



HAL
open science

Les poissons amphihalins de France face au changement climatique : évolution des effectifs et modification de la phénologie migratoire

Marion Hoffmann Legrand

► **To cite this version:**

Marion Hoffmann Legrand. Les poissons amphihalins de France face au changement climatique : évolution des effectifs et modification de la phénologie migratoire. Sciences agricoles. Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, 2021. Français. NNT : 2021INPT0039 . tel-04170626

HAL Id: tel-04170626

<https://theses.hal.science/tel-04170626>

Submitted on 25 Jul 2023

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.



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Ecologie Fonctionnelle

Présentée et soutenue par :

Mme MARION HOFFMANN LEGRAND

le jeudi 8 avril 2021

Titre :

Les poissons amphihalins de France face au changement climatique :
évolution des effectifs et modification de la phénologie migratoire

Ecole doctorale :

Sciences de l'Univers de l'Environnement et de l'Espace (SDU2E)

Unité de recherche :

Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (ECOLAB)

Directeur(s) de Thèse :

M. PASCAL LAFFAILLE

Rapporteurs :

MME AGNES BARDONNET, INRA SAINT PEE / NIVELLE

M. MICKAEL OVIDIO, UNIVERSITE DE LIEGE

Membre(s) du jury :

M. PHILIPPE KEITH, MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE, Président

M. CÉDRIC BRIAND, EPTB VILAINE, Membre

M. LAURENT BEAULATON, OFFICE FRANCAIS DE LA BIODIVERSITE, Membre

MME GÉRALDINE LASSALLE, INRA VILLENAVE D'ORNON, Membre

MME LAËTITIA BUISSON, UNIVERSITE TOULOUSE 3, Membre

M. PASCAL LAFFAILLE, TOULOUSE INP, Membre

*À Valentin et Océane.
Que votre vie soit remplie de petits et grands projets...*

« Quand le vent du changement se lève les uns construisent des murs, les autres des moulins à vent. »

Proverbe chinois

« Il y a assez de tout dans le monde pour satisfaire aux besoins de l'homme, mais pas assez pour assouvir son avidité. »

Gandhi

Résumé

Les poissons amphihalins sont en déclin en France et plus largement dans le monde. Ces espèces, vivant alternativement en eau douce et en eau salée, sont confrontées à de nombreuses pressions (*c.-à-d.* fragmentation des habitats due à la présence de seuils et de barrages, pollution, pêche, prédation) auxquelles s'ajoute celle du changement climatique. L'empreinte du changement climatique sur la biodiversité entraîne principalement trois grandes modifications : (i) changement de l'aire de distribution des espèces, (ii) modification du calendrier des moments clé des cycles de vie (*par ex.* migration, reproduction), et (iii) modification du synchronisme spatial des populations.

Espèces souvent emblématiques de nos cours d'eau et à forte valeur économique, les poissons amphihalins font l'objet de plan de gestion partout en France. Excepté pour l'esturgeon européen et l'anguille européenne qui bénéficient d'un plan de gestion national, la gestion des poissons amphihalins en France est réalisée à l'échelle des bassins-versants, avec peu de mise en perspective sur l'état de ces populations à l'échelle française. L'objectif de ce travail est de contribuer à combler ce manque en analysant des données collectées dans tous les bassins-versants français mais jamais mis en commun à ce jour, ni valorisées à cette échelle spatiale.

Les poissons amphihalins sont communément suivis en France à l'aide de stations de comptage, qu'il s'agisse de stations de piégeage ou de vidéo-comptage. L'objectif de ces stations, dont les premières ont été mises en place au début des années 1980, est le suivi au long cours et sur l'ensemble de la période de migration des populations de poissons amphihalins colonisant un cours d'eau. Dans le cadre de ce travail, nous avons bancarisé les données de 46 stations de comptage ayant un historique d'au moins 10 années et avons conservé les données sur 5 taxons amphihalins : *Alosa spp.* (ces suivis ne permettent pas de faire la distinction entre *Alosa fallax* et *Alosa alosa*), *Anguilla anguilla*, *Petromyzon marinus*, *Salmo salar* et *Salmo trutta*. Basées sur ce jeu de données, nous avons posé 3 questions : (i) comment les comptages des poissons amphihalins ont-ils évolué en France ces 30 dernières années, (ii) ces taxons ont-ils modifié leur calendrier de migration anadrome au cours de cette période d'étude, et quels en sont les paramètres explicatifs, et enfin (iii) observe-t-on un synchronisme spatial dans les dynamiques et dans les calendriers de migration de ces populations, et quels en sont les paramètres explicatifs.

Dans cette thèse, nous montrons que l'évolution des comptages est contrastée entre les taxons et les bassins-versants, avec des taxons en diminution à l'échelle française (*Alosa spp.* et *Petromyzon marinus*) tandis que d'autres sont en augmentation légère sur la période d'étude (*Anguilla anguilla* sur le stade anguille jaune >150mm, *Salmo trutta*) ou en stagnation (*Salmo salar*). *Alosa spp.* est à la fois le taxon montrant la plus forte diminution de ses comptages à l'échelle française et la plus grande homogénéité entre les stations, attestant d'un déclin assez généralisé en France.

L'analyse des calendriers de migration a permis de mettre en évidence une avancée globale des dates médianes de migration de l'ensemble des taxons, excepté les civelles, d'en moyenne -2,3 jours par décennie (min = -0,2; max = -3,7). *Alosa spp.* est

le taxon montrant l'avancée la plus importante, avec la date de début de migration avançant plus que la date de fin, induisant un allongement de la période de migration anadrome. L'analyse de la température de l'air (comme proxy de la température de l'eau), du débit, de la température de surface en mer et de l'indice d'oscillation nord Atlantique a montré une influence de l'ensemble de ces paramètres sur les dates de migration des espèces amphihalines, attestant de l'importance de considérer les facteurs environnementaux à différentes échelles.

Enfin, nous montrons que les poissons amphihalins sont plus fortement synchronisés à l'échelle des bassins-versants français qu'au niveau national, que ce soit en termes de dynamique des populations ou de calendriers de migration. Le synchronisme à l'échelle nationale reste modéré (en moyenne 0,14; min=0,11 - max=0,24). En cohérence avec les analyses sur l'évolution des comptages, nous montrons qu'*Alosa spp.* est le taxon ayant le plus fort synchronisme au niveau de ces effectifs, et ce quelle que soit l'échelle spatiale considérée.

Les résultats mis en avant dans cette thèse contribuent à l'apport de connaissances nécessaires à la prise de décisions pour gérer le plus efficacement possible ces populations. En particulier, j'ai pu mettre en évidence que :

- L'état des populations amphihalines doit être analysé, dans la mesure du possible, en prenant en compte des sources de données différentes. En effet, l'analyse des effectifs aux stations de comptage de France ont mis en évidence un déclin de certains taxons plusieurs années avant que ces tendances ne soient identifiées dans les jeux de données provenant des suivis des captures des pêcheries commerciales. Ces jeux de données semblent donc complémentaires pour dresser un bilan de l'état des populations.
- La définition de l'état des populations à l'échelle nationale et la comparaison avec l'état observé à l'échelle des stations et/ou des bassins-versants, permet d'identifier en France les populations qui sont le plus en déclin et qui nécessiteraient la mise en place rapide de mesures de gestion. Ainsi, ce travail à différentes échelles permet de mieux prioriser les populations qui nécessitent des actions de gestion.
- Le contexte actuel de changement climatique nécessite de limiter au maximum les sélections anthropiques afin de favoriser l'adaptation et la résilience des populations. De ce point de vue, une attention particulière doit être portée afin de limiter au maximum les sélections non-intentionnelles :
 - lors de la migration lorsque des ouvrages sont présents. Cela nécessite, lorsque les ouvrages ne peuvent être enlevés, de veiller au bon franchissement des obstacles durant toute la période de migration que ce soit via des passes à poissons ou via des manœuvres d'ouvrage.
 - Par les pêcheries, y compris quand elles font l'objet de mesures de limitation de la pêche, car ces mesures peuvent être source de sélection non-intentionnelle. Ainsi, répartir la limitation de pêche sur l'ensemble de la période de migration permet de limiter les sélections non-intentionnelles (*par ex.* moratoire, quota journalier).
 - Par les programmes de soutien en effectifs lorsque ceux-ci sont mis en place, et ce sur l'ensemble de la filière allant de la capture des adultes au déversement des juvéniles.

Suite aux résultats présentés dans cette thèse, plusieurs perspectives émergent. Tout d'abord, un travail sur la définition plus précise des paramètres de gestion à

l'intérieur des bassins-versants semble intéressant afin de mieux comprendre l'influence de ces paramètres par rapport à l'influence des modifications du climat. De plus, bien que l'échelle nationale ait été une échelle importante à considérer, il semble que ce travail pourrait être complété par des analyses à l'échelle de l'aire de répartition de ces espèces. Cela permettrait, par exemple, de développer des indicateurs sur le nombre de populations en augmentation ou en déclin ce qui laisserait la possibilité de mieux caractériser le risque d'extinction de ces espèces. Enfin, le changement climatique étant, au moins en parti, responsable des modifications observées (*par ex.* sur le décalage dans les dates de migration des espèces), il pourrait également être intéressant de réaliser des projections en utilisant les scénarii du GIEC sur l'évolution des températures afin d'estimer la gamme de changement possible pour ces espèces.

Abstract

Diadromous fish are in decline in France and more widely in the world. These species, living alternately in fresh and saltwater, are faced with many pressures (*i.e.* habitat fragmentation due to the presence of weirs and dams, pollution, fishing, predation) to which is added the ongoing climate change. The impact of climate change on biodiversity has been observed to lead mainly to three major modifications : (i) change in the area of distribution of species, (ii) modification of the timing of key moments in life cycles (*e.g.* migration, reproduction), and (iii) modification of the spatial synchrony of populations.

Diadromous fish are emblematic species of our rivers with high economic value and are the object of management plans throughout France. With the exception of the European sturgeon and the European eel, which benefit from a national management plan, the management of diadromous fish in France is carried out at the scale of hydrographic basins, with few perspectives on the state of these populations at the national scale. The objective of this work is to help to fill this gap by analysing data in all French river basins. These data were never pooled to date, nor valued at this spatial scale.

Diadromous fish are commonly monitored in France using counting stations, whether trapping or video-counting stations. The objective of these stations, the first of which were set up in the early 1980s, is the long-term monitoring and over the entire period of migration of populations of diadromous fish colonizing a watercourse. As part of this work, we collected the data of 46 counting stations with a history of at least 10 years and kept the data on 5 diadromous taxa : *Alosa spp.* (these monitoring do not make it possible to distinguish between *Alosa fallax* and *Alosa alosa*), *Anguilla anguilla*, *Petromyzon marinus*, *Salmo salar* and *Salmo trutta*. Based on this dataset, we asked 3 questions : (i) how the counts of diadromous fish have evolved in France over the last 30 years, (ii) have these taxa modified their timing of anadromous migration during this period of study, and what are the explanatory parameters, and finally (iii) is there a spatial synchrony in the dynamics and timing of migration of these populations, and what are the explanatory parameters.

In this thesis, we show that the evolution of counts is contrasted between species and basins, with taxa decreasing at the French scale (*Alosa spp.* and *Petromyzon marinus*) while others are increasing slightly on the study period (*Anguilla anguilla* on the yellow eel stage > 150mm, *Salmo trutta*) or in stagnation (*Salmo salar*). *Alosa spp.* is both the taxon showing the greatest decrease in its counts at the French scale and the least contrast between the basins, attesting to a fairly general decline in France.

Analysis of the timing of migration has shown an overall advance in median migration dates for all taxa (except for glass eels), on average -2.3 days per decade (min = -0.2 - max = -3.7). *Alosa spp.* is the taxon showing the most important advance in its migration dates. Analysis of air temperature (as a proxy for water temperature), river discharge, sea surface temperature and the North Atlantic oscillation index showed an overall influence of these parameters on the migration dates of diadromous species, attesting the importance of considering environmental factors at different

scales.

Finally, we show that diadromous fish are more strongly synchronized at the scale of basins than at the national level, whether in terms of population dynamics or timing of migration. The synchrony at the national level remains moderate (on average 0.14; min = 0.11 - max = 0.24). Consistent with the analyses on the evolution of counts, we show that *Alosa spp.* is the taxon with the strongest synchrony at the national scale.

The results highlighted in this thesis contribute to providing the knowledge necessary for decision-making to manage these populations as effectively as possible. In particular, I highlighted that :

- the state of diadromous populations should be analysed, as far as possible, taking into account different data sources. Indeed, the analysis of the data at the counting stations in France revealed a decline in some taxa several years before these trends were identified in the datasets from the monitoring of commercial fisheries catches. These data sets, therefore, appear to be complementary in drawing up an assessment of the state of the populations.
- The definition of the state of populations at the national level and the comparison with the state observed at the scale of stations and /or basins, makes it possible to identify in France the populations which are most in decline and which would require the rapid implementation of management measures. Thus, this work at different scales makes it possible to better prioritize the populations that require management actions.
- The current context of climate change requires limiting anthropogenic selections as much as possible in order to promote adaptation and the resilience of populations. From this point of view, special attention must be paid to limit unintentional selections as much as possible :
 - during migration when dams are present. This requires, when they can not be removed, to ensure the correct crossing of obstacles during the entire migration period, whether by fish passes or by adaptive water management and gate operations.
 - By fisheries, including when they are the subject of fishing restriction measures, as these measures can be a source of unintentional selection. Thus, distributing the fishing limitation over the entire migration period makes it possible to limit unintentional selections (*e.g.* moratorium, daily quota).
 - Through hatchery programs when they are implemented, during the entire process, from the capture of adults to the stocking of juveniles.

Following the results obtained in this thesis, several perspectives arise. First, clarifying the management parameters within basins seems interesting to better understand the influence of these parameters compared to the influence of climate change. Additionally, although the national scale was a critical scale to consider, it appears that this work could be complemented by analyzes at the range-wide scale of these species. This should allow, for example, the development of indicators on the number of populations increasing or declining, which would give a better opportunity to characterise the risk of extinction of these species. Finally, as climate change is, at least in part, responsible for the observed modifications (*e.g.* for the shift in the dates of species migration), it could also be interesting to make projections using the

IPCC scenarios on the evolution of temperatures to estimate the range of possible change for these species.

Remerciements

Je tiens, en premier lieu, à remercier mon directeur de thèse, Pascal Laffaille, pour m'avoir offert la chance de me lancer dans cette grande aventure qu'est la thèse, et pour la confiance et le soutien que tu m'as témoigné durant toutes ces années. Le format de cette thèse réalisée à mi-temps était pour moi la seule possibilité de me lancer dans ce projet et je te remercie de l'avoir accepté et compris.

Merci à Laëtitia Buisson et à Cédric Briand pour votre investissement durant tout le projet, pour le temps que vous m'avez accordé si souvent et vos nombreux conseils, avis et remises en perspective qui m'ont beaucoup fait avancer. Voilà déjà 12 ans Cédric que j'ai la chance de travailler avec toi sur des projets divers et variés, et à chaque fois c'est un réel plaisir. Je suis admirative de ta patience, de ton envie de transmettre ce que tu sais, de ta bienveillance en toute occasion et de ton incroyable capacité de travail. Tu as toujours répondu présent lorsque j'avais besoin d'un conseil, d'un peu d'aide ou quand j'étais complètement perdue, et pour tout ça je voulais vraiment te remercier. J'espère qu'on aura encore beaucoup d'autres occasions de travailler ensemble mais je ne m'en fais pas trop, j'ai l'impression que tu as déjà plein de nouvelles idées!

Je souhaitais adresser également un immense merci à l'ensemble de l'équipe LOGRAMI. Bien que dispatché un peu partout dans le bassin Loire (voire même en-dehors!), je crois qu'on a su créer une belle ambiance d'équipe avec de l'amitié, de la confiance et du respect. Merci à vous de m'avoir soutenu pendant toutes ces années de thèse, même si c'était pas toujours facile et même si parfois je vous ai semblé un peu éloignée de vos problématiques du moment ou moins disponible pour qu'on travaille ensemble. Je voulais vous dire que c'est grâce à vous si j'ai mis un point final à cette thèse. Maintenant, on va vraiment avoir toutes les années à venir pour travailler ensemble!

Je voudrai, Aurore, t'adresser un remerciement tout particulier pour la grande confiance que tu me témoignes depuis des années et pour avoir toujours pensé que je réussirai cette thèse. On a une chance incroyable de t'avoir à la direction de LOGRAMI.

