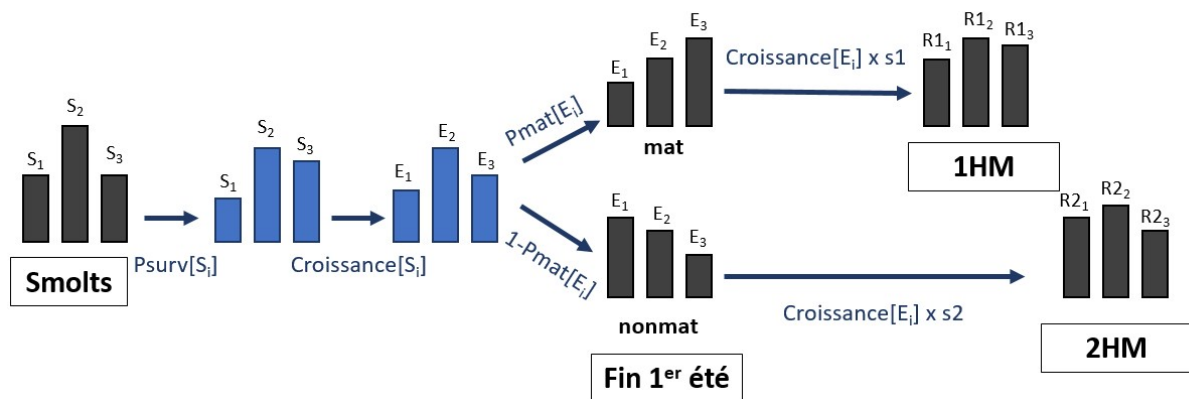


Figure 38 : Représentation schématique du modèle structuré par classes de tailles (1 :petite ; 2 :moyenne ; 3 :grande) au stade smolt (S_i), à la fin du premier été (E_i), et au retour des 1HM ($R1_i$) et des 2HM ($R2_i$). $P_{surv}[S_i]$ est la survie sélective des post-smolts, $P_{mat}[E_i]$ est la probabilité de maturation après un hiver en mer propre à chaque classe de taille, s_1 et s_2 sont les taux de survie additionnels expérimentés par les 1HM et les 2HM après la décision de maturation et sont fixes pour chaque classe de taille. Pour les distributions grises nous disposons de données de tailles observées (Smolts, 1HM, 2HM) ou rétrocalculées (Fin 1^{er} été). Les distributions bleues sont des stades latents non observables, estimés par le modèle.

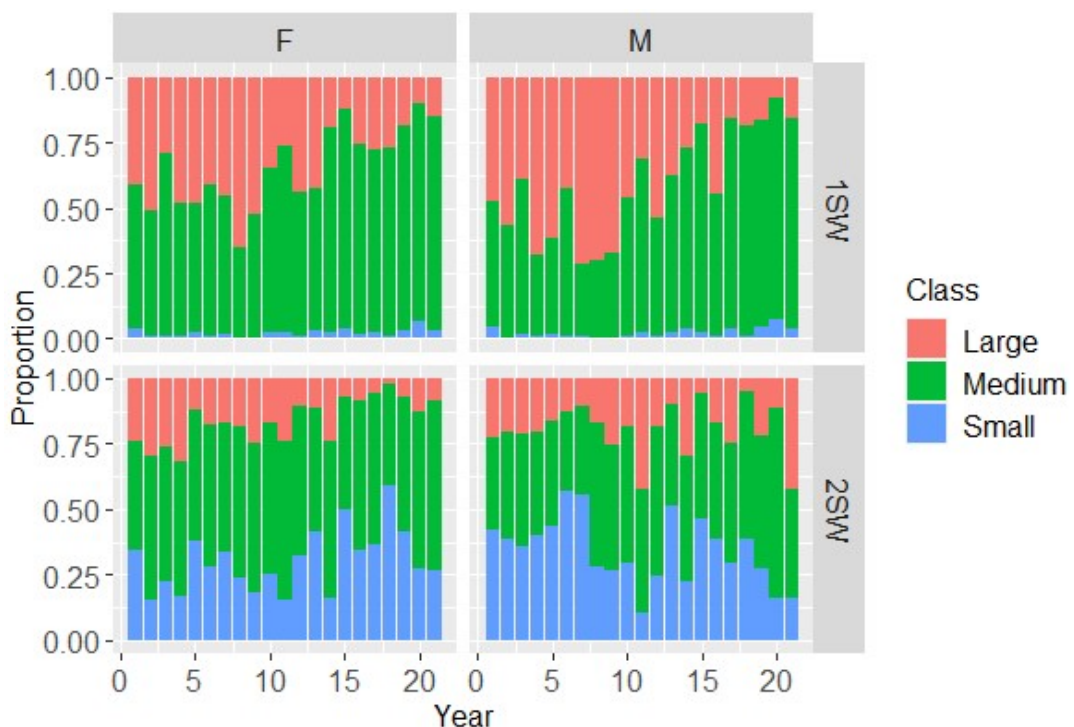


Figure 39 : Changements dans les proportions d'individus appartenant aux classes de tailles petites, moyennes, grandes entre 1996 et 2016 dans les retours des 1HM (1SW) et 2HM (2SW), mâles (M) et femelles (F). D'après un projet de modélisation mené avec des étudiants de M2 encadré en 2021.

3. Estimer la variabilité temporelle de la survie sur l'ensemble de la phase marine

Un enjeu majeur est l'estimation de la variabilité temporelle dans la survie sur l'ensemble de la phase marine. En particulier il s'agit de mieux séquentialiser la variabilité dans la survie pré- et post décision de maturation en tant que 1HM à la fin du premier été. En effet, le modèle de population que nous avons développé dans le Chapitre 2 concentre l'ensemble de la variabilité temporelle dans les processus ayant lieu au cours du premier été en mer (survie et maturation). Les inférences faites sur la variabilité temporelle de la probabilité de maturation reposent sur l'hypothèse d'un taux de survie constant pour les 1HM et 2HM. Or les proportions de 1HM et 2HM dans les retours dépendent à la fois du taux de maturation et de la survie différentielle de ces deux stratégies en mer. Dans le modèle développé, la survie entre la fin du premier été et le retour est constante dans le temps et dépend d'un taux de mortalité par mois supplémentaire fixé et du nombre de mois supplémentaires avant les retours respectifs des 1HM et 2HM. Or la littérature soutient des zones de migrations différentes chez les 1HM et les 2HM avant leur retour en rivière. Ces zones sont fortement impactées par des changements écosystémiques d'origine climatique depuis les années 1990 (Taboada et Anadón 2012 ; Renkawitz et al. 2015). Il est donc peu réaliste de considérer une survie constante dans le temps ou avec une variabilité temporelle similaire pour les 1HM et 2HM. Cette hypothèse est cohérente avec les résultats du Chapitre 1 dans lequel nous avons montré une désynchronisation des patrons temporels de croissance des 1HM et 2HM après la décision de maturation.

Séparer la variabilité temporelle dans la survie pour les 1HM et 2HM est un problème récurrent pour les modèles développés à différentes échelles. En l'effet, des estimations de survie reposent la plupart du temps sur des données d'abondance de smolts et d'adultes de retour après leur séjour marin. Or la séparation des survies pré- et post- décision de maturation nécessiterait des observations intermédiaires entre le stade smolt et le stade de retour, idéalement au moment de la décision de maturation. Gregory et al. (2019) à l'échelle de la population de la Frome (Royaume-Uni) et Olmos et al. (2019; 2020) à l'échelle du bassin Atlantique Nord considèrent une mortalité additionnelle après la première année qui est constante dans le temps comme cela est le cas dans le modèle développé dans le Chapitre 2. Massiot-Granier et al. (2014) considère deux hypothèses alternatives avec soit une mortalité additionnelle (deuxième année en mer) variable dans le temps mais une probabilité de maturation constante, soit une probabilité de maturation variable dans le temps mais une mortalité additionnelle constante. La variabilité interannuelle est alors attribuée à l'un ou à l'autre paramètre. Dans le modèle récemment développé par Pardo et al. (2021), les trois paramètres de maturation, de survie pendant la première et pendant la deuxième année en mer sont estimés. Mais des contraintes

fortes sont imposées aux paramètres de survie sous la forme de lois de probabilités a priori informatives. Sous réserve de l'hypothèse d'une survie non différente entre les mâles et les femelles, le développement d'un modèle séparant les dynamiques des mâles et des femelles et considérant des stratégies de maturation dépendantes du sexe pourrait, en théorie, permettre d'identifier les variabilités inter-annuelles de la survie pre- et post- décision de maturation.

4. Prendre en compte l'héritabilité dans la dynamique de maturation

L'expression de l'âge à maturité sexuelle chez le saumon résulte de mécanismes à la fois plastiques et évolutifs (Mobley et al. 2021). Les changements de l'environnement, notamment des conditions de croissance et de survie, sont à l'origine de réponses dans la structure d'âge au retour en rivière dans les populations de saumon. Nous avons montré qu'une diminution de la croissance pendant le premier été en mer était susceptible de retarder l'atteinte de seuils physiologiques nécessaire pour déclencher la maturation et le retour en rivière. Une part importante de la variabilité temporelle dans la probabilité de maturation serait expliquée par une réponse plastique aux variations interannuelles de la croissance au premier été (29% pour les femelles et 24% pour les mâles).

Mais l'âge à maturité sexuelle est un trait fortement héritable (Reznick, Bryga, et Endler 1990), qui varie entre sexes (Barson et al. 2015 ; Mobley et al. 2021) et entre populations (Czorlich et al. 2018). Une étude récente a mis en évidence le rôle d'un gène (*vgl3*) qui expliquerait jusqu'à 40% de la variabilité dans ce trait (Barson et al. 2015). L'architecture génétique de ce gène permettrait d'expliquer en partie les différences d'âge à maturité sexuelle entre les mâles et femelles. En effet la dominance des allèles « E » et « L » de ce gène chez les individus hétérozygotes est dépendante du sexe : le génotype « EE » génère une maturation précoce chez les deux sexes tandis que le génotype « LL » engendrerait plutôt des retours tardifs (après deux années ou plus passées en mer). Cependant le génotype « EL » est associé à des retours précoces chez les mâles et des retours plus tardifs chez les femelles (**Figure 40**). Ces effets de dominance peuvent varier entre populations (Czorlich et al. 2018). Les changements de l'environnement marin sont susceptibles d'affecter les forces de sélection et d'induire des modifications dans la réponse modélisée sous la forme d'une norme de réaction probabiliste reliant croissance et décision de maturation. De tels changements ont été démontrés chez le Saumon Chinook se traduisant par une diminution du seuil de croissance nécessaire à la maturation chez les mâles et les femelles et constituant une réponse adaptative à la pression de sélection exercée par la pêche.

Une perspective encourageante est de décomposer la part génétique et la part plastique dans la variabilité de la décision de maturation. L'information sur le génotype lié au gène *Vgl3* a été obtenue

pour une partie de l'échantillon d'écaillés utilisées pour cette thèse. De prochaines analyses devraient permettre de tester l'effet des différents génotypes sur la norme de réaction sexe-spécifique liant croissance et maturation afin de quantifier la contribution relative des facteurs plastiques et génétiques dans la détermination de l'âge à maturité. Cette information pourrait permettre de déterminer si la croissance des individus est elle-même influencée par des différences génétiques. En outre, l'accès à l'information génétique permet de tester si la structure d'âge au retour des saumons a changé en réponse à des modifications de croissance et/ou des changements dans les fréquences génotypiques du gène *Vgll3* : Il serait intéressant de mesurer quelles sont les tendances temporelles dans les fréquences (« EE », « EL », « LL ») ? Sont-elles corrélées aux changements temporels observés dans l'âge au retour des adultes en rivière ? Les normes de réaction de décision de maturation spécifiques à chaque génotype et à chaque sexe ont-elles évolué dans le temps ?

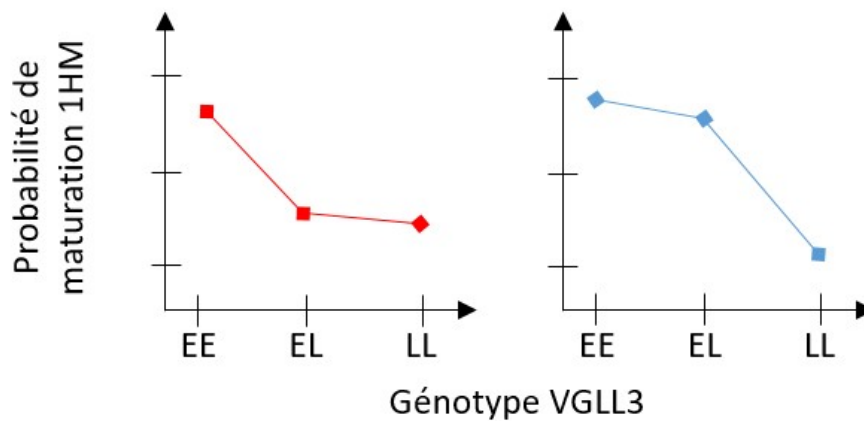


Figure 40 : Représentation schématique de la probabilité de maturation après un hiver en mer (1HM) en fonction des trois génotypes sur le gène *vgl3* et différence d'architecture génétique pour les femelles (rouge) et les mâles (bleu). Figure inspirée de Barson et al. (2015b).

5. Intégrer les conséquences de la variabilité de l'environnement marin sur l'ensemble du cycle de vie

Outre l'abondance, les rapports des sexes et les variations de tailles moyenne à dévalaison, des études rapportent des changements dans la structure d'âge moyen à dévalaison (Aprahamian, Davidson, et Cove 2008). Considérer plus d'hétérogénéité au stade smolt en quantifiant l'effet de l'âge des smolts sur les taux de survie et de maturation permettrait de quantifier plus précisément l'impact de ces changements sur le retour des adultes. En outre, intégrer des dynamiques séparées pour chaque classe d'âge de smolt permettrait d'étudier les interactions entre stratégies de vie en rivière et en mer en relation avec les changements de l'environnement et d'affiner notre compréhension de la dynamique des populations de saumon.

De plus, les changements environnementaux affectant les stades de la phase marine du cycle de vie du saumon sont susceptibles d'avoir de multiples conséquences sur l'ensemble des phases de son cycle de vie avec des effets directs et des effets indirects sur les cohortes suivantes. Dans le modèle actuel seule la phase marine est représentée. Il serait intéressant de boucler le cycle de vie en intégrant la représentation des processus démographiques de la phase eau douce du cycle de vie entre le stade œuf et le stade smolt. En affectant le potentiel reproducteur, les changements des conditions océaniques, notamment des conditions de croissance, peuvent avoir des répercussions sur le nombre de descendants produits et sur leur qualité. Cela est susceptible de générer des effets indirects sur les interactions de compétition des juvéniles en rivière, leur croissance et ultimement sur le nombre de smolts et la taille à dévalaison affectant les processus de la phase marine (Chaparro-Pedraza and Roos 2019 ; **Figure 41**). En effet, nombre de juvéniles et croissance en eau douce sont généralement négativement corrélés (Simmons et al. 2020 ; Ulaski et al. 2022).

Le cycle de vie et la dynamique des populations de saumon sont très sensibles à la phase d'eau douce, en particulier à la survie juvénile et aux phénomènes de densité dépendance la contrôlant (Russell et al. 2012). Mais d'autres pressions viennent se rajouter car le changement climatique et l'augmentation des températures en rivière ont de multiples conséquences sur la dépose d'œufs, les taux métaboliques, la tolérance thermique permettant la survie et la croissance des saumons en rivière (Thorstad et al. 2021 ; Ulaski et al. 2022). Considérer ces changements sur la phase rivière du cycle de vie est d'autant plus important que nous avons montré l'importance du nombre et de la taille des smolts à migration sur la survie marine et le taux de retour des adultes.

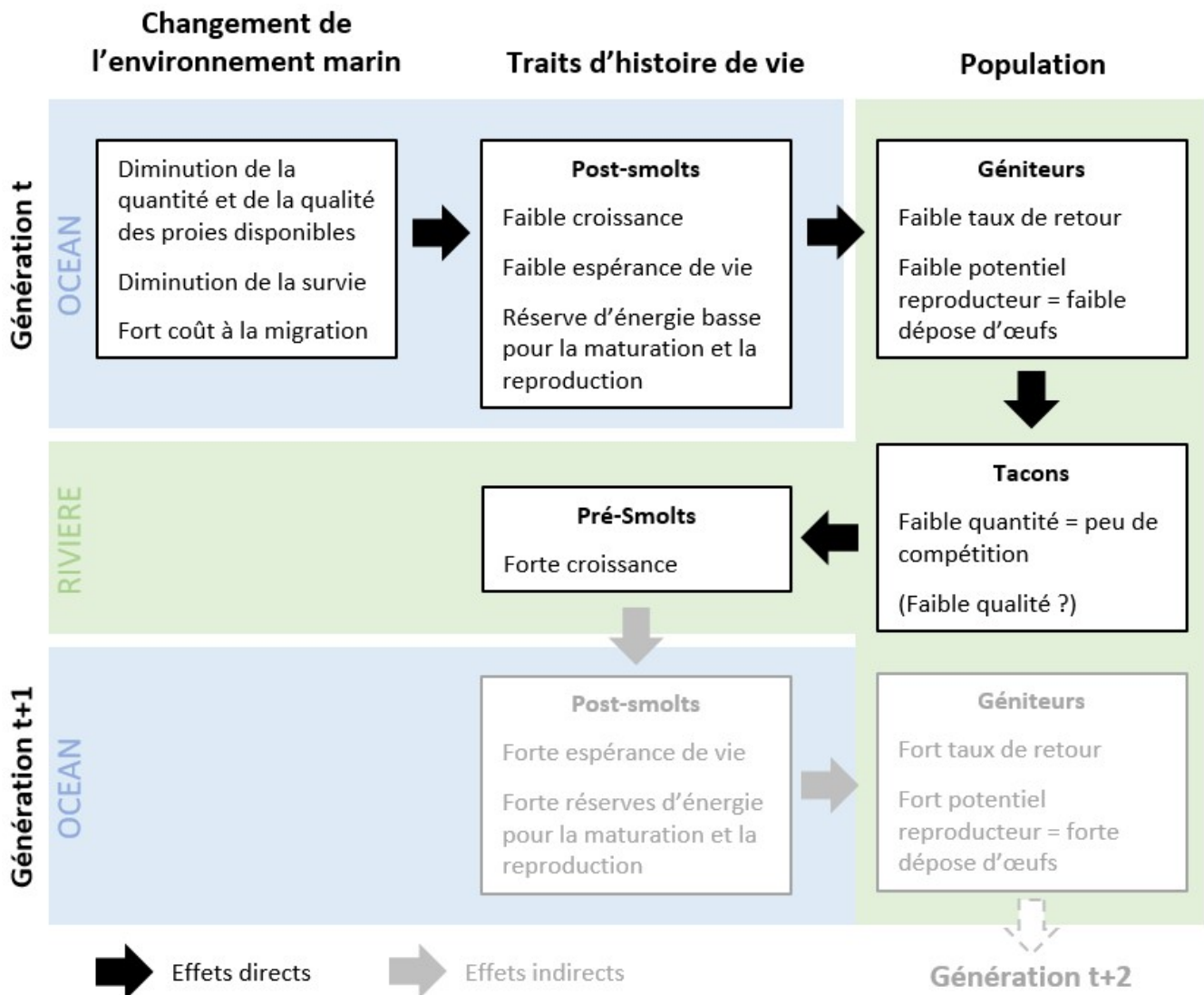


Figure 41 : Effets directs (flèches noires) et indirects (flèches grises) des changements de l'environnement marins sur les traits d'histoire de vie et les processus populationnels sur deux générations. Figure inspirée de Chaparro-Pedraza and Roos (2019).

Références

- Aas, Øystein, Anders Klemetsen, Sigurd Einum, et Jostein Skurdal. 2010. *Atlantic Salmon Ecology*. Oxford: Wiley-Blackwell : John Wiley & Sons.
- Adkison, Milo D. 2011. « Population differentiation in Pacific salmon: local adaptation genetic drift, or the environment? » *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52 (12) : 2762-77. <https://doi.org/10.1139/f95-865>.
- Alm, G. 1959. « Connection between maturity, size, and age in fishes ». *Inst. Freshw. Res. Rep.* 40 : 4-145.
- Almodóvar, Ana, Graciela G Nicola, Daniel Ayllón, Clive N Trueman, Ian Davidson, Richard Kennedy, et Benigno Elvira. 2020. « Stable isotopes suggest the location of marine feeding grounds of South European Atlantic salmon in Greenland ». *ICES Journal of Marine Science* 77 (2) : 593-603. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz258>.
- Aprahamian, Miran W., Ian C. Davidson, et Richard J. Cove. 2008. « Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales ». *Hydrobiologia* 602 (1) : 61-78. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9286-3>.
- Armstrong, J. D., S. McKelvey, G. W. Smith, P. Rycroft, et R. J. Fryer. 2018. « Effects of individual variation in length, condition and run-time on return rates of wild-reared Atlantic salmon *Salmo salar* smolts ». *Journal of Fish Biology* 92 (3) : 569-78. <https://doi.org/10.1111/jfb.13548>.
- Arnqvist, Göran, et Locke Rowe. 2005. *Sexual Conflict*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400850600>.
- Asch, Rebecca G., et Brad Erisman. 2018. « Spawning aggregations act as a bottleneck influencing climate change impacts on a critically endangered reef fish ». *Diversity and Distributions* 24 (12) : 1712-28. <https://doi.org/10.1111/ddi.12809>.
- Aykanat, Tutku, Martin Rasmussen, Mikhail Ozerov, Eero Niemelä, Lars Paulin, Juha-Pekka Vähä, Kjetil Hindar, et al. 2020. « Life-history genomic regions explain differences in Atlantic salmon marine diet specialization ». *Journal of Animal Ecology* 89 (11) : 2677-91. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13324>.
- Azam, Didier, Laurent Basilico, Laurent Beaulaton, Frederic Marchand, et Etienne Prévost. 2020. « Trois décennies d'observations et de recherche sur les poissons migrateurs ». *Office français de la biodiversité*, Collection Comprendre pour agir, 60p.
- Baglinière, J. L., P. Bomassi, B. Bousquet, F. Chancerel, H. De Pontual, J. Dumas, G. Euzenat, et al. 1985. « La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale : utilisation pratique et difficultés de la méthode ». *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, n° 298 : 69-105. <https://doi.org/10.1051/kmae:1985002>.
- Baglinière, Jean-Luc, Frédéric Marchand, et Vincent Vauclin. 2005. « Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and in-stream habitat ». *ICES Journal of Marine Science* 62 (4) : 695-707. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.02.008>.

- Bailey, K. M., et E. D. Houde. 1989. « Predation on Eggs and Larvae of Marine Fishes and the Recruitment Problem ». Dans *Advances in Marine Biology*. Sous la direction de J. H. S. Blaxter et A. J. Southward, 25 : 1-83. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60187-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60187-X).
- Bal, G., L. Montorio, E. Rivot, E. Prévost, J.-L. Baglinière, et M. Nevoux. 2017. « Evidence for long-term change in length, mass and migration phenology of anadromous spawners in French Atlantic salmon *Salmo salar*: changing *s. salar* size and phenology ». *J. Fish Biol* 90 (6) : 2375-93. <https://doi.org/10.1111/jfb.13314>.
- Barajas, Miguel Fillion, Timothy F Sheehan, Ruth Haas-Castro, Brandon Ellingson, et Katherine Mills. 2021. « Retrospective analysis of marine growth and relationships to return rates of Penobscot River Atlantic salmon ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, cjfas-2021-0142. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0142>.
- Barbraud, Christophe, et Henri Weimerskirch. 2006. « Antarctic birds breed later in response to climate change ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (16) : 6248-51. <https://doi.org/10.1073/pnas.0510397103>.
- Barson, Nicola J., Tutku Aykanat, Kjetil Hindar, Matthew Baranski, Geir H. Bolstad, Peder Fiske, Céleste Jacq, et al. 2015. « Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon ». *Nature* 528 (7582) : 405-8. <https://doi.org/10.1038/nature16062>.
- Baudron, Alan R., Coby L. Needle, Adriaan D. Rijnsdorp, et C. Tara Marshall. 2014. « Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes ». *Global Change Biology* 20 (4) : 1023-31. <https://doi.org/10.1111/gcb.12514>.
- Bauer, S., et B. J. Hoyer. 2014. « Migratory Animals Couple Biodiversity and Ecosystem Functioning Worldwide ». *Science* 344 (6179) : 1242552. <https://doi.org/10.1126/science.1242552>.
- Beacham, Terry D., et Clyde B. Murray. 1988. « Genetic analysis of growth and maturity in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) ». *Genome* 30 (4) : 529-35. <https://doi.org/10.1139/g88-089>.
- Beaugrand, G., et P. C. Reid. 2012. « Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1549-62. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss153>.
- Beaugrand, Grégory, Martin Edwards, Keith Brander, Christophe Luczak, et Frederic Ibanez. 2008. « Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic: Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts ». *Ecology Letters* 11 (11) : 1157-68. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01218.x>.
- Bestion, Elvire, Bart Haegeman, Soraya Alvarez Codesal, Alexandre Garreau, Michèle Huet, Samuel Barton, et José M. Montoya. 2021. « Phytoplankton biodiversity is more important for ecosystem functioning in highly variable thermal environments ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (35). <https://doi.org/10.1073/pnas.2019591118>.
- Bilton, H. T., et G. L. Robins. 1971. « Effects of Starvation, Feeding, and Light Period on Circulus Formation on Scales of Young Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) ». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28 (11) : 1749-55. <https://doi.org/10.1139/f71-259>.