Je me tourne également vers toi Timothée pour te remercier pour tout le travail qu'on a réalisé ensemble et pour toute la charge supplémentaire de travail que tu as assumé pendant que j'étais en thèse. J'aurai vraiment aimé qu'on puisse continuer à travailler encore de longues années ensemble mais je te souhaite évidemment le meilleur pour la suite. Au delà du super collègue que tu as été, tu es devenu tout au long de ces années un véritable ami, alors je sais que je ne perds qu'un collègue.

Enfin, Jean-Mi, je pense à toi en écrivant ces lignes. Je voulais te remercier pour toutes les connaissances que tu m'as transmises avec passion sur les poissons, et pour toutes tes qualités humaines. Avec ton grand cœur tu as largement contribué à créer le bel esprit d'équipe qu'on connaît à LOGRAMI. Pour moi, tu es sans conteste l'âme de cette association.

Merci également à tous les collègues des associations migrateurs de France ou des partenaires en charge des comptages des poissons un peu partout dans le pays. Merci d'avoir eu envie de vous lancer à mes côtés dans cette aventure, et d'avoir toujours tout fait pour mettre à disposition vos données et pour répondre à mes questions. J'espère qu'on poursuivra ensemble dans les années à venir la confrontation de nos résultats de comptage afin de conserver une vision nationale de l'état

des populations que nous suivons.

Merci à la direction régionale de l'environnement, de l'aménagement et du logement de la région Centre-Val de Loire et plus spécifiquement à la délégation de bassin, pour l'accueil chaleureux dans vos locaux. C'est un vrai plaisir de « gagner » des collègues, qui deviennent parfois des ami(e)s, et de partager quelques moments de convivialité même si au moment où j'écris ces lignes, ces moments ne sont plus trop d'actualité à cause de la crise sanitaire.

Merci à l'ensemble des financeurs qui se tiennent depuis de nombreuses années aux côtés de LOGRAMI et qui ont contribué à rendre possible la réalisation de ce projet. Je pense en particulier aux fonds européens FEDER, à l'Agence de l'eau Loire-Bretagne, à la Fédération Nationale de la Pêche en France, et aux régions Centre-Val de Loire et Pays de la Loire.

Enfin, mon regard se tourne vers ma famille et vers mes trois courageux relecteurs. Merci à ma maman et à Bernard pour votre soutien et votre relecture minutieuse et documentée. Je n'oublierai pas Bernard, mon cours accéléré de lecture du vieux français pour déchiffrer le dictionnaire des pêches de Baudrillart. Merci ma petite Pascale pour ta correction rigoureuse de l'orthographe et plus généralement pour toutes les années d'amitiés sincères partagées (même s'il paraît que ce n'est pas possible de bien s'entendre avec sa belle-mère). Enfin, merci à toi Jérémie et à toi mon Valentin et mon Océane tout simplement d'exister. Sans vous, je ne serai pas celle que je suis aujourd'hui. Vous êtes mes rayons de soleil et ma raison de me battre et d'avancer dans ma vie.

Sommaire

Résumé	v
Abstract	ix
Remerciements	xiii
1 Introduction générale	1
1.1 Contexte général : l'érosion de la biodiversité	3
1.2 Les poissons amphihalins : des espèces à fort enjeu patrimonial, écologique et économique	10
1.2.1 Enjeu patrimonial et écologique	10
1.2.2 Enjeu économique	14
1.2.3 Statuts de conservation	16
1.3 Dynamique de populations des poissons amphihalins	18
1.3.1 Les cycles de vie des espèces	18
1.3.2 Évolution des abondances	20
1.3.3 Facteurs impactant les dynamiques de population des poissons amphihalins	20
1.3.4 Structuration des populations : le concept de « métapopulation »	21
1.4 Les migrations : un moment clé dans le cycle de vie des poissons amphihalins	22
1.4.1 Pourquoi migrer ?	22
1.4.2 Quand migrer ?	25
1.4.3 Les facteurs influençant les migrations	25
1.5 L'empreinte du changement climatique sur les poissons amphihalins .	31
1.5.1 Modification de l'environnement	31
1.5.2 Les réponses des poissons amphihalins face au changement climatique	34
1.6 Objectifs de la thèse	37
1.7 Bibliographie	38
2 Jeux de données et bancarisation des séries chronologiques	57
2.1 Les données de comptage des poissons	59
2.1.1 Les systèmes de comptage des poissons	59
2.1.2 Sélection des données	69
2.2 Les données environnementales	75
2.2.1 L'indice d'oscillation Nord-Atlantique (NAOI)	75
2.2.2 La température de surface de la mer (SST)	76
2.2.3 La température de l'air	77
2.2.4 Le débit	78
2.3 Les autres variables explicatives utilisées	78
2.4 Les méthodes d'analyses utilisées	81
2.4.1 Chapitre 3 - Analyses de l'évolution des effectifs des espèces amphihalines	81

2.4.2	Chapitre 4 - Analyses de l'évolution des calendriers de migration des espèces amphihalines en France	83
2.4.3	Chapitre 5 - Analyses des synchronismes des dynamiques de population et des calendriers de migration	86
2.5	Le projet STACOMI : pour une meilleure bancarisation et valorisation des données de comptage des poissons	89
2.6	Article 1 — stacomiR : un outil commun pour le suivi de la migration des poissons	91
2.7	Bibliographie	95
3	Évolution des poissons grands migrateurs amphihalins aux stations de comptage de France	99
3.1	Résumé du chapitre	101
3.2	Article 2 — Tendances contrastées entre les espèces et les bassins-versants dans les comptages de poissons amphihalins au cours des 30 dernières années en France	104
3.3	Bibliographie	128
4	Modification de la phénologie migratoire des poissons grands migrateurs amphihalins de France	131
4.1	Résumé du chapitre	133
4.2	Article 3 — Les poissons amphihalins de France ont modifié leur calendrier de migration au cours des 30 dernières années	138
4.3	Bibliographie	156
5	Synchronismes des effectifs et de la phénologie migratoire des poissons amphihalins	161
5.1	Résumé du chapitre	163
5.2	Article 4 — Synchronisme des effectifs et de la phénologie migratoire des poissons amphihalins plus élevé au sein des bassins-versants qu'à l'échelle nationale	168
5.3	Bibliographie	206
6	Conclusions et Perspectives	209
6.1	Principales conclusions	211
6.2	Implications des résultats pour la gestion	215
6.2.1	Les données pour le suivi de l'état des populations	215
6.2.2	Identifier et prioriser les actions de gestion sur les populations les plus fragiles	215
6.2.3	Limiter par tous les moyens les sélections anthropiques	218
6.3	Perspectives de recherches	222
6.3.1	La collecte et l'analyse des données liées à la gestion des bassins-versants	222
6.3.2	La collecte et l'analyse des informations à l'échelle de l'aire de répartition des espèces	224
6.3.3	Le développement d'analyses statistiques plus robustes pour étudier le lien entre synchronisme et paramètres environnementaux	226
6.3.4	La prise en compte dans les analyses des phénotypes et traits d'histoire de vie des poissons	228
6.3.5	Jetons un œil vers le futur	229

6.4 Bibliographie	231
Bibliographie générale	239

Table des figures

1.1	Risque d'extinction dans les différents groupes taxonomiques et évolution	4
1.2	Indice planète vivante par région et importance des menaces identifiées	7
1.3	Indice planète vivante pour les espèces vivant en eau douce	8
1.4	Les menaces pesant sur les animaux dans les milieux marin, terrestre et dulçaquicole	9
1.5	Gravure d'un saumon bécard à l'Abri du poisson (France, Périgord)	11
1.6	Pêcheurs de saumon sur le tympan de la cathédrale d'Oloron-sainte-Marie	12
1.7	Roman de Renart - épisode « Le poisson des charretiers »	12
1.8	Affiches pour des pièces de théâtre ayant comme personnage principal une espèce amphihaline	13
1.9	Peinture : trois saumons sauvages dans la rivière Skeena	13
1.10	Enquête des ponts et chaussées en 1892 sur les captures de poissons en Loire	15
1.11	Évolution du prix annuel moyen de la civelle entre 1961 et 2016	15
1.12	Catégories de la classification des espèces menacées de l'UICN	16
1.13	Cycles de vie des espèces étudiées	19
1.14	Nombre d'espèces potamotoques et thalassotoques en fonction de la latitude	24
1.15	Pression sélective sur les calendriers de migration normalement distribués en réponse à plusieurs régimes de pêche	30
1.16	Observations et autres indicateurs d'un système climatique mondial en évolution	33
2.1	Évolution du nombre de stations de comptage des poissons en France	59
2.2	Schéma du fonctionnement des stations de comptage	60
2.3	Répartition des systèmes de comptage orientés pour le suivi de la montaison et de la dévalaison	62
2.4	Répartition des systèmes de comptage entre stations de piégeage et de vidéo-comptage	62
2.5	Longueur des séries chronologiques des systèmes de comptage en France	63
2.6	Schéma récapitulatif des sélections de données réalisées	69
2.7	Localisation des stations de comptage	71
2.8	Migration des saumons aux stations	74
2.9	Migration des truites de mer aux stations	74
2.10	Évolution de l'indice NAO en hiver	76
2.11	Températures de surface de la mer durant le printemps 2016	77
2.12	Évolution de la température et du débit à 3 stations étudiées	78
2.13	Corrélation entre les descripteurs abiotiques	85
2.14	Illustration du calcul de distance entre deux estuaires	88
2.15	Sortie graphique package stacomIR	90

4.1	Régression linéaire entre la modification de la phénologie et les comptages	136
5.1	Régression linéaire entre le synchronisme et les comptages ainsi que les calendriers de migration	166
6.1	Schéma conceptuel des données utilisées et des analyses réalisées . . .	212
6.2	Évolution des effectifs des aloses aux stations de comptage de France et comparaison avec la tendance nationale	217
6.3	Circulez?! Facile à dire! La continuité écologique du point de vue des poissons amphihalins	220
6.4	Schéma conceptuel de l'effet d'une diminution de l'abondance en saumons couplé à une stabilité dans la production de poissons de pisciculture	221
6.5	Répartition des âges de mer des saumons comptabilisés à deux stations du bassin de la Loire	222
6.6	Proportion de classes de perte de taxons amphihalins par bassin-versant selon différents scénarii de gestion	223
6.7	Aire de répartition de cinq espèces amphihalines en Europe	225
6.8	Augmentation du risque d'erreur de type I des tests de Mantel avec présence d'auto-corrélation spatiale	227
6.9	Évolution des tailles et âges des saumons du Pacifique durant les 40 dernières années	229
6.10	Évolution des températures de surface	230

Liste des tableaux

1.1	Les épisodes d'extinction massive sur la Terre au cours des 540 derniers millions d'années	5
1.2	Classification UICN des poissons amphihalins grands migrateurs en France	17
2.1	Données sur les poissons pouvant être collectées selon les différents types de suivis.	61
2.2	Séries chronologiques de comptage des poissons recensées en France dans le cadre de cette thèse.	64
2.3	Stations de comptage considérées dans cette étude, espèces amphihalines comptées et longueur des séries de données	73
2.4	Descripteurs abiotiques développés	75
2.5	Variables géographiques et de gestion au sein des bassins-versants	80
2.6	Stations conservées pour l'analyse de l'évolution des effectifs à l'échelle nationale	82
6.1	Récapitulatif des objectifs, matériels, méthodes et résultats pour chaque chapitre	214

Chapitre 1

Introduction générale



L'Anguille européenne

Sommaire

1.1	Contexte général : l'érosion de la biodiversité	3
1.2	Les poissons amphihalins : des espèces à fort enjeu patrimonial, écologique et économique	10
1.2.1	Enjeu patrimonial et écologique	10
1.2.2	Enjeu économique	14
1.2.3	Statuts de conservation	16
1.3	Dynamique de populations des poissons amphihalins	18
1.3.1	Les cycles de vie des espèces	18
1.3.2	Évolution des abondances	20
1.3.3	Facteurs impactant les dynamiques de population des poissons amphihalins	20
1.3.4	Structuration des populations : le concept de « métapopulation »	21
1.4	Les migrations : un moment clé dans le cycle de vie des poissons amphihalins	22
1.4.1	Pourquoi migrer?	22
1.4.2	Quand migrer?	25
1.4.3	Les facteurs influençant les migrations	25
1.5	L'empreinte du changement climatique sur les poissons amphihalins	31
1.5.1	Modification de l'environnement	31
1.5.2	Les réponses des poissons amphihalins face au changement climatique	34
1.6	Objectifs de la thèse	37
1.7	Bibliographie	38

1.1 Contexte général : l'érosion de la biodiversité

Les récentes observations ou estimations du taux d'extinction de la biodiversité sont alarmantes, quelle que soit l'échelle spatiale considérée (Barnosky *et al.*, 2011; Dirzo *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2016; Ceballos *et al.*, 2017; IPBES, 2019), et sont rapportées pour une large gamme de taxons allant des plantes aux mammifères, en passant par les oiseaux, les amphibiens et les insectes (Wake, 1991; Grime, 2002; Blomqvist *et al.*, 2003; Kelhart, 2007; Caro, 2008; Clavero *et al.*, 2009; Harris *et al.*, 2009; Potts *et al.*, 2010; Hallmann *et al.*, 2017). Le rapport de l'IPBES (2019) fait ainsi état d'un taux mondial d'extinction des espèces des dizaines à des centaines de fois plus élevé que le taux moyen des 10 derniers millions d'années, et ce taux d'extinction continue à s'accroître. La proportion d'espèces actuellement menacées d'extinction selon les critères de la liste rouge de l'union internationale pour la conservation de la nature (UICN) est en moyenne de 25% pour les vertébrés terrestres, d'eau douce et marins, les invertébrés et les groupes de plantes qui ont été étudiés de manière suffisamment détaillée pour soutenir une estimation globale robuste (IPBES, 2019). Mais chez certains groupes taxonomiques, le constat est encore plus mauvais. Ainsi, plus de 40% des espèces d'amphibiens, près d'un tiers des coraux à récifs, des requins et espèces apparentées, et plus d'un tiers des mammifères marins sont actuellement menacés (Figure 1.1). Dans le même temps, l'indice planète vivante (IPV) utilisé, notamment par l'organisation des nations unies (ONU), comme indicateur d'état de la diversité biologique mondiale rapporte une diminution moyenne de 68% de la taille des populations de mammifères, oiseaux, amphibiens, reptiles et poissons sur la période 1970 à 2016 (WWF, 2020). Cet indicateur révèle des différences spatiales importantes avec les plus grosses érosions observées en Amérique latine et Caraïbes (-94%) (Figure 1.2).

L'ampleur et la rapidité de cette extinction est telle qu'on peut aujourd'hui considérer que la « 6^{ème} extinction massive » est en cours (Barnosky *et al.*, 2011; Young *et al.*, 2016; Ripple *et al.*, 2017). Les extinctions massives sont définies par les paléontologues comme des périodes où la Terre perd plus des trois quarts de ses espèces dans un intervalle géologique court. Au cours des 540 derniers millions d'années ce phénomène s'est déjà produit 5 fois (Tableau 1.1).