- Birnie-Gauvin, Kim, Xavier Bordeleau, Steven J. Cooke, Jan G. Davidsen, Sindre H. Eldøy, Erika J. Eliason, Andy Moore, et Kim Aarestrup. 2021. « Life-history strategies in salmonids: the role of physiology and its consequences ». *Biological Reviews* 96 (5) : 2304-20. <https://doi.org/10.1111/brv.12753>.
- Birnie-Gauvin, Kim, Hugo Flávio, Martin L. Kristensen, Sarah Walton-Rabideau, Steven J. Cooke, William G. Willmore, Anders Koed, et Kim Aarestrup. 2019. « Cortisol predicts migration timing and success in both Atlantic salmon and sea trout kelts ». *Scientific Reports* 9 (1) : 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39153-x>.
- Boecklen, William J., Christopher T. Yarnes, Bethany A. Cook, et Avis C. James. 2011. « On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42 (1) : 411-40. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>.
- Bonenfant, Christophe, Jean-Michel Gaillard, Tim Coulson, Marco Festa-Bianchet, Anne Loison, Mathieu Garel, Leif Egil Loe, et al. 2009. « Chapter 5 Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores ». Dans *Advances in Ecological Research* , 41 : 313-57. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(09\)00405-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(09)00405-X).
- Bonhommeau, Sylvain, Emmanuel Chassot, Benjamin Planque, Etienne Rivot, Anthony H. Knap, et Olivier Le Pape. 2008. « Impact of climate on eel populations of the Northern Hemisphere ». *Marine Ecology Progress Series* 373 (décembre) : 71-80. <https://doi.org/10.3354/meps07696>.
- Both, C, et L te Marvelde. 2007. « Climate change and timing of avian breeding and migration throughout Europe ». *Climate Research* 35 : 93-105. <https://doi.org/10.3354/cr00716>.
- Both, Christiaan, Sandra Bouwhuis, C. M. Lessells, et Marcel E. Visser. 2006. « Climate change and population declines in a long-distance migratory bird ». *Nature* 441 (7089) : 81-83. <https://doi.org/10.1038/nature04539>.
- Bradbury, I R, S J Lehnert, A Messmer, S J Duffy, E Verspoor, T Kess, J Gilbey, et al. 2021. « Range-wide genetic assignment confirms long-distance oceanic migration in Atlantic salmon over half a century ». *ICES Journal of Marine Science* 78 (4) : 1434-43. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa152>.
- Brass, Dominic P., Christina A. Cobbold, David A. Ewing, Bethan V. Purse, Amanda Callaghan, et Steven M. White. 2021. « Phenotypic plasticity as a cause and consequence of population dynamics ». *Ecology Letters* 24 (11) : 2406-17. <https://doi.org/10.1111/ele.13862>.
- Braun, Douglas C., Jonathan W. Moore, John Candy, et Richard E. Bailey. 2016. « Population diversity in salmon: linkages among response, genetic and life history diversity ». *Ecography* 39 (3) : 317-28. <https://doi.org/10.1111/ecog.01102>.
- Brauner, C. J., M. Sackville, Z. Gallagher, S. Tang, L. Nendick, et A. P. Farrell. 2012. « Physiological consequences of the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) on juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): implications for wild salmon ecology and management, and for salmon aquaculture ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1596) : 1770-79. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0423>.

- Brett, J. R., J. E. Shelbourn, et C. T. Shoop. 1969. « Growth Rate and Body Composition of Fingerling Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to Temperature and Ration Size ». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26 (9) : 2363-94. <https://doi.org/10.1139/f69-230>.
- Briga, Michael, Egbert Koetsier, Jelle J. Boonekamp, Blanca Jimeno, et Simon Verhulst. 2017. « Food availability affects adult survival trajectories depending on early developmental conditions ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1846) : 20162287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2287>.
- Buoro, Mathieu, Sabrina Servanty, Laurent Beaulaton, et Etienne Prévost. 2019. « Estimation and standardisation of Atlantic salmon abundance time series on DiaPFC ORE rivers | Zenodo ». 2019. <https://zenodo.org/record/3275148#.XtiR7EHgphE>.
- Butchart, S. H. M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, et al. 2010. « Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines ». *Science* 328 (5982) : 1164-68. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>.
- Campana, Steven E. 1990. « How Reliable are Growth Back-Calculations Based on Otoliths? » *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47 (11) : 2219-27. <https://doi.org/10.1139/f90-246>.
- Campbell, B., J. T. Dickey, et P. Swanson. 2003. « Endocrine Changes During Onset of Puberty in Male Spring Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* ». *Biology of Reproduction* 69 (6) : 2109-17. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.103.020560>.
- Canales, Cristian M, Nicolás A Adasme, Luis A Cubillos, Maria Jose Cuevas, et Nazareth Sánchez. 2018. « Long-time spatio-temporal variations in anchovy (*Engraulis ringens*) biological traits off northern Chile: an adaptive response to long-term environmental change? » *ICES Journal of Marine Science* 75 (6) : 1908-23. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy082>.
- Capuzzo, Elisa, Christopher P. Lynam, Jon Barry, David Stephens, Rodney M. Forster, Naomi Greenwood, Abigail McQuatters-Gollop, Tiago Silva, Sonja M. van Leeuwen, et Georg H. Engelhard. 2018. « A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment ». *Global Change Biology* 24 (1) : e352-64. <https://doi.org/10.1111/gcb.13916>.
- Carlson, Stephanie M., et Todd R. Seamons. 2008. « A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change: Quantitative genetics of charr, salmon, and trout ». *Evolutionary Applications* 1 (2) : 222-38. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00025.x>.
- Carscadden, J E, K T Frank, et W C Leggett. 2001. « Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58 (1) : 73-85. <https://doi.org/10.1139/f00-185>.
- Carvalho, G. R. 1993. « Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation ». *Journal of Fish Biology* 43 : 53-73. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb01179.x>.
- Chaparro-Pedraza, P. Catalina, et André M. de Roos. 2019. « Environmental change effects on life-history traits and population dynamics of anadromous fishes ». *Journal of Animal Ecology* 88 (8) : 1178-90. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13010>.

- Chaput, G. 2012. « Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1538-48. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss013>.
- Charbonneau, Julie A., David M. Keith, et Jeffrey A. Hutchings. 2018. « Trends in the size and age structure of marine fishes ». *ICES Journal of Marine Science* 76 (4) : 938-45. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy180>.
- Chevin, Luis-Miguel, Sinéad Collins, et François Lefèvre. 2013. « Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field ». *Functional Ecology* 27 (4) : 967-79. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02043.x>.
- Clausen, Lotte W., Anna Rindorf, Mikael van Deurs, Mark Dickey-Collas, et Niels T. Hintzen. 2018. « Shifts in North Sea forage fish productivity and potential fisheries yield ». *Journal of Applied Ecology* 55 (3) : 1092-1101. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13038>.
- Cline, Timothy J., Jan Ohlberger, et Daniel E. Schindler. 2019. « Effects of warming climate and competition in the ocean for life-histories of Pacific salmon ». *Nature Ecology & Evolution* 3 (6) : 935-42. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0901-7>.
- Cotton, Peter A. 2003. « Avian migration phenology and global climate change ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (21) : 12219-22. <https://doi.org/10.1073/pnas.1930548100>.
- Crisp, Trevor. 2008. *Trout and Salmon: Ecology, Conservation and Rehabilitation*. John Wiley & Sons.
- Crozier, L. G., A. P. Hendry, P. W. Lawson, T. P. Quinn, N. J. Mantua, J. Battin, R. G. Shaw, et R. B. Huey. 2008. « Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon ». *Evolutionary Applications* 1 (2) : 252-70. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00033.x>.
- Crozier, Lisa G., et Richard W. Zabel. 2006. « Climate impacts at multiple scales: evidence for differential population responses in juvenile Chinook salmon: Differential population responses to climate ». *Journal of Animal Ecology* 75 (5) : 1100-1109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01130.x>.
- Crozier, W.W., P-J. Schön, G. Chaput, E.C.E. Potter, N.Ó Maoiléidigh, et J.C. MacLean. 2004. « Managing Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the mixed stock environment: challenges and considerations ». *ICES Journal of Marine Science* 61 (8) : 1344-58. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.08.013>.
- Czorlich, Yann, Tutku Aykanat, Jaakko Erkinaro, Panu Orell, et Craig R. Primmer. 2018. « Rapid sex-specific evolution of age at maturity is shaped by genetic architecture in Atlantic salmon ». *Nature ecology & evolution* 2 (11) : 1800-1807. <https://doi.org/10.1101/317255>.
- Dadswell, M. J., A. D. Spares, J. M. Reader, et M. J. W. Stokesbury. 2010. « The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: the 'Merry-Go-Round' hypothesis ». *J. Fish Biol.* 77 (3) : 435-67. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02673.x>.
- Dahl, Knut. 1910. *The age and growth of salmon and trout in Norway as shown by their scales*. London : Salmon and Trout Assoc. <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/27730>.

- Dallaire, Xavier, Éric Normandeau, Julien Mainguy, Jean-Éric Tremblay, Louis Bernatchez, et Jean-Sébastien Moore. 2020. « Population structure and genomic evidence for local adaptation to freshwater and marine environments in anadromous Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) throughout Nunavik, Canada ». *BioRxiv*, avril, 2020.04.29.066449. <https://doi.org/10.1101/2020.04.29.066449>.
- De Roos, A. M., et L. Persson. 2002. « Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99 (20) : 12907-12. <https://doi.org/10.1073/pnas.192174199>.
- Debes, Paul V., Nikolai Pivchenko, Annukka Ruokolainen, Outi Ovaskainen, Jacqueline E. Moustakas-Verho, Noora Parre, Tutku Aykanat, Jaakko Erkinaro, et Craig R. Primmer. 2019. « Large single-locus effects for maturation timing are mediated via condition variation in Atlantic salmon ». *BioRxiv*. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/780437v3>.
- Debes, Paul Vincent, Dylan John Fraser, Matthew Yates, et Jeffrey A Hutchings. 2014. « The Between-Population Genetic Architecture of Growth, Maturation, and Plasticity in Atlantic Salmon ». *Genetics* 196 (4) : 1277-91. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.161729>.
- Denechaud, Côme, Szymon Smoliński, Audrey J. Geffen, Jane A. Godiksen, et Steven E. Campana. 2020. « A century of fish growth in relation to climate change, population dynamics and exploitation ». *Global Change Biology* 26 (10) : 5661-78. <https://doi.org/10.1111/gcb.15298>.
- Dieckmann, U, et M Heino. 2007. « Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations ». *Marine Ecology Progress Series* 335 : 253-69. <https://doi.org/10.3354/meps335253>.
- Dingle, Hugh, et V. Alistair Drake. 2007. « What Is Migration? » *BioScience* 57 (2) : 113-21. <https://doi.org/10.1641/B570206>.
- Dittman, Andrew H, et Thomas P Quinn. 1996. « Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis ». *The Journal of experimental biology* 199 (1) : 83-91.
- Dunlop, Kathy M., Mark Wipfli, Rune Muladal, et Grzegorz Wierzbinski. 2020. « Terrestrial and semi-aquatic scavengers on invasive Pacific pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) carcasses in a riparian ecosystem in northern Norway ». *Biological Invasions* 23 (4) : 973-79. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02419-x>.
- Dunn, Peter O, et David W Winkler. 2010. « Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds ». *Effects of climate change on birds*, 11 : 17.
- Durant, Joël M., et Dag Ø Hjermann. 2017. « Age-structure, harvesting and climate effects on population growth of Arcto-boreal fish stocks ». *Marine Ecology Progress Series* 577 : 177-88. <https://doi.org/10.3354/meps12210>.
- Einum, S., E. B. Thorstad, et T. F. Næsje. 2002. « Growth rate correlations across life-stages in female Atlantic salmon ». *Journal of Fish Biology* 60 (3) : 780-84. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01704.x>.
- Erkinaro, Jaakko, Yann Czorlich, Panu Orell, Jorma Kuusela, Morten Falkegård, Maija Länsman, Henni Pulkkinen, Craig R. Primmer, et Eero Niemelä. 2018. « Life history variation across four decades

- in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76 (1) : 42-55. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0343>.
- . 2019. « Life history variation across four decades in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76 (1) : 42-55. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0343>.
- Espinasse, Boris, Brian P.V. Hunt, Yago Doson Coll, et Evgeny A. Pakhomov. 2019. « Investigating high seas foraging conditions for salmon in the North Pacific: insights from a 100-year scale archive for Rivers Inlet sockeye salmon ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76 (6) : 918-27. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0010>.
- Eysturskarð, Jonhard, Margreta Dam, Sunnvør Klettskarð í Kongsstovu, Ása Jacobsen, et Petra E. Petersen. 2017. « Rapid sex identification of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by real-time PCR ». *Aquaculture Research* 48 (5) : 2618-20. <https://doi.org/10.1111/are.13003>.
- Farmer, Troy M., Elizabeth A. Marschall, Konrad Dabrowski, et Stuart A. Ludsin. 2015. « Short winters threaten temperate fish populations ». *Nature Communications* 6 (1) : 1-10. <https://doi.org/10.1038/ncomms8724>.
- Finstad, A. G., J. D. Armstrong, et Keith H. Nislow. 2011. « Freshwater habitat requirements of Atlantic salmon ». Dans *Atlantic salmon ecology* , 67-87.
- Flávio, Hugo, Pablo Caballero, Niels Jepsen, et Kim Aarestrup. 2021. « Atlantic salmon living on the edge: Smolt behaviour and survival during seaward migration in River Minho ». *Ecology of Freshwater Fish* 30 (1) : 61-72. <https://doi.org/10.1111/eff.12564>.
- Fleming, Ian A. 1996. « Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution ». *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6 (4) : 379-416. <https://doi.org/10.1007/BF00164323>.
- Fleming, Ian A. 1998. « Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (S1) : 59-76. <https://doi.org/10.1139/d98-009>.
- Fluhr, J, H Strøm, R Pradel, O Duriez, G Beaugrand, et S Descamps. 2017. « Weakening of the subpolar gyre as a key driver of North Atlantic seabird demography: a case study with Brünnich's guillemots in Svalbard ». *Marine Ecology Progress Series* 563 : 1-11. <https://doi.org/10.3354/meps11982>.
- Foldvik, Anders, Sigurd Einum, Anders G. Finstad, et Ola Ugedal. 2017. « Linking watershed and microhabitat characteristics: effects on production of Atlantic salmonids (*Salmo salar* and *Salmo trutta*) ». *Ecology of Freshwater Fish* 26 (2) : 260-70. <https://doi.org/10.1111/eff.12272>.
- Fowler, Charles W. 1981. « Density Dependence as Related to Life History Strategy ». *Ecology* 62 (3) : 602-10. <https://doi.org/10.2307/1937727>.
- Francis, R. I. C. C. 1990. « Back-calculation of fish length: a critical review ». *Journal of Fish Biology* 36 (6) : 883-902. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x>.

- Fraser, D. J., L. K. Weir, L. Bernatchez, M. M. Hansen, et E. B. Taylor. 2011. « Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis ». *Heredity* 106 (3) : 404-20. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.167>.
- Freshwater, Cameron, Marc Trudel, Terry D. Beacham, Stéphane Gauthier, Stewart C. Johnson, Chrysellene Neville, et Francis Juanes. 2019. « Individual variation, population-specific behaviours and stochastic processes shape marine migration phenologies ». Sous la direction de Tom Webb. *Journal of Animal Ecology* 88 (1) : 67-78. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12852>.
- Friedland, K. D., et R. E. Haas. 1996. « Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon ». *Journal of Fish Biology* 48 (1) : 1-15. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01414.x>.
- Friedland, K. D., D. G. Reddin, et J. F. Kocik. 1993. « Marine survival of North American and European Atlantic salmon: effects of growth and environment ». *ICES Journal of Marine Science* 50 (4) : 481-92. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1993.1051>.
- Friedland, Kevin D. 1998. « Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (S1) : 119-30.
- . 2000. « Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area ». *ICES Journal of Marine Science* 57 (2) : 419-29. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0639>.
- Friedland, Kevin D., Gerald Chaput, et Julian C. MacLean. 2005. « The emerging role of climate in post-smolt growth of Atlantic salmon ». *ICES Journal of Marine Science* 62 (7) : 1338-49. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.013>.
- Friedland, Kevin D., Johan Dannewitz, Atso Romakkaniemi, Stefan Palm, Henni Pulkkinen, Tapani Pakarinen, et Rainer Oeberst. 2017. « Post-smolt survival of Baltic salmon in context to changing environmental conditions and predators ». Sous la direction de Mikko Heino. *ICES Journal of Marine Science* 74 (5) : 1344-55. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw178>.
- Friedland, Kevin D., Joe Kane, Jonathan A. Hare, R. Gregory Lough, Paula S. Fratantoni, Michael J. Fogarty, et Janet A. Nye. 2013. « Thermal habitat constraints on zooplankton species associated with Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the US Northeast Continental Shelf ». *Progress in Oceanography* 116 : 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.05.011>.
- Friedland, Kevin D., Julian C. MacLean, Lars P. Hansen, Arnaud J. Peyronnet, Lars Karlsson, David G. Reddin, Niall Ó Maoiléidigh, et Jennifer L. McCarthy. 2009. « The recruitment of Atlantic salmon in Europe ». *ICES Journal of Marine Science* 66 (2) : 289-304. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn210>.
- Friedland, Kevin D., Colleen B. Mouw, Rebecca G. Asch, A. Sofia A. Ferreira, Stephanie Henson, Kimberly J. W. Hyde, Ryan E. Morse, Andrew C. Thomas, et Damian C. Brady. 2018. « Phenology and time series trends of the dominant seasonal phytoplankton bloom across global scales ». *Global Ecology and Biogeography* 27 (5) : 551-69. <https://doi.org/10.1111/geb.12717>.
- Friedland, Kevin D, et David G Reddin. 2000. « Growth patterns of Labrador Sea Atlantic salmon postsmolts and the temporal scale of recruitment synchrony for North American salmon

- stocks ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57 (6) : 1181-89. <https://doi.org/10.1139/f00-069>.
- García-Barón, Isabel, Sylvaine Giakoumi, María Begoña Santos, Igor Granado, et Maite Louzao. 2021. « The value of time-series data for conservation planning ». *Journal of Applied Ecology* 58 (3) : 608-19. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13790>.
- Gard, Richard. 1971. « Brown Bear Predation on Sockeye Salmon at Karluk Lake, Alaska ». *The Journal of Wildlife Management* 35 (2) : 193-204. <https://doi.org/10.2307/3799591>.
- Gibson, R. J. 1993. « The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production ». *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3 (1) : 39-73. <https://doi.org/10.1007/BF00043297>.
- Gilbey, John, Kjell Rong Utne, Vidar Wennevik, Alexander Christian Beck, Kyrre Kausrud, Kjetil Hindar, Carlos Garcia de Leaniz, et al. 2021. « The early marine distribution of Atlantic salmon in the North-east Atlantic: A genetically informed stock-specific synthesis ». *Fish and Fisheries* 22 (6) : 1274-1306. <https://doi.org/10.1111/faf.12587>.
- Goertler, Pascale A. L., Mark D. Scheuerell, Charles A. Simenstad, et Daniel L. Bottom. 2016. « Estimating Common Growth Patterns in Juvenile Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from Diverse Genetic Stocks and a Large Spatial Extent ». Sous la direction de Martin Castonguay. *PLOS ONE* 11 (10) : e0162121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162121>.
- Grand, Tamara C. 1999. « Risk-Taking Behaviour and the Timing of Life History Events: Consequences of Body Size and Season ». *Oikos* 85 (3) : 467-80. <https://doi.org/10.2307/3546696>.
- Greene, Correigh M., Jason E. Hall, Kimberly R. Guilbault, et Thomas P. Quinn. 2010. « Improved viability of populations with diverse life-history portfolios ». *Biology Letters* 6 (3) : 382-86. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0780>.
- Gregory, Stephen D, Anton T Ibbotson, William D Riley, Marie Nevoux, Rasmus B Lauridsen, Ian C Russell, J Robert Britton, et al. 2019. « Atlantic salmon return rate increases with smolt length ». *ICES Journal of Marine Science* 76 (6) : 1702-12. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz066>.
- Gregory, Stephen D., Marie Nevoux, William D. Riley, William R. C. Beaumont, Nicholas Jeannot, Rasmus B. Lauridsen, Frederic Marchand, Luke J. Scott, et Jean-Marc Roussel. 2017. « Patterns on a parr: Drivers of long-term salmon parr length in U.K. and French rivers depend on geographical scale ». *Freshwater Biology* 62 (7) : 1117-29. <https://doi.org/10.1111/fwb.12929>.
- Grift, Re, Ad Rijnsdorp, S Barot, M Heino, et U Dieckmann. 2003. « Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice ». *Marine Ecology Progress Series* 257 : 247-57. <https://doi.org/10.3354/meps257247>.
- Gross, Mart R., et Joe Repka. 1998. « Stability with Inheritance in the Conditional Strategy ». *Journal of Theoretical Biology* 192 (4) : 445-53. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0665>.
- Gueguen, J. C., et P. Prouzet. 1995. « Le saumon Atlantique: biologie et gestion de la ressource (Atlantic salmon: biology and resource management) ». *Oceanographic Literature Review* 5 (42) : 397.

- Gulland, F. M. D. 1992. « The role of nematode parasites in Soay sheep (*Ovis aries* L.) mortality during a population crash ». *Parasitology* 105 (3) : 493-503. <https://doi.org/10.1017/S0031182000074679>.
- Halpern, Benjamin S., Shaun Walbridge, Kimberly A. Selkoe, Carrie V. Kappel, Fiorenza Micheli, Caterina D'Agrosa, John F. Bruno, et al. 2008. « A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems ». *Science* 319 (5865) : 948-52. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>.
- Hansen, J., R. Ruedy, M. Sato, et K. Lo. 2010. « Global Surface Temperature Change ». *Reviews of Geophysics* 48 (4). <https://doi.org/10.1029/2010RG000345>.
- Hansen, L P, et T P Quinn. 1998. « The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic* 55(S1) : 104-18.
- Haraldstad, Tormod, Thron Oddvar Haugen, Reidar Borgstrøm, et Bror Jonsson. 2016. « Increased precision of growth data gained by reading multiple scales from each individual of Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». *Fauna norvegica* 36 : 1. <https://doi.org/10.5324/fn.v36i0.1954>.
- Hare, Steven R, et Nathan J Mantua. 2000. « Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989 ». *Progress in Oceanography* 47 (2-4) : 103-45. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(00\)00033-1](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(00)00033-1).
- Harris, Michael P., Tycho Anker-Nilssen, Robin H. McCleery, Kjell Einar Erikstad, Deryk N. Shaw, et Vladimir Grosbois. 2005. « Effect of wintering area and climate on the survival of adult Atlantic puffins *Fratercula arctica* in the eastern Atlantic ». *Marine Ecology Progress Series* 297 : 283-96. <https://doi.org/10.3354/meps297283>.
- Hassell, M. P. 1975. « Density-Dependence in Single-Species Populations ». *Journal of Animal Ecology* 44 (1) : 283-95. <https://doi.org/10.2307/3863>.
- Haugland, M, J Holst, M Holm, et L Hansen. 2006. « Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic ». *ICES Journal of Marine Science* 63 (8) : 1488-1500. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.06.004>.
- Heidarsson, Thorkell, Thorolfur Antonsson, et Sigurður S. Snorrason. 2006. « The Relationship between Body and Scale Growth Proportions and Validation of Two Back-Calculation Methods Using Individually Tagged and Recaptured Wild Atlantic Salmon ». *Transactions of the American Fisheries Society* 135 (5) : 1156-64. <https://doi.org/10.1577/T05-286.1>.
- Heino, Mikko, Veijo Kaitala, Esa Ranta, et Jan Lindström. 1997. « Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264 (1381) : 481-86. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0069>.
- Hellmann, Jessica J., et Mario Pineda-Krch. 2007. « Constraints and reinforcement on adaptation under climate change: Selection of genetically correlated traits ». *Biological Conservation, Forests in the Balance: Linking Tradition and Technology in Landscape Mosaics*, 137 (4) : 599-609. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.03.018>.
- Hendry, K., H. Sambrook, et R. Waterfall. 2007. « Assessment of salmon stocks and the use of management targets; a case study of the River Tamar, England ». *Fisheries Management and Ecology* 14 (1) : 7-19. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00519.x>.

- Hilborn, R., T. P. Quinn, D. E. Schindler, et D. E. Rogers. 2003. « Biocomplexity and fisheries sustainability ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (11) : 6564-68. <https://doi.org/10.1073/pnas.1037274100>.
- Hilborn, Ray, et Carl J. Walters. 1992. « Stock and Recruitment ». Dans *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Sous la direction de Ray Hilborn et Carl J. Walters, 241-96. Boston, MA : Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3598-0_7.
- Hillman, Rob. 2020. « Tamar Salmon and Sea Trout Index River Monitoring Report, 2020 ». *Environment Agency (UK)*, 22p.
- Hixon, Mark A., Darren W. Johnson, et Susan M. Sogard. 2014. « BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations ». *ICES Journal of Marine Science* 71 (8) : 2171-85. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst200>.
- Hoegh-Guldberg, O., et J. F. Bruno. 2010. « The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems ». *Science* 328 (5985) : 1523-28. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>.
- Hogan, F., et K. D. Friedland. 2010. « Retrospective growth analysis of Atlantic salmon *Salmo salar* and implications for abundance trends ». *Journal of Fish Biology* 76 (10) : 2502-20. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02650.x>.
- Hovel, Rachel A., Stephanie M. Carlson, et Thomas P. Quinn. 2017. « Climate change alters the reproductive phenology and investment of a lacustrine fish, the three-spine stickleback ». *Global Change Biology* 23 (6) : 2308-20. <https://doi.org/10.1111/gcb.13531>.
- Huble, P. B., P. G. Amiro, et A. J. F. Gibson. 2008. « Changes in scale circulus spacings of an endangered Atlantic salmon *Salmo salar* population: evidence of a shift in marine migration? » *Journal of Fish Biology* 73 (10) : 2321-40. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02081.x>.
- Hutchings, Jeffrey A. 2004. « Norms of reaction and phenotypic plasticity in salmonid life histories ». *Evolution illuminated : salmon and their relatives*, pp.154-174.
- Hutchings, Jeffrey A., William R. Ardren, Bjørn T. Barlaup, Eva Bergman, Keith D. Clarke, Larry A. Greenberg, Colin Lake, et al. 2019. « Life-history variability and conservation status of landlocked Atlantic salmon: an overview ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76 (mars) : 1697-1708. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0413>.
- Hutchings, Jeffrey A, et Megan E B Jones. 1998. « Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar* ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (S1) : 22-47.
- Hutchings, Jeffrey A., et Anna Kuparinen. 2017. « Empirical links between natural mortality and recovery in marine fishes ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1856) : 20170693. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0693>.
- . 2020. « Implications of fisheries-induced evolution for population recovery: Refocusing the science and refining its communication ». *Fish and Fisheries* 21 (2) : 453-64. <https://doi.org/10.1111/faf.12424>.

- ICES. 1984. « Report of the Atlantic salmon scale reading workshop ». Aberdeen, Scotland, 23-28 April 1984. Copenhagen.
- . 2019. « Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). » *ICES Scientific Reports*. 1 (16) : 369. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.4978>.
- . 2021. « Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). » *ICES Scientific Reports*. 3 (29) : 407. <https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.7923>.
- Ikpewe, Idongesit E., Alan R. Baudron, Aurore Ponchon, et Paul G. Fernandes. 2020. « Bigger juveniles and smaller adults: Changes in fish size correlate with warming seas ». *Journal of Applied Ecology* 58 (4) : 847-56. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13807>.
- IPCC, 2018: Summary for Policymakers. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. In Press
- IPCC, 2021: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. In Press.
- Izzo, Lisa K., et Joseph Zydlewski. 2017. « Retrospective Analysis of Seasonal Ocean Growth Rates of Two Sea Winter Atlantic Salmon in Eastern Maine Using Historic Scales ». *Marine and Coastal Fisheries* 9 (1) : 357-72. <https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1334723>.
- Jacobsen, J. 2001. « Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic ». *ICES Journal of Marine Science* 58 (4) : 916-33. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1084>.
- Jacobsen, Jan A, Roar A Lund, Lars P Hansen, et Niall O'Maoileidigh. 2001. « Seasonal differences in the origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Norwegian Sea based on estimates from age structures and tag recaptures ». *Fisheries Research* 52 (3) : 169-77. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00255-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00255-1).
- Jacobson, Philip, Rebecca Whitlock, Magnus Huss, Kjell Leonardsson, Johan Östergren, et Anna Gårdmark. 2021. « Growth variation of Atlantic salmon *Salmo salar* at sea affects their population-specific reproductive potential ». *Marine Ecology Progress Series* 671 (août) : 165-74. <https://doi.org/10.3354/meps13734>.
- Jennings, S, J Alvsvåg, A. J. R Cotter, S Ehrich, S. P. R Greenstreet, A Jarre-Teichmann, N Mergardt, A. D Rijnsdorp, et O Smedstad. 1999. « Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure. III. International trawling effort in the North Sea: an analysis of spatial and temporal trends ». *Fisheries Research* 40 (2) : 125-34. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00208-2](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00208-2).

- Jensen, A. J., N. O. Møllelid, K. Thomas, S. M. Einarsson, M. Haugland, J. Erkinaro, P. Fiske, et al. 2012. « Age and fine-scale marine growth of Atlantic salmon post-smolts in the Northeast Atlantic ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1668-77. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss086>.
- Jensen, Arne Johan, Peder Fiske, Lars Petter Hansen, Bjørn Ove Johnsen, Kjell Arne Mork, et Tor Fredrik Næsje. 2011. « Synchrony in marine growth among Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations ». Sous la direction de Marc Trudel. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68 (3) : 444-57. <https://doi.org/10.1139/F10-156>.
- Jepsen, Niels, Hugo Flávio, et Anders Koed. 2019. « The impact of Cormorant predation on Atlantic salmon and Sea trout smolt survival ». *Fisheries Management and Ecology* 26 (2) : 183-86. <https://doi.org/10.1111/fme.12329>.
- Jonsson, B., et N. Jonsson. 2009. « A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow ». *Journal of Fish Biology* 75 (10) : 2381-2447. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x>.
- Jonsson, B., N. Jonsson, et J. Albrechtsen. 2016. « Environmental change influences the life history of salmon *Salmo salar* in the North Atlantic Ocean ». *Journal of Fish Biology* 88 (2) : 618-37. <https://doi.org/10.1111/jfb.12854>.
- Jonsson, B., N. Jonsson, et L. P. Hansen. 2003. « Atlantic salmon straying from the River Imsa ». *Journal of Fish Biology* 62 (3) : 641-57. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00053.x>.
- Jutila, E., E. Jokikokko, et M. Julkunen. 2005. « The smolt run and postsmolt survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to early summer water temperatures in the northern Baltic Sea ». *Ecology of Freshwater Fish* 14 (1) : 69-78. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00079.x>.
- Kawecki, Tadeusz J., et Dieter Ebert. 2004. « Conceptual issues in local adaptation ». *Ecology Letters* 7 (12) : 1225-41. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>.
- Kelly, Brianne, Hugues P. Benoît, Gerald Chaput, Ross A. Jones, et Michael Power. 2019. « Spawning-strategy-dependent diets in two North American populations of Atlantic salmon *Salmo salar* ». *Journal of Fish Biology* 94 (1) : 40-52. <https://doi.org/10.1111/jfb.13846>.
- Kendall, Bruce E., Ottar N. Bjørnstad, Jordi Bascompte, Timothy H. Keitt, et William F. Fagan. 2000. « Dispersal, Environmental Correlation, and Spatial Synchrony in Population Dynamics. » *The American Naturalist* 155 (5) : 628-36. <https://doi.org/10.1086/303350>.
- Kendall, Neala W., Ulf Dieckmann, Mikko Heino, André E. Punt, et Thomas P. Quinn. 2014. « Evolution of age and length at maturation of Alaskan salmon under size-selective harvest ». *Evolutionary Applications* 7 (2) : 313-22. <https://doi.org/10.1111/eva.12123>.
- Kerr, L. A., S. X. Cadrin, et D. H. Secor. 2010. « The role of spatial dynamics in the stability, resilience, and productivity of an estuarine fish population ». *Ecological Applications* 20 (2) : 497-507. <https://doi.org/10.1890/08-1382.1>.

- King, Andrew, et Jamie R. Stevens. 2019. « An improved genetic sex test for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) ». *Conservation Genetics Resources* 12 (2) : 191-93. <https://doi.org/10.1007/s12686-019-01094-y>.
- Kingsolver, Joel G., H. Arthur Woods, Lauren B. Buckley, Kristen A. Potter, Heidi J. MacLean, et Jessica K. Higgins. 2011. « Complex Life Cycles and the Responses of Insects to Climate Change ». *Integrative and Comparative Biology* 51 (5) : 719-32. <https://doi.org/10.1093/icb/acr015>.
- Kovacs, Kit M., et Christian Lydersen. 2008. « Climate Change Impacts on Seals and Whales in the North Atlantic Arctic and Adjacent Shelf Seas ». *Science Progress* 91 (2) : 117-50. <https://doi.org/10.3184/003685008X324010>.
- Kuparinen, A, C Garcia de Leaniz, S Consuegra, et J Merilä. 2009. « Growth-history perspective on the decreasing age and size at maturation of exploited Atlantic salmon ». *Marine Ecology Progress Series* 376 (février) : 245-52. <https://doi.org/10.3354/meps07789>.
- Kuroki, Mari, Michael J. Miller, et Katsumi Tsukamoto. 2014. « Diversity of early life-history traits in freshwater eels and the evolution of their oceanic migrations ». *Canadian Journal of Zoology* 92 (9) : 749-70. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0303>.
- Laurila, Anssi, Satu Karttunen, et Juha Merilä. 2002. « Adaptive Phenotypic Plasticity and Genetics of Larval Life Histories in Two *Rana Temporaria* Populations ». *Evolution* 56 (3) : 617-27. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01371.x>.
- Lee, Hui-Hua, Kevin R. Piner, Michael G. Hinton, Yi-Jay Chang, Ai Kimoto, Minoru Kanaiwa, Nan-Jay Su, William Walsh, Chi-Lu Sun, et Gerard DiNardo. 2014. « Sex-structured population dynamics of blue marlin *Makaira nigricans* in the Pacific Ocean ». *Fisheries Science* 80 (5) : 869-78. <https://doi.org/10.1007/s12562-014-0762-6>.
- Lee, Rosa M. 1920. « Age and Growth Determination in Fishes ». *Nature* 106 (2654) : 49-51. <https://doi.org/10.1038/106049a0>.
- Lenders, H. J. R., T. P. M. Chamuleau, A. J. Hendriks, R. C. G. M. Lauwerier, R. S. E. W. Leuven, et W. C. E. P. Verberk. 2016. « Historical rise of waterpower initiated the collapse of salmon stocks ». *Scientific Reports* 6 (1) : 29269. <https://doi.org/10.1038/srep29269>.
- Lennox, Robert J, Carlos M Alexandre, Pedro R Almeida, Kevin M Bailey, Bjørn T Barlaup, Kristin Bøe, André Breukelaar, et al. 2021. « The quest for successful Atlantic salmon restoration: perspectives, priorities, and maxims ». Sous la direction de Jonathan Grabowski. *ICES Journal of Marine Science* 78 (10) : 3479-97. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab201>.
- Levitus, S. 2000. « Warming of the World Ocean ». *Science* 287 (5461) : 2225-29. <https://doi.org/10.1126/science.287.5461.2225>.
- Liebold, Andrew, Walter D. Koenig, et Ottar N. Bjørnstad. 2004. « Spatial Synchrony in Population Dynamics ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35 (1) : 467-90. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132516>.
- Limburg, Karin E., et John R. Waldman. 2009. « Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes ». *BioScience* 59 (11) : 955-65. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>.

- Lindmark, Max, Magnus Huss, Jan Ohlberger, et Anna Gårdmark. 2018. « Temperature-dependent body size effects determine population responses to climate warming ». *Ecology Letters* 21 (2) : 181-89. <https://doi.org/10.1111/ele.12880>.
- Lundberg, Per. 1988. « The evolution of partial migration in Birds ». *Trends in Ecology & Evolution* 3 (7) : 172-75. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90035-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90035-3).
- Lundberg, Per, Esa Ranta, Jörgen Ripa, et Veijo Kaitala. 2000. « Population variability in space and time ». *Trends in Ecology & Evolution* 15 (11) : 460-64. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01981-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01981-9).
- Malick, Michael J., et Sean P. Cox. 2016. « Regional-Scale Declines in Productivity of Pink and Chum Salmon Stocks in Western North America ». *PLOS ONE* 11 (1) : e0146009. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146009>.
- Mangel, Marc, et William H Satterthwaite. 2008. « Combining proximate and ultimate approaches to understand life history variation in salmonids with application to fisheries, conservation, and aquaculture ». *Bulletin of Marine Science* 83 (1) : 24.
- Mäntyniemi, Samu, Atso Romakkaniemi, Johan Dannewitz, Stefan Palm, Tapani Pakarinen, Henni Pulkkinen, Anna Gårdmark, et Olle Karlsson. 2012. « Both predation and feeding opportunities may explain changes in survival of Baltic salmon post-smolts ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1574-79. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss088>.
- Marchand, Frederic, Jean-Christophe Aymes, François Gueraud, Jean Guillard, Chloé Goulon, Valérie Hamelet, Frédéric Lange, et al. 2019. « Colisa, the collection of ichthyological samples. » <https://doi.org/10.15454/D3ODJM>.
- Marcoux, Marianne, Bailey C. McMeans, Aaron T. Fisk, et Steven H. Ferguson. 2012. « Composition and temporal variation in the diet of beluga whales, derived from stable isotopes ». *Marine Ecology Progress Series* 471 (décembre) : 283-91. <https://doi.org/10.3354/meps10029>.
- Marschall, Elizabeth A., Martha E. Mather, Donna L. Parrish, Gary W. Allison, et James R. McMenemy. 2011a. « Migration delays caused by anthropogenic barriers: modeling dams, temperature, and success of migrating salmon smolts ». *Ecological Applications* 21 (8) : 3014-31. <https://doi.org/10.1890/10-0593.1>.
- . 2011b. « Migration delays caused by anthropogenic barriers: modeling dams, temperature, and success of migrating salmon smolts ». *Ecological Applications* 21 (8) : 3014-31. <https://doi.org/10.1890/10-0593.1>.
- Martinez, J. L., S. Gephard, F. Juanes, J. Perez, et E. Garcia-Vazquez. 2001. « Genetic and Life History Differentiation between Donor and Derivative Populations of Atlantic Salmon ». *Transactions of the American Fisheries Society* 130 (3) : 508-15. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0508:GALHDB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0508:GALHDB>2.0.CO;2).
- Marty, L, Mj Rochet, et B Ernande. 2014. « Temporal trends in age and size at maturation of four North Sea gadid species: cod, haddock, whiting and Norway pout ». *Marine Ecology Progress Series* 497 (février) : 179-97. <https://doi.org/10.3354/meps10580>.

- Massiot-Granier, Félix, Etienne Prévost, Gérald Chaput, Ted Potter, Gordon Smith, Jonathan White, Samu Mäntyniemi, et Etienne Rivot. 2014. « Embedding stock assessment within an integrated hierarchical Bayesian life cycle modelling framework: an application to Atlantic salmon in the Northeast Atlantic ». *ICES Journal of Marine Science* 71 (7) : 1653-70. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst240>.
- McCarthy, J. L., K. D. Friedland, et L. P. Hansen. 2008. « Monthly indices of the post-smolt growth of Atlantic salmon from the Drammen River, Norway ». *Journal of Fish Biology* 72 (7) : 1572-88. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01820.x>.
- McCormick, Stephen D., Lars P. Hansen, Thomas P. Quinn, et Richard L. Saunders. 1998a. « Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, n° 55 : 77-92. <https://doi.org/10.1139/d98-011>.
- . 1998b. « Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (S1) : 77-92. <https://doi.org/10.1139/cjfas-55-S1-77>.
- McCutchan Jr, James H., William M. Lewis Jr, Carol Kendall, et Claire C. McGrath. 2003. « Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur ». *Oikos* 102 (2) : 378-90. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>.
- McMahon, Kelton W., Li Ling Hamady, et Simon R. Thorrold. 2013. « A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals ». *Limnology and Oceanography* 58 (2) : 697-714. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.2.0697>.
- Metcalfe, N. B., et J. E. Thorpe. 1990. « Determinants of Geographical Variation in the Age of Seaward-Migrating Salmon, *Salmo salar* ». *Journal of Animal Ecology* 59 (1) : 135-45. <https://doi.org/10.2307/5163>.
- Michielsens, Catherine G.J., Murdoch K McAllister, Sakari Kuikka, Samu Mäntyniemi, Atso Romakkaniemi, Tapani Pakarinen, Lars Karlsson, et Laura Uusitalo. 2008. « Combining multiple Bayesian data analyses in a sequential framework for quantitative fisheries stock assessment ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65 (5) : 962-74. <https://doi.org/10.1139/f08-015>.
- Mills, Katherine E., Andrew J. Pershing, Timothy F. Sheehan, et David Mountain. 2013. « Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations ». *Global Change Biology* 19 (10) : 3046-61. <https://doi.org/10.1111/gcb.12298>.
- Mobley, Kenyon B., Tutku Aykanat, Yann Czorlich, Andrew House, Johanna Kurko, Antti Miettinen, Jacqueline Moustakas-Verho, et al. 2021. « Maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*, Salmonidae): a synthesis of ecological, genetic, and molecular processes ». *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 31 (3) : 523-71. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09656-w>.
- Mobley, Kenyon B., Hanna Granroth-Wilding, Mikko Ellmén, Panu Orell, Jaakko Erkinaro, et Craig R. Primmer. 2020. « Time spent in distinct life history stages has sex-specific effects on reproductive fitness in wild Atlantic salmon ». *Molecular Ecology* 29 (6) : 1173-84. <https://doi.org/10.1111/mec.15390>.

- Mokkonen, Mikael, Hanna Kokko, Esa Koskela, Jussi Lehtonen, Tapio Mappes, Henna Martiskainen, et Suzanne C. Mills. 2011. « Negative Frequency-Dependent Selection of Sexually Antagonistic Alleles in *Myodes glareolus* ». *Science*, novembre. <https://doi.org/10.1126/science.1208708>.
- Moore, Jonathan W., Justin D. Yeakel, Dean Peard, Jeff Lough, et Mark Beere. 2014. « Life-history diversity and its importance to population stability and persistence of a migratory fish: steelhead in two large North American watersheds ». *Journal of Animal Ecology* 83 (5) : 1035-46. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12212>.
- Moran, Nancy A. 1994. « Adaptation and Constraint in the Complex Life Cycles of Animals ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 25 : 573-600.
- Moran, P. a. P. 1953. « The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. » *Australian Journal of Zoology* 1 (3) : 291-98. <https://doi.org/10.1071/zo9530291>.
- Morita, Kentaro, et Takashi Matsuishi. 2001. « A new model of growth back-calculation incorporating age effect based on otoliths ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58 (9) : 1805-11. <https://doi.org/10.1139/cjfas-58-9-1805>.
- Morita, Kentaro, Tsuyoshi Tamate, Mari Kuroki, et Toru Nagasawa. 2014. « Temperature-dependent variation in alternative migratory tactics and its implications for fitness and population dynamics in a salmonid fish ». *Journal of Animal Ecology* 83 (6) : 1268-78. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12240>.
- Mork, Kjell Arne, John Gilbey, Lars Petter Hansen, Arne J. Jensen, Jan Arge Jacobsen, Marianne Holm, Jens Christian Holst, et al. 2012. « Modelling the migration of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Northeast Atlantic ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1616-24. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss108>.
- Murren, Courtney J., Heidi J. Maclean, Sarah E. Diamond, Ulrich K. Steiner, Mary A. Heskell, Corey A. Handelsman, Cameron K. Ghalambor, et al. 2014. « Evolutionary Change in Continuous Reaction Norms. » *The American Naturalist* 183 (4) : 453-67. <https://doi.org/10.1086/675302>.
- Mysterud, Atle, Leif Egil Loe, Barbara Zimmermann, Richard Bischof, Vebjørn Veiberg, et Erling Meisingset. 2011. « Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence? » *Oikos* 120 (12) : 1817-25. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19439.x>.
- Neave, Ferris. 1964. « Ocean Migrations of Pacific Salmon ». *Journal of the Fisheries Board of Canada* 21 (5) : 1227-44. <https://doi.org/10.1139/f64-104>.
- Nevoux, Marie, Frédéric Marchand, Guillaume Forget, Dominique Huteau, Julien Tremblay, et Jean-Pierre Destouches. 2021. « Field assessment of precocious maturation in salmon parr using ultrasound imaging ». *Peer Community Journal* 1. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.58>.
- Nicolas, Delphine, Sébastien Rochette, Marcos Llope, et Priscilla Licandro. 2014. « Spatio-Temporal Variability of the North Sea Cod Recruitment in Relation to Temperature and Zooplankton ». Sous la direction de Martin Castonguay. *PLoS ONE* 9 (2) : e88447. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088447>.

- Noordwijk, A. J. van, et Gerdien De Jong. 1986. « Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics ». *The American Naturalist* 128 (1) : 137-42.
- Ohlberger, Jan, Mark D. Scheuerell, et Daniel E. Schindler. 2016. « Population coherence and environmental impacts across spatial scales: a case study of Chinook salmon ». Sous la direction de D. P. C. Peters. *Ecosphere* 7 (4) : e01333. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1333>.
- Ohlberger, Jan, Daniel E. Schindler, Randy J. Brown, Joel M. S. Harding, Milo D. Adkison, Andrew R. Munro, Lara Horstmann, et Joe Spaeder. 2020. « The reproductive value of large females: consequences of shifts in demographic structure for population reproductive potential in Chinook salmon ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77 (8) : 1292-1301. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0012>.
- Ohlberger, Jan, Eric J. Ward, Daniel E. Schindler, et Bert Lewis. 2018. « Demographic changes in Chinook salmon across the Northeast Pacific Ocean ». *Fish and Fisheries* 19 (3) : 533-46. <https://doi.org/10.1111/faf.12272>.
- Oke, K. B., C. J. Cunningham, P. a. H. Westley, M. L. Baskett, S. M. Carlson, J. Clark, A. P. Hendry, et al. 2020. « Recent declines in salmon body size impact ecosystems and fisheries ». *Nature Communications* 11 (1) : 4155. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17726-z>.
- Økland, F., B. Jonsson, A. J. Jensen, et L. P. Hansen. 1993. « Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? » *Journal of Fish Biology* 42 (4) : 541-50. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00358.x>.
- Olafsdottir, Anna H., Aril Slotte, Jan Arge Jacobsen, Guðmundur J. Oskarsson, Kjell R. Utne, et Leif Nøttestad. 2016. « Changes in weight-at-length and size-at-age of mature Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) from 1984 to 2013: effects of mackerel stock size and herring (*Clupea harengus*) stock size ». *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 73 (4) : 1255-65. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv142>.
- Oldham, Tina, Barbara Nowak, Malthe Hvas, et Frode Oppedal. 2019. « Metabolic and functional impacts of hypoxia vary with size in Atlantic salmon ». *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 231 (mai) : 30-38. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.01.012>.
- Olmos, Maxime, Félix Massiot-Granier, Etienne Prévost, Gérald Chaput, Ian R Bradbury, Marie Nevoux, et Etienne Rivot. 2019. « Evidence for spatial coherence in time trends of marine life history traits of Atlantic salmon in the North Atlantic ». *Fish and Fisheries* 20 (2) : 322-42. <https://doi.org/10.1111/faf.12345>.
- Olmos, Maxime, Mark R. Payne, Marie Nevoux, Etienne Prévost, Gérald Chaput, Hubert Du Pontavice, Jérôme Guitton, Timothy Sheehan, Katherine Mills, et Etienne Rivot. 2020. « Spatial synchrony in the response of a long range migratory species (*Salmo salar*) to climate change in the North Atlantic Ocean ». *Global Change Biology* 26 (3) : 1319-37. <https://doi.org/10.1111/gcb.14913>.
- Ombredane, D, et J L Baglinière. 1992. « Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique ». In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Colloque national, Bondy. Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA, Paris*, 151-92.