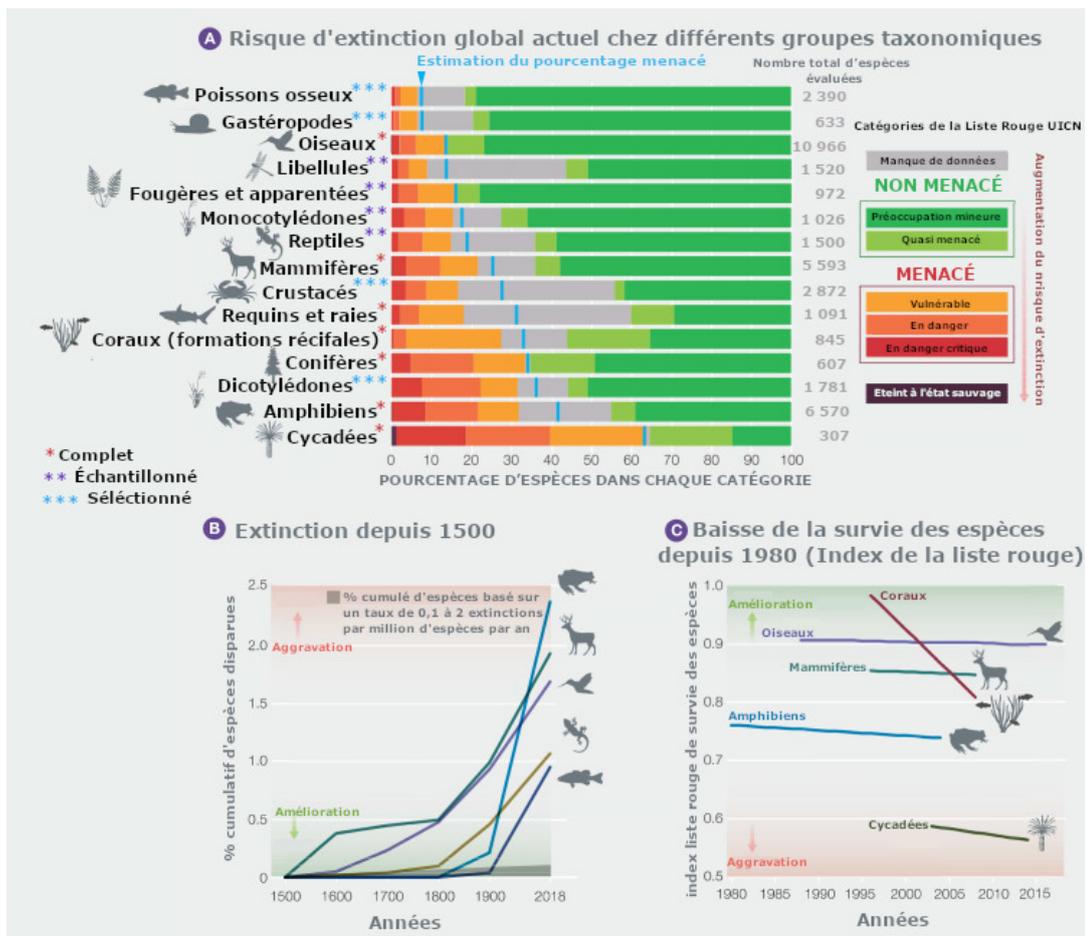


FIGURE 1.1 – Une proportion substantielle des espèces évaluées est menacée d'extinction et les tendances générales se détériorent, les taux d'extinction augmentant fortement au cours du siècle dernier.

A. Le pourcentage d'espèces menacées d'extinction dans les groupes taxonomiques ont été évalués par la liste rouge des espèces menacées de l'union internationale pour la conservation de la nature (UICN), de manière * exhaustive, ** selon une approche « d'échantillonnage », ou *** à l'aide de sous-ensembles sélectionnés. Les groupes sont classés selon la meilleure estimation du pourcentage d'espèces existantes considérées comme menacées (indiqué par les lignes bleues verticales), en supposant que les espèces dont les données sont insuffisantes sont aussi menacées que les espèces ayant suffisamment de données pour être évaluées.

B. Extinctions depuis 1500 pour les groupes de vertébrés. Les taux pour les reptiles et les poissons n'ont pas été évalués pour toutes les espèces.

C. Index liste rouge de survie des espèces pour les groupes taxonomiques qui ont été évalués pour la liste rouge de l'UICN au moins deux fois. Une valeur de 1 équivaut à toutes les espèces classées dans la catégorie « Préoccupation mineure », une valeur de 0 équivaut à toutes les espèces classées dans la catégorie « Éteinte ».

Les données de tous les panneaux proviennent de www.iucnredlist.org (source : traduit en français d'après IPBES 2019)

TABLE 1.1 – Les épisodes d'extinction massive sur la Terre au cours des 540 derniers millions d'années. La première ligne correspond aux ères géologiques. La deuxième ligne identifie les périodes et la date entre parenthèses correspond à la fin de chaque période. Lorsqu'une extinction massive a eu lieu durant la période, un pourcentage est indiqué pour la perte d'espèces et de genres ainsi que la période de temps pendant laquelle l'extinction s'est déroulée (chiffres entre parenthèses). Ma : million d'année, ma : mille ans (source : d'après Barnosky *et al.* 2011).

Paléozoïque					Mézozoïque		
Ordovicien (≈443Ma)	Silurien (≈416Ma)	Dévonien (≈359Ma)	Carbonifère (≈299Ma)	Permien (≈251Ma)	Trias (≈200 Ma)	Jurassic (≈145Ma)	Crétacé (≈65Ma)
Espèce : -86% Genre : -57% (1,9 - 3,3 Ma)		Espèce : -75% Genre : -35% (2 - 29 Ma)		Espèce : -96% Genre : -56% (160 ma - 2,8 Ma)	Espèce : -80% Genre : -47% (600 ma - 8,3 Ma)		Espèce : -76% Genre : -40% (<1 an - 2,5 Ma)

Les causes actuelles de ces extinctions d'espèces sont multiples mais les facteurs principaux sont relativement bien identifiés (*par ex.* Barnosky *et al.*, 2011; Young *et al.*, 2016; WWF, 2020). Néanmoins, les différentes menaces pesant sur la biodiversité n'ont pas le même poids partout et agissent souvent en synergie (Young *et al.*, 2016). Les pertes et les modifications d'habitat (*par ex.* développement agricole ou aquacole, urbanisation, exploitation forestière ou marine) sont un des vecteurs importants de la perte de la biodiversité. On estime par exemple qu'environ 40% de la surface terrestre de la planète est désormais utilisée comme terres cultivées et pâturages (Foley *et al.*, 2005; Young *et al.*, 2016). Parallèlement, ce sont environ 129 millions d'hectares de forêt qui ont été perdus depuis 1990, et la déforestation, notamment des forêts tropicales se poursuit à un rythme soutenu (environ 74 400 km²/an, *c.-à-d.* à peu près l'équivalent du Panama) (Young *et al.*, 2016). Cette menace semble être la cause majeure de la réduction de l'IPV, et ce quelle que soit la région considérée (Figure 1.2). La surexploitation des espèces est une deuxième grande cause de l'érosion actuelle observée de la biodiversité. À l'échelle mondiale, elle représenterait environ 34% des menaces identifiées pour les espèces (Chuanwu *et al.*, 2019). Une troisième grande cause concerne les espèces envahissantes et les maladies. Parmi tous les animaux disparus pour lesquels la cause de l'extinction a été déterminée, 54% incluaient l'effet des espèces envahissantes (Young *et al.*, 2016). Cependant, l'importance de cette menace semble plus discutable avec des résultats d'études pouvant être très contrastés comme par exemple aux États-Unis où Wilcove *et al.* (1998) indiquaient que 49% des espèces en danger d'extinction étaient menacées par des espèces envahissantes, tandis que Dueñas *et al.* (2018) n'en trouvaient qu'entre 4.3% et 9.3%. La pollution est un autre grand vecteur de réduction de la biodiversité que ce soit en milieu terrestre ou marin. Les exemples sont nombreux et vont du déclin marqué des pollinisateurs dû en partie à l'utilisation en grande quantité de certains pesticides (Ndakidemi *et al.*, 2016; Walker and Wu, 2017), au problème de rejet des plastiques en mer. On estime que d'ici 2050, 99% des oiseaux de mer auront ingéré du plastique au cours de leur cycle de vie et que le poids des plastiques dans les océans pourrait dépasser la biomasse des poissons (Young *et al.*, 2016). À l'ensemble de ces pressions s'ajoute celle du changement climatique qui, entre autres, modifie les températures, intensifie les précipitations, accélère la fonte des glaciers et augmente l'acidification et le niveau des océans (IPCC, 2018).

Les poissons n'échappent pas à cette tendance et de nombreuses études ont rapporté des déclinés importants que ce soit en mer, en estuaire ou en rivière (Nieto *et al.*, 2015). Certaines données semblent même indiquer que les espèces vivant dans les milieux d'eau douce connaissent des déclinés plus importants que celles vivant dans les milieux terrestres ou marins ou ont un risque d'extinction plus important (Collen *et al.*, 2014; WWF, 2020). L'IPV est ainsi encore plus mauvais pour les espèces d'eau douce que pour la moyenne des espèces tous milieux confondus (-84% versus -68%) (Figure 1.3). Néanmoins, il est possible que cette vision pessimiste pour les espèces dulçaquicoles soit en partie due à une évaluation plus complète de ces espèces que dans les milieux marin ou terrestre (Young *et al.*, 2016) (Figure 1.4). Quoi qu'il en soit, on considère en Europe que les poissons d'eau douce font partie des groupes taxonomiques ayant le plus grand nombre d'espèces menacées (Nieto *et al.*, 2015; Gozlan *et al.*, 2019). Par rapport aux autres groupes, c'est le deuxième groupe le plus touché (environ 40% des poissons d'eau douce européens sont déclarés menacés) après les mollusques d'eau douce (59%) et loin devant les amphibiens (23%) (Nieto *et al.*, 2015).

Répartition des menaces pesant sur les populations

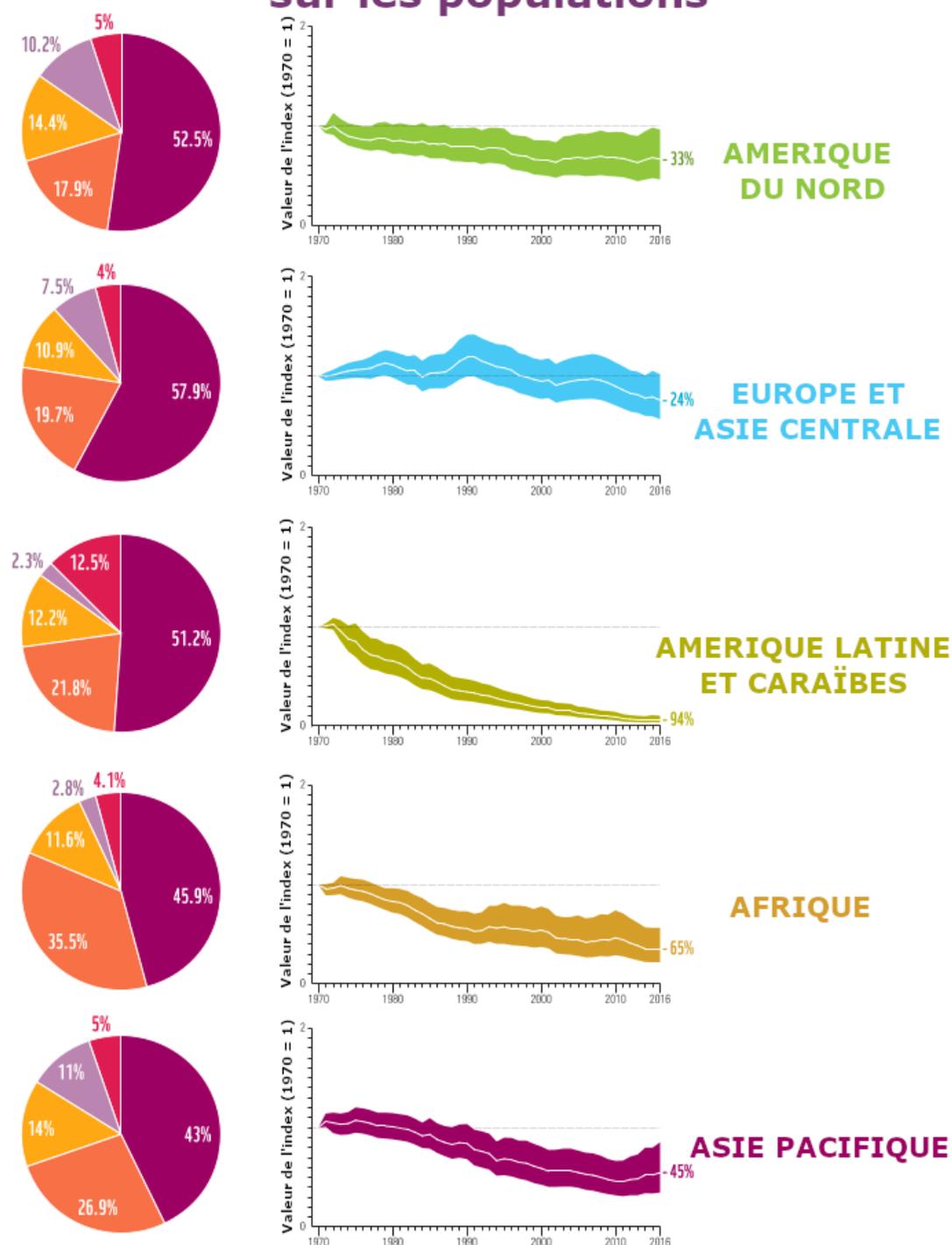


FIGURE 1.2 – Importance des menaces enregistrées dans chaque catégorie (en pourcentage) pour les populations des différentes régions. La valeur de l'indice planète vivante (IPV) est également donnée pour chaque secteur géographique. Les catégories de menaces sont : ■ Modification dans l'utilisation du sol et de la mer incluant la perte et la dégradation de l'habitat, ■ Suren exploitation des espèces, ■ Espèces envahissantes et maladies, ■ Pollution, ■ Changement climatique.
(source : traduit en français d'après WWF 2020)

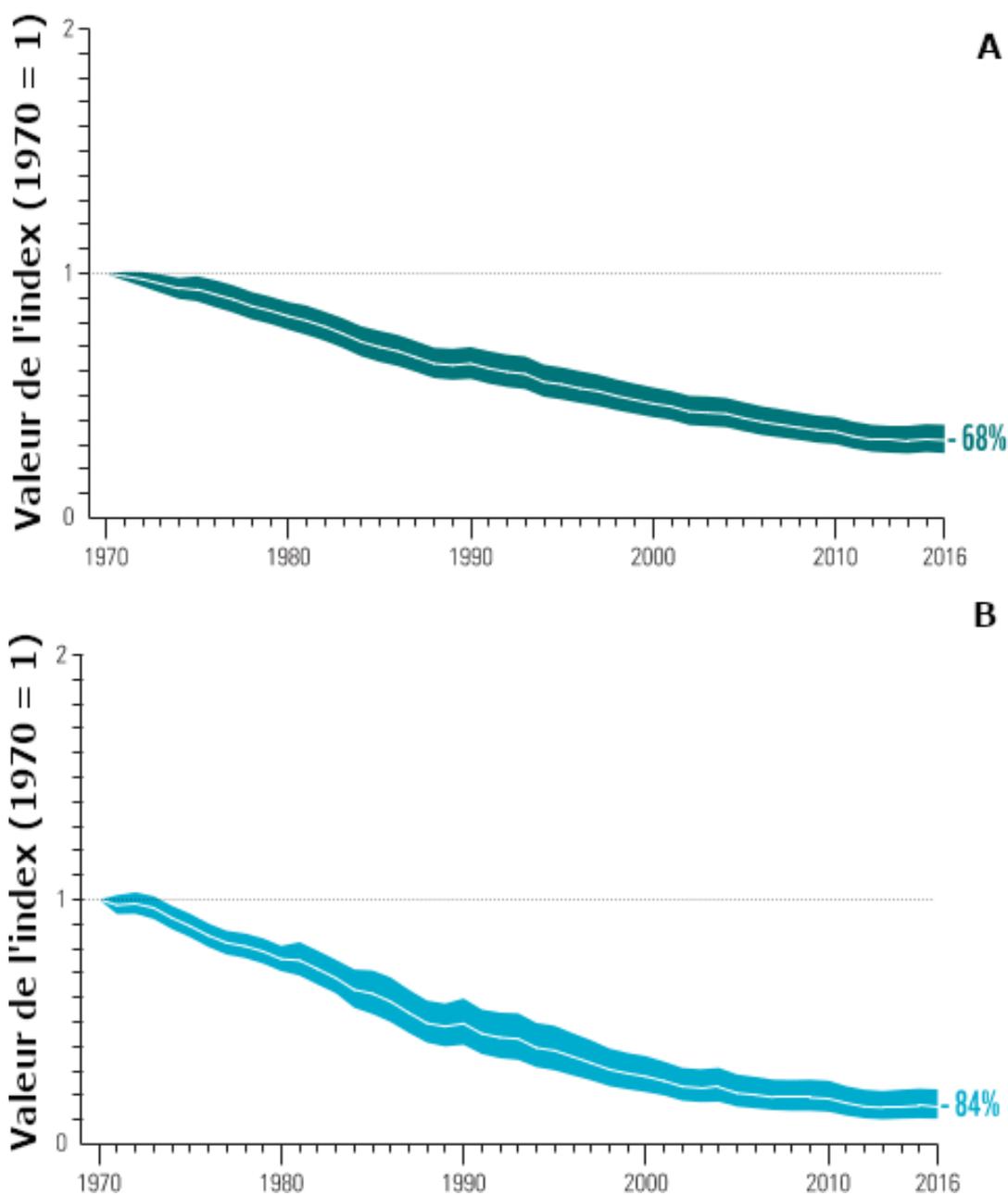


FIGURE 1.3 – A. L'indice mondial planète vivante entre 1970 et 2016. L'abondance moyenne de 20 811 populations représentant 4 392 espèces surveillées à travers le monde a diminué de 68%. La ligne blanche montre les valeurs de l'indice et les zones colorées représentent la certitude statistique entourant la tendance (intervalle : -73% à -62%).