- Otero, Jaime, Arne J. Jensen, Jan Henning L'Abée-Lund, Nils Chr Stenseth, Geir O. Storvik, et Leif Asbjørn Vøllestad. 2012. « Contemporary ocean warming and freshwater conditions are related to later sea age at maturity in Atlantic salmon spawning in Norwegian rivers ». *Ecology and Evolution* 2 (9) : 2192-2203. <https://doi.org/10.1002/ece3.337>.
- Otero, Jaime, Jan Henning L'Abée-Lund, Ted Castro-Santos, Kjell Leonardsson, Geir O. Storvik, Bror Jonsson, Brian Dempson, et al. 2014. « Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». *Global Change Biology* 20 (1) : 61-75. <https://doi.org/10.1111/gcb.12363>.
- Pankhurst, Ned W., Philip L. Munday, Ned W. Pankhurst, et Philip L. Munday. 2011. « Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages ». *Marine and Freshwater Research* 62 (9) : 1015-26. <https://doi.org/10.1071/MF10269>.
- Pardo, Sebastián A, Geir H Bolstad, J Brian Dempson, Julien April, Ross A Jones, Dustin Raab, et Jeffrey A Hutchings. 2021. « Trends in marine survival of Atlantic salmon populations in eastern Canada ». *ICES Journal of Marine Science* 78 (7) : 2460-73. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab118>.
- Parmesan, Camille, et Gary Yohe. 2003. « A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems ». *Nature* 421 (6918) : 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>.
- Parrish, Donna L, Robert J Behnke, Stephen R Gephard, Stephen D McCormick, et Gordon H Reeves. 1998. « Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (S1) : 281-87. <https://doi.org/10.1139/d98-012>.
- Parsch, John, et Hans Ellegren. 2013. « The evolutionary causes and consequences of sex-biased gene expression ». *Nature Reviews Genetics* 14 (2) : 83-87. <https://doi.org/10.1038/nrg3376>.
- Perrier, Charles, Julien April, Guillaume Cote, Louis Bernatchez, et Mélanie Dionne. 2016. « Effective number of breeders in relation to census size as management tools for Atlantic salmon conservation in a context of stocked populations ». *Conservation Genetics* 17 (1) : 31-44. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0758-5>.
- Perrier, Charles, René Guyomard, Jean-Luc Bagliniere, et Guillaume Evanno. 2011. « Determinants of hierarchical genetic structure in Atlantic salmon populations: environmental factors vs. anthropogenic influences ». *Molecular Ecology* 20 (20) : 4231-45. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05266.x>.
- Perrin, N., et J. F. Rubin. 1990. « On Dome-Shaped Norms of Reaction for Size-to-Age at Maturity in Fishes ». *Functional Ecology* 4 (1) : 53. <https://doi.org/10.2307/2389652>.
- Petitgas, Pierre, Adriaan D. Rijnsdorp, Mark Dickey-Collas, Georg H. Engelhard, Myron A. Peck, John K. Pinnegar, Ken Drinkwater, Martin Huret, et Richard D. M. Nash. 2013. « Impacts of climate change on the complex life cycles of fish ». *Fisheries Oceanography* 22 (2) : 121-39. <https://doi.org/10.1111/fog.12010>.
- Petry, William K., Judith D. Soule, Amy M. Iler, Ana Chicas-Mosier, David W. Inouye, Tom E. X. Miller, et Kailen A. Mooney. 2016. « Sex-specific responses to climate change in plants alter population sex ratio and performance ». *Science* 353 (6294) : 69-71. <https://doi.org/10.1126/science.aaf2588>.

- Peyronnet, A., K. D. Friedland, N. ó Maoileidigh, M. Manning, et W. R. Poole. 2007. « Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L. » *Journal of Fish Biology* 71 (3) : 684-700. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01538.x>.
- Pianka, Eric R. 1970. « On r- and K-Selection ». *The American Naturalist* 104 (940) : 592-97. <https://doi.org/10.1086/282697>.
- Piou, Cyril, Marc H. Taylor, Julien Papaïx, et Etienne Prévost. 2015. « Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on Atlantic salmon demogenetics ». *Journal of Applied Ecology* 52 (6) : 1629-37. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12512>.
- Polyakov, Igor V., Vladimir A. Alexeev, Uma S. Bhatt, Evgenia I. Polyakova, et Xiangdong Zhang. 2010. « North Atlantic warming: patterns of long-term trend and multidecadal variability ». *Climate Dynamics* 34 (2-3) : 439-57. <https://doi.org/10.1007/s00382-008-0522-3>.
- Pörtner, Hans O., et Rainer Knust. 2007. « Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance ». *Science* 315 (5808) : 95-97. <https://doi.org/10.1126/science.1135471>.
- Prévost, Etienne, Eric Parent, Walter Crozier, Ian Davidson, Jacques Dumas, Gudni Gudbergsson, Kjetil Hindar, Phil McGinnity, Julian MacLean, et Leif M Sættem. 2003. « Setting biological reference points for Atlantic salmon stocks: transfer of information from data-rich to sparse-data situations by Bayesian hierarchical modelling ». *ICES Journal of Marine Science* 60 (6) : 1177-93. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2003.08.001>.
- Pulido, Francisco. 2011. « Evolutionary genetics of partial migration – the threshold model of migration revis(it)ed ». *Oikos* 120 (12) : 1776-83. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19844.x>.
- Quéméré, Erwan, Charles Perrier, Anne-Laure Besnard, Guillaume Evanno, Jean-Luc Baglinière, Yann Guiguen, et Sophie Launey. 2014. « An improved PCR-based method for faster sex determination in brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». *Conservation Genetics Resources* 6 (4) : 825-27. <https://doi.org/10.1007/s12686-014-0259-8>.
- Quinn, Thomas P., Harry B. Rich, Dido Gosse, et Nicolas Schtickzelle. 2012. « Population dynamics and asynchrony at fine spatial scales: a case history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population structure in Alaska, USA ». Sous la direction de James Grant. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69 (2) : 297-306. <https://doi.org/10.1139/f2011-147>.
- Ranta, Esa, Veijo Kaitala, Jan Lindström, et Eero Helle. 1997. « The Moran Effect and Synchrony in Population Dynamics ». *Oikos* 78 (1) : 136-42. <https://doi.org/10.2307/3545809>.
- Reddin, David G., Lars Petter Hansen, Vegar Bakkestuen, Ian Russell, Jonathan White, E. C. E. (Ted) Potter, J. Brian Dempson, et al. 2012. « Distribution and biological characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at Greenland based on the analysis of historical tag recoveries ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1589-97. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss087>.
- Remen, Mette, Frida Solstorm, Samantha Bui, Pascal Klebert, Tone Vågseth, David Solstorm, Malthe Hvas, et Frode Oppedal. 2016. « Critical swimming speed in groups of Atlantic salmon *Salmo salar* ». *Aquaculture Environment Interactions* 8 (décembre) : 659-64. <https://doi.org/10.3354/aei00207>.

- Renkawitz, Mark D., Timothy F. Sheehan, Heather J. Dixon, et Rasmus Nygaard. 2015. « Changing trophic structure and energy dynamics in the Northwest Atlantic: implications for Atlantic salmon feeding at West Greenland ». *Marine Ecology Progress Series* 538 : 197-211. <https://doi.org/10.3354/meps11470>.
- Renkawitz, Mark D., Timothy F. Sheehan, et Graham S. Goulette. 2012. « Swimming Depth, Behavior, and Survival of Atlantic Salmon Postsmolts in Penobscot Bay, Maine ». *Transactions of the American Fisheries Society* 141 (5) : 1219-29. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.688916>.
- Repka, Joe, et Mart R. Gross. 1995. « The evolutionarily stable strategy under individual condition and tactic frequency ». *Journal of Theoretical Biology* 176 (1) : 27-31. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1995.0172>.
- Reznick, David A., Heather Bryga, et John A. Endler. 1990. « Experimentally induced life-history evolution in a natural population ». *Nature* 346 (6282) : 357-59. <https://doi.org/10.1038/346357a0>.
- Ricker, William E. 1992. « Back-Calculation of Fish Lengths Based on Proportionality between Scale and Length Increments ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49 (5) : 1018-26. <https://doi.org/10.1139/f92-114>.
- Rikardsen, A. H., M. Haugland, P. A. Bjørn, B. Finstad, R. Knudsen, J. B. Dempson, J. C. Holst, N. A. Hvidsten, et M. Holm. 2004. « Geographical differences in marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords ». *Journal of Fish Biology* 64 (6) : 1655-79. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00425.x>.
- Rikardsen, Audun H., David Righton, John Fredrik Strøm, Eva B. Thorstad, Patrick Gargan, Timothy Sheehan, Finn Økland, et al. 2021. « Redefining the oceanic distribution of Atlantic salmon ». *Scientific Reports* 11 (1) : 12266. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91137-y>.
- Riley, William D., Anton T. Ibbotson, William R. C. Beaumont, Michael G. Pawson, Alastair C. Cook, et Phillip I. Davison. 2011. « Predation of the juvenile stages of diadromous fish by sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in the tidal reaches of an English chalk stream ». *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21 (3) : 307-12. <https://doi.org/10.1002/aqc.1184>.
- Ripa, Jörgen. 2000. « Analysing the Moran effect and dispersal: their significance and interaction in synchronous population dynamics ». *Oikos* 89 (1) : 175-87. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890119.x>.
- Rochette, S., E. Rivot, J. Morin, S. Mackinson, P. Riou, et O. Le Pape. 2010. « Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe) ». *Journal of Sea Research, Proceedings of the Seventh International Symposium on Flatfish Ecology, Part I*, 64 (1) : 34-44. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003>.
- Roff, Derek A. 2001. « Age and Size at Maturity ». Dans *Age and Size at Maturity*. . Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195131543.003.0013>.
- Rosseland, B.O, et F. Kroglund. 2011. « Lessons from acidification and pesticides ». Dans *Atlantic Salmon ecology*, Lessons from acidification and pesticides. In: Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen, J. Skurdal (Eds.), 387-407. Oxford: Wiley-Blackwell.

- Rowe, D. K., et J. E. Thorpe. 1990. « Differences in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr ». *Journal of Fish Biology* 36 (5) : 643-58. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb04319.x>.
- Rubalcaba, Juan G., Wilco C. E. P. Verberk, A. Jan Hendriks, Bart Saris, et H. Arthur Woods. 2020. « Oxygen limitation may affect the temperature and size dependence of metabolism in aquatic ectotherms ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117 (50) : 31963-68. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003292117>.
- Russell, Ian C., Miran W. Aprahamian, Jon Barry, Ian C. Davidson, Peder Fiske, Anton T. Ibbotson, Richard J. Kennedy, et al. 2012. « The influence of the freshwater environment and the biological characteristics of Atlantic salmon smolts on their subsequent marine survival ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1563-73. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr208>.
- Sæther, Bernt-Erik, Vidar Grøtan, Piotr Tryjanowski, Christophe Barbraud, Steinar Engen, et Miroslav Fulin. 2006. « Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork ». *Journal of Animal Ecology* 75 (1) : 80-90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01023.x>.
- Saito, Toshihiko, et Kazuya Nagasawa. 2009. « Regional synchrony in return rates of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Japan in relation to coastal temperature and size at release ». *Fisheries Research* 95 (1) : 14-27. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.07.004>.
- Sandvik, Hanno, Kjell Einar Erikstad, Robert T. Barrett, et Nigel G. Yoccoz. 2005. « The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds ». *Journal of Animal Ecology* 74 (5) : 817-31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00981.x>.
- Schaub, Michael, Wojciech Kania, et Ulrich Köppen. 2005. « Variation of primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia* ». *Journal of Animal Ecology* 74 (4) : 656-66. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00961.x>.
- Schindler, Daniel E., Ray Hilborn, Brandon Chasco, Christopher P. Boatright, Thomas P. Quinn, Lauren A. Rogers, et Michael S. Webster. 2010. « Population diversity and the portfolio effect in an exploited species ». *Nature* 465 (7298) : 609-12. <https://doi.org/10.1038/nature09060>.
- Schindler, Daniel E., Donald E. Rogers, Mark D. Scheuerell, et Caryn A. Abrey. 2005. « Effects of changing climate on zooplankton and juvenile sockeye salmon growth in southwestern Alaska. » *Ecology* 86 (1) : 198-209. <https://doi.org/10.1890/03-0408>.
- Schwacke, Lh, L Thomas, Rs Wells, We McFee, Aa Hohn, Kd Mullin, Es Zolman, Bm Quigley, Tk Rowles, et Jh Schwacke. 2017. « Quantifying injury to common bottlenose dolphins from the Deepwater Horizon oil spill using an age-, sex- and class-structured population model ». *Endangered Species Research* 33 : 265-79. <https://doi.org/10.3354/esr00777>.
- Servanty, Sabrina, et Etienne Prévost. 2015. « Estimating population size of migrating adults of salmonids : a unifying approach ». Dans *Advances in the Population Ecology of Stream Salmonids.* , 62 p. Advances in the population ecology of stream salmonids - 4. Girona, Spain. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01901359>.
- Shearer, Mr W M. 1992. « Atlantic salmon scale reading guidelines (No. 188) ». *International Council for the Exploration of the Sea*, 50p.

- Shirose, L. J., R. J. Brooks, J. R. Barta, et S. S. Desser. 1993. « Intersexual differences in growth, mortality, and size at maturity in bullfrogs in central Ontario ». *Canadian Journal of Zoology* 71 (12) : 2363-69. <https://doi.org/10.1139/z93-332>.
- Siegel, Jared E., Megan V. McPhee, et Milo D. Adkison. 2017. « Evidence that Marine Temperatures Influence Growth and Maturation of Western Alaskan Chinook Salmon ». *Marine and Coastal Fisheries* 9 (1) : 441-56. <https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1353563>.
- Siegel, Je, Md Adkison, et Mv McPhee. 2018. « Changing maturation reaction norms and the effects of growth history in Alaskan Chinook salmon ». *Marine Ecology Progress Series* 595 (mai) : 187-202. <https://doi.org/10.3354/meps12564>.
- Silverstein, Jeffrey T, Karl D Shearer, Walton W Dickhoff, et Erika M Plisetskaya. 1998. « Effects of growth and fatness on sexual development of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (11) : 2376-82. <https://doi.org/10.1139/f98-111>.
- Simmons, Olivia M., John Robert Britton, Phillipa K. Gillingham, et Stephen D. Gregory. 2020. « Influence of environmental and biological factors on the overwinter growth rate of Atlantic salmon *Salmo salar* parr in a UK chalk stream ». *Ecology of Freshwater Fish* 29 (4) : 665-78. <https://doi.org/10.1111/eff.12542>.
- Simmons, Olivia M., Stephen D. Gregory, Phillipa K. Gillingham, William D. Riley, Luke J. Scott, et J. Robert Britton. 2021. « Biological and environmental influences on the migration phenology of Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in a chalk stream in southern England ». *Freshwater Biology* 66 (8) : 1581-94. <https://doi.org/10.1111/fwb.13776>.
- Simmons, Olivia Meredith, J. Robert Britton, Phillipa K. Gillingham, Marie Nevoux, William D. Riley, Etienne Rivot, et Stephen D. Gregory. 2021. « Predicting how environmental conditions and smolt body length when entering the marine environment impact individual Atlantic salmon *Salmo salar* adult return rates ». *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1111/jfb.14946>.
- Soulé, Michael E. 1991. « Conservation: Tactics for a Constant Crisis ». *Science* 253 (5021) : 744-50.
- Stearns, S C. 1977. « The Evolution of Life History Traits: A Critique of the Theory and a Review of the Data ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 8 (1) : 145-71. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.001045>.
- Stearns, S. C. 1989. « Trade-Offs in Life-History Evolution ». *Functional Ecology* 3 (3) : 259-68. <https://doi.org/10.2307/2389364>.
- Stearns, Stephen C. 1992. « The evolution of life histories ». *Oxford University Press, Oxford*.
- Stearns, Stephen C., et Jacob C. Koella. 1986. « The Evolution of Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Predictions of Reaction Norms for Age and Size at Maturity ». *Evolution* 40 (5) : 893-913. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1986.tb00560.x>.
- Steffen, Will, Angelina Sanderson, Peter Tyson, Jill Jäger, Pamela Matson, Berrien Moore, Frank Oldfield, et al., dir. 2005. « The Anthropocene Era: How Humans are Changing the Earth System ». Dans *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure.* , 81-141. Global

- Change — The IGBP Series. Berlin, Heidelberg : Springer. https://doi.org/10.1007/3-540-26607-0_3.
- Stenseth, Nils C., Atle Mysterud, Geir Ottersen, James W. Hurrell, Kung-Sik Chan, et Mauricio Lima. 2002. « Ecological Effects of Climate Fluctuations ». *Science* 297 (5585) : 1292-96. <https://doi.org/10.1126/science.1071281>.
- Stevens, Justin R., John F. Kocik, et Timothy F. Sheehan. 2019. « Modeling the impacts of dams and stocking practices on an endangered Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the Penobscot River, Maine, USA ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76 (10) : 1795-1807. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0225>.
- Stige, Leif Christian, Lauren A. Rogers, Anna B. Neuheimer, Mary E. Hunsicker, Natalia A. Yaragina, Geir Ottersen, Lorenzo Ciannelli, Øystein Langangen, et Joël M. Durant. 2019. « Density- and size-dependent mortality in fish early life stages ». *Fish and Fisheries* 20 (5) : 962-76. <https://doi.org/10.1111/faf.12391>.
- Sutcliffe, Odette L., Chris D. Thomas, et Dorian Moss. 1996. « Spatial Synchrony and Asynchrony in Butterfly Population Dynamics ». *Journal of Animal Ecology* 65 (1) : 85-95. <https://doi.org/10.2307/5702>.
- Taboada, Fernando González, et Ricardo Anadón. 2012. « Patterns of change in sea surface temperature in the North Atlantic during the last three decades: beyond mean trends ». *Climatic Change* 115 (2) : 419-31. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0485-6>.
- Taylor, Caz M, et D. Ryan Norris. 2007. « Predicting conditions for migration: effects of density dependence and habitat quality ». *Biology Letters* 3 (3) : 280-84. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0053>.
- Telemeco, Rory S., Brooke Fletcher, Ofir Levy, Angela Riley, Yesenia Rodriguez-Sanchez, Colton Smith, Collin Teague, Amanda Waters, Michael J. Angilletta Jr, et Lauren B. Buckley. 2017. « Lizards fail to plastically adjust nesting behavior or thermal tolerance as needed to buffer populations from climate warming ». *Global Change Biology* 23 (3) : 1075-84. <https://doi.org/10.1111/gcb.13476>.
- Thomas, Katie, Tom Hansen, Deirdre Brophy, Niall Ó Maoiléidigh, et Per Gunnar Fjelldal. 2019. « Experimental investigation of the effects of temperature and feeding regime on scale growth in Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts ». *Journal of Fish Biology* 94 (6) : 896-908. <https://doi.org/10.1111/jfb.13971>.
- Thorpe, Je. 2007. « Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities ». *Marine Ecology Progress Series* 335 (avril) : 285-88. <https://doi.org/10.3354/meps335285>.
- Thorpe, John E., Marc Mangel, Neil B. Metcalfe, et Felicity A. Huntingford. 1998. « Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. ». *Evolutionary Ecology* 12 (5) : 581-99. <https://doi.org/10.1023/A:1022351814644>.
- Thorson, James T., Mark D. Scheuerell, Eric R. Buhle, et Timothy Copeland. 2014. « Spatial variation buffers temporal fluctuations in early juvenile survival for an endangered Pacific salmon ». Sous la direction de Corey Bradshaw. *Journal of Animal Ecology* 83 (1) : 157-67. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12117>.

- Thorstad, E. B., F. Whoriskey, I. Uglem, A. Moore, A. H. Rikardsen, et B. Finstad. 2012. « A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration ». *Journal of Fish Biology* 81 (2) : 500-542. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03370.x>.
- Thorstad, Eva B., Doug Bliss, Cindy Breau, Kim Damon-Randall, Line E. Sundt-Hansen, Emma M. C. Hatfield, Grant Horsburgh, et al. 2021. « Atlantic salmon in a rapidly changing environment—Facing the challenges of reduced marine survival and climate change ». *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31 (9) : 2654-65. <https://doi.org/10.1002/aqc.3624>.
- Tillotson, Michael D, Timothy F Sheehan, Brandon Ellingson, Ruth E Haas-Castro, Maxime Olmos, et Katherine E Mills. 2021. « Non-stationary effects of growth on the survival of North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». *ICES Journal of Marine Science* 78 (8) : 2967-82. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab174>.
- Todd, C. D., K. D. Friedland, J. C. MacLean, B. D. Whyte, I. C. Russell, M. E. Lonergan, et M. B. Morrissey. 2012. « Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9) : 1686-98. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss151>.
- Todd, Christopher D., Nora N. Hanson, Lars Boehme, Crawford W. Revie, et Ana R. Marques. 2021. « Variation in post-smolt growth pattern of wild one sea-winter salmon (*Salmo salar* L.), and its linkage to surface warming in the eastern North Atlantic Ocean ». *Journal of Fish Biology* 98 (1) : 6-16. <https://doi.org/10.1111/jfb.14552>.
- Todd, Christopher D., Sarah L. Hughes, C. Tara Marshall, Julian C. MacLEAN, Michael E. Lonergan, et E. Martin Biuw. 2008. « Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon ». *Global Change Biology* 14 (5) : 958-70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01522.x>.
- Todd, Christopher D., Bryce D.M. Whyte, Julian C. MacLean, Crawford W. Revie, Michael E. Lonergan, et Nora N. Hanson. 2014. « A simple method of dating marine growth circuli on scales of wild one sea-winter and two sea-winter Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». Sous la direction de B.M. Gillanders. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71 (5) : 645-55. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0359>.
- Torti, Vanessa M., et Peter O. Dunn. 2005. « Variable effects of climate change on six species of North American birds ». *Oecologia* 145 (3) : 486-95. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0175-4>.
- Trueman, Clive N., Rona A. R. McGill, et Philippe H. Guyard. 2005. « The effect of growth rate on tissue-diet isotopic spacing in rapidly growing animals. An experimental study with Atlantic salmon (*Salmo salar*) ». *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 19 (22) : 3239-47. <https://doi.org/10.1002/rcm.2199>.
- Ulaski, Marta E., Heather Finkle, Anne H. Beaudreau, et Peter A. H. Westley. 2022. « Climate and conspecific density inform phenotypic forecasting of juvenile Pacific salmon body size ». *Freshwater Biology* 67 (2) : 404-15. <https://doi.org/10.1111/fwb.13850>.
- Underhill, J E, et P G Angold. 2000. « Effects of roads on wildlife in an intensively modified landscape ». *Environmental Reviews* 8 (1) : 21-39. <https://doi.org/10.1139/a00-003>.

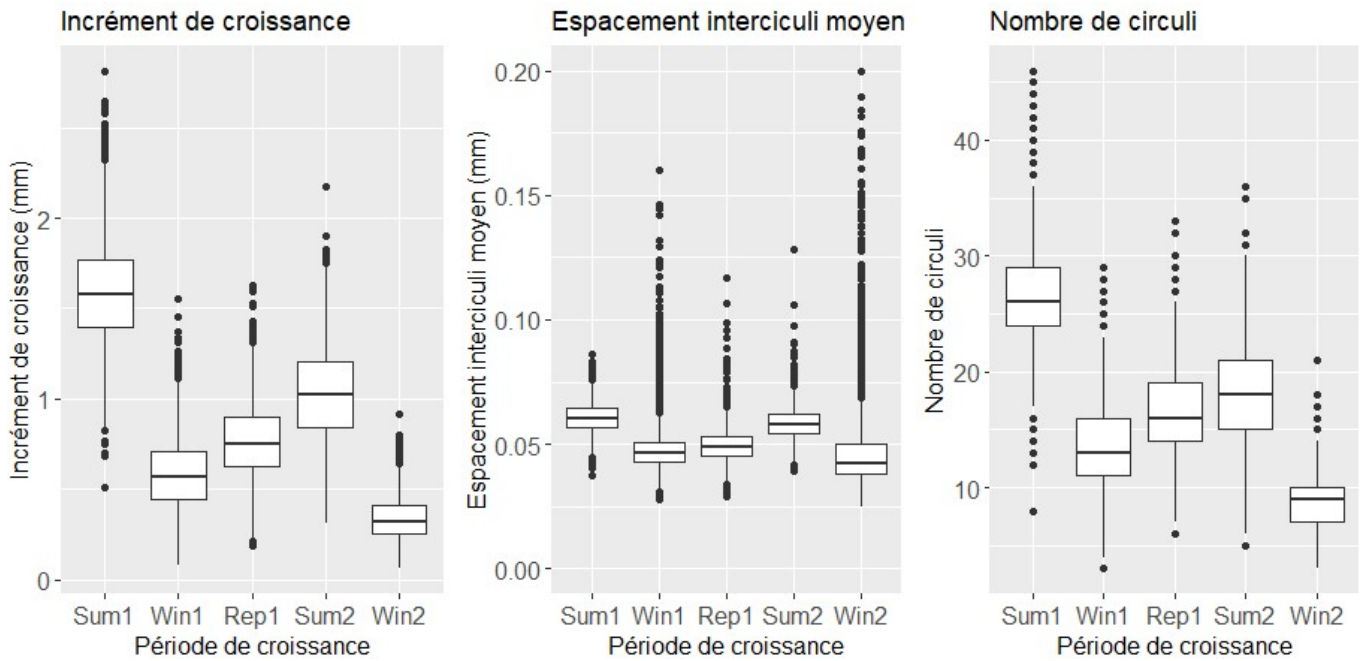
- Utne, Kjell Rong, Beatriz Diaz Pauli, Monika Haugland, Jan Arge Jacobsen, Niall Maoileidigh, Webjørn Melle, Cecilie Thorsen Broms, et al. 2021. « Poor feeding opportunities and reduced condition factor for salmon post-smolts in the Northeast Atlantic Ocean ». *ICES Journal of Marine Science* 78 (8) : 2844-57. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab163>.
- Utne, Kjell Rong, Katie Thomas, Jan Arge Jacobsen, Johanna Fall, Niall Ó. Maoiléidigh, Cecilie Thorsen Broms, et Webjørn Melle. 2021. « Feeding interactions between Atlantic salmon (*Salmo salar*) postsmolts and other planktivorous fish in the Northeast Atlantic ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 78 (3) : 255-68. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0037>.
- Vabø, Rune, Endre Moen, Szymon Smoliński, Åse Husebø, Nils Olav Handegard, et Ketil Malde. 2021. « Automatic interpretation of salmon scales using deep learning ». *Ecological Informatics* 63 : 101322. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101322>.
- Valiente-Banuet, Alfonso, Marcelo A. Aizen, Julio M. Alcántara, Juan Arroyo, Andrea Cocucci, Mauro Galetti, María B. García, et al. 2015. « Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world ». *Functional Ecology* 29 (3) : 299-307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>.
- Véron, Matthieu, Erwan Duhamel, Michel Bertignac, Lionel Pawlowski, et Martin Huret. 2020. « Major changes in sardine growth and body condition in the Bay of Biscay between 2003 and 2016: Temporal trends and drivers ». *Progress in Oceanography* 182 : 102274. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102274>.
- Via, Sara, Richard Gomulkiewicz, Gerdien De Jong, Samuel M. Scheiner, Carl D. Schlichting, et Peter H. Van Tienderen. 1995. « Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy ». *Trends in Ecology & Evolution* 10 (5) : 212-17. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89061-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89061-8).
- Via, Sara, et Russell Lande. 1985. « Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity ». *Evolution* 39 (3) : 505-22. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00391.x>.
- Vigliola, Laurent, et Mark G. Meekan. 2009. « The Back-Calculation of Fish Growth From Otoliths ». Dans *Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology*. Sous la direction de Bridget S. Green, Bruce D. Mapstone, Gary Carlos, et Gavin A. Begg, 11 : 174-211. Dordrecht : Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5775-5_6.
- Vitousek, Peter M. 1994. « Beyond Global Warming: Ecology and Global Change ». *Ecology* 75 (7) : 1861-76. <https://doi.org/10.2307/1941591>.
- Wahle, Ra, et Rs Steneck. 1991. « Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: a demographic bottleneck? » *Marine Ecology Progress Series* 69 : 231-43. <https://doi.org/10.3354/meps069231>.
- Walter, Jonathan A., Lawrence W. Sheppard, Thomas L. Anderson, Jude H. Kastens, Ottar N. Bjørnstad, Andrew M. Liebhold, et Daniel C. Reuman. 2017. « The geography of spatial synchrony ». *Ecology Letters* 20 (7) : 801-14. <https://doi.org/10.1111/ele.12782>.
- Walther, Gian-Reto, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor J. C. Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg, et Franz Bairlein. 2002. « Ecological responses to recent climate change ». *Nature* 416 (6879) : 389-95. <https://doi.org/10.1038/416389a>.

- Wang, Guiming, N. Thompson Hobbs, Saran Twombly, Randall B. Boone, Andrew W. Illius, Iain J. Gordon, et John E. Gross. 2008. « Density dependence in northern ungulates: interactions with predation and resources ». *Population Ecology* 51 (1) : 123. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0095-3>.
- Weimerskirch, Henri, Pablo Inchausti, Christophe Guinet, et Christophe Barbraud. 2003. « Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean ». *Antarctic Science* 15 (2) : 249-56. <https://doi.org/10.1017/S0954102003001202>.
- Wells, Bk, Kd Friedland, et Lm Clarke. 2003. « Increment patterns in otoliths and scales from mature Atlantic salmon *Salmo salar* ». *Marine Ecology Progress Series* 262 : 293-98. <https://doi.org/10.3354/meps262293>.
- Welton, J. S., W. R. C. Beaumont, et M. Ladle. 1999. « Timing of migration and changes in age structure of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Frome, a Dorset chalk stream, over a 24-year period ». *Fisheries Management and Ecology* 6 (6) : 437-58. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.1999.00166.x>.
- White, Jonathan, Niall Ó Maoiléidigh, Paddy Gargan, Elvira de Eyto, Gerald Chaput, Willie Roche, Phil McGinnity, et al. 2016. « Incorporating natural variability in biological reference points and population dynamics into management of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks returning to home waters ». *ICES Journal of Marine Science* 73 (6) : 1513-24. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw015>.
- Wilcove, David S., et Martin Wikelski. 2008. « Going, Going, Gone: Is Animal Migration Disappearing ». *PLOS Biology* 6 (7) : e188. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060188>.
- Wilson, Alastair J., et Daniel H. Nussey. 2010. « What is individual quality? An evolutionary perspective ». *Trends in Ecology & Evolution* 25 (4) : 207-14. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.002>.
- Wilson, Margaret W., April D. Ridlon, Kaitlyn M. Gaynor, Steven D. Gaines, Adrian C. Stier, et Benjamin S. Halpern. 2020. « Ecological impacts of human-induced animal behaviour change ». *Ecology Letters* 23 (10) : 1522-36. <https://doi.org/10.1111/ele.13571>.
- Windsor, M.I., et P. Hutchinson. 1994. « International management of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., by the North Atlantic Salmon Conservation Organization, 1984–1994 ». *Fisheries Management and Ecology* 1 (1) : 31-44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.1970.tb00004.x>.
- Winemiller, Kirk O. 1992. « Life-History Strategies and the Effectiveness of Sexual Selection ». *Oikos* 63 (2) : 318. <https://doi.org/10.2307/3545395>.
- Wysujack, K., L. A. Greenberg, E. Bergman, et I. C. Olsson. 2009. « The role of the environment in partial migration: food availability affects the adoption of a migratory tactic in brown trout *Salmo trutta* ». *Ecology of Freshwater Fish* 18 (1) : 52-59. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00322.x>.
- Yano, Ayaka, René Guyomard, Barbara Nicol, Elodie Jouanno, Edwige Quillet, Christophe Klopp, Cédric Cabau, Olivier Bouchez, Alexis Fostier, et Yann Guiguen. 2012. « An Immune-Related Gene Evolved into the Master Sex-Determining Gene in Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss* ». *Current Biology* 22 (15) : 1423-28. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.05.045>.

- Yano, Ayaka, Barbara Nicol, Elodie Jouanno, Edwige Quillet, Alexis Fostier, René Guyomard, et Yann Guiguen. 2013. « The sexually dimorphic on the Y-chromosome gene (*sdY*) is a conserved male-specific Y-chromosome sequence in many salmonids ». *Evolutionary Applications* 6 (3) : 486-96. <https://doi.org/10.1111/eva.12032>.
- Zuur, A F, I D Tuck, et N Bailey. 2003. « Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60 (5) : 542-52. <https://doi.org/10.1139/f03-030>.

Annexes

Annexe 1 : Distribution des mesures des incréments de croissance, des espacements intercirculi moyens et des nombres de circuli moyens pour les périodes de croissance saisonnières marines identifiées sur les écailles adultes : premier été (Sum1), premier hiver (Win1), reprise de croissance (Plus), deuxième été (Sum2), deuxième été (Win2).



Annexe 2 : Tables et figures supplémentaires de l'Article 2 (Chapitre 1.II)

Table A 2.1: Sample size from each population (a-e) for each smolt year for one-sea winter (1SW) and two-sea winter (2SW), males (M) and females (F) and unsuccessfully determined sex (N). Genetic material extracted from scales is not always available: DNA extracted from the oldest scales may have been degraded, numerous of them have been clean with sodium hydroxide or only stored printed on acetate slides making any genetic analyze impossible. Thus some years we had access to sex information for a small number of individuals

a- SCORFF smolt year	Smolts		1SW		2SW	
	Sexed	Total	Sexed	Total	Sexed	Total
1985	0	0	0	0	3	30
1986	0	0	1	14	26	30
1987	0	0	23	30	29	30
1988	0	0	17	24	28	30
1989	0	0	24	30	25	30
1990	0	0	12	20	20	23
1991	0	0	24	30	15	19
1992	0	0	23	30	24	30
1993	0	0	25	30	25	30
1994	0	0	25	30	28	30
1995	27	27	19	30	14	30
1996	21	30	14	30	17	20
1997	28	30	22	30	16	30
1998	30	30	25	30	26	30
1999	30	30	26	30	23	23
2000	29	30	27	30	14	18
2001	20	30	17	30	27	30
2002	29	30	27	30	25	30
2003	30	30	24	30	22	30
2004	21	30	24	30	27	30
2005	29	30	28	30	29	30
2006	29	30	27	29	30	30
2007	30	30	29	30	29	30
2008	26	30	26	30	25	25
2009	27	30	26	30	24	30
2010	29	30	27	30	23	30
2011	30	30	31	31	30	30
2012	26	30	30	30	29	30
2013	28	30	28	30	29	30
2014	28	30	24	29	30	30
2015	33	33	33	33	28	30
2016	30	32	11	30	30	31
2017	28	31	29	30	0	0

2018	28	30	0	0	0	0
b- SELUNE	Smolts		1SW		2SW	
smolt year	Sexed	Total	Sexed	Total	Sexed	Total
1985	19	30	0	0	5	30
1986	9	30	11	24	29	30
1987	21	30	24	28	24	30
1988	13	30	8	8	26	31
1989	15	30	17	22	28	30
1990	15	21	29	30	28	30
1991	25	30	29	30	29	30
1992	4	21	27	30	29	30
1993	14	30	29	30	32	32
1994	21	26	30	30	29	30
1995	29	30	29	30	30	30
1996	30	30	30	30	30	30
1997	30	30	28	30	29	30
1998	30	30	30	30	30	30
1999	21	21	30	30	31	31
2000	30	30	28	30	30	30
2001	30	30	29	29	29	30
2002	30	30	25	25	30	30
2003	30	30	30	30	30	30
2004	30	30	30	30	30	30
2005	29	30	30	30	29	30
2006	29	29	30	30	30	30
2007	30	30	30	30	26	26
2008	30	30	30	30	23	23
2009	30	30	30	30	30	30
2010	30	30	30	30	30	30
2011	30	30	30	30	30	30
2012	30	30	30	30	30	30
2013	30	30	30	30	30	30
2014	30	30	30	30	27	30
2015	29	30	30	30	26	26
2016	30	30	30	30	0	0
2017	30	30	0	0	0	0
c- BRESLE	Smolts		1SW		2SW	
smolt year	Sexed	Total	Sexed	Total	Sexed	Total
1983	0	0	0	0	5	11
1984	0	0	14	30	5	9
1985	0	0	19	30	2	15
1986	0	0	6	30	3	8
1987	0	0	12	30	1	8
1988	0	12	15	30	3	17
1989	0	0	8	30	1	14
1990	0	0	13	30	13	24

1991	0	0	26	30	1	3
1992	0	0	7	15	0	0
1993	0	27	5	23	0	1
1994	0	9	1	13	4	9
1995	0	0	3	11	0	1
1996	0	0	2	15	0	0
1997	0	0	11	30	1	7
1998	0	0	1	5	0	2
1999	0	0	0	2	0	0
2000	0	0	0	5	0	0
2001	0	0	0	30	0	4
2002	0	0	0	7	0	2
2003	0	0	0	30	0	13
2004	0	0	0	30	0	29
2005	0	8	0	22	0	0
2006	0	0	0	15	3	3
2007	0	30	30	30	12	13
2008	27	35	25	29	15	16
2009	30	30	29	29	4	4
2010	30	31	30	30	10	11
2011	30	31	30	30	27	27
2012	30	30	30	30	9	10
2013	4	5	22	26	12	12
2014	0	0	30	30	6	6
2015	15	15	30	30	27	27
2016	0	0	30	30	18	18
2017	27	30	30	30	0	0
2018	11	20	0	0	0	0
d- FROME	Smolts		1SW		2SW	
smolt year	Sexed	Total	Sexed	Total	Sexed	Total
1969	0		0	0	0	2
1970	0	0	0	9	0	12
1971	0	0	0	15	0	12
1972	0	0	0	25	0	8
1973	0	0	0	10	0	6
1974	0	0	0	9	0	17
1975	0	0	0	4	0	24
1976	0	0	0	30	0	9
1977	0	0	0	5	0	1
1978	0	0	0	1	0	10
1979	0	0	0	0	0	12
1980	0	0	0	12	0	5
1981	0	0	0	12	0	7
1982	0	0	0	19	0	15
1983	0	0	0	7	0	15
1984	0	0	0	14	0	26

1985	0	0	0	63	0	22
1986	0	0	0	19	0	14
1987	0	0	0	29	0	20
1988	0	0	0	10	0	2
1989	0	0	0	7	0	5
1990	0	0	0	1	0	5
1991	0	0	0	10	0	3
1992	0	0	0	19	0	2
1993	0	0	0	3	0	5
1994	0	0	0	11	0	2
1995	0	0	0	6	0	9
1996	0	0	0	3	0	3
1997	0	0	0	6	0	1
1998	0	0	0	7	0	0
1999	0	0	0	1	0	7
2000	0	0	0	6	0	2
2001	0	0	0	7	0	0
2002	0	0	0	0	0	1
2003	0	0	0	2	0	1
2004	0	0	0	3	0	1
2005	0	0	0	1	0	3
2006	27	30	0	2	0	0
2007	30	30	0	0	0	6
2008	30	30	0	3	0	1
2009	30	30	0	1	0	1
2010	29	30	0	7	0	2
2011	29	30	0	5	0	4
2012	29	30	0	10	0	2
2013	30	30	0	3	0	3
2014	29	30	0	6	0	5
2015	26	28	0	1	0	0
2016	30	30	0	6	0	5
2017	30	30	0	1	0	0
2018	30	30	0	0	0	0
e- TAMAR	Smolts		1SW		2SW	
smolt year	Sexed	Total	Sexed	Total	Sexed	Total
1984	0	0	0	0	0	15
1985	0	0	0	30	0	13
1986	0	0	0	30	0	30
1987	0	0	0	30	0	10
1988	0	0	0	12	0	0
2001	0	0	0	0	21	30
2002	23	30	29	30	30	30
2003	24	30	30	30	30	30
2004	16	28	23	23	30	30
2005	27	30	30	30	30	30

2006	22	30	30	30	30	30
2007	26	30	30	30	30	30
2008	28	30	29	29	30	30
2009	30	30	30	30	30	30
2010	30	30	30	30	30	30
2011	29	30	30	30	30	30
2012	28	30	29	30	0	0
2013	29	30	0	0	30	30
2014	0	0	30	30	30	30
2015	30	30	30	30	30	30
2016	30	30	30	30	0	0
2017	27	30	0	0	0	0

Table A2.2: AICc and Δ AICc for LMER models describing smolt growth during the river phase (Riv) and testing the fixed effects of population (B_{pop}), and random effects of smolt year specific ($\beta_{t|pop}$) or not (α_t) to each combination of year and population. A and α_t stands for fixed and random intercepts. $\varepsilon_{t,pop,i}$ are independent and identically distributed normal errors. Δ AICc is relative to the best model (Δ AICc = 0) indicated in bold. Parameter estimates of random and fixed effects for the final optimal models are given.

Riv

	Random structure	K	AICc	Δ AICc
Population-specific variations	$\alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,i}$	8	7232	0
common variations	$\alpha_t + \varepsilon_{t,pop,i}$	7	7301	68
	Fixed structure	K	AICc	Δ AICc
Population effect	$A + B_{pop}$	8	7216	0
Common intercept	A	4	7310	94
	Selected model	Marginal R ²	Conditionnal R ²	
	$A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,i}$	0.19	0.30	
	Random effects	Variance (SD)		
	$\beta_{t pop}$	0.07 (0.26)		
	α_t	0.05 (0.22)		
	$\varepsilon_{t,pop,i}$	0.71 (0.84)		
	Fixed effects	Estimate (SE)	p-value	df
	A (Sélune)	-0.01 (0.07)	0.865	62.80
	B_{pop} (Bresle)	1.12 (0.11)	<0.001	68.28
	B_{pop} (Frome)	-0.29 (0.11)	0.008	59.80
	B_{pop} (Scorff)	0.10 (0.08)	0.258	54.96
	B_{pop} (Tamar)	-0.50 (0.10)	<0.001	58.06

Table A2.3: AICc and Δ AICc for LMER models describing body size growth during the first summer at sea (Sum1) and testing the fixed effects of population (B_{pop}), sea-age (C_{age}), any interaction between population and sea-age ($D_{age,pop}$), and random effects of smolt year specific ($\beta_{t|pop}$ or $\beta_{t|pop:age}$) or not (α_t) to each combination of year, population and age. A and α_t stands for fixed and random intercepts. $\varepsilon_{t,pop,i}$ are independent and identically distributed normal errors. Δ AICc is relative to the best model (Δ AICc = 0) indicated in bold. Parameter estimates of random and fixed effects for the final optimal models are given.

Sum1

	Random structure	K	AICc	Δ AICc
Population specific trend	$\alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	13	15507	0
Population and age specific trend	$\alpha_t + \beta_{t pop:age} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	13	15519	12
Common trend	$\alpha_t + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	12	15543	36
Age specific trend	$\alpha_t + \beta_{t age} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	13	15545	38
	Fixed structure	K	AICc	Δ AICc
Population + age effects	$A + B_{pop} + C_{age}$	9	15462	0
Population x age effects	$A + B_{pop} + C_{age} + D_{age,pop}$	13	15467	5
Population effect	$A + B_{pop}$	8	15565	103
Age effect	$A + C_{age}$	5	15580	118
Common intercept	A	4	15670	208
	Selected model	Marginal R ²	Conditionnal R ²	
	$A + B_{pop} + C_{age} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	0.073	0.25	
	Random effects	Variance (SD)		
	$\beta_{t pop}$	0.02 (0.15)		
	α_t	0.15 (0.39)		
	$\varepsilon_{t,pop,age,i}$	0.78 (0.88)		
	Fixed effects	Estimate (SE)	p-value	df
	A (Sélune, 1SW)	0.38 (0.07)	<0.001	72.25
	B_{pop} (Bresle)	-0.60 (0.05)	<0.001	99.01
	B_{pop} (Frome)	-0.29 (0.06)	<0.001	203.23
	B_{pop} (Scorff)	0.16 (0.05)	0.002	78.74
	B_{pop} (Tamar)	-0.22 (0.06)	<0.001	83.00
	C_{age} (2SW)	-0.25 (0.02)	<0.001	5801.02

Table A2.4: AICc and Δ AICc for LMER models describing body size growth during the first winter at sea (Win1) and testing the fixed effects of population (B_{pop}), sea-age (C_{age}), any interaction between population and sea-age ($D_{age,pop}$), and random effects of smolt year specific ($\beta_{t|pop}$ or $\beta_{t|pop:age}$) or not (α_t) to each combination of year, population and age. A and α_t stands for fixed and random intercepts. $\varepsilon_{t,pop,i}$ are independent and identically distributed normal errors. Δ AICc is relative to the best model (Δ AICc = 0) indicated in bold. Parameter estimates of random and fixed effects for the final optimal models are given.

Win1

	Random structure	K	AICc	Δ AICc
Population and age specific trend	$\alpha_t + \beta_{t pop:age} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	13	15522	0
Population specific trend	$\alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	13	15588	66
Age specific trend	$\alpha_t + \beta_{t age} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	13	15637	115
Common trend	$\alpha_t + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	12	15710	187
	Fixed structure	K	AICc	Δ AICc
Population + age effects	$A + B_{pop} + C_{age}$	9	15486	0
Population x age effects	$A + B_{pop} + C_{age} + D_{age,pop}$	13	15488	2
Age effect	$A + C_{age}$	8	15532	47
Population effect	$A + B_{pop}$	5	15671	186
Common intercept	A	4	15683	197
	Selected model	Marginal R ²	Conditionnal R ²	
	$A + B_{pop} + C_{age} + \alpha_t + \beta_{t pop:age} + \varepsilon_{t,pop,age,i}$	0.14	0.26	
	Random effects	Variance (SD)		
	$\beta_{t pop}$	0.08 (0.28)		
	α_t	0.05 (0.22)		
	$\varepsilon_{t,pop,age,i}$	0.76 (0.87)		
	Estimate (SE)	p-value	df	Df
	A (Sélune, 1SW)	-0.57 (0.06)	<0.001	101.87
	B_{pop} (Bresle)	0.32 (0.06)	<0.001	201.95
	B_{pop} (Frome)	0.46 (0.07)	<0.001	343.64
	B_{pop} (Scorff)	-0.0003 (0.06)	0.996	169.97
	B_{pop} (Tamar)	0.22 (0.07)	0.003	176.29
	C_{age} (2SW)	0.73 (0.04)	<0.001	208.36

Table A2.5: AICc and Δ AICc for LMER models describing body size during the plus growth (Plus) and testing the fixed effects of population (B_{pop}), and random effects of smolt year specific ($\theta_{t|pop}$) or not (α_t) to each combination of year and population. A and α_t stands for fixed and random intercepts. $\epsilon_{t,pop,i}$ are independent and identically distributed normal errors. Δ AICc is relative to the best model (Δ AICc = 0) indicated in bold. Parameter estimates of random and fixed effects for the final optimal models are given.

Plus

	Random structure	K	AICc	Δ AICc
Population-specific variations	$\alpha_t + \theta_{t pop} + \epsilon_{t,pop,i}$	8	9850	0
common variations	$\alpha_t + \epsilon_{t,pop,i}$	7	9891	41
	Fixed structure		AICc	Δ AICc
Population effect	$A + B_{pop}$	8	9832	0
Common intercept	A	4	9844	12
	Selected model	Marginal R ²	Conditionnal R ²	
	$A + B_{pop} + \alpha_t + \theta_{t pop} + \epsilon_{t,pop,i}$	0.01	0.11	
	Random effects	Variance (SD)		
	$\theta_{t pop}$	0.05 (0.23)		
	α_t	0.05 (0.22)		
	$\epsilon_{t,pop,i}$	0.89 (0.95)		
	Fixed effects	Estimate (SE)	p-value	Df
	A (Sélune)	-0.16 (0.06)	0.012	97.22
	B_{pop} (Bresle)	0.26 (0.08)	0.001	80.95
	B_{pop} (Frome)	0.03 (0.09)	0.715	159.65
	B_{pop} (Scorff)	0.12 (0.07)	0.120	73.26
	B_{pop} (Tamar)	0.32 (0.09)	0.001	80.84

Table A2.6: AICc and Δ AICc for LMER models describing body size during the second summer at sea (Sum2) and testing the fixed effects of population (B_{pop}), and random effects of smolt year specific ($\beta_{t|pop}$) or not (α_t) to each combination of year and population. A and α_t stands for fixed and random intercepts. $\varepsilon_{t,pop,i}$ are independent and identically distributed normal errors. Δ AICc is relative to the best model (Δ AICc = 0) indicated in bold. Parameter estimates of random and fixed effects for the final optimal models are given.

Sum2

	Random structure	K	AICc	Δ AICc
Population-specific variations	$\alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,i}$	8	6169	0
common variations	$\alpha_t + \varepsilon_{t,pop,i}$	7	6180	11
	Fixed structure		AICc	Δ AICc
Population effect	$A + B_{pop}$	8	6151	0
Common intercept	A	4	6175	24
	Selected model	Marginal R ²	Conditionnal R ²	
	$A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,i}$	0.03	0.11	
	Random effects	Variance (SD)		
	$\beta_{t pop}$	0.04 (0.19)		
	α_t	0.05 (0.22)		
	$\varepsilon_{t,pop,i}$	0.89 (0.94)		
	Fixed effects	Estimate (SE)	p-value	Df
	A (Sélune)	0.20 (0.06)	0.002	154.35
	B_{pop} (Bresle)	-0.08 (0.09)	0.357	177.25
	B_{pop} (Frome)	-0.49 (0.09)	<0.001	100.57
	B_{pop} (Scorff)	-0.19 (0.07)	0.014	102.75
	B_{pop} (Tamar)	-0.34 (0.09)	<0.001	85.94

Table A2.7: AICc and Δ AICc for LMER models describing body size during the second winter at sea (Win2) and testing the fixed effects of population (B_{pop}), and random effects of smolt year specific ($\beta_{t|pop}$) or not (α_t) to each combination of year and population. A and α_t stands for fixed and random intercepts. $\varepsilon_{t,pop,i}$ are independent and identically distributed normal errors. Δ AICc is relative to the best model (Δ AICc = 0) indicated in bold. Parameter estimates of random and fixed effects for the final optimal models are given.

Win2

	Random structure	K	AICc	Δ AICc
Population-specific variations	$\alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,i}$	8	6047	0
common variations	$\alpha_t + \varepsilon_{t,pop,i}$	7	6063	16
	Fixed structure		AICc	Δ AICc
Population effect	$A + B_{pop}$	8	6029	0
Common intercept	A	4	6087	58
	Selected model	Marginal R ²	Conditionnal R ²	
	$A + B_{pop} + \alpha_t + \beta_{t pop} + \varepsilon_{t,pop,i}$	0.07	0.17	
	Random effects	Variance (SD)		
	$\beta_{t pop}$	0,04 (0,20)		
	α_t	0,06 (0,25)		
	$\varepsilon_{t,pop,i}$	0,84 (0,92)		
	Fixed effects	Estimate (SE)	p-value	Df
	A (Sélune)	-0,13 (0,07)	0,059	91,98
	B_{pop} (Bresle)	0,40 (0,09)	<0,001	111,53
	B_{pop} (Frome)	0,39(0,09)	<0,001	169,18
	B_{pop} (Scorff)	-0,23 (0,07)	0,003	74,76
	B_{pop} (Tamar)	0,39 (0,09)	<0,001	71,59

Table A2.8: AICc and Δ AICc for GLMER models for the individual probability to return as 1SW (Pmat.1SW) testing the fixed effects of population (B_{pop}), sex (C_{sex}) and the cumulated growth ($D_{sex} \times (Riv+Sum1)_{t,sex,pop,i}$) and random effects of smolt year specific ($\beta_{t|pop}$) or not (α_t) to each combination of year and population. A and α_t stands for fixed and random intercepts. Δ AICc is relative to the best model (Δ AICc = 0) indicated in bold. Parameter estimates of random and fixed effects for the final optimal models are given.