B. L'indice planètes vivantes en eau douce entre 1970 et 2016. L'abondance moyenne de 3 741 populations d'eau douce, représentant 944 espèces suivies dans le monde, a diminué de 84% en moyenne. La ligne blanche montre les valeurs de l'indice et les zones colorées représentent la certitude statistique entourant la tendance (intervalle : -89% à -77%) (source : traduit en français d'après WWF 2020)

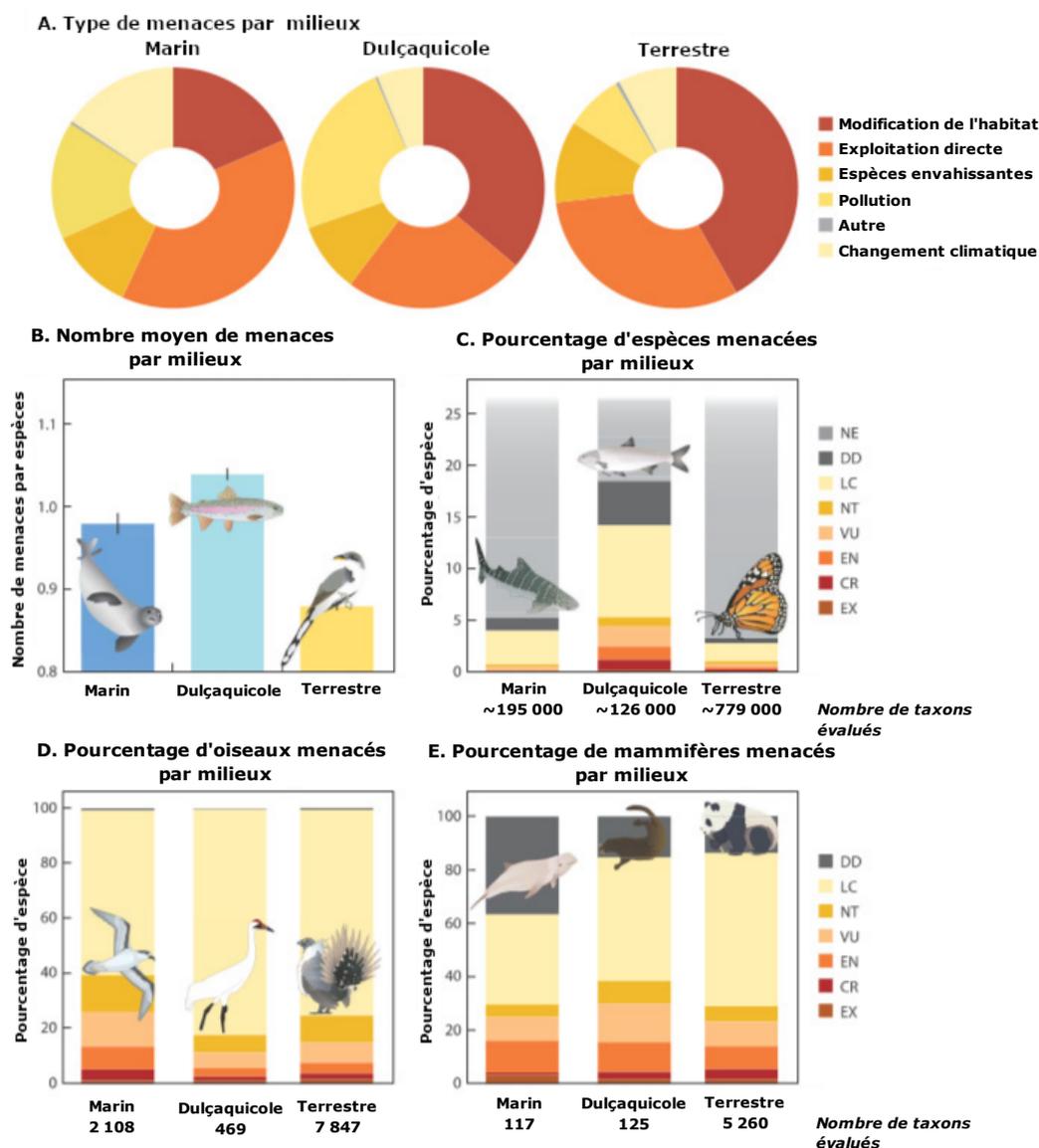


FIGURE 1.4 – Les menaces pesant sur les animaux dans les milieux marin, terrestre et dulçaquicole.

A. L'importance relative des diverses menaces telles que définies par l'union internationale pour la conservation de la nature (UICN) diffère selon les milieux.

B. Seules les espèces des écosystèmes dulçaquicoles ont, en moyenne, plus d'un facteur de stress signalé par espèce.

C. Le milieu dulçaquicole a également la plus forte proportion d'espèces animales répertoriées comme menacées, bien que cela puisse être en partie dû à une plus grande proportion d'espèces évaluées. Ce modèle n'est pas apparent lorsqu'on utilise uniquement des oiseaux (D.) et des mammifères (E.), qui sont tous les deux des taxons bien évalués et se trouvent dans les trois milieux.

Abréviations des catégories UICN : NE = non évalué; DD = données insuffisantes; LC = préoccupation mineure; NT = quasi menacé; VU = vulnérable; EN = en danger; CR = en danger critique d'extinction; et EX = éteint (incluant également les espèces éteintes à l'état sauvage). Les nombres sous les barres sur les panneaux C. à E. indiquent le nombre de taxons évalués (source : traduit en français d'après Young *et al.* 2016)

1.2 Les poissons amphihalins : des espèces à fort enjeu patrimonial, écologique et économique

Parmi les poissons, les espèces amphihalines (225 espèces recensées) qui ne représentent qu'environ 0,7% des espèces connues de poissons dans le monde (environ 32 000 espèces) (Nelson *et al.*, 2016) font l'objet d'une attention particulière due aussi bien à leur forte valeur commerciale qu'à leur importance écologique. Elles présentent la particularité de vivre alternativement en eau douce et en eau salée pour accomplir leur cycle biologique jouant ainsi un rôle primordial de transfert de matière et d'énergie entre les milieux marins et d'eau douce (*par ex.* Cederholm *et al.*, 1999; Jonsson and Jonsson, 2003; Schindler *et al.*, 2003; Petticrew *et al.*, 2011; Rougier, 2014). Les espèces les plus emblématiques connues du grand public sont, par exemple, le saumon atlantique (*Salmo salar*), l'esturgeon européen (*Acipenser sturio*) ou l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*).

1.2.1 Enjeu patrimonial et écologique

Malgré le faible nombre d'espèces, les poissons amphihalins font partie de notre patrimoine collectif. Déjà présents pour certaines espèces il y a 6 millions d'années (pour le genre *Oncorhynchus* - famille des *Salmonidae*) (Nelson *et al.*, 2016), ces poissons ont souvent été recherchés par les hommes pour se nourrir. En Europe, ce phénomène était déjà particulièrement courant au Moyen-Âge. Ainsi, de Leániz and Martinez (1988) rapportent qu'en 1258, le roi d'Espagne introduisit les premières mesures de régulation de la pêche au saumon dans le pays, en instaurant des périodes d'ouverture et de fermeture de la pêche. De même en Angleterre, où Édouard 1^{er} instaure en 1285 une période de fermeture de la pêche aux saumons entre le 8 septembre et le 23 décembre, ainsi que du 15 avril au 25 juin pour la pêche aux saumoneaux (Baudrillart, 1827). Le même souci de protection a conduit la Suisse, l'Allemagne et les Pays-Bas à conclure le 30 juin 1885 une convention internationale pour réguler la pêche du saumon dans le bassin du Rhin (Sohnle, 2002).

Au delà de la pêche, les migrations saisonnières réalisées par ces animaux et les modifications physiologiques et comportementales qui y sont associées pour pouvoir survivre dans des milieux si différents ont depuis de nombreuses années fasciné les hommes (Bloom and Lovejoy, 2014) et expliquent les nombreuses références à ces animaux dans notre vie culturelle passée et actuelle :

- gravure d'un saumon bécard sur le plafond de l'Abri du poisson à Eyzies-de-Tayac (France, Périgord) datant de -25 000 ans (Figure 1.5),
- des saumons sculptés sur le tympan de la cathédrale d'Oloron-sainte-Marie (64) dans le sud de la France (Figure 1.6),
- l'ouvrage médiéval « Le Roman de Renart » rédigé entre 1174 et 1250 dont la 3^{ème} branche comprend en particulier deux épisodes :
 - « le poisson des charretiers » dans lequel Renart vole des anguilles à des marchands (Figure 1.7),
 - « la pêche aux anguilles » dans lequel Isengrin est pris au piège du gel dans l'étang poissonneux où il tente de pêcher des anguilles.
- des pièces de théâtre dont le personnage principal est une espèce amphihaline : « Je suis un saumon » de Philippe Avron ou « Ma vie d'anguille » de la compagnie des Tardigrades (Figure 1.8),



FIGURE 1.5 – Gravure d'un saumon bécard au plafond de l'Abri du poisson à Eyzies-de-Tayac (France, Périgord) datant de -25 000 ans (source : hominides.com)

- des événements culturels tels que les Anguillades de Saint-Chamas (13), ou les événements organisés par la confrérie de l'Anguille de Gruissan (11),
- des peintures urbaines (Thornhill - Canada) (Figure 1.9),
- des fêtes organisées sur le thème des poissons migrateurs, par exemple la fête de l'alose de Lormont (33) ou celle de la lamproie à Sainte-Terre (33),
- l'utilisation de ces espèces comme symbole pour valoriser le patrimoine d'une commune, par exemple Saint-Terre (33) capitale mondiale de la lamproie, Audon (40) capitale de l'alose, ou encore Brioude (43) capitale du saumon (à noter que deux autres villes se réclament capitale mondiale du saumon : Ketchikan en Alaska et Murakami au Japon).

Outre cette richesse patrimoniale, les poissons amphihalins jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement de nos écosystèmes. En effet, du fait des milieux variés que ces espèces fréquentent à la fois en mer et en eau douce, elles peuvent être considérées comme des « espèces parapluies », c'est-à-dire des espèces dont la conservation permet de protéger un nombre important d'autres espèces qui cohabitent naturellement dans les mêmes habitats (Roberge and Angelstam, 2004; Viers, 2008; Branton and Richardson, 2014). D'autre part, du fait des migrations réalisées entre les eaux douces et les eaux salées, et ce dans les deux sens, ces espèces permettent le transfert d'énergie et de nutriments entre ces deux milieux. Les espèces potamotoques (se reproduisant dans les cours d'eau et grandissant en mer) participent à ce transfert de nutriments en particulier à travers l'émission de gamètes durant la reproduction et la décomposition des carcasses après la mort des individus qui intervient la plupart du temps après la reproduction (Costa-Dias *et al.*, 2009; Limburg and Waldman, 2009; Rougier, 2014; Samways *et al.*, 2018). Krokhin (1975) a ainsi montré que les cadavres des reproducteurs de saumon morts pouvaient représenter jusqu'à 40% de l'apport de phosphore du lac Dalnee en Russie. De leur côté, les espèces thalassotoques (se reproduisant en mer et grandissant dans les cours d'eau) participent également à ces transferts de nutriments, notamment à travers les imports et exports de carbone entre le milieu marin et le milieu dulçaquicole. Laffaille *et al.* (2000) ont ainsi montré que dans la rivière Frémur (France), les anguilles sont à l'origine chaque année de l'export de 45 kg de carbone des rivières



FIGURE 1.6 – Pêcheurs de saumon sur le tympan de la cathédrale d'Oloron-sainte-Marie (source : wikipedia)



FIGURE 1.7 – Roman de Renart - Branche III - épisode « Le poisson des charretiers » (source : Bibliothèque nationale de France)



FIGURE 1.8 – Affiches pour les pièces de théâtre « Je suis un saumon » de Philippe Avron (affiche de gauche) et « Ma vie d’anguille » de la compagnie de Tardigrades (affiche de droite).



FIGURE 1.9 – Peinture murale de trois saumons sauvages dans le rivière Skeena (Canada) - Peinture réalisée pour le festival « Flying fish » de Thornhill (Canada) par Jeff King (source : Jeff King)

vers la mer. Par ailleurs, les espèces potamotoques peuvent être responsables d'importantes activités d'« ingénierie écologique » lors du creusement des nids. Ainsi, plusieurs auteurs ont décrit à ces occasions des changements tels que (i) la taille des sédiments par déplacement des sédiments fins, (ii) l'augmentation de la concentration de particules en suspension, (iii) la diminution de la biomasse du périphyton (*c.-à-d.* organismes microscopiques, *par ex.* algues ou bactéries) et détritiques qui s'accumulent à la surface des plantes ou roches, et (iv) l'augmentation de la mortalité des invertébrés benthiques (Minakawa and Gara, 2003; Moore *et al.*, 2004; Moore, 2006; Costa-Dias *et al.*, 2009). Ainsi, le rôle joué par les poissons migrateurs dans l'écosystème est parfois tellement important, qu'ils sont considérés par certains auteurs comme des espèces-clés des écosystèmes (Willson and Halupka, 1995; Helfield and Naiman, 2006; Korzow Richter *et al.*, 2020).

Du fait de cette place importante dans l'écosystème, des milieux variés qu'ils fréquentent, de leur large répartition au niveau mondial, de leur forte valeur économique, de leur sensibilité aux modifications de l'environnement et de l'intérêt qu'ils suscitent (qui a donné lieu à de nombreuses études), les poissons amphihalins sont des espèces régulièrement intégrées dans les indicateurs utilisés pour suivre les différentes politiques publiques. C'est par exemple le cas pour les indicateurs de suivi de la mise en œuvre de (i) la directive 2000/60/CE du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau dite « directive cadre sur l'eau » à travers les mesures relatives à l'amélioration de la continuité écologique, (ii) les classements de cours d'eau en France ou (iii) la trame bleue (Pont *et al.*, 2009; Drouineau *et al.*, 2018a).

1.2.2 Enjeu économique

Les poissons amphihalins sont exploités par l'homme depuis des millénaires (Kettle *et al.*, 2008; Lassalle, 2008; Dekker, 2019). Depuis des centaines d'années, ils occupent une place économique très importante à la fois pour la pêche professionnelle et pour celle de loisir. En 1892, une enquête des ponts et chaussées sur les captures de toutes les espèces de poissons en Loire jusqu'à Briare, fait état d'une estimation de plus de 214 tonnes de saumons pêchés, 131 tonnes d'aloses, environ 20 tonnes d'anguilles ou de civelles et près de 1,8 tonnes de lamproies (Bachelier, 1963) (Tableau 1.10). La valeur marchande de ces poissons, en particulier de la civelle, est importante et était par exemple, de l'ordre de 350€/kg en moyenne entre 2012 et 2016 (Figure 1.11). L'importance économique des poissons amphihalins est telle, que leurs débarquements représentaient en France 75% des revenus totaux de la pêche fluviale commerciale à la fin du XXe siècle (Drouineau *et al.*, 2018a).

LOIRE	Kilo- mètres	Saumons	Aloses	Anguilles ou Civelles	Lamproies	Plies, Flets	Autres poisson
		(kg)	(kg)				(kg)
Loire Maritime (jusqu'à Thouaré)	70	200.000	50.000	—	—	—	15.000
Arrond ^t de Nantes	44	9.583	55.144	—	—	—	107.000
Arrond ^t d'Angers	90	11	2.003	647	52	—	2.210
Arrond ^t de Saumur	87	1.617	12.393	5.190	1.080	—	10.260
Arrond ^t de Tours	47	926	6.098	8.145	246	500	33.840
Arrond ^t de Blois	110	910	2.560	4.400	215	635	17.000
Arrondissement de Gien (jusqu'au canal de Briare)	110	629	1.892	1.614	108	1.516	13.270
		550	1.000	275	75	225	4.220
Prix moyen au kilomètre (en francs)		3 à 5 (d'aval en amont)	1,50 à 2,50	1,50 à 3	2 à 2,50 (Orléans : 5 F)	2 à 2,50	1,20 à 2,20

FIGURE 1.10 – Enquête de l'administration des ponts et chaussées en 1892, sur les captures de toutes les espèces de poissons en Loire jusqu'à Briare (source : Bachelier 1963).