Pmat.1SW

	Random structure	K	AICc	Δ AICc
Population-specific variations	$\alpha_t + \beta_{t pop}$	8	4729	0
common variations	α_t	7	4799	70
	Fixed structure		AICc	Δ AICc
Population + sex + (Riv+Sum1) effects	$A + B_{pop} + C_{sex} + D \times (Riv+Sum1)_{t,sex,pop,i}$	8	4729	0
Sex + (Riv+Sum1) effects	$A + C_{sex} + D \times (Riv+Sum1)_{t,sex,pop,i}$	5	4771	42
Population + Sex effects	$A + B_{pop} + C_{sex}$	7	4862	133
Sex effect	$A + C_{sex}$	4	4900	171
(Riv+Sum1) + population effects	$A + B_{pop} + D \times (Riv+Sum1)_{t,sex,pop,i}$	7	5359	630
(Riv+Sum1) effect	$A + D \times (Riv+Sum1)_{t,sex,pop,i}$	4	5394	665
Population effect	$A + B_{pop}$	6	5499	770
Common intercept	A	3	5530	801
	Selected model	Marginal R ²	Conditionnal R ²	
	$A + B_{pop} + C_{sex} + D \times (Riv+Sum1)_{t,sex,pop,i} + \alpha_t + \beta_{t pop}$	0.26	0.38	
	Random effects	Variance (SD)		
	$\beta_{t pop}$	0.52 (0.72)		
	α_t	0.13 (0.36)		
	Fixed effects	Estimate (SE)	p-value	
	A (Sélune, Females)	-3.02 (0.40)	<0,001	
	C_{sex} (Males)	1.95 (0.08)	<0,001	
	D	1.46 (0.13)	<0,001	
	B_{pop} (Bresle)	-1.87 (0.26)	<0,001	
	B_{pop} (Frome)	-1.65 (0.26)	<0,001	
	B_{pop} (Scorff)	-1.22 (0.29)	<0,001	
	B_{pop} (Tamar)	-3.02 (0.40)	<0,001	

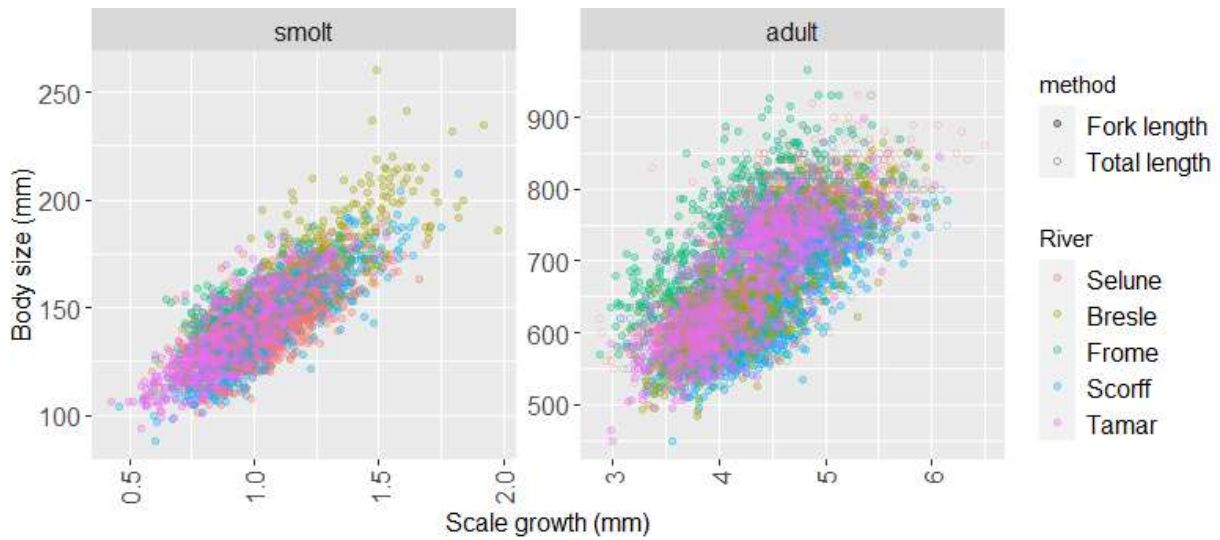


Figure A2.1: Relationship between body size and scale size for smolts ($R^2 = 64\%$) and adults ($R^2 = 47\%$). Total lengths (Lt) are indicated with empty points and fork lengths (Lf) with filled points.

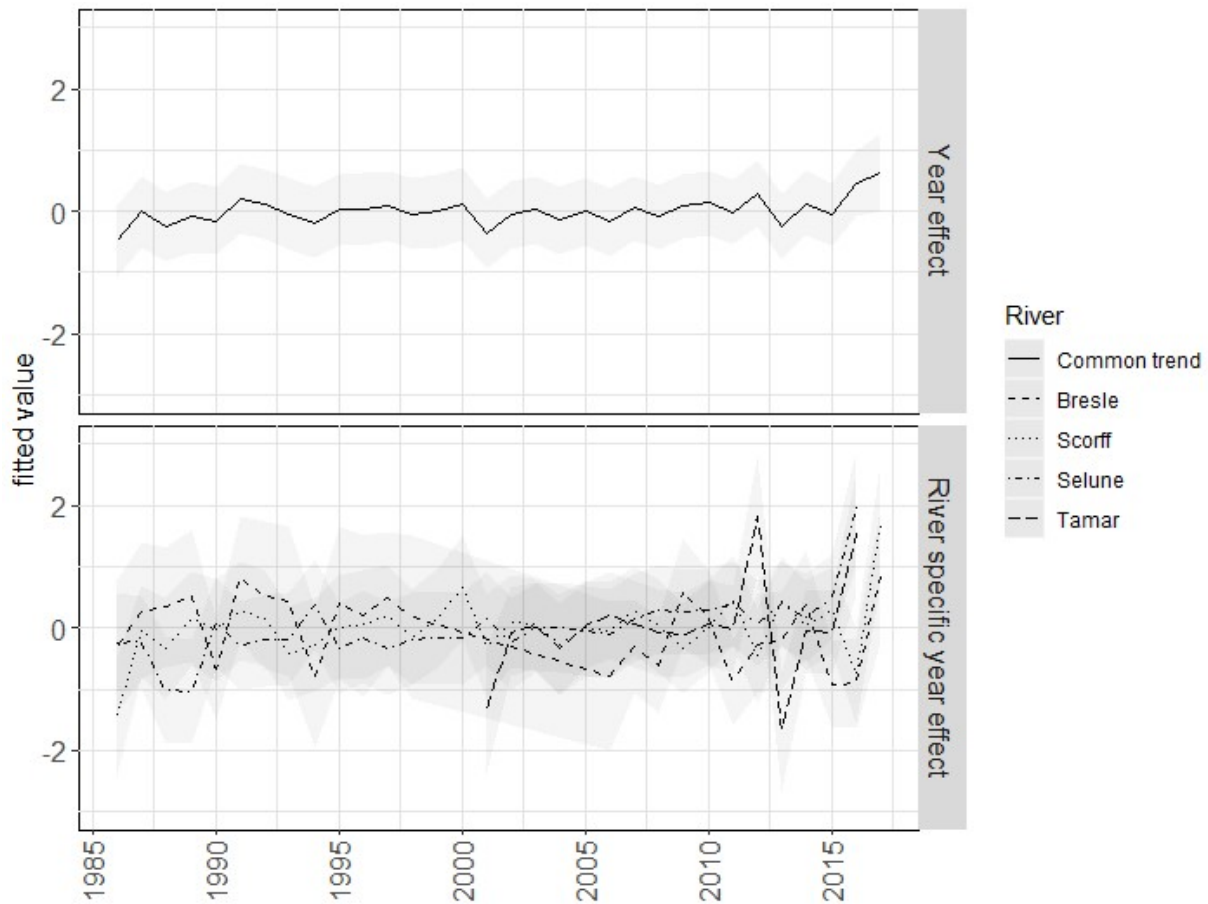


Figure A2.2: Estimators for the common smolt year random effect (upper panel) and population specific random effect (lower panel) for time series of probability to return as 1SW ($P_{mat.1SW}$) in logit scale. Standard errors are indicated by the shaded areas.

Annexe 3 : Tables et figures supplémentaires de l'Article 3 (Chapitre 2)

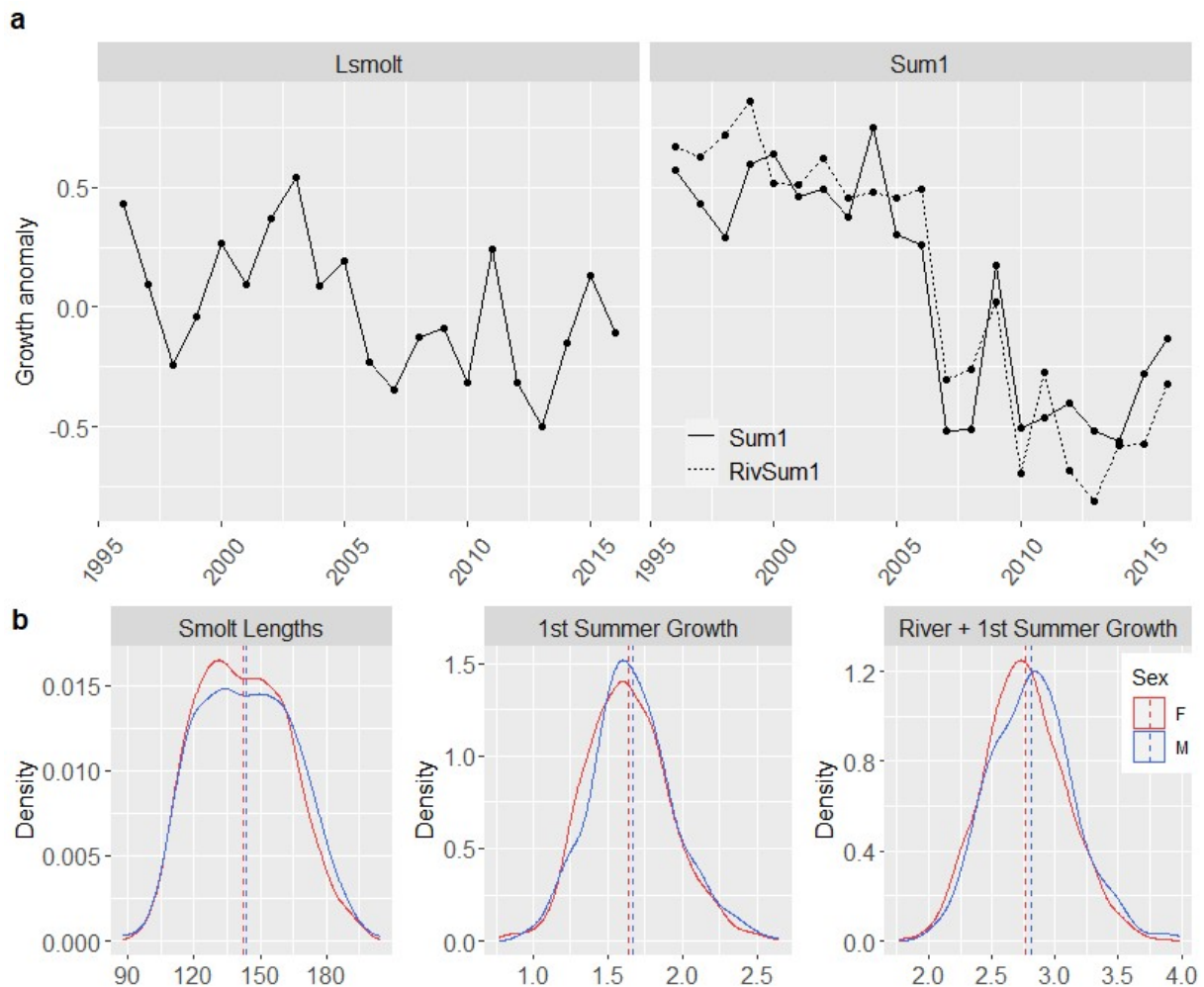


Figure A3.1: (a) Anomalies of smolt body length at migration (*Lsmolt*), first summer at sea growth (*Sum1*) and the cumulated river + first summer growth (*RivSum1*) over time. (b) Distribution of raw data used to build the covariates: individual smolt lengths, first summer growth increments and cumulated river + first summer growth increments on individual adult scales for males (M) and females (F) separately at each stage. Vertical lines represent mean of the distributions for males and females.

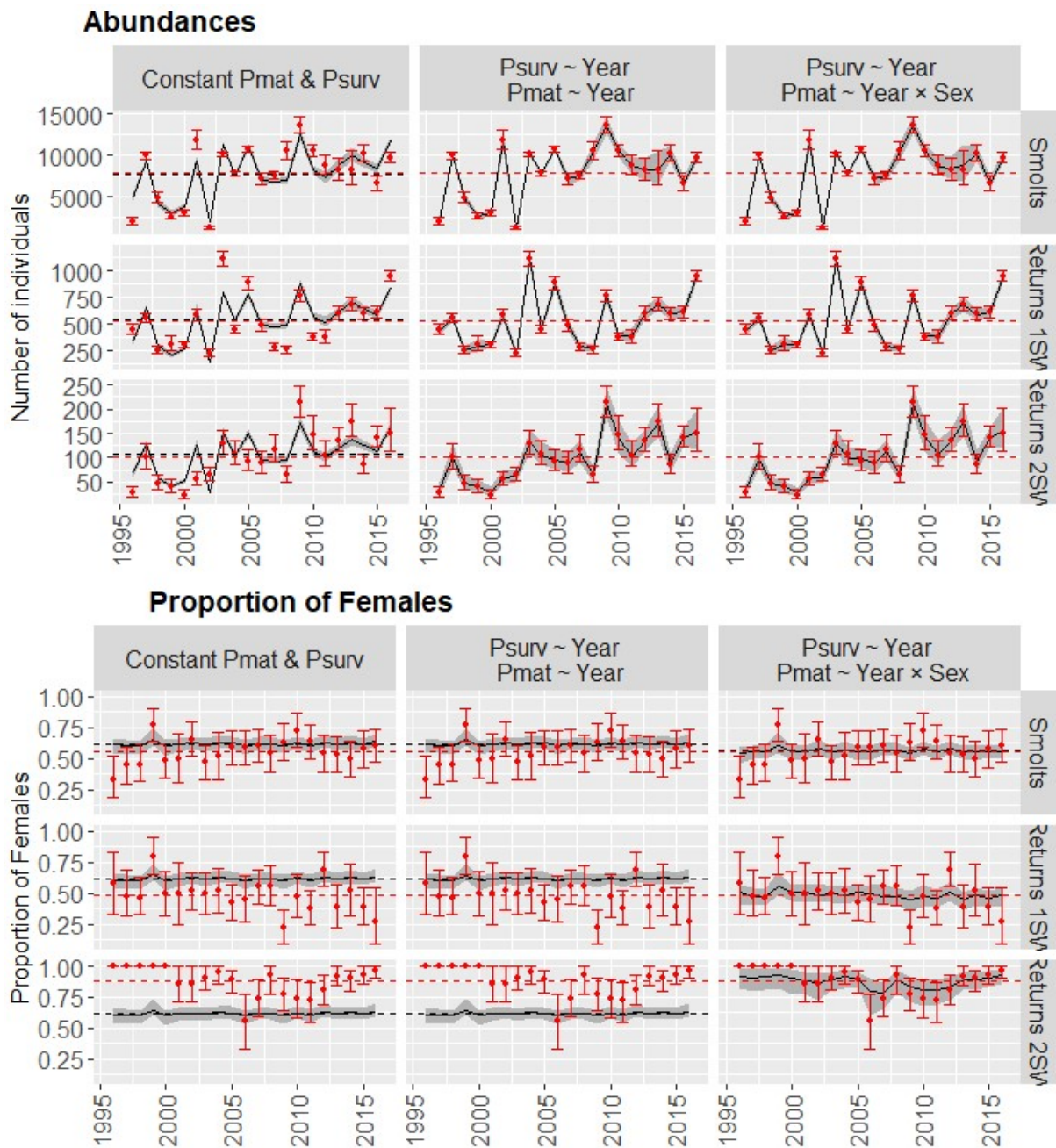


Figure A3.2: Fit to abundance and sex-ratio data for model with time constant survival and maturation (M1, Tab. 2), model with temporal variability on both survival and maturation (M4, Tab. 2), and model with temporal variability on both survival and maturation and sexed maturation (M8, Tab. 2). Black lines with shaded areas represent the median and the 95% credibility interval of the marginal posterior distribution of abundance and sex-ratio. Black dashed horizontal line is the estimate inter-annual mean. Red dots with error bars represent the median and 95% credible interval of the sampling distribution used in the integrated model. Red dashed horizontal line is the observed inter-annual mean.

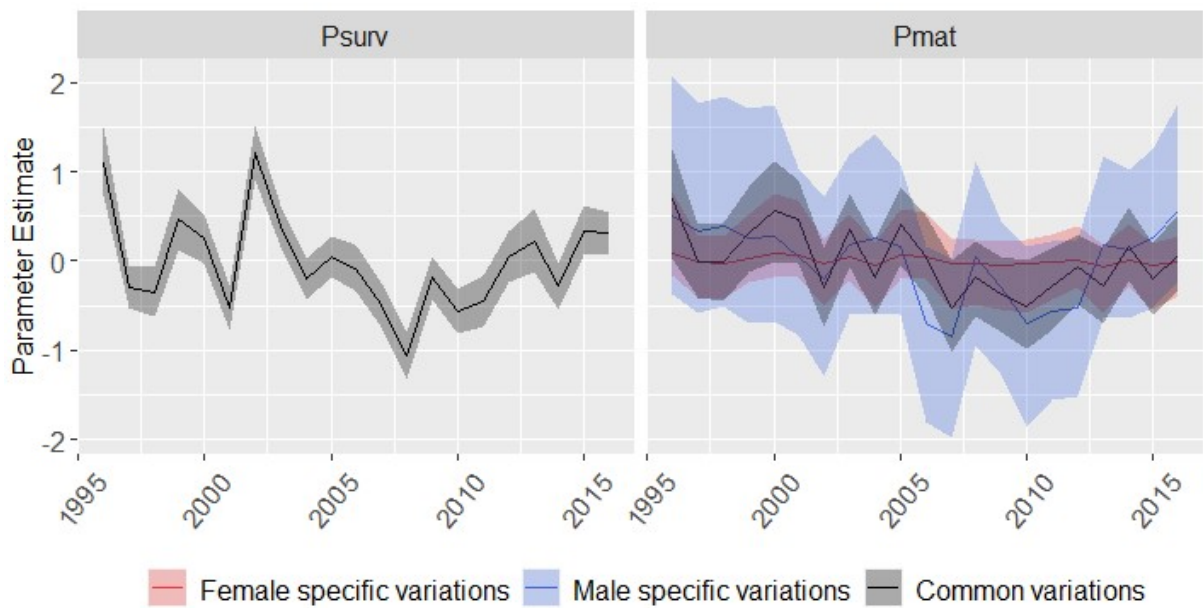
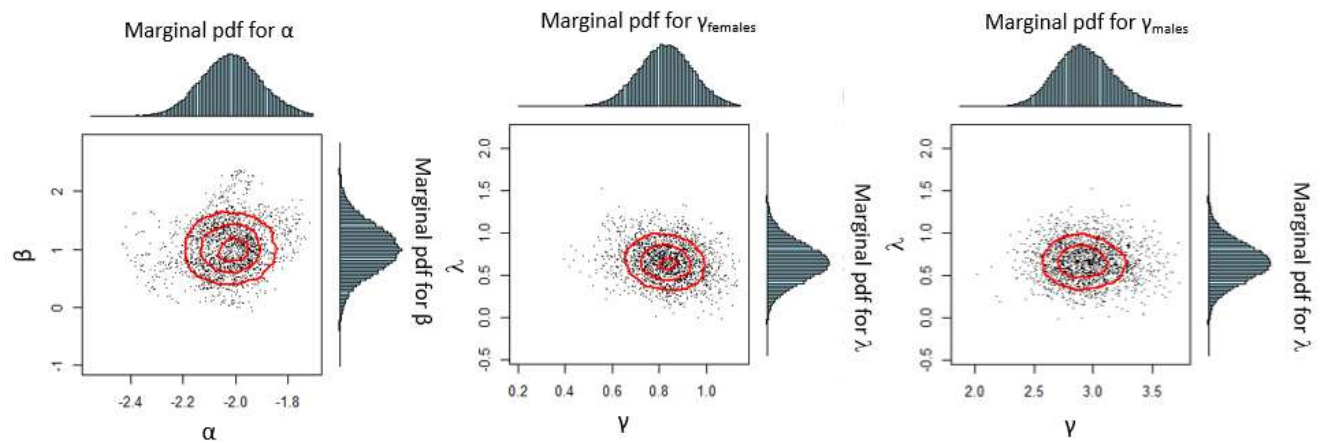
a**b**

Figure A3.3: (a) Posterior estimates of the random effect for the common and sex-specific temporal variations for $psurv$ (ϵ_t) and $pmat$ (ψ_t and $\omega_{t,sex}$) and in logit scale obtained from model M15 (Tab. 3). (b) Joint posterior probability distribution and marginal posterior probability density functions for α and β ; $\gamma_{females}$ and λ ; γ_{males} and λ .

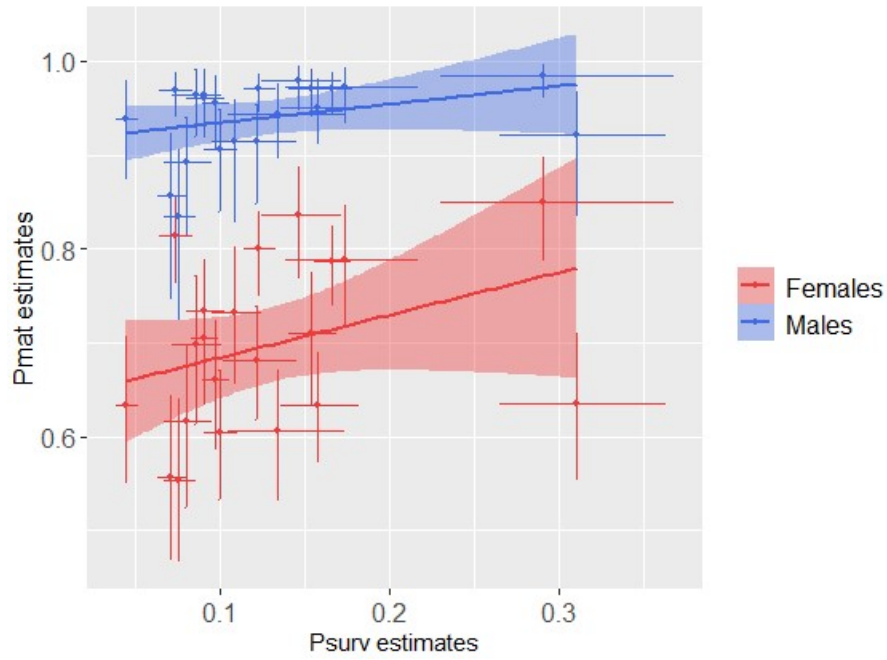


Figure A3.4: Relationship between posterior estimates of the survival and the maturation rates for males ($R^2 = 10.4\%$) and females ($R^2 = 11.5\%$). (Results are from model M15)

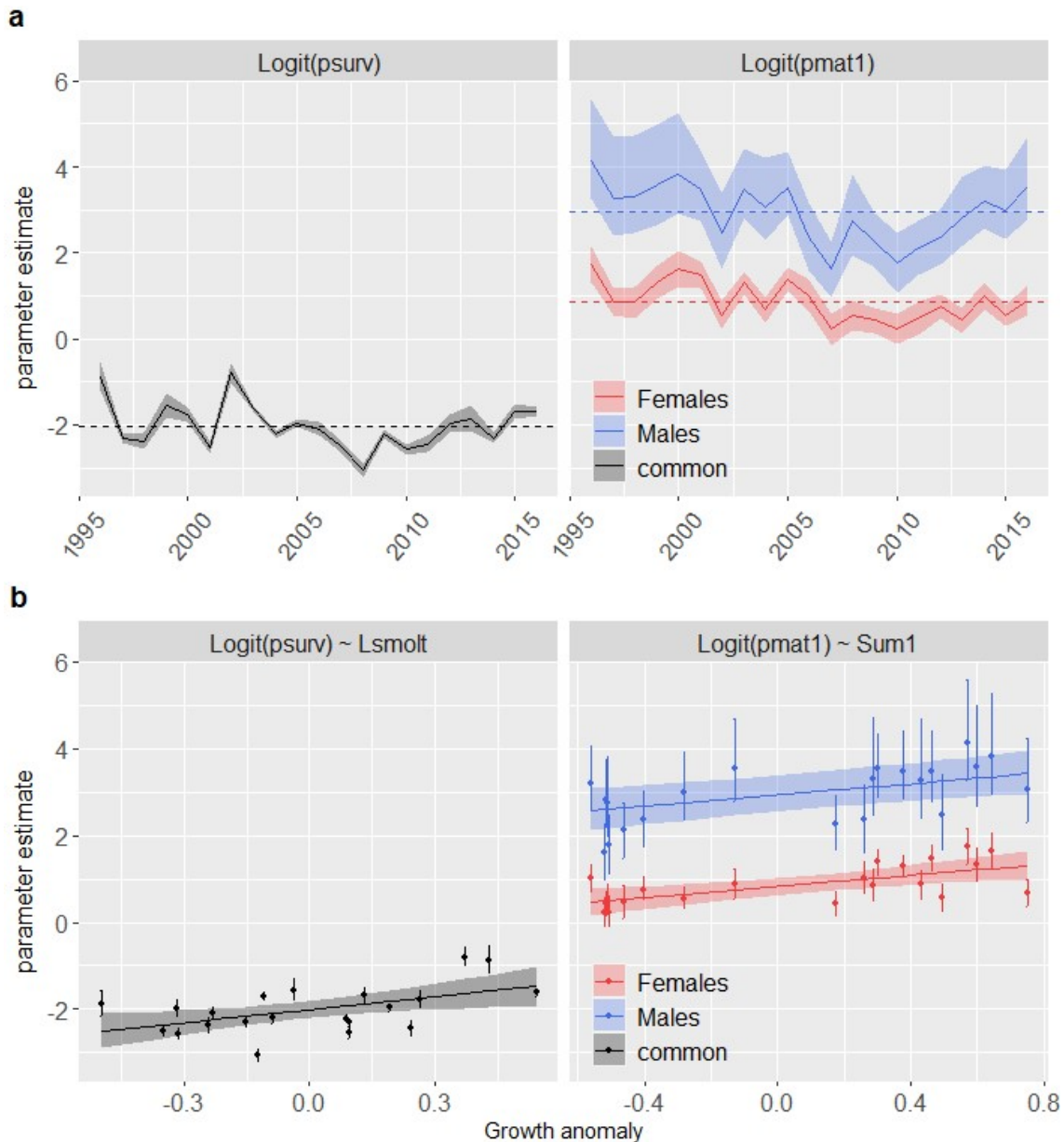


Figure A3.5 : (a) Estimations of temporal fluctuations for the survival and maturation rates in the logit scale, and (b) relationship (logit scale) between the survival rate and the smolt body length at migration (L_{smolt}) and between the maturation rate and the growth during the first summer at sea ($Sum1$) from model M15 (Tab. 3). Black solid lines with shaded areas represent the median and the 95% credibility interval of the marginal posterior distribution of the survival and maturation rates in the logit scale (a) and for the linear regression (in the logit scale) depending of covariates (b). Pannel (b): points with errors bars represent marginal posterior distribution of survival and maturation rates (logit scale, median and 95% credible intervals).