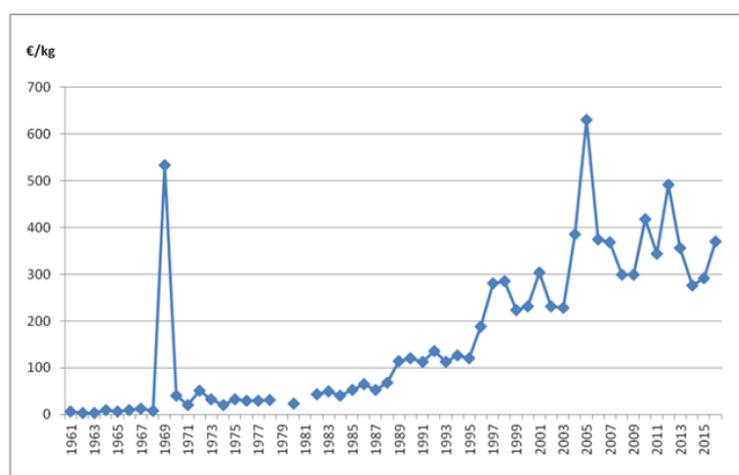


FIGURE 1.11 – Évolution du prix annuel moyen de la civelle entre 1961 et 2016, d'après les données d'EuroStat, des marchands de civelles et des bases de données nationales des douanes. Le prix élevé constaté en 1969 correspond à l'entrée d'acheteurs de l'industrie de l'anguille au Japon sur le marché français. Les valeurs de 2012-2016 sont calculées à l'aide d'une méthode différente et ne sont pas directement comparables aux données précédentes (source : ICES 2016).

1.2.3 Statuts de conservation

La liste rouge des espèces menacées de l'union internationale pour la conservation de la nature (UICN) permet d'élaborer un indicateur sur l'état des espèces. Le classement des espèces est réalisé en fonction de critères basés sur différents facteurs biologiques associés au risque d'extinction : (i) la taille de la population, (ii) le taux de déclin, (iii) l'aire de répartition géographique et (iv) le degré de peuplement et de fragmentation de la répartition (UICN, 2000). Lors de sa dernière mise à jour en 2019, la liste rouge des espèces menacées en France a classé cinq espèces amphihalines dans la catégorie « menacée », dont trois espèces « en danger critique d'extinction », à savoir l'esturgeon européen, l'anguille européenne et la grande alose. La catégorie « en danger critique d'extinction » est la plus élevée avant celle dénommée « disparue de métropole » (Figure 1.12). La lamproie marine a, quant à elle, été classée dans la catégorie « en danger », tandis que la lamproie fluviatile a été classée « vulnérable ». Entre la classification nationale de 2010 et celle de 2019, on note que la grande alose et la lamproie marine ont toutes les deux avancé de 2 catégories dans le sens d'une aggravation du risque d'extinction (l'alose passe ainsi du statut « vulnérable » en 2010 à « en danger critique d'extinction » en 2019, tandis que la lamproie marine passe de « quasi menacée » à « en danger »). À noter que le risque d'extinction du saumon atlantique en France en 2019 a été jugé moindre qu'en 2010. Cette espèce passe ainsi de la catégorie « vulnérable » à « quasi menacée ». Cependant, la population de saumon atlantique de l'Allier conserve en 2019 son statut d'espèce vulnérable (Tableau 1.2).

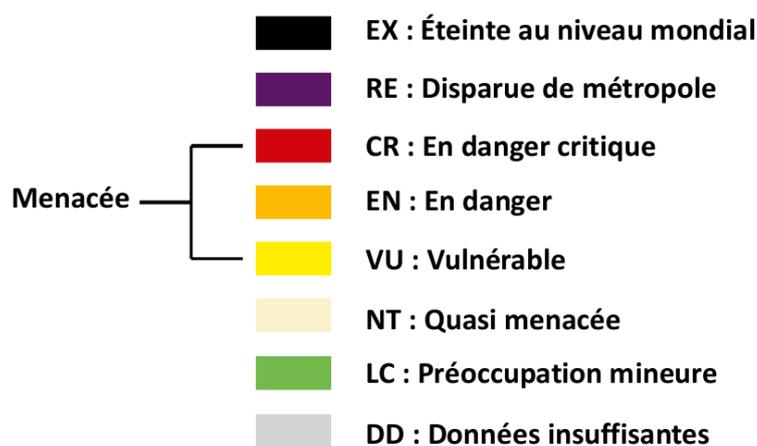


FIGURE 1.12 – Catégories de la classification des espèces menacées de la liste rouge de l'UICN. (source : UICN Comité français *et al.* 2019).

TABLE 1.2 – Classification UICN des poissons amphihalins grands migrateurs en France en 2010 et 2019. CR = en danger critique d'extinction. EN = en danger. VU = vulnérable. NT = quasi menacé. LC = préoccupation mineure (source : d'après UICN Comité français *et al.* 2010, 2019).

Nom scientifique	Nom commun	Catégorie France 2010	Catégorie France 2019
<i>Acipenser sturio</i>	Esturgeon européen	CR	CR
<i>Alosa alosa</i>	Grande alose	VU	CR
<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte atlantique	VU	NT
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille européenne	CR	CR
<i>Lampetra fluviatilis</i>	Lamproie de rivière	VU	VU
<i>Petromyzon marinus</i>	Lamproie marine	NT	EN
<i>Salmo salar</i>	Saumon atlantique	VU	NT
<i>Salmo salar</i>	Saumon atlantique - population de l'Allier	VU	VU
<i>Salmo trutta</i>	Truite de mer	LC	LC

1.3 Dynamique de populations des poissons amphihalins

1.3.1 Les cycles de vie des espèces

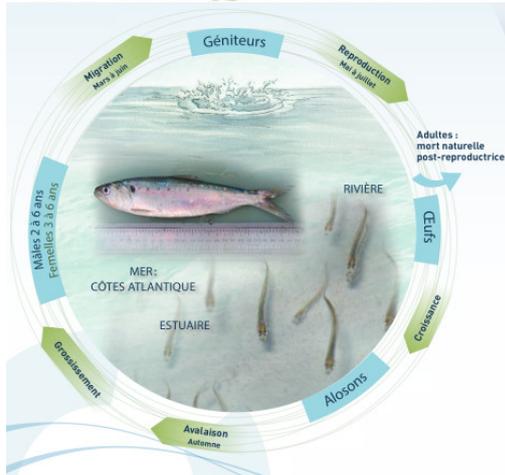
Les poissons amphihalins sont des espèces dont l'essentiel des individus effectuent des migrations entre l'eau douce et l'eau salée pour accomplir leur cycle de vie. Les migrations de l'eau douce vers l'eau salée sont appelées « migrations catadromes », et celles de l'eau salée vers l'eau douce « migrations anadromes ». En Europe, 28 espèces amphihalines sont dénombrées (Lassalle, 2008) qui peuvent être séparées en deux groupes différents :

- les espèces potamotoques qui se reproduisent en rivière et réalisent l'essentiel de leur croissance en mer. C'est le cas par exemple des aloses, des lamproies, du saumon atlantique, de la truite de mer ou de l'esturgeon européen. Ce groupe est celui rassemblant le plus d'espèces amphihalines en Europe. Quelle que soit l'espèce considérée, elles ont toute la particularité de (i) se reproduire en eau douce, (ii) migrer en mer soit sous forme de larve nouvellement éclosée, soit sous forme de juvénile déjà bien développé, (iii) passer plusieurs mois à quelques années en mer jusqu'à atteindre la maturité, puis (iv) retourner en eau douce au stade d'adulte mature pour se reproduire (McDowall, 2008) (Figure 1.13).
- les espèces thalassotoques qui se reproduisent en mer et réalisent l'essentiel de leur croissance en rivière. En Europe, on ne dénombre que trois espèces thalassotoques : l'anguille européenne, le mulot porc et le flet. Quelle que soit l'espèce, elles ont la particularité de (i) se reproduire en mer, (ii) migrer en estuaire ou en eau douce au stade juvénile, (iii) passer plusieurs mois à quelques années en estuaire ou en eau douce jusqu'à atteindre la maturité, et enfin (iv) retourner en mer au stade adulte mature pour se reproduire.

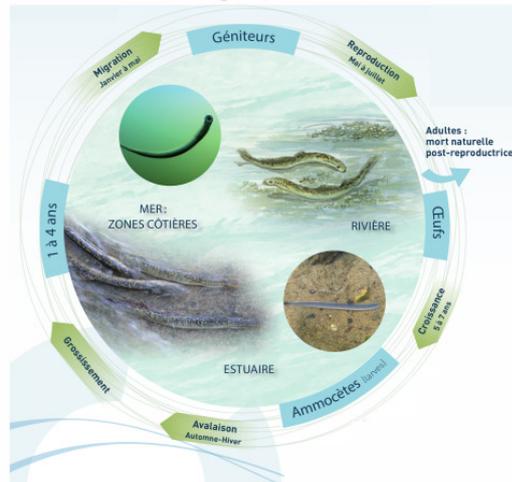
Dans ce travail de thèse, cinq espèces amphihalines seront étudiées : (i) l'alse feinte et la grande alose regroupées sous la dénomination *Alosa spp.*, car les suivis utilisés dans ce travail (*c.-à-d.* stations de comptage) ne permettent pas de différencier ces deux espèces, (ii) l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), (iii) la lamproie marine (*Petromyzon marinus*), (iv) le saumon atlantique (*Salmo salar*) et (v) la truite de mer (*Salmo trutta*) qui est une forme migrante de la truite commune (Figure 1.13).

Espèces potamotoques

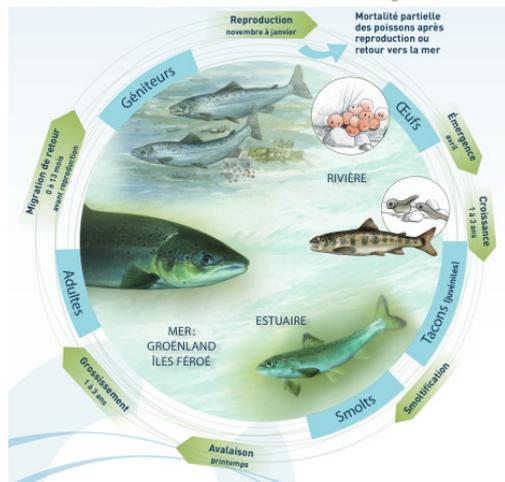
Les aloses (grande et feinte)



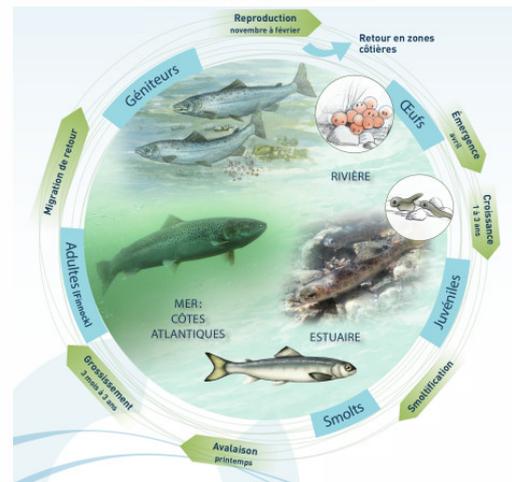
La Lamproie marine



Le saumon atlantique



La truite de mer



Espèce thalassotoque L'anguille européenne

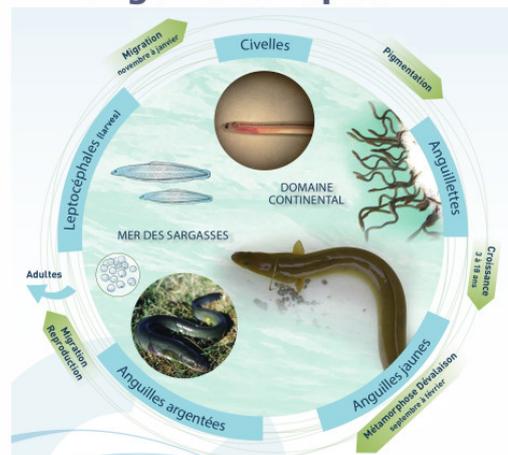


FIGURE 1.13 – Cycles de vie des espèces étudiées (source : LOGRAMI - Dessin : A. Laage et F. Dellerie - Photo : P. Jatteau - IRSTEA (alose), FDPPMA62 (truite de mer), LOGRAMI (anguille, lamproie, saumon et truite de mer)).

1.3.2 Évolution des abondances

Le classement 2019 de la liste rouge des espèces menacées en France (voir section 1.2.3), met clairement en évidence l'effondrement de plusieurs espèces amphihalines. Mais ce constat dépasse bien souvent le cadre national. De nombreux auteurs s'alarment d'ailleurs du déclin des poissons amphihalins dans de nombreuses parties du monde (Wolter, 2015; Mota *et al.*, 2016; Waldman *et al.*, 2016; Lambert *et al.*, 2018). Par exemple, Dekker (2003) met en évidence une baisse de 90% du recrutement européen en anguilles, tandis que Mota *et al.* (2016) rapportent une diminution de 90% des captures d'aloses dans la rivière Minho (péninsule ibérique) depuis les années 1950. Dans le bassin de la Gironde (France) Rougier *et al.* (2012) estiment, quant à eux, une diminution de géniteurs d'alose supérieure à 98% par rapport à la situation au milieu des années 1980. Concernant les lamproies (*Petromyzontidae*), Maitland *et al.* (2015) préviennent que plus d'un quart des espèces dans le monde sont menacées de disparaître dans leur milieu naturel. Le déclin du saumon est également attesté au niveau mondial avec, par exemple, la disparition du saumon du Pacifique dans environ 40% de son aire de répartition historique dans les états de Washington, Oregon, Idaho et Californie (Gresh *et al.*, 2000). Les auteurs évaluent une diminution en biomasse comprise entre 93 et 94% dans cette région.

1.3.3 Facteurs impactant les dynamiques de population des poissons amphihalins

Les poissons amphihalins ont un cycle de vie complexe, nécessitant des habitats variés et distants, ce qui engendre une grande accumulation de pressions tout au long de leur vie. La principale cause de la diminution des populations amphihalines est, de façon générale, la perte et/ou la fragmentation des habitats (Limburg and Waldman, 2009). Cette pression est principalement due à la construction des très nombreux seuils et barrages dans les rivières, qui empêchent ou réduisent les possibilités d'accéder aux zones de frayères des poissons potamotoques, et/ou réduisent les zones de croissance en rivière des poissons thalassotoques. Ainsi, dans le bassin de la Loire (France), Briand *et al.* (2015) estiment que les habitats actuels favorables à la reproduction et à la croissance du saumon atlantique ne représentent plus que 24,1% des surfaces productives historiques. Moriarty and Dekker (1997) considèrent de leur côté qu'en moyenne 25% des habitats de croissance pour l'anguille ont disparu, avec des pertes pouvant dépasser 90% pour la péninsule ibérique. Le rapport de l'ICES (2002) rappelle d'ailleurs que, après la seconde guerre mondiale, la construction de nouveaux barrages a été multipliée par quatre et que la période coïncide avec le déclin de la population d'anguille. L'évolution des abondances de grande alose dans la rivière Minho (péninsule ibérique) témoigne également de l'impact des ouvrages sur les populations de poissons amphihalins. En effet, à la suite d'une première série de construction de barrages dans les années 1950 et 60, le nombre d'aloses capturées par an par les pêcheries traditionnelles est passé d'environ 62 000 à 36 000 individus, avec un déclin subséquent à moins de 1 000 individus par an après construction et mise en service de tous les barrages (Taverny *et al.*, 2000). S'ajoute aux effets des obstacles à l'écoulement, la chenalisation parfois importante des cours d'eau et l'extraction de granulats qui ont profondément impacté la morphologie des rivières et le transport des sédiments, conduisant à la dégradation des habitats disponibles aux différents stades de vie (*par ex.* frayères, zones de croissance, abris) (Limburg and Waldman, 2009; Merg *et al.*, 2020). Une deuxième cause importante de déclin est la pêche de ces poissons. En effet, ces

espèces ayant souvent une forte valeur économique, la pression de pêche qu'elles subissent est importante, et se produit pour certaines espèces à la fois en mer et en eau douce. Ainsi, Limburg and Waldman (2009) rappellent que la surpêche est un facteur majeur expliquant la disparition presque complète de l'esturgeon européen autrefois répandu (Williot *et al.*, 2002). Elle serait également responsable en partie du déclin important de l'anguille européenne. Dekker (2019) fait en effet état de la mise en place à la fin du XIX^{ème} et début du XX^{ème} siècle d'une politique visant au développement d'une industrie de l'anguille dans une large partie de l'Europe. Le succès de ce développement a donné naissance à une pêche ciblée et efficace de l'anguille au milieu des années 1900, qui a de loin dépassé l'impact des pêcheries antérieures. Rappelons qu'aujourd'hui encore l'anguille est une espèce pêchée à tous les stades de sa vie continentale (ICES, 2019).