Annexe 4 : Code Nimble du modèle de population structuré par âge et par sexe centré sur la phase marine de la population de saumons du Scorff (Chapitre 2)

```

model.nimble <- nimbleCode({

# Observation equations -----

# -----#
# Observation equations for smolt abundances and smolt sex-ratio -----
# (abundance indices are available up to n.year)
# -----#

##### Total smolt abundances estimates ----
## we estimate the total true abundance of smolts (Nsmolt) using the log of the median, the mean
and the standard deviation estimated from a previous CMR model

# Fit of NSmolt to available data with observation errors (Pseudolikelihood method)
for (t in 1:nyear)
{
  logmedNsmolt[t] ~ dnorm(log(Nsmolt[t]), 1/(log( (sdNsmolt[t]/meanNsmolt[t]) *
(sdNsmolt[t]/meanNsmolt[t]))+1 )))
}

##### Smolt Sex ratio ----
## use of the number of individuals for each sex (SAMARCH data) to estimate the sex ratio
(p_sex_smolt) (multinomial)

for (t in 1:nyear)
{
  p_sex_smolt[t,1] <- pFsmolt[t]
  p_sex_smolt[t,2] <- 1-pFsmolt[t]

  x_n_females_males_smolt[t,1:2] ~ dmulti(p_sex_smolt[t,1:2],nsmolt_scales[t])
}

# -----#
# Observation equations for adult abundances and sex-ratio -----
# (abundance indices are available up to n.year)
# -----#

##### Total adult abundances estimates ----
## we estimate the total true abundance of adults (N1SW/N2SW) using the log of the median, the
mean and the standard deviation estimated from a previous CMR model

for (t in 1:nyear)
{
  logmedN1SW[t] ~ dnorm(log(N1SW[t]), 1/(log( (sdN1SW[t]/meanN1SW[t]) *
(sdN1SW[t]/meanN1SW[t]))+1 )))
  logmedN2SW[t] ~ dnorm(log(N2SW[t]), 1/(log( (sdN2SW[t]/meanN2SW[t]) *
(sdN2SW[t]/meanN2SW[t]))+1 )))
}

```

```

}

##### adult Sex ratio -----
## use of the number of individuals for each sex (SAMARCH data) to estimate the sex ratio for 1SW
and 2SW (PF_1SW, PF_2SW) (multinomial)

for (t in 1:nyear)
{
  p_sex_returns1SW[t,1] <- PF_1SW[t]           # proportion of females among 1SW = state
variable
  p_sex_returns1SW[t,2] <- 1-PF_1SW[t]       # proportion of males among 1SW = state
variable

  p_sex_returns2SW[t,1] <- PF_2SW[t]         # proportion of females among 2SW = state
variable
  p_sex_returns2SW[t,2] <- 1-PF_2SW[t]       # proportion of males among 2SW = state
variable

  x_n_females_males_returns1SW[t,1:2] ~ dmulti(p_sex_returns1SW[t,1:2],nad_1SW_scales[t])
  x_n_females_males_returns2SW[t,1:2] ~ dmulti(p_sex_returns2SW[t,1:2],nad_2SW_scales[t])
}

# End of observation equations -----#

# -----
# Ecological processes from smolt stage to end of first summer
# (indices are available up to n.year)
# -----

# Priors on smolt abundance and sex ratio ----

for (t in 1:nyear)
{

# Total smolt abundance

Nsmolt[t] ~ dlnorm(0,0.01)

# Sex ratio (will be fitted from observation equation)

pFsmolt[t] <- ilogit(logitpFsmolt[t])
logitpFsmolt[t] ~ dnorm(logitmu_pFsmolt,1/(sigma_pFsmolt*sigma_pFsmolt))

}

# Mean parameters - Sex ratio
mu_pFsmolt <-ilogit(logitmu_pFsmolt)
logitmu_pFsmolt ~ dnorm(0,0.1)
sigma_pFsmolt ~ dunif(0,5)

```

```

for (t in 1:nyear)
{

##### Survival vector of probabilities -----
#####-----

# survival during first summer (probability for individuals to survive)

# psurv_smolt_F[t,k] is for smolt survival, in year t and size class k.
# Here we consider only one size class so k=1.

    psurv_smolt_F[t,1] <- ilogit(logitpsurv_smolt_F[t])

### Temporal variations of the survival parameter (psurv_smolt)
if(surv_temp){

    #survival in logit scale: intercept + temporal trend
    logitpsurv_smolt_F[t] <- mu_psurv_smolt_F[t] + trend_surv_F[t]

    ### Sex effect

    # Different survival parameters for F and M
    if(surv_sex){

        psurv_smolt_M[t,1] <- ilogit(logitpsurv_smolt_M[t])
        logitpsurv_smolt_M[t] <- mu_psurv_smolt_M[t] + trend_surv_M[t]

        # Similar survival parameter for F and M
    }else{

        psurv_smolt_M[t,1] <- psurv_smolt_F[t,1]
        logitpsurv_smolt_M[t] <- logitpsurv_smolt_F[t]

    }

    ### Residual temporal variations structure

    ## Common temporal trend in survival parameter for F and M
    if(surv_comm_trend){

        #total component of temporal variability = common component
        trend_surv_F[t] <- trend_surv_com[t]
        trend_surv_M[t] <- trend_surv_com[t]

        # priors ----

        #common variability
        trend_surv_com[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_surv_com*sigma_trend_surv_com))
        sigma_trend_surv_com ~ dunif(0,5)
    }
}
}

```

```

# total variance ----
var_psurv_smolt_F <- sigma_trend_surv_com*sigma_trend_surv_com
var_psurv_smolt_M <- sigma_trend_surv_com*sigma_trend_surv_com

sigma_psurv_smolt_F <- sigma_trend_surv_com
sigma_psurv_smolt_M <- sigma_trend_surv_com

}else{

### Sex-specific temporal trend in survival parameter for F and M

#total component of temporal variability = common component + sex-specific component
trend_surv_F[t] <- trend_surv_com[t] + trend_surv_speF[t]
trend_surv_M[t] <- trend_surv_com[t] + trend_surv_speM[t]

### priors ----

#common variability
trend_surv_com[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_surv_com*sigma_trend_surv_com))
sigma_trend_surv_com ~ dunif(0,5)

#specific variability
trend_surv_speF[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_surv_speF*sigma_trend_surv_speF))
sigma_trend_surv_speF ~ dunif(0,5)

trend_surv_speM[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_surv_speM*sigma_trend_surv_speM))
sigma_trend_surv_speM ~ dunif(0,5)

# total variance ----
var_psurv_smolt_F <- (sigma_trend_surv_com*sigma_trend_surv_com) +
(sigma_trend_surv_speF*sigma_trend_surv_speF)
var_psurv_smolt_M <- (sigma_trend_surv_com*sigma_trend_surv_com) +
(sigma_trend_surv_speM*sigma_trend_surv_speM)

sigma_psurv_smolt_F <- sqrt(var_psurv_smolt_F)
sigma_psurv_smolt_M <- sqrt(var_psurv_smolt_M)
}

### Average term structure

## Growth parameter as a covariable of survival (X_surv)
if(surv_growth){

#average component
mu_psurv_smolt_F[t] <- alphasurv_smolt_F + betasurv_smolt_F * X_surv[t]
mu_psurv_smolt_M[t] <- alphasurv_smolt_M + betasurv_smolt_M * X_surv[t]

# Different maturation parameters for F and M but growth effect is common for M and F
if(surv_growth_comm){

```



```

        betasurv_smolt_M <- betasurv_smolt_F
        # priors ----
        betasurv_smolt_F ~ dnorm(0,0.1)
      }else{
        # priors ----
        betasurv_smolt_F ~ dnorm(0,0.1)
        betasurv_smolt_M ~ dnorm(0,0.1)
      }

    }else{

      #average component
      mu_psurv_smolt_F[t] <- alphasurv_smolt_F
      mu_psurv_smolt_M[t] <- alphasurv_smolt_M

    }

    # priors ----
    alphasurv_smolt_F ~ dnorm(0,0.1)
    alphasurv_smolt_M ~ dnorm(0,0.1)

  }else{
    ### NO temporal variations of the survival parameter (psurv_smolt)

    logitpsurv_smolt_F[t] <- mu_psurv_smolt_F[t]
    mu_psurv_smolt_F[t] <- alphasurv_smolt_F

    # Similar survival parameter for F and M (by default )
    psurv_smolt_M[t,1] <- psurv_smolt_F[t,1]
    logitpsurv_smolt_M[t] <- logitpsurv_smolt_F[t]
    mu_psurv_smolt_M[t] <- mu_psurv_smolt_F[t]

    # priors ---
    alphasurv_smolt_F ~ dnorm(0,0.1)
    alphasurv_smolt_M <- alphasurv_smolt_F
  }

  ##### Maturation vector of probabilities -----
  #####-----

  # maturation during first summer (probability for individuals to mature)

  # pmat1_F[t,k] is for maturation at end of first summer, in year t and size class k.
  # Here we consider only one size class so k=1.

  pmat1_F[t,1] <- ilogit(logitpmat1_F[t])

```

```

### Temporal variations of the maturation parameter (pmat1)
if(mat_temp){

  #maturation in logit scale: intercept + temporal trend
  logitpmat1_F[t] <- mu_mat1_F[t] + trend_mat1_F[t]

  ### Sex effect

  # Different maturation parameters for F and M
  if(mat_sex){

    pmat1_M[t,1] <- ilogit(logitpmat1_M[t])
    logitpmat1_M[t] <- mu_mat1_M[t] + trend_mat1_M[t]

    # Similar maturation parameter for F and M
  }else{

    pmat1_M[t,1] <- pmat1_F[t,1]
    logitpmat1_M[t] <- logitpmat1_F[t]

  }

  ### Residual temporal variations structure

  ## Common temporal trend in maturation parameter for F and M
  if(mat_comm_trend){

    #total component of temporal variability = common component
    trend_mat1_F[t] <- trend_mat1_com[t]
    trend_mat1_M[t] <- trend_mat1_com[t]

    # priors ----

    #common variability
    trend_mat1_com[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_mat1_com*sigma_trend_mat1_com))
    sigma_trend_mat1_com ~ dunif(0,5)

    # total variance ----
    var_pmat1_F <- sigma_trend_mat1_com*sigma_trend_mat1_com
    var_pmat1_M <- sigma_trend_mat1_com*sigma_trend_mat1_com

    sigma_pmat1_F <- sigma_trend_mat1_com
    sigma_pmat1_M <- sigma_trend_mat1_com

  }else{

```

```

## Sex-specific temporal trend in maturation parameter for F and M

#total component of temporal variability = common component + sex-specific component
trend_mat1_F[t] <- trend_mat1_com[t] + trend_mat1_speF[t]
trend_mat1_M[t] <- trend_mat1_com[t] + trend_mat1_speM[t]

## priors ----

#common variability
trend_mat1_com[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_mat1_com*sigma_trend_mat1_com))
sigma_trend_mat1_com ~ dunif(0,5)

#specific variability
trend_mat1_speF[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_mat1_speF*sigma_trend_mat1_speF))
sigma_trend_mat1_speF ~ dunif(0,5)

trend_mat1_speM[t] ~ dnorm(0,1/(sigma_trend_mat1_speM*sigma_trend_mat1_speM))
sigma_trend_mat1_speM ~ dunif(0,5)

# total variance ----
var_pmat1_F <- (sigma_trend_mat1_com*sigma_trend_mat1_com) +
(sigma_trend_mat1_speF*sigma_trend_mat1_speF)
var_pmat1_M <- (sigma_trend_mat1_com*sigma_trend_mat1_com) +
(sigma_trend_mat1_speM*sigma_trend_mat1_speM)

sigma_pmat1_F <- sqrt(var_pmat1_F)
sigma_pmat1_M <- sqrt(var_pmat1_M)
}

### Average term structure

## Growth parameter as a covariable of maturation (X_mat)
if(mat_growth){

#average component
mu_mat1_F[t] <- alphamat1_F + betapmat1_F * X_mat[t]
mu_mat1_M[t] <- alphamat1_M + betapmat1_M * X_mat[t]

# Different maturation parameters for F and M but growth effect is common for M and F
  if(mat_growth_comm){
    betapmat1_M <- betapmat1_F
    # priors ----
    betapmat1_F ~ dnorm(0,0.1)
  }else{
    # priors ----
    betapmat1_F ~ dnorm(0,0.1)
    betapmat1_M ~ dnorm(0,0.1)
  }
}
}

```

```

#average component
mu_mat1_F[t] <- alphamat1_F
mu_mat1_M[t] <- alphamat1_M

}

# priors ----
alphamat1_F ~ dnorm(0,0.1)
alphamat1_M ~ dnorm(0,0.1)

}else{
#### NO temporal variations of the maturation parameter (pmat1)

logitpmat1_F[t] <- mu_mat1_F[t]
mu_mat1_F[t] <- alphamat1_F

# Similar maturation parameter for F and M (by default)
pmat1_M[t,1] <- pmat1_F[t,1]
logitpmat1_M[t] <- logitpmat1_F[t]
mu_mat1_M[t] <- mu_mat1_F[t]

# priors ---
alphamat1_F ~ dnorm(0,0.1)
alphamat1_M <- alphamat1_F

}
}

# -----#
# Transition matrix from smolt to end of sum1 -----
# (indices are available up to n.year)
# -----#

##### Proportions of males and females 1SW/2SW at sum1 depending of the processes of survival
and maturation

# for (t in 1:nyear)
# {
# # psum1_1SWF[t,k] is for proportion of females 1SW at sum1 for size-class k.
# # Here we consider only one size-class so k = 1
# psum1_1SWF[t,1] <- pFsmolt[t] * psurv_smolt_F[t,1] * pmat1_F[t,1]
# psum1_1SWM[t,1] <- (1-pFsmolt[t]) * psurv_smolt_M[t,1] * pmat1_M[t,1]
# # psum1_1SWF[t,1] + psum1_1SWM[t,1] should be = 1. Not the case here
# psum1_2SWF[t,1] <- pFsmolt[t] * psurv_smolt_F[t,1] * (1-pmat1_F[t,1])
# psum1_2SWM[t,1] <- (1-pFsmolt[t]) * psurv_smolt_M[t,1] * (1-pmat1_M[t,1])
# }

```

```

# -----#
# Ecological processes from sum1 to return -----
# (indices are available up to n.year)
# -----#

for (t in 1:nyear)
{

##### Survival probabilities -----
# s1 and s2 are not size dependent but constant rates.
# s1 is the additional survival probability during the first year at sea for 1SW adults
# s2 is the additional survival probability during the first year at sea and during the second year at
sea for 2SW adults
# M is the mortality rate per additional month at sea after the end of first summer (november).
Delta_t is the number of additional month at sea.
# 1SW fish return on next July, 2SW fish stay an additional year and return on the next march

s1[t] <- exp(- M * delta_t_1SW)
s2[t] <- exp(- M * delta_t_2SW)

}

# Priors ----

## Mean parameters
#Survival parameters
M <- 0.03
delta_t_1SW <- 9
delta_t_2SW <- 17

# -----#
# Transition matrix from Sum1 to returns -----
# (indices are available up to n.year)
# -----#

# # Proportions of males and females 1SW/2SW at return depending of the processes of survival
# for (t in 1:nyear)
# {
#
# p1SWF[t,1] <- psum1_1SWF[t,1] * s1[t]
# p1SWM[t,1] <- psum1_1SWM[t,1] * s1[t]
# # p1SWF + p1SWM should be = 1. Not the case here
# p2SWF[t,1] <- psum1_2SWF[t,1] * s2[t]
# p2SWM[t,1] <- psum1_2SWM[t,1] * s2[t]
# }

```

```

# -----#
# Dynamic equations for smolt abundances -----
# (abundance indices are available up to n.year)
# -----#

for (t in 1:nyear)
{
  # Use of sex ratio (pF_smolt) (SAMARCH data)
  # combine with Nsmolt to get the males/females number of smolts# Males and females
  NFsmolt[t] <- Nsmolt[t] * pFsmolt[t]
  NMsmolt[t] <- Nsmolt[t] * (1-pFsmolt[t])
}

# -----#
# Dynamic equations from Nsmolt to N1SW and N2SW for males and females -----
# (indices are available up to n.year)
# -----#

##### total survival
# the total survival during sum1 correspond to the total number of smolt multiplied by the probability
of survival
for (t in 1:nyear)
{
  Nsurv_sum1F_tot[t] <- NFsmolt[t] * psurv_smolt_F[t,1]
  Nsurv_sum1M_tot[t] <- NMsmolt[t] * psurv_smolt_M[t,1]
}

##### total maturation
for (t in 1:nyear)
{
  # Dynamic equation for maturing individuals

  # Total number of maturing fish
  Nmat_sum1F_tot[t] <- Nsurv_sum1F_tot[t] * pmat1_F[t,1]
  Nmat_sum1M_tot[t] <- Nsurv_sum1M_tot[t] * pmat1_M[t,1]

  # Total number of non maturing fish
  Nnonmat_sum1F_tot[t] <- Nsurv_sum1F_tot[t] * (1-pmat1_F[t,1])
  Nnonmat_sum1M_tot[t] <- Nsurv_sum1M_tot[t] * (1-pmat1_M[t,1])
}

##### total numbers NF1SW, NM1SW, NF2SW, NM2SW
#total number of individuals that survived grew and matured in each sea age and sex categories
should be multiplied by the additional survival, differently for 1SW and 2SW

```

```

for (t in 1:nyear)
{
# 1SW F and M (maturing individuals * survival s1 between sum1 and return)
NF1SW[t] <- Nmat_sum1F_tot[t] * s1[t]
NM1SW[t] <- Nmat_sum1M_tot[t] * s1[t]

# 2SW F and M (non maturing individuals * survival s2 between sum1 and return)
NF2SW[t] <- Nnonmat_sum1F_tot[t] * s2[t]
NM2SW[t] <- Nnonmat_sum1M_tot[t] * s2[t]

# Total numbers of 1SW and 2SW
# Will be updated by the observation equation on numbers
N1SW[t] <- NF1SW[t] + NM1SW[t]
N2SW[t] <- NF2SW[t] + NM2SW[t]

# Sex-ratio from total individuals numbers
PF_1SW[t] <- NF1SW[t]/N1SW[t]
PF_2SW[t] <- NF2SW[t]/N2SW[t]

### Calculation of return rates per sex and per sea-age x sex

#Females
RR_F[t] <- (NF1SW[t] + NF2SW[t])/NFsmolt[t]
RR1SW_F[t] <- NF1SW[t]/NFsmolt[t]
RR2SW_F[t] <- NF2SW[t]/NFsmolt[t]

#Males
RR_M[t] <- (NM1SW[t] + NM2SW[t])/NMsmolt[t]
RR1SW_M[t] <- NM1SW[t]/NMsmolt[t]
RR2SW_M[t] <- NM2SW[t]/NMsmolt[t]

#Common
RR[t] <- (N1SW[t] + N2SW[t])/Nsmolt[t]
RR1SW[t] <- N1SW[t]/Nsmolt[t]
RR2SW[t] <- N2SW[t]/Nsmolt[t]

### Calculation of proportion of 1SW per sex
P1SW[t] <- N1SW[t]/(N1SW[t]+N2SW[t])
P1SWF[t] <- NF1SW[t]/(NF1SW[t]+NF2SW[t])
P1SWM[t] <- NM1SW[t]/(NM1SW[t]+NM2SW[t])
}

# End of population dynamic process -----
# -----#
# -----#

# end model
})

```

Annexe 5: Elements de construction d'un modèle structuré par classe de tailles

A5.1 Estimation de la survie taille-sélective

Il s'agit ici d'estimer les paramètres de la relation liant la distribution de taille des smolts observée à dévalaison (pré-mortalité sélective) et la distribution de taille des smolt rétro-calculée dans la population adulte (post-mortalité sélective). Pour cela il est proposé de modéliser l'influence de la survie sélective des grandes tailles pour expliquer la différence de structure de taille observée au stade smolt entre la dévalaison (observation) et le retour des adultes (issu du rétro-calcul).

L'information tirée de la comparaison des deux structures de tailles permet d'estimer le différentiel de survie entre deux classes de taille, mais pas la survie absolue. Une modélisation possible consiste à utiliser une relation exponentielle entre la survie et la taille :

$$\text{survie}(L_i) / \text{survie}(L_0) = \exp(\alpha * (L_i - L_0) / L_0)$$

avec L_i taille moyenne de la classe de taille i , L_0 une taille de référence (par exemple la taille moyenne de la première classe de taille)

Il est ensuite possible de modéliser la modification de la distribution pré-mortalité sélective par la survie propre à chaque classe de taille i permettant de retrouver la distribution post-mortalité sélective.

$$P_i' = P_i * \text{survie}(L_i) / \sum_{i=1}^n (P_i * \text{survie}(L_i))$$

avec P_i et P_i' les proportions de poissons appartenant à la classe de taille i pré- et post- mortalité sélective.

A5.2 : Concept et code Nimble des fonctions décrivant les processus de croissance, survie et maturation dépendant de la classe de taille.

a) Growth

[Concept]

The probability of an individual to be between size x_{low} and x_{high} given it had a smolt size of z is

$$P(x_{\text{low}} < x < x_{\text{high}} | z) = \int_{x_{\text{low}}}^{x_{\text{high}}} f(x | \mu_x, \sigma_x^2) dx,$$

where f is the Gaussian probability density function with $\mu_x = z + \Delta x$, where Δx is the growth. σ_x^2 is the diffusion parameter around $z + \Delta x$.

[Code]

```
# function of transition probability for individuals to growth
# to size class (x_low < x < x_high) at stage 2
# given they were in size class (z_low < z < z_high) at stage 1
f_growth <- function(midclass_z, delta_z, sd_delta_z, lower_x, upper_x){
  # delta_z: size gain for individuals in the size class z between stage 1 and stage 2
  # sd_delta_z: diffusion around delta_z
  #probability of an individual to be between size lower_x and upper_x given it had a smolt size of
  midclass_z
  pclassx_for_z <- pnorm(upper_x, mean = midclass_z + delta_z, sd = sd_delta_z)-pnorm(lower_x,
  mean = midclass_z + delta_z, sd = sd_delta_z)
  #return the function of probability of an individual to be between size lower_x and upper_x given it
  was between size lower_z and upper_z
  return(pclassx_for_z)
}
```

b) Survival

[Concept]

Survival over first summer is a size dependent relationship function of smolt size

The probability for individuals to survive given they were in size class z at smolt stage is given by:

$$\text{Logit}(P_{\text{surv}}(z)) = \alpha + \beta_1 * (L(z) - L_0)$$

$L(z)$ is the median size of individuals among size class z (at year t).

L_0 is the median size of the medium size class. Thus, α represent the survival of the medium size class.