S'ajoute à ces deux pressions celle de la pollution des eaux. Ainsi, sur les 11 espèces amphihalines présentement historiquement dans le bassin de la Seine, sept étaient considérées comme ayant disparu au début des années 1990 du fait de l'effet conjoint de trois facteurs :

- l'aménagement du fleuve pour la modernisation de la navigation commerciale,
- l'édification des obstacles à l'écoulement,
- la pollution du fleuve qui atteint son maximum à la fin des années 1960 (Bel-liard *et al.*, 2009).

La pollution des eaux peut en effet jouer le rôle d'une véritable barrière chimique bloquant totalement ou partiellement les migrations (Limburg and Waldman, 2009). Néanmoins, à la faveur de l'amélioration notable de la qualité des eaux, une recolonisation naturelle des espèces amphihalines peut être observée (*par ex.* Rochard *et al.*, 2007; Perrier *et al.*, 2009; Gray *et al.*, 2016).

D'autres facteurs peuvent également influencer les dynamiques de population des poissons amphihalins comme (i) l'apparition d'espèces invasives (*par ex.* la propagation du silure en France prédateur, entre autres espèces, des poissons amphihalins), (ii) l'artificialisation des débits dans les bassins-versants (*par ex.* pour la production hydroélectrique), (iii) le prélèvement de l'eau dans les bassins-versants pour les besoins de l'agriculture, de l'industrie ou les réserves en eau potable, (iv) l'introduction et la propagation de maladies et parasites exogènes (*par ex.* le nématode *Anguillicola crassus*, un parasite de la vessie natatoire de l'anguille japonaise qui affecte gravement l'anguille européenne), ou (v) le changement climatique dont les effets s'ajoutent à l'ensemble des autres pressions (*par ex.* Costa-Dias *et al.*, 2009; Lackey, 2009; Drouineau *et al.*, 2018b).

1.3.4 Structuration des populations : le concept de « métapopulation »

Le concept de « métapopulation » a été proposé par Levins (1970) pour désigner une « population de populations ». Hanski and Gilpin (1991) précisent cette notion en indiquant qu'il s'agit d'un ensemble de populations locales qui interagissent via des individus se déplaçant parmi les populations. La notion de dispersion est ainsi au cœur de cette notion. L'engouement pour ce concept a été particulièrement important en écologie de la conservation suite à l'observation de l'augmentation de la fragmentation des habitats des espèces à larges aires de répartition. Ceci dans le but de mieux comprendre la dynamique de population de ces espèces afin d'enrayer leur déclin (Hanski and Gilpin, 1991; Jones, 2006). En effet, il est souvent admis que la structure en métapopulation confère un avantage aux populations en augmentant

leur persistance via des échanges d'individus entre populations. Une population ayant une forte dynamique de population serait ainsi en mesure de « secourir » une population en déclin, voire de recoloniser des habitats dans lesquels la population aurait disparue (Harrison, 1991; Bowlby and Gibson, 2019). La structure en métapopulation est ainsi perçue comme conférant une résilience à la variabilité environnementale ou à la perte d'habitat dans la mesure où des composantes de la population peuvent disparaître sans que l'ensemble de celle-ci ne s'éteigne (*par ex.* Wilcox *et al.*, 2006; Vuilleumier *et al.*, 2007; Bowlby and Gibson, 2019)

Il est communément admis que certaines espèces potamotoques sont structurées en métapopulation comme certaines espèces d'aloses et de salmonidés (Jones, 2006; Hasselman *et al.*, 2010; Waldman *et al.*, 2016). Ainsi, Schtickzelle and Quinn (2007) indiquent que le saumon du Pacifique, en particulier le saumon rouge (*Oncorhynchus nerka*), remplit les trois conditions de base pour être considéré comme structuré en métapopulation, à savoir :

- l'habitat de frai est distinct et les populations sont spatialement séparées,
- une certaine asynchronie est présente dans la dynamique des populations plus ou moins éloignées,
- la dispersion connecte les populations entre-elles car certains individus s'éloignent de leur population natale (*c.-à-d.* colonisation de nouveaux habitats).

De son côté, Randon (2016) étudie, à l'aide de modèles de réassignation bayésiens et de signatures microchimiques d'otolithes, le fonctionnement de la population de grande alose (*Alosa alosa*) répartie de la France au Portugal afin de déterminer si elle est structurée en métapopulation. Les résultats montrent que le retour à la rivière natale et l'errance à l'échelle des bassins-versants sont les deux stratégies privilégiées, même si des échanges à longues distances ont été mis en évidence. L'auteur conclut donc à une structuration en métapopulation. En revanche, les espèces thalassotoques, en particulier l'anguille, sont structurées en une seule et même population répartie de manière parcellaire dans une vaste zone (Jones, 2006; Palm *et al.*, 2009; Dannewitz *et al.*, 2005).

1.4 Les migrations : un moment clé dans le cycle de vie des poissons amphihalins

1.4.1 Pourquoi migrer ?

Pour faire face à la variabilité spatio-temporelle de leur environnement de nombreux organismes se dispersent ou migrent (Chalant *et al.*, 2019), et ce dans des groupes taxonomiques très différents (*par ex.* oiseaux, poissons, mammifères). Cependant, les migrations ont un coût pour les individus : coût énergétique, augmentation du risque de prélèvements par l'homme ou autres prédateurs (puisque en se déplaçant les individus deviennent plus facilement capturables), voire risque de ne pas trouver la disponibilité en nourriture dans le nouvel environnement (Chalant *et al.*, 2019). Les coûts sont d'autant plus forts que les migrations sont longues (Hodgson and Quinn, 2002). Les coûts énergétiques sont particulièrement importants car d'une part la migration est, elle-même une première source de consommation des réserves énergétiques à laquelle il faut ajouter, lorsqu'il s'agit de migration de reproduction, le fait que les individus consomment également de l'énergie pour la maturation des gonades (Bernatchez and Dodson, 1987; Hodgson and Quinn, 2002). S'ajoute à cela le fait que certaines espèces ne se nourrissent pas pendant ces périodes de migration

(c'est le cas par exemple du saumon atlantique) (Jonsson *et al.*, 1997); les individus utilisent alors les réserves constituées durant la phase de croissance. Si les migrations sont sources de consommation importante d'énergie et augmentent les risques de mortalité dues à la prédation, alors pourquoi migrer? D'après Gross (1987) le caractère migrant ne peut persister dans une population que si le bilan coût/bénéfice de la migration est meilleur que celui de la résidence (Morais and Daverat, 2016). Gross *et al.* (1988) posent l'hypothèse que les migrations entre eau douce et eau salée existent chez les poissons en raison des différences de disponibilité en nourriture entre ces deux milieux (Jensen *et al.*, 2019). Ainsi, bien que coûteuses et risquées, les migrations permettraient aux poissons d'avoir une meilleure croissance, comparée à celle qu'ils auraient s'ils restaient dans leur milieu d'origine. Ce phénomène expliquerait d'ailleurs qu'on dénombre dans les zones froides de l'hémisphère nord un grand nombre d'espèces potamotoques et assez peu d'espèces thalassotoques, alors qu'on observe l'inverse dans les zones tempérées chaudes et les tropiques en particulier dans l'hémisphère sud (McDowall, 1988; Lassalle, 2008) (Figure 1.14). En effet, les zones froides marines dans l'hémisphère nord sont connues pour être plus productives que les eaux douces de ces hautes latitudes (Gross *et al.*, 1988), tandis que près des tropiques la situation est inversée avec des rivières plus productives que les milieux marins (Gross *et al.*, 1988).

Mais d'autres explications ont été avancées par McDowall (2008) pour expliquer cette répartition. Ainsi, en remontant aux périodes glaciaires du Pléistocène (durant lesquelles toute vie dans les hautes latitudes de l'hémisphère nord était impossible) et à la dernière retraite glaciaire (-12 000 à -10 000 ans, qui a rendu à nouveau colonisable de vastes aires lacustres et dulçaquicoles), l'auteur pose l'hypothèse que les espèces potamotoques qui tolèrent bien les températures froides (elles s'étaient donc repliées à proximité de ces zones de glace) étaient bien positionnées pour coloniser ces nouveaux habitats disponibles.

Ce processus de recolonisation par des espèces potamotoques de zones libérées des glaces par l'augmentation des températures a d'ailleurs été récemment observé par Milner (1987) en Alaska. De plus, McDowall (2008) rappelle que les espèces potamotoques sont principalement des espèces supportant mal les températures élevées, ce qui permet d'expliquer leur faible présence dans les zones tempérées chaudes et les tropiques.

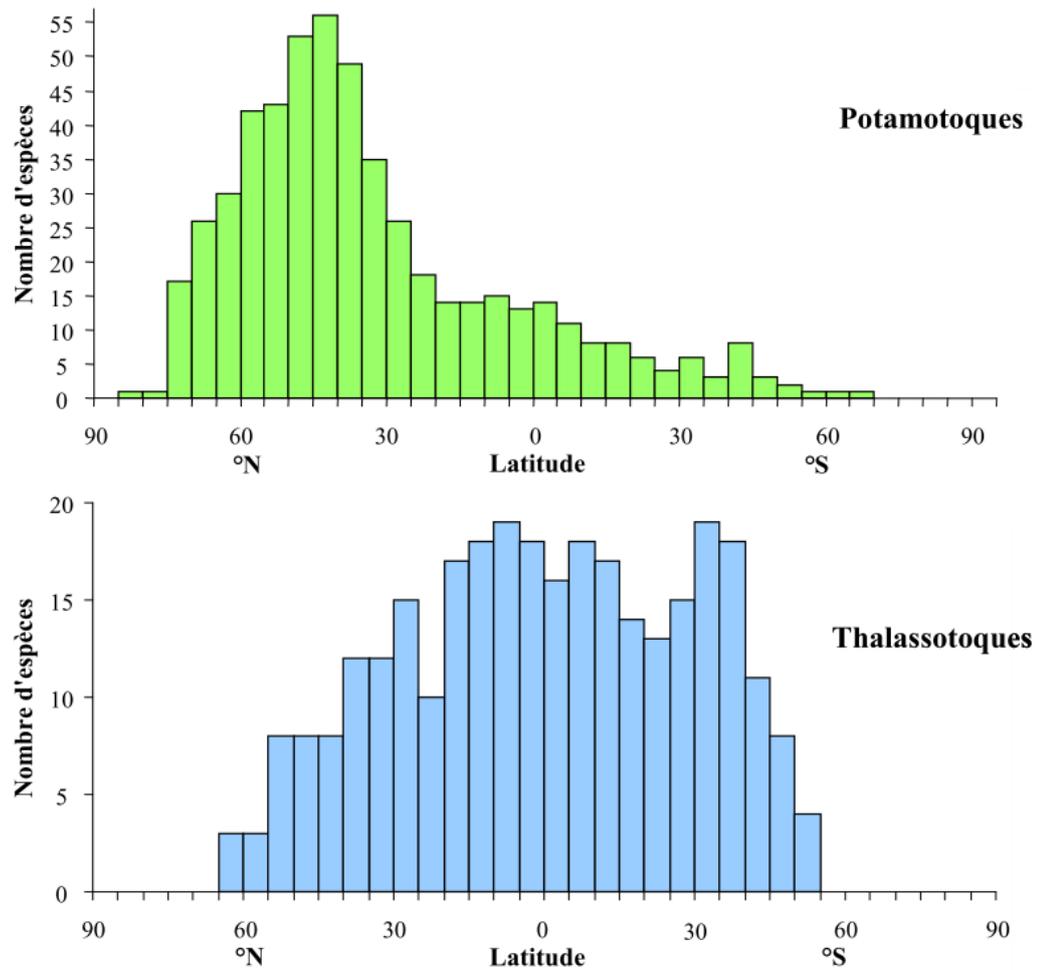


FIGURE 1.14 – Nombre d'espèces potamotoques et thalassotoques selon la latitude pour chaque intervalle de 5° de latitude (source : Lassalle 2008).

1.4.2 Quand migrer ?

Les migrations, bien que conférant un avantage aux individus (*par ex.* meilleure croissance), sont également sources de risques (*par ex.* augmentation de la prédation) voire de mortalité. Afin de limiter au maximum ces aspects négatifs, le moment de la migration est capital. En effet, il détermine le degré de chevauchement spatio-temporel avec d'autres espèces (*c.-à-d.* relation proies/prédateurs) ainsi que les conditions environnementales rencontrées, l'ensemble constituant des interactions écologiques vitales pour la survie et/ou la reproduction de ces espèces migratrices (Morais and Daverat, 2016).

Hansen and Jonsson (1989) montrent que le moment de la migration des smolts de saumon atlantique influence grandement la survie jusqu'au stade adulte des individus, avec une survie très faible pour les individus migrant à l'automne ou en hiver, probablement due à une prédation plus forte que celle s'effectuant sur les individus migrant au printemps. La migration vers les zones de croissance doit également correspondre à une disponibilité des proies dans ce milieu (*c.-à-d.* synchronie entre les exigences des prédateurs et la disponibilité des ressources). Plusieurs auteurs ont ainsi mis en évidence un lien entre le moment et l'intensité des événements d'upwelling (remontée d'eau profonde riche en nutriments provoquée par des vents marins forts) et la dynamique de population des prédateurs (Thompson *et al.*, 2012; Wells *et al.*, 2012, 2016; Sabal *et al.*, 2020). Wells *et al.* (2007) et Thompson *et al.* (2012) démontrent ainsi que l'upwelling a un effet positif et direct sur l'abondance du zooplancton et des poissons fourrages qui a, à son tour, un impact positif sur la croissance et la survie des poissons potamotoques.

Le calendrier de la migration de reproduction joue également un rôle important dans la dynamique de population puisqu'elle détermine chez certaines espèces (notamment aloses ou lamproie marine) le moment de la reproduction et donc de l'éclosion. Or le moment de l'éclosion doit correspondre à un pic des ressources trophiques des milieux afin que les larves puissent se nourrir et grandir (Quinn and Adams, 1996). Ainsi, le succès de la reproduction dépend à la fois des bonnes conditions (notamment environnementales) durant la migration de reproduction afin d'optimiser la survie des géniteurs, et à la fois des bonnes conditions existantes lors de l'éclosion et de l'émergence de la progéniture (en particulier disponibilité en nourriture et/ou faible densité de prédateurs). Plusieurs auteurs émettent ainsi l'hypothèse que, pour les espèces à temps d'incubation court (*par ex.* aloses), les géniteurs ont la possibilité d'ajuster leur calendrier de reproduction en fonction des conditions environnementales rencontrées afin d'optimiser à la fois leur survie et celle de leurs progénitures. Pour les autres espèces (*c.-à-d.* les espèces ayant des temps d'incubation plus long, comme le saumon atlantique par exemple), le moment de la reproduction serait plutôt basé sur des fenêtres moyennes favorables, avec un calendrier de reproduction moins variable (Quinn and Adams, 1996; Beaugrand and Reid, 2012; Carr Harris *et al.*, 2018).

1.4.3 Les facteurs influençant les migrations

Plusieurs facteurs sont susceptibles d'influencer les migrations. Seront à ce titre développés les facteurs internes aux espèces, les facteurs environnementaux et enfin les facteurs anthropiques.

Les facteurs internes

La taille des individus, le stade de maturation, l'état énergétique, le sexe, le contrôle hormonal et le niveau de stress peuvent être des facteurs affectant la migration, en plus des facteurs environnementaux (Thorstad *et al.*, 2007; Gahagan *et al.*, 2010).