[Code]

```
# return the probability of survival of each length class i
f_surv <- nimbleFunction(
  run = function(alpha = double(0), beta = double(0), l = double(1)) {
    declare(logitsurvL, double(1))
    declare(survL, double(1))
```

```

l_medium <- l[round(length(l)/2)]
# for each class i
logitsurvL <- alpha + beta * (l-l_medium)
survL <- 1/(1+exp(-logitsurvL))
returnType(double(1))
return(survL)
}
)

```

c) Maturation

[Concept]

Maturation at the end of the first summer is a size dependent relationship function of size at the end of the first summer. The probability for individuals to mature given they are in sum1 class x is given by:

$$\text{Logit } (P_{\text{mat}}(x)) = \alpha + \beta_1 * (L(x) - L_0)$$

$L(x)$ is the mean size of individuals among size class x (at year t),

L_0 is the median size of the medium size class. Thus, α represent the maturation probability of the medium size class.

[Code]

```

# return the probability of maturing for each class i
f_pmat <- nimbleFunction(
  run = function(alpha = double(0),beta = double(0),l = double(1)) {
    declare(logitpmat,double(1))
    declare(pmat,double(1))
    l_medium <- l[round(length(l)/2)]
    # for each class i
    logitpmat <- alpha + beta * (l-l_medium)
    pmat <- 1/(1+exp(-logitpmat))
    returnType(double(1))
    return(pmat)
  }
)

```


Table des figures

Figure 1 : Anomalies décennales de température relatives à la période 1951-1980. Figure issue de Hansen et al. (2010).	4
Figure 2 : Représentation du cadre conceptuel des mécanismes (plastiques/évolutifs) à l'origine de la diversité des réponses des populations aux pressions extrinsèques (environnement) et intrinsèques (densité dépendance) affectant les taux démographiques et les traits d'histoire de vie.....	16
Figure 3 : Aire de distribution du saumon atlantique (<i>Salmo salar</i>) dans l'océan Nord Atlantique et noms des pays dans lesquels les populations viennent se reproduire en rivière (Aas et al. 2010).....	20
Figure 4 : Cycle de vie du saumon atlantique (<i>Salmo salar</i>). (Mobley et al. 2021).....	21
Figure 5 : Diagramme conceptuel des facteurs responsables du déclin des amphihalins au cours du temps allant de l'altération des habitats par la construction de barrages et l'agriculture au changement climatique (Limburg et Waldman 2009).....	27
Figure 6 : Déclin d'abondance relative au stade PFA (pre-fishery abundance, janvier t+1) exprimée comme l'abondance pour l'année t rapportée à l'abondance de la première année (figure adaptée de Olmos et al. 2019).	27
Figure 7 : Estimation de la proportion de poissons qui murent après un hiver en mer (1HM) pour les stocks européens (nord et sud) et américains de saumon atlantique (figure adaptée de ICES 2019). 28	
Figure 8 : Diminution des captures en mer (indiquées en tonnes) par les pêcheries en mer des quatre régions en Atlantique Nord entre 1960 et 2020 (ICES 2021).....	30
Figure 9 : Représentation schématique des effets « top-down » de la surexploitation par la pêche et « bottom-up » du changement climatique sur le réseau trophique pélagique jusqu'au saumon atlantique.	33
Figure 10 : Influences des différentes pressions agissant sur les populations de saumon atlantique à différentes échelles.	34
Figure 11 : Estimation des nombres de saumons matures et non-matures au stade PFA (Pre-Fisheries Abundance = janvier de la première année en mer ; Panel de gauche), estimations des nombres de	

générateurs 1HM (un-hiver de mer) et PHM (plusieurs-hivers de mer ; Panel de droite), dans les rivières sud-Européennes au cours du temps. Les lignes pointillées représentent les limites de conservation au stade PFA tenant compte de la mortalité avant retour en rivière (SER = Spawner escapement reserve), et pour le nombre de générateurs en rivière (CL). Figure adaptée de (ICES 2021)..... 36

Figure 12 : Représentation schématique du cycle de vie du saumon atlantique se focalisant sur la phase marine et les hypothèses sur les processus écologiques qui s’y déroulent (croissance, mortalité, maturation sexuelle). Les smolts provenant de populations géographiquement distantes répondent à des facteurs locaux en rivière et à des facteurs à la fois communs et locaux lors de l’agrégation des populations en mer. La croissance atteinte à la fin premier été en mer serait à l’origine des décisions de retour après un hiver (1HM) ou deux hivers (2HM) en mer. Les générateurs ayant terminé leur phase croissance retournent dans leurs rivières respectives se reproduire. 38

Figure 13 : Représentation conceptuelle des approches pour analyser les réponses des populations naturelles à l’environnement 44

Figure 14 : Localisation des rivières et principales caractéristiques des 5 populations étudiées. Figure produite dans QGIS version 3.14..... 45

Figure 15 : Localisation des cours d’eaux principaux (Scorff, Sélune et Frome) et des cours d’eaux adjacents partageant le même estuaire (Blavet, Sée, Piddle) dans lesquels sont échantillonnés les saumons et constituant des populations homogènes. Figure produite dans QGIS version 3.14. 46

Figure 16 : Représentation schématique de l’échantillonnage réalisé à la dévalaison des smolts ayant passé un ou deux hivers en rivière (1HR-2HR) et à montaison des adultes ayant passé un ou deux hivers en mer (1HM-2HM). source photo : Piège du Moulin des princes sur le Scorff (<https://www6.inrae.fr/diapfc/Dispositifs/Observatoires-in-natura/Scorff/Stations-de-contrôle-des-migrations-Scorff>)..... 47

Figure 17 : Schéma latéral d’un saumon atlantique et de la zone standard de prélèvement des écailles selon les recommandations internationales du rapport du CIEM (ICES 1984 ; Schéma issu de Gueguen and Prouzet 1995). 48

Figure 18 : Photos d’écailles de saumon atlantique prise chez un smolt, un adulte de retour après un hiver en mer (1HM) et un adulte de deux hivers de mer (2HM). Stereomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et camera optique Infinity 3 (Lumenera). Photos prises par Ludivine Lamireau. * Annulus d’hiver en rivière, * Annulus d’hiver en mer, * Annulus de transition rivière-mer. 50

Figure 19 : Représentation schématique des variables de croissance identifiables au sein d’une période de croissance sur l’écaille. Stereomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et camera optique Infinity 3 (Lumenera). Photo prise par Ludivine Lamireau 52

Figure 20 : Positionnement schématique des périodes de croissance identifiées sur les écailles sur le cycle de vie du saumon : Rivière = Riv ; premier été en mer = Sum1 ; premier hiver en mer =

Win1 ; reprise de croissance pour les 1HM = Plus; deuxième été en mer pour les 2HM = Sum2 ; deuxième hiver en mer pour les 2HM = Win2. 55

Figure 21: Identification du sexe et de la croissance sur une écaille adulte d'un saumon ayant passé deux hiver en mer (2HM): Représentation schématique des incréments saisonniers de croissance (vert = Riv ; jaune = Sum1 ; bleu clair = Win1 ; orange = Sum2 ; bleu foncé = Win2). Stereomicroscope Discovery V8 (Zeiss) et camera optique Infinity 3 (Lumenera). Photo prise par Ludivine Lamireau. ... 56

Figure 22 : Variabilité intra-individuelle (entre les écailles d'un même individu) et inter-individuelle de la taille de l'écaille mesurée pour un échantillon de quatre écailles par individu pour 104 individus de la population du Scorff, France. Les boxplots indiquent la distribution de taille d'écaille pour chaque individu. La variance intra-individuelle est calculée à 0.03 tandis que la variance inter-individuelle est calculée à 0.28. 59

Figure 23 : (a) Distributions et moyenne des tailles d'écailles de 104 individus mesurées directement à partir des écailles (moyenne = 4,31mm), à partir d'impressions (moyenne = 4,34mm) et à partir de ces mêmes écailles qui ont subi une impression sur lame d'acétate (moyenne = 4,32mm). Il n'y a pas de différence significative sur la taille de l'écaille en fonction du type d'échantillon ($F_{2,308} = 0.04$, p-value = 0.96). (b) Boxplots de la distribution de taille d'écaille pour chaque individu mesuré directement sur l'écaille, à partir d'une impression, ou sur l'écaille après utilisation pour impression pour 104 individus de la population du Scorff, France. La variance intra-individuelle est calculée à 0.0005 tandis que la variance inter-individuelle est calculée à 0.33. 60

Figure 24 : Distributions et moyenne des tailles d'écailles des individus échantillonnés au piège (moyenne 1HM = 4,21mm, moyenne 2HM = 4,88mm) et par les pêcheurs en rivière (moyenne 1HM = 3,94mm, moyenne 2HM = 4,62mm) pour la population du Scorff. La différence entre les deux méthodes d'échantillonnage est significative ($F_{2,1836} = 13.61$, p-value <0.001 pour 1HM et 2HM, interaction méthode-âge de retour non significative). 62

Figure 25 : Distributions et moyenne des tailles d'écailles des individus échantillonnés dans le Scorff (moyenne = 4,36mm), le Blavet (moyenne = 4,37), la Sélune (moyenne = 4,31mm) et la Sée (moyenne = 4,37mm). Les différences Scorff-Blavet ($F_{1,641} = 0.04$, p-value: 0.84) et Sélune-Sée ne sont pas significatives ($F_{1,1803} = 2.85$, p-value = 0.09). 62

Figure 26 : Décisions d'histoire de vie liées à la maturation sexuelle chez le saumon atlantique lors de la phase marine du cycle de vie d'après la théorie des mécanismes proximaux développée par (J. E. Thorpe et al. 1998). 1SW représente les saumons revenant après un hiver en mer (1HM) et MSW ceux revenus après plusieurs hivers en mer (PHM). Figure reprise à partir de Mangel and Satterthwaite (2008). 179

Figure 27 : Représentation schématique de la norme de réaction probabiliste de maturation et des réponses des individus (retours en tant que 1HM ou 2HM) dans le cas où les conditions de croissance

sont favorables (situation 1) ou défavorables (situation 2). Les paramètres M1 et M2 sont les paramètres de mortalité additionnelle (post-décision de maturation) expérimentés par les 1HM et les 2HM respectivement (M2>M1).....	180
Figure 28 : Représentation schématique de l'effet de l'environnement sur le compromis évolutif entre les stratégies de reproduction tardive ou précoce et du mécanisme d'évolution de la norme de réaction probabiliste de maturation.	182
Figure 29 : Représentation schématique du conflit sexuel sur la norme de réaction probabiliste de maturation et réponses (retours en tant que 1HM ou 2HM) en fonction du sexe des individus (mâles = bleu, femelles = orange). Les paramètres M1 et M2 sont les paramètres de mortalité additionnelle (post-décision de maturation) expérimentés par les 1HM et les 2HM respectivement (M2>M1). ...	183
Figure 30 : Représentation schématique des réponses spécifiques à chaque population dans la proportion de 1HM dans un environnement marin partagé sous l'action de 1) de variations de croissance au premier été en mer spécifiques aux populations mais synchronisées par un composante commune ; 2) un mécanisme de réponse localement adapté sous la forme de norme de réaction probabiliste de maturation lié à la croissance spécifique à chaque population.....	185
Figure 31 : Représentation simplifiée des routes de migrations et zones de grossissement des populations de saumon en fonction de leur origine (Figure reprise d'après thèse Maxime Olmos 2019 basé sur le modèle de Dadswell et al., 2010).....	188
Figure 32 : Représentation schématique des effets des facteurs (encadrés rouges) sexe ($\sigma \neq \text{♀}$), taille de smolts à la migration et croissance au 1 ^{er} été sur les taux de survie post-smolt et de maturation (boîtes oranges) au cours de la phase marine et conséquences populationnelles (boîtes vertes) sur le retour des géniteurs en rivière. Les paramètres s1, s2 (survie additionnelle expérimentée par les 1HM et les 2HM) sont des taux fixes et le taux de maturation en 2 ^e année est fixé à 100%. La contribution des taux de transition aux taux de retour et au potentiel reproducteur sont représentés par l'épaisseur des flèches. Les smolts et les géniteurs sont des stades observables (encadrés noirs), 1HM et 2HM sont des stades non observables (encadrés noirs pointillés).....	194
Figure 33 : Représentation schématique des liens entre gestion et réponses des populations de saumon à l'environnement au niveau individuel sur les traits de vie et au niveau populationnel sur le taux de retour, la composition et le potentiel reproducteur des géniteurs de retour en rivière.....	196
Figure 34 : Corrélations de Pearson entre les cinq populations pour les variations temporelles de croissance au premier été. (D'après le stage de Master 2 de V. Santanbien, 2020).	203
Figure 35 : Distance moyenne entre chaque paire de circuli (mm) sur les écailles des cinq populations en fonction de leur âge de retour (1HM/2HM) pour l'année de dévalaison de la cohorte de smolt 2014.	203

- Figure 36** : Photos de deux écailles prélevées sur un même saumon atlantique (marquage individuel) au stade smolt (a) et recapturé 737 jours plus tard en tant qu'adulte (b). (D'après le stage de Master 1 de V. Silve, 2019). 205
- Figure 37** : Distributions de tailles de smolts observées (lignes épaisses) et estimées par rétro calcul à partir des écailles adultes (distribution grisée) pour les smolts d'âge 1 (Nobservé = 441, Nestimé = 778) et les smolts d'âge 2 (Nobservé = 214, Nestimé = 292). (D'après le stage de Master 1 de V. Silve, 2019). 206
- Figure 38** : Représentation schématique du modèle structuré par classes de tailles (1 :petite ; 2 :moyenne ; 3 :grande) au stade smolt (S_i), à la fin du premier été (E_i), et au retour des 1HM (R_{1i}) et des 2HM (R_{2i}). $Psurv[S_i]$ est la survie sélective des post-smolts, $Pmat[E_i]$ est la probabilité de maturation après un hiver en mer propre à chaque classe de taille, s_1 et s_2 sont les taux de survie additionnels expérimentés par les 1HM et les 2HM après la décision de maturation et sont fixes pour chaque classe de taille. Pour les distributions grises nous disposons de données de tailles observées (Smolts, 1HM, 2HM) ou rétrocalculées (Fin 1^{er} été). Les distributions bleues sont des stades latents non observables, estimés par le modèle. 208
- Figure 39** : Changements dans les proportions d'individus appartenant aux classes de tailles petites, moyennes, grandes entre 1996 et 2016 dans les retours des 1HM (1SW) et 2HM (2SW), mâles (M) et femelles (F). D'après un projet de modélisation mené avec des étudiants de M2 encadré en 2021. 208
- Figure 40** : Représentation schématique de la probabilité de maturation après un hiver en mer (1HM) en fonction des trois génotypes sur le gène *vgl3* et différence d'architecture génétique pour les femelles (rouge) et les mâles (bleu). Figure inspirée de Barson et al. (2015b)..... 211
- Figure 41** : Effets directs (flèches noires) et indirects (flèches grises) des changements de l'environnement marins sur les traits d'histoire de vie et les processus populationnels sur deux générations. Figure inspirée de Chaparro-Pedraza and Roos (2019)..... 213

Table des annexes

Annexe 1 : Distribution des mesures des incréments de croissance, des espacements intercirculi moyens et des nombres de circuli moyens pour les périodes de croissance saisonnières marines identifiées sur les écailles adultes : premier été (Sum1), premier hiver (Win1), reprise de croissance (Plus), deuxième été (Sum2), deuxième été (Win2).	247
Annexe 2 : Tables et figures supplémentaires de l'Article 2 (Chapitre 1.II).....	248
Annexe 3 : Tables et figures supplémentaires de l'Article 3 (Chapitre 2).....	261
Annexe 4 : Code Nimble du modèle de population structuré par âge et par sexe centré sur la phase marine de la population de saumons du Scorff (Chapitre 2)	266
Annexe 5 : Elements de construction d'un modèle structuré par classe de tailles.....	277

Activités scientifiques

Publications scientifiques

Parues:

Tréhin, C., Rivot, E., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A. L., Gregory, S. D., & Nevoux, M. (2021). Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 78(6), 659-669.

À venir:

Tréhin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Beaumont W., Besnard A. L., Boisson P. Y., Gregory S., Hillman R., King A., Lamireau L., Marchand F., Meslier L., Patin R., Scott L., Stevens J., Nevoux M. (Soumise à *Marine Ecology Progress Series*). A multi-population approach supports common patterns in marine growth and maturation decision in Atlantic salmon.

Trehin, C., Nevoux, M., Bolstad, G., Czorlich, Y., Patin, R., Day, L., Silve, V., Buoro, M., Prevost, E., Gregory S. D., Rivot, E. Beyond return rates: assessing the contribution of survival, maturation schedule, sex and growth to Atlantic salmon return dynamics.

Communications

Communications scientifiques dans des conférences et rencontres internationales:

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2019. Long-term changes in marine growth and relationships with life history strategies of Atlantic salmon *Salmo salar*. NoWPaS, 4-9 March 2019, Rowardennan, Scotland. [Oral presentation.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Roussel, J.-M., Silve, V., Nevoux, M. 2019. Long-term changes in salmon life history traits related to changes in marine growth. SAMARCH 4th technical meeting, Southampton, England. [Oral presentation.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2020. Archived scales of Atlantic salmon reveal a sex specific maturation reaction norm related to growth at sea, SAMARCH 5th technical meeting, 11 February 2020, Paris, France. [Oral presentation.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2020. Archived scales of Atlantic salmon reveal a sex specific maturation reaction norm related to growth at sea. NoWPaS, 2-7 March 2020, Laugarvatn, Iceland. [Oral presentation.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., Nevoux, M. 2020. Changes in marine growth in French and UK rivers modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon. SAMARCH 6th technical meeting, 23th-24th June 2020. Online meeting. [Oral presentation.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., Nevoux, M. 2020. Long term changes in marine growth modulates maturation schedule in Atlantic salmon. 7th EvoDemoSoc Annual Meeting, 6th- 11th October, 2020 Røros, Norway. [Poster and short talk.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., Nevoux, M. 2020. Long term changes in marine growth modulates maturation schedule in Atlantic salmon. BES Annual Meeting 2020: Festival of Ecology, 14th - 18th December 2020 - Online conference. [Poster and short talk.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., Bolstad, G., Czorlich, Y., Nevoux, M. 2021. Long-term changes in marine growth modulates maturation schedule in Atlantic salmon in French & UK rivers. SAMARCH 7th technical meeting, 18th-19th March 2021. Online meeting. [Oral presentation.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., Bolstad, G., Czorlich, Y., Nevoux, M. 2021. Long-term changes in marine growth modulates maturation schedule in Atlantic salmon. NoWPaS Meeting 2021, 3rd- 5th March 2021- Online conference. [Oral presentation.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Bolstad, G., Czorlich, Y., Day, L., Patin, Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., R. Gregory, S.D., Y., Nevoux, M. 2021. Challenges in separating out survival and maturation schedule - the influence of growth and sexes. SAMARCH 8th technical meeting, 14th- 15th June 2021- Online meeting. [Oral presentation.](#)

Communications scientifiques dans des rencontres nationales:

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2019. Réponse des populations de salmonidés migrateurs aux changements globaux. Présentation des doctorants 2018-2019 en 150 secondes, 8e Séminaire EIR-A, 1-5 avril 2019, Dijon, France. [Présentation orale courte.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2019. Retracer les variations spatio-temporelles de la croissance en mer des salmonidés à l'aide des collections historiques d'écailles. ESEminaire, 23 avril 2019, Rennes, France. [Présentation orale.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2019. Retracer les variations spatio-temporelles de la croissance en mer des salmonidés à l'aide des collections historiques d'écailles. Séminaire AMEDEF, 21 octobre 2019, Nantes, France. [Présentation orale.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2019. Mécanismes sexe-spécifiques de maturation liés à la croissance en mer et changements à long terme dans l'âge à maturité chez le saumon. Journées scientifiques et techniques de l'ORE DiaPFC, 5 novembre 2019, Saint-Pée-sur-Nivelle, France. [Présentation orale.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Evanno, G., Lamireau, L., Nevoux, M. 2019. Mécanismes sexe-spécifiques de maturation liés à la croissance en mer et changements à long terme dans l'âge à maturité chez le saumon. Réunion Technique « saumon et truite de mer », Bretagne Grands Migrateurs, 10 décembre 2019, Ploufragan, France. [Présentation orale.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Santanbien, V., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Gregory, S.D., Bolstad, G., Czorlich, Y., Nevoux, M. 2021. Long-term changes in marine growth modulates maturation schedule in Atlantic salmon. Poster and short talk. Scientific Meeting of EGAAL Doctoral School: 2021 Edition – Science come home, 30th June – 1st July- Online conference. [Poster et présentation orale courte, Marie Kondo prize laureate.](#)

Trehin, C., Rivot, E., Bolstad, G., Czorlich, Y., Patin, R., Day, L., Lamireau, L., Meslier, L., Besnard, A.-L., Boisson P. Y., Gregory S. D., Nevoux, M. Rôle de la croissance dans les stratégies de maturation et la dynamique du taux de retour chez le Saumon. Journées scientifiques et techniques de l'IR LIFE, 15-17 novembre 2021, Bordeaux, France. [Présentation orale.](#)

Mobilité internationale

Une mobilité de 3 mois a été réalisée du 01/09/2020 au 30/11/2020 au Norwegian Institute for Nature Research (NINA) à Trondheim (Norvège). Supervision: Geir Bolstad.

Le séjour s'est inscrit dans le cadre du parcours doctoral de l'École internationale de recherche d'Agreenium (EIR-A) délivrant un label d'excellence aux doctorants.

Autres activités

Co-encadrement des stages de Violette Silve (M1, 2019) et de Valentin Santanbien (M2, 2020) :

Silve, V. 2019. Modélisation de la croissance du saumon en milieu marin à partir d'analyses d'écailles (mémoire de Master 1, non publié). 22p. Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement, INRAE, Rennes, France.

Santanbien, V. 2020. Les variations de croissance marine influencent-elles les stratégies d'histoire de vie du saumon atlantique ? Une analyse comparative à l'échelle de plusieurs rivières (mémoire de Master 2, non publié). 41p. Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement, INRAE, Rennes, France.

Encadrement d'étudiants en M2 lors d'une unité d'enseignement (UE Modélisation Halieutique MODH Janvier 2020 & Janvier 2021, 20h eq TD).

Membre comité d'organisation du Workshop NoWPaS 2020 (Islande) et 2021 (En ligne).

Représentante des doctorants au conseil de service de l'UMR ESE (2019-2020).

Titre : Réponse des populations de salmonidés migrateurs aux changements globaux.

Mots clés : Poissons migrateurs, stratégie d'histoire de vie, croissance en mer, dynamique des populations

Résumé : L'objectif de cette thèse a été d'acquiescer une meilleure compréhension des mécanismes écologiques et démographiques qui déterminent les traits d'histoire de vie et la structure des populations de saumon atlantique *Salmo salar*. Je teste l'hypothèse que la croissance occupe une place centrale dans les variations des retours des adultes en rivière, avec des réponses différentes chez les mâles et les femelles. Le projet s'appuie sur l'analyse de 21 à 47 années de données empiriques provenant du suivi de cinq populations sauvages sud-européennes, et sur la construction d'un modèle de population centré sur la phase marine du cycle de vie. Je démontre qu'une meilleure croissance en mer pendant le premier été favorise une maturation sexuelle précoce (donc un retour en rivière pour la reproduction). Les femelles doivent atteindre une taille plus importante pour déclencher la maturation. La croissance pendant les premiers mois de la migration marine a diminué au cours du temps. Ce signal temporel dans la croissance au premier été en mer est commun à plusieurs populations, soulignant l'effet de pressions environnementales communes. Cette réponse s'accompagne de différences entre populations: la variabilité de l'âge moyen à maturation est en partie due à des facteurs spécifiques à chaque population. Enfin, nous mettons en évidence que la survie des post-smolts, dépendant de la taille des smolts, et le taux de maturation, dépendant du sexe et de la croissance en mer, conditionnent la structure d'âge et de sexe des retours. Cependant la variabilité temporelle du taux de retour et du potentiel reproducteur dépend essentiellement de la variabilité du taux de survie des post-smolts.

Title: Response of migratory salmonid populations to global changes.

Keywords: Migratory fish, life history strategy, marine growth, population dynamics.

Abstract: This thesis aims to better understand the ecological and demographic processes determining life history traits and population structure in Atlantic salmon *Salmo salar* populations. I test the hypothesis that growth is key to explain variations in adults returning to rivers to reproduce, with differential responses between males and females. The project relies on the analysis of 21 to 47 years of empirical data from five monitored wild populations, and on the development of a population model with a focus on the marine phase of the life cycle. I show that high growth over first summer at sea favours early sexual maturation (thus a return to freshwater to reproduce). Females need to reach higher body size in order to mature. Individual growth over the first months of the marine migration declined over time. This temporal signal in growth over first summer at sea is common to several populations, underlying the effect of common environmental stressors. This response is combined with differences between populations, underlying that variability in age at return is partly due to factors specific to each population. Finally we show that post-smolt survival, depending on smolt size, and maturation rate, depending on sex and marine growth, ultimately condition age and sex structure in returns. However temporal variability of return rate and reproductive potential essentially relies on the survival rate of post-smolts.