Ces facteurs intrinsèques sont parfois appelés « motivation à migrer » (Thorstad *et al.*, 2007). Ainsi, au sein d'une population, les individus peuvent répondre différemment à un même stimulus, en raison de différences de motivation qui affectent directement leur capacité à agir (Lucas and Baras, 2008). Plusieurs auteurs ont, par ailleurs, mis en évidence une augmentation de la « motivation à migrer » lorsque le moment de la reproduction approche, avec par exemple des tentatives plus franches pour passer un obstacle, ou une diminution des comportements de replis vers l'aval et d'arrêt de migration (Thorstad *et al.*, 2007; Hagelin *et al.*, 2016). Ainsi, la réponse des individus à un stimulus favorable aux migrations (*par ex.* abiotique) ne sera pas la même chez tous les individus ce qui induit une certaine variabilité par exemple dans les dates de migration.

Dahl *et al.* (2004) montrent que les femelles de saumon atlantique arrivent 18 jours plus tôt que les mâles dans la rivière Dalälven en Suède, tandis que Beckman *et al.* (1998) font ressortir que les smolts de saumon quinnat (*Oncorhynchus tshawytscha*) ayant la plus grande taille et/ou la meilleure croissance migrent plus tôt que les autres. Ce lien entre taille des individus et dates de migration chez les saumons est également bien connu pour la migration anadrome avec une migration plus précoce des individus ayant passé le plus grand nombre d'hivers en mer et une migration plus tardive pour les individus n'ayant passé qu'un hiver en mer (Jonsson *et al.*, 1990b).

Enfin, plusieurs études réalisées en Écosse, Norvège, Finlande et Alaska ont indiqué que chez les saumons, les dates de migration étaient un trait hérité (Jonsson *et al.*, 1990a; Hansen and Jonsson, 1991; Stewart *et al.*, 2002; Vähä *et al.*, 2011; Kovach *et al.*, 2012; Todd *et al.*, 2012; Carlson and Seamons, 2008). Cependant, une variabilité au sein des populations est souvent observée à la fois au sein d'une population mais aussi entre les populations (Koch and Narum, 2020). Si la variabilité au sein des populations (*c.-à-d.* entre individus) est souvent expliquée par des différences dans la « motivation à migrer », la variabilité entre populations est, quant à elle, souvent expliquée par l'adaptation des populations aux conditions spécifiques des milieux fréquentés (Manhard, 2016). Au contraire, la variabilité entre les individus permet, en partie, de compenser la variabilité environnementale avec par exemple un échelonnement des dates de migration qui permet de ne pas faire entrer tous les individus d'une même population dans un même milieu au même moment (Hovel *et al.*, 2019). De même l'adaptation locale des populations favorise la diversité génétique entre populations d'une même espèce, ce qui pourrait lui offrir de meilleures chances de résilience face au changement climatique (Manhard *et al.*, 2018).

Les facteurs environnementaux

Les facteurs environnementaux influençant les dates de migration peuvent être de deux types (i) biotiques tels que la modification de la disponibilité en nourriture ou le comportement des congénères et (ii) abiotiques tels que les changements saisonniers de température et de photopériode (Gahagan *et al.*, 2010).

Du fait du manque de données sur les paramètres biotiques, seuls les facteurs abiotiques ont été analysés dans cette étude. Il s'agit d'ailleurs des paramètres les plus

souvent évoqués dans la littérature. En effet, de nombreuses études ont montré que les migrations des poissons amphihalins étaient fortement influencées par les paramètres abiotiques, en particulier la température de l'eau, que ce soit en rivière ou en mer, ainsi que le débit (Jonsson, 1991; Quinn *et al.*, 1997; Edeline *et al.*, 2006; Jonsson and Jonsson, 2009; Moore *et al.*, 2012; Kovach *et al.*, 2016). Ces paramètres pourraient à la fois déclencher les migrations (en particulier pour les migrations catadromes) (Jonsson and Jonsson, 2009; Sykes *et al.*, 2009; Aldvén *et al.*, 2015; Jonsson and Jonsson, 2018), stimuler l'entrée en rivière des adultes (Thorstad *et al.*, 2007), influencer les vitesses de migration (Salinger and Anderson, 2006; Jonsson and Jonsson, 2009; Hvas *et al.*, 2017) et provoquer des arrêts de migration lorsque les conditions sont défavorables (Baisez *et al.*, 2011; Keefer *et al.*, 2018). Holtby *et al.* (1989) ont, par exemple, étudié la migration des smolts de saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*) pendant neuf années consécutives à Carnation Creek (Canada). Ils ont constaté que la variabilité des températures des cours d'eau représentait 60% de la variabilité de la date moyenne d'émigration des smolts dans cette rivière (Jonsson and Jonsson, 2009). Mais le lien entre date de migration et température de l'eau pourrait se révéler bien plus complexe.

Ainsi, Jonsson and Jonsson (2018) montrent que les calendriers de migration anadrome du saumon atlantique pourraient être influencés par les températures durant la phase d'incubation des œufs. Une température plus chaude de 3°C par rapport aux températures habituellement rencontrées durant la phase d'incubation engendrerait ainsi, environ 2 semaines de retard dans le calendrier des migrations de retour des adultes. Le lien entre calendrier de migration et température de l'eau a été également montré sur d'autres espèces amphihalines comme l'aloise par exemple. Acolas *et al.* (2006) observent pour la grande aloise dans la rivière Aulne (France), que l'activité de migration augmente avec l'augmentation de la température de l'eau et la diminution du débit et qu'elle ralentit lorsque la température de l'eau diminue, qu'il y ait ou non diminution des débits.

Au-delà de l'influence de la température de l'eau en rivière, Cobb (2020) met en avant l'influence importante de la température en mer qui est le premier paramètre expliquant, dans son étude sur l'aloise américaine en Nouvelle-Angleterre, les arrivées de plus en plus précoces en rivière de ce poisson durant les 30 dernières années. D'autres facteurs, bien que moins souvent attestés, pourraient également influencer les migrations des poissons amphihalins. C'est le cas par exemple de la phase lunaire ou de la durée de l'ensoleillement, mais également de la pression atmosphérique, de la salinité, des vents ou des courants marins. Thomson and Hourston (2011) étudient les facteurs influençant les dates d'entrée des saumons rouges (*Oncorhynchus nerka*) dans la rivière Adams et dans Weaver Creek (Canada). Ils observent, pour les populations de la rivière Adams, que la corrélation est maximale entre le moment d'entrée des saumons et les vents du large, de sorte que plus le vent est faible dans la direction des courants de surface dominants au début du mois de juillet, plus l'entrée dans la rivière est précoce à la fin de l'été. Pour les populations de Weaver Creek, la corrélation est maximale avec la salinité, de sorte que, plus la salinité de surface le long de la côte en août est faible, plus l'entrée dans la rivière est précoce.

De son côté, Hasegawa (2012) met en évidence un lien entre vitesse de migration et phase lunaire. Ainsi les saumons rouges au large de la côte de l'océan Pacifique d'Hokkaido et du nord de Honshu (Japon) augmenteraient leur vitesse de migration durant les phases de pleine lune comparativement aux autres phases lunaires. D'autres effets des phases lunaires ont été rapportés comme des entrées plus massives en rivière durant la pleine lune pour les adultes de saumon atlantique (*Salmo salar*) (Kuparinen *et al.*, 2009). De même ont été observés des passages plus marqués

des smolts de saumons du Pacifique (*c.-à-d.* saumons quinnat, coho et rouges), en eau salée avec présence d'un ouvrage, lors de l'apogée lunaire¹ ou de la première phase lunaire plutôt que durant les autres phases en incluant pleine lune et nouvelle lune (DeVries *et al.*, 2004). Cela s'expliquerait par le fait que durant ces périodes la gravitation lunaire est plus faible sur les plans d'eau et faciliterait le passage des smolts.

Les facteurs anthropiques

S'ajoute à l'ensemble des pressions évoquées précédemment celles, et non des moindres, des activités humaines. Qu'il s'agisse de pêche, d'édification de seuils et de barrages, de gestion quantitative de l'eau, de pollution des rivières qui alimente la formation des bouchons vaseux aux estuaires ou encore des pratiques d'aquaculture, l'empreinte humaine est forte sur ces milieux et vient perturber, en particulier, les migrations des espèces amphihalines dans les estuaires et dans les rivières. Le recensement des obstacles à l'écoulement par l'office français de la biodiversité (OFB) en 2020, fait état de plus de 106 000 seuils ou barrages en France métropolitaine. Ces ouvrages impactent les migrations des poissons de diverses manières (i) retard ou arrêt de la migration anadrome lié à la recherche de voies de franchissement, (ii) blessures des poissons à comportement de saut (notamment truite et saumon) lorsque ceux-ci essaient de franchir l'ouvrage en sautant, (iii) perte dans les retenues des barrages, en particulier lors de la dévalaison, (iv) mortalité aux ouvrages hydroélectriques lors du transit des poissons dans les turbines si l'ouvrage n'est pas efficacement pourvu de grilles de protection, (v) blessures voire mortalité des poissons lors de la dévalaison d'un ouvrage non pourvu de goulotte de dévalaison, (vi) surexposition à la pêche et à la prédation des individus accumulés à proximité des ouvrages (les individus étant en recherche de voies de passage, ils deviennent plus vulnérables et exposés) (Larinier, 2002). Thorstad *et al.* (2007) indiquent ainsi que même des ouvrages ne semblant pas causer de difficulté particulière de migration peuvent engendrer des retards importants, voire des arrêts de migration. Ovidio and Philippart (2002) montrent dans leur étude sur l'impact des petits seuils dans la rivière Meuse (Belgique) que sur six espèces de poissons dont le saumon atlantique, un seuil vertical de 45 cm de hauteur peut se révéler insurmontable pour les salmonidés si la profondeur sous le barrage est insuffisante. La succession d'ouvrages, même de faibles hauteurs, sur une rivière peut ainsi être de nature à réduire les « motivations à migrer » des individus (Thorstad *et al.*, 2007).

Plus récemment, quelques études ont fait état de l'impact des pêcheries sur la modification des calendriers des espèces amphihalines. Ainsi les mesures d'ouverture et de fermeture de la pêche mises en place pour protéger les espèces, peuvent induire une sélection artificielle pour des individus à migration tardive ou précoce (Quinn *et al.*, 2007; Tillotson and Quinn, 2017) (Figure 1.15). Pour que ces mesures n'entraînent pas une baisse de diversité génétique et donc de résilience des populations en lien avec le changement climatique, ces mesures de régulation de la pêche (*par ex.* ouverture/fermeture, quota, limitation de l'effort de pêche) doivent être définies de façon à générer le moins de sélection possible. En ce sens, l'instauration de quota journalier ou de limitations de l'effort de pêche semblent être des mesures n'induisant pas ou peu de sélection sur les calendriers de migration des espèces (Figure 1.15).

Du fait de la diminution importante de leurs effectifs, de nombreuses populations de salmonidés sont soutenues par des programmes de repeuplement. La plupart du

1. L'apogée lunaire correspond au moment où la lune est la plus éloignée de la Terre

temps, des individus sont capturés dans le milieu naturel afin d'être reproduits en pisciculture pour obtenir une progéniture qui est relâchée à différents stades (*par ex.* au stade œuf, alevin non-nourri, alevin nourri, tacon ou smolt). Or, plusieurs auteurs attirent l'attention sur les possibles sélections réalisées lors de ces reproductions artificielles et notamment sur les sélections de phénologie migratoire (*par ex.* Quinn *et al.*, 2002; Herbold *et al.*, 2018; Tillotson *et al.*, 2019). Tillotson *et al.* (2019) montrent ainsi des différences dans les dates de migration entre les individus prélevés pour la pisciculture et les individus restés dans le milieu naturel de 3,9 jours en moyenne par an (les individus de pisciculture se reproduisant plus tôt que les individus sauvages).

Enfin, la gestion quantitative de l'eau dans les bassins-versants ainsi que, de façon plus générale, l'occupation des sols ont des effets négatifs sur la quantité mais aussi la qualité de l'eau des rivières, qui à leur tour impactent les migrations des poissons amphihalins. Sturrock *et al.* (2020) mettent ainsi en évidence un lien entre d'une part des débits plus faibles et moins variables et d'autre part la diminution des migrations des juvéniles et adultes de saumons quinnat dans la rivière Stanislaus (USA), une rivière aux débits très régulés dont plus de 50% des habitats historiques du saumon sont maintenant bloqués par des barrages. Un large éventail de contaminants d'eau douce issus de l'agriculture et de l'industrie intensives, peuvent également avoir une influence sur les migrations des poissons amphihalins (Thorstad *et al.*, 2012). Moore *et al.* (2007) montrent ainsi que l'exposition des smolts à des concentrations en atrazine à hauteur de $5 \mu\text{g.l}^{-1}$ pendant 81 jours, réduit l'activité de migration de ces individus. De leur côté, Maes *et al.* (2008) et Tétard *et al.* (2016) ont établi que le bouchon vaseux de l'estuaire pouvait avoir pour conséquence de bloquer la migration anadrome des aloses pendant les phases d'hypoxie. Les individus se repliant dans des zones aval voire retournant en mer en attendant des conditions plus favorables pour reprendre leur migration. Au delà de l'effet barrière des pollutions, Thorstad *et al.* (2007) notent que lorsque les poissons n'ont pas de possibilité d'éviter les eaux de mauvaise qualité, cela peut affecter leur capacité de nage et donc impacter leurs migrations (Ytrestøyl *et al.*, 2001).

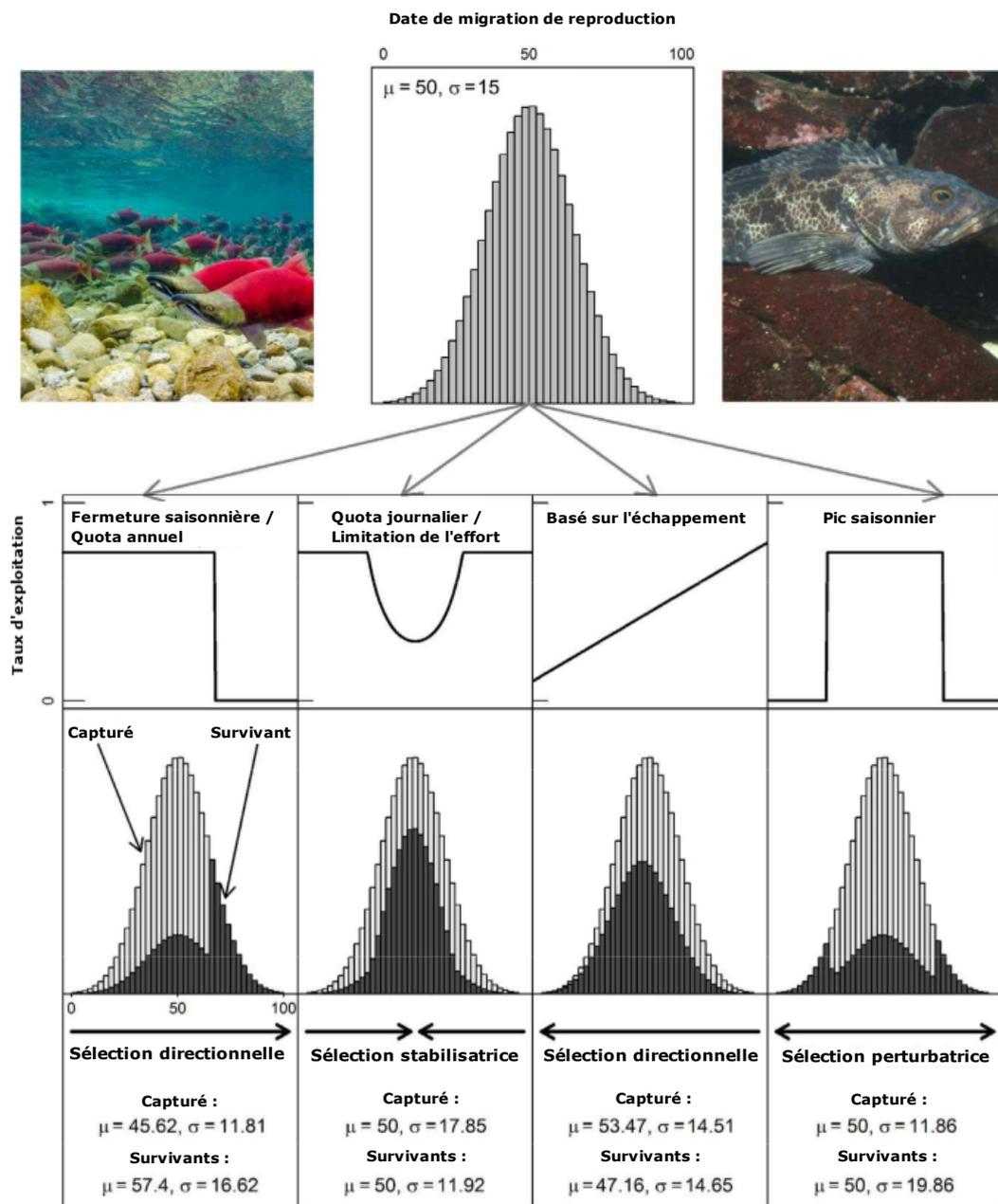


FIGURE 1.15 – Pression sélective sur les calendriers de migration normalement distribués en réponse à plusieurs régimes de pêche. La rangée du haut montre la distribution des fréquences du calendrier de migration de reproduction dans une situation sans pêche, ainsi que les paramètres de distribution. La deuxième ligne montre les tendances temporelles des captures pour différents régimes de pêche. La troisième ligne montre la distribution de fréquence résultante pour les individus capturés et non-capturés. La rangée du bas indique le type de sélection résultante et les paramètres de la distribution temporelle des individus non-capturés; μ = moyenne, σ = écart type (source : Tillotson and Quinn (2017) - Crédits photo : Image de gauche : Morgan Bond - saumon rouge lors de sa migration de frai. Image de droite : Tom Quinn - morue-langue mâle gardant un nid.)

1.5 L'empreinte du changement climatique sur les poissons amphihalins

À la section 1.3.3 et dans le paragraphe sur les pressions anthropiques de la section 1.4.3, nous avons mis en avant un certains nombres de pressions liées aux activités humaines qui impactent de façon importante à la fois les dynamiques de population des espèces amphihalines et leurs calendriers de migration (*par ex.* obstacles à l'écoulement, pêche, pollution). Ces pressions agissent à des échelles plutôt locales, en particulier à celle des bassins-versants.

À l'ensemble de ces pressions s'ajoute celle du changement climatique agissant à une échelle beaucoup plus globale, à la fois en mer et dans les rivières, c'est-à-dire dans l'ensemble des habitats fréquentés par ces espèces. Or, plusieurs auteurs indiquent que ces pressions locales et globales peuvent agir en synergie (*par ex.* Hinojos Mendoza, 2014; Almodóvar *et al.*, 2018; Shin, 2018), rendant bien souvent complexe l'identification des facteurs d'influence.

Dans cette section, nous allons donc nous intéresser aux modifications de l'environnement sous l'effet du changement climatique, ainsi qu'aux réponses observées des poissons amphihalins à ces modifications. Néanmoins, il est important de garder en tête que ces réponses des espèces amphihalines peuvent provenir de l'effet conjoint des pressions anthropiques (agissant à l'échelle locale) et du changement climatique.

Les poissons amphihalins sont des animaux intéressants pour étudier l'impact du changement climatique non seulement parce qu'ils ont un cycle de vie complexe, induisant l'utilisation d'habitats variés et plus ou moins distants, mais également parce que ce sont des animaux ectothermes, *c.-à-d.* qu'ils ne produisent pas de chaleur interne et dépendent donc de la température du milieu dans lequel ils vivent. Leur incapacité à produire de la chaleur les rendent ainsi particulièrement sensibles aux variations de température de leurs milieux de vie.

1.5.1 Modification de l'environnement

IPCC (2018) estime que les activités humaines ont causé un réchauffement planétaire d'environ 1°C (0,8°C - 1,2°C) au dessus des températures de l'ère pré-industrielle. Si le rythme actuel se poursuit, l'augmentation des températures devrait atteindre 1,5°C entre 2030 et 2052. On note cependant que cette augmentation de température n'est homogène ni spatialement ni temporellement (saisons) avec des régions du globe présentant des augmentations de température deux à trois fois plus élevées que la moyenne mondiale, comme par exemple l'Arctique. Dans le même temps, (i) le niveau de la mer s'est élevé en moyenne de 0,19 mètre (0,17 - 0,21) entre 1901 et 2010, (ii) l'étendue de la mer de glace dans l'Arctique a diminué de 3,5% à 4,1% par décennie au cours de la période 1972-2010, (iii) les océans se sont acidifiés depuis le début de l'ère industrielle (+26%) dû à l'absorption de CO₂, (iv) les précipitations ont augmenté sur les zones terrestres des moyennes latitudes de l'hémisphère Nord, et (v) la salinité de la surface des océans s'est modifiée depuis les années 1950 avec une tendance à l'augmentation de salinité là où elle était déjà élevée (évaporation) et à la diminution là où elle était faible (précipitation) (IPCC, 2014) (Figure 1.16). Non seulement les observations moyennes climatiques ont augmenté mais l'intensité des événements extrêmes augmentent également et deviennent plus fréquents. Ainsi, la probabilité d'occurrence des canicules a plus que doublé dans certaines régions du

globe. La multiplication et l'amplification de ces événements extrêmes (canicules, sécheresses, inondations, cyclones et incendies de forêt) exposent et fragilisent les écosystèmes tout comme les sociétés humaines (IPCC, 2014). En effet, bien que la Terre ait connu de profondes modifications climatiques par le passé, la magnitude et la vitesse des changements climatiques actuels pourraient être dix fois supérieures au réchauffement constaté depuis le dernier maximum glaciaire (Comte, 2013). Selon certaines projections de IPCC (2014), la température moyenne du globe pourrait augmenter de 4°C à l'horizon 2100. Les efforts à fournir pour limiter cette augmentation de température et éviter d'atteindre ces 4°C sont conséquents et nécessitent de profondes modifications dans nos modes de vie. Ainsi pour ne pas dépasser les 1,5°C d'augmentation de température, il est impératif de diminuer d'ici 2030 les émissions nets de CO₂ dues à l'activité humaine de 45% par rapport au niveau de 2010 et de passer à zéro net d'ici 2050. Pour limiter le réchauffement climatique à 2°C maximum, il serait nécessaire de diminuer les émissions de CO₂ de 25% d'ici 2030 et d'atteindre le zéro net d'ici 2070 (IPCC, 2018).

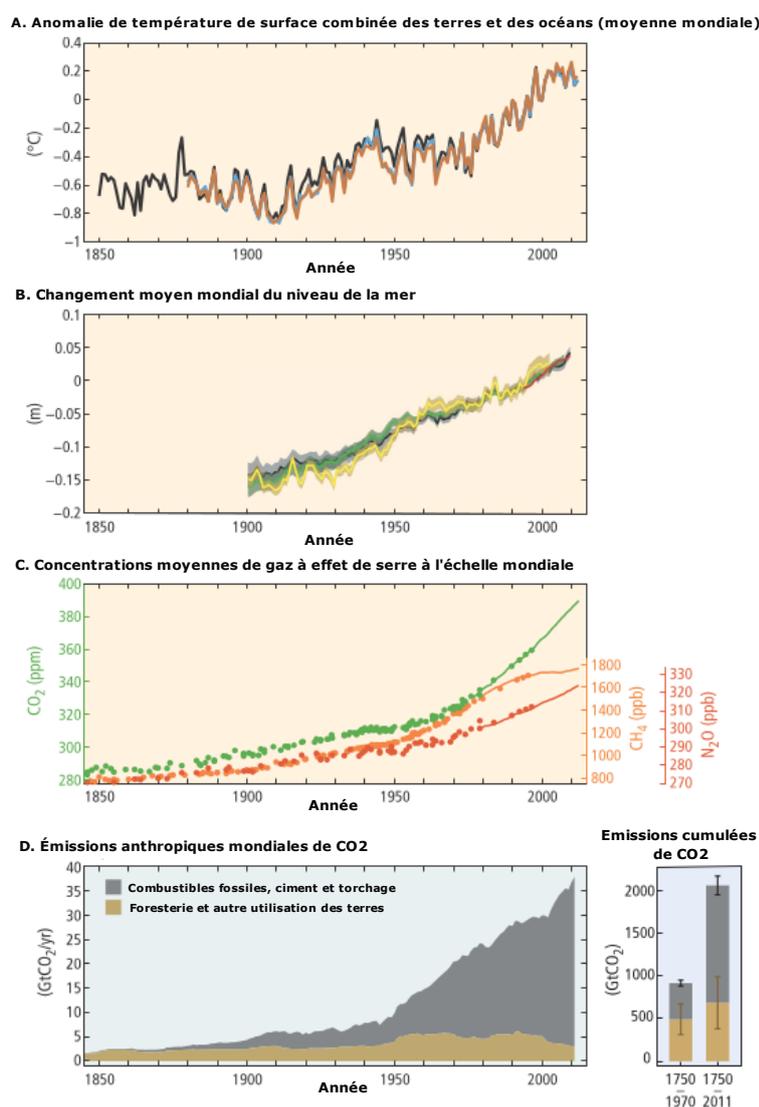


FIGURE 1.16 – Observations (panneaux A, B, C) et autres indicateurs (panneau D) d'un système climatique mondial en évolution. A : anomalies combinées de température de surface des terres et des océans en moyenne annuelle et mondiale par rapport à la moyenne sur la période 1986 à 2005. Les couleurs indiquent des jeux de données différents. B : Changement moyen annuel et global du niveau de la mer par rapport à la moyenne sur la période 1986 à 2005 dans le jeu de données le plus ancien. C : Concentrations atmosphériques des gaz à effet de serre en dioxyde de carbone (CO₂, vert), méthane (CH₄, orange) et protoxyde d'azote (N₂O, rouge) déterminées à partir des données sur les carottes de glace (points) et les mesures atmosphériques directes (lignes). D : Émissions anthropiques mondiales de CO₂ provenant de la foresterie et d'autres utilisations des sols ainsi que de la combustion fossile, de la production de ciment et du torchage. Les informations quantitatives sur les séries chronologiques des émissions de CH₄ et N₂O de 1850 à 1970 sont limitées. Les émissions cumulées de CO₂ de ces sources et leurs incertitudes sont indiquées sous forme de barres et de moustaches sur le côté droit. (source : Traduit d'après IPCC 2014).

1.5.2 Les réponses des poissons amphihalins face au changement climatique

Le changement climatique est aujourd'hui largement reconnu comme facteur de nombreuses modifications dans le monde du vivant (IPBES, 2019; Trisos *et al.*, 2020; Weiskopf *et al.*, 2020). Dans ce contexte, les espèces migratrices semblent particulièrement vulnérables, car elles sont affectées à la fois par le changement des écosystèmes qu'elles habitent et par celui de leurs voies de migration (Robinson *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2017). Face à ces modifications importantes, les organismes n'ont que 4 possibilités : « se déplacer, s'adapter, s'acclimater ou mourir » (Beever *et al.*, 2017).

« Se déplacer » renvoie ici à la possibilité qu'ont les individus de modifier leur aire de distribution avec une possible redistribution plus au Nord (voir plus bas, le paragraphe sur la modification de l'aire de distribution des espèces).

« S'adapter » renvoie à la possibilité qu'ont les organismes de modifier leur fonctionnement. Ces modifications peuvent être génétiques (*c.-à-d.* évolution des caractères adaptatifs par sélection (Lefèvre *et al.*, 2015)) ou non. Les adaptations non génétiques recouvrent principalement les modifications comportementales (*par ex.* l'acclimatation qui permet aux animaux de s'adapter rapidement aux conditions environnementales changeantes (Beever *et al.*, 2017)), et la plasticité phénotypique qui permet l'adaptation des performances via la production de phénotypes différents adaptés à l'environnement (*par ex.* modification des moments-clés des cycles de vie des espèces comme le calendrier de migration — voir plus bas le paragraphe sur la modification de calendriers des moments clés du cycle de vie des espèces). Il est à noter que ces différentes stratégies ne sont pas mutuellement exclusives (Grenier, 2011).

Enfin « mourir » constitue la dernière possibilité lorsque les organismes n'ont pas pu se déplacer, s'adapter ou s'acclimater, ou que les modifications n'étaient pas suffisantes pour permettre leur survie. Ceci peut conduire au déclin voire à l'extinction des populations ou des espèces.

Modification de l'aire de distribution des espèces

L'aire de distribution d'une espèce définit les zones et les gammes de conditions environnementales dans lesquelles se trouvent toutes les populations d'une espèce. Or le réchauffement climatique induit le déplacement de ces enveloppes climatiques soit vers les pôles, soit vers des altitudes plus élevées pouvant entraîner le déplacement des espèces si ces dernières ont des capacités de dispersion suffisantes et si les ressources alimentaires sont disponibles dans ces nouvelles enveloppes climatiques (Lassalle, 2008).

Les changements de distribution des espèces vers le nord ont été assez largement relatés dans la littérature que ce soit basé sur des méta-analyses appliquées à divers écosystèmes et espèces (*par ex.* Parmesan and Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Poloczanska *et al.*, 2013), à des observations de modification de distribution des espèces (*par ex.* Dulvy *et al.*, 2008; Dufour *et al.*, 2010; Comte and Grenouillet, 2013; Maire

et al., 2019), ou à des projections reposant sur différents types de modèles² (par ex. Chu et al., 2005; Lassalle, 2008; Zuiden et al., 2016; Hansen et al., 2017).

Dans sa revue de littérature sur le sujet, Comte et al. (2013) indiquent que l'ampleur des effets observés est en moyenne près de huit fois plus élevée que les effets prédits, mais qu'une bonne cohérence existe entre les tendances générales observées et prédites de la distribution des poissons.

Concernant les poissons amphihalins, les études sur les modifications de distribution se sont surtout focalisées sur les salmonidés (Comte et al., 2013), car ils s'agit à la fois d'espèces à forte valeur économique et d'espèces d'eau froide pour lesquelles on peut donc anticiper des changements dans un contexte de réchauffement climatique. Les effets rapportés ou attendus du changement climatique sur l'aire de distribution de ces espèces seraient :

- une contraction de leurs habitats (par ex. Lassalle and Rochard, 2009; Abdul-Aziz et al., 2011; Kaeriyama et al., 2014; Isaak et al., 2018),
- une possible distribution plus au nord (par ex. Reist et al., 2006; Lassalle and Rochard, 2009; Healey, 2011; Nielsen et al., 2013; Kaeriyama et al., 2014; Isaak et al., 2018; Hume et al., 2020)
- un déclin des populations au sud concomitant avec une augmentation des abondances des populations au nord (par ex. Healey, 2011; Hedger et al., 2013).

Ainsi, Abdul-Aziz et al. (2011) projettent une diminution des habitats d'été du saumon rouge (*Oncorhynchus nerka*) dans l'océan Pacifique Nord, la mer de Béring et une partie de l'océan Arctique de 38% et de 86% pour les habitats d'hiver du saumon quinnat (*Oncorhynchus tshawytscha*), en utilisant le scénario « moyen » des émissions de gaz à effet de serre de la région fournit par l'IPCC (scénario A1B). De leur côté, Lassalle and Rochard (2009) analysent la distribution des poissons amphihalins en Europe en 1900, puis se basant sur les facteurs environnementaux expliquant au mieux cette répartition, projettent l'aire de répartition de ces espèces à l'horizon 2100 dans un contexte de changement climatique. Les résultats montrent que pour cinq espèces il n'y a que peu, voire aucun changement, que trois espèces gagnent des habitats au nord et que 14 espèces perdent des habitats sans en trouver d'autres ailleurs (c.-à-d. contraction de l'aire de répartition). Les trois espèces dont l'aire de répartition prédite augmente (principalement vers le Nord) sont l'aloise feinte (*Alosa fallax*), l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et la brème de la mer noire (*Vimba vimba*). Ces espèces pourraient potentiellement apparaître dans 12%, 12% et 26% des bassins étudiés (196 bassins), respectivement.

Modification des calendriers des moments clés du cycle de vie des espèces

Pour accomplir leur cycle de vie, les poissons amphihalins migrent de l'eau douce vers l'eau salée (c.-à-d. migration catadrome) et de l'eau salée vers l'eau douce (c.-à-d. migration anadrome). Ces migrations sont influencées, en particulier, par des facteurs environnementaux (voir section 1.4.3) qui leur permettent d'accomplir ces moments-clés de leur cycle de vie au moment optimal, à la fois pour les géniteurs et pour leurs progénitures.

Dans ce contexte, l'empreinte du changement climatique est particulièrement visible via la modification des calendriers de migration de ces espèces et de nombreuses

2. Modèles (i) physiologiques basés sur les préférences thermiques des espèces, (ii) de distribution reposant à la fois sur les préférences thermiques des espèces mais également sur d'autres facteurs en lien avec l'habitat, ou (iii) empiriques, destinés à capturer les mécanismes et basés sur une combinaison complexes de prédictors incluant l'hydrologie

études ont rapporté ces changements (*par ex.* Quinn and Adams, 1996; Ellis and Vokoun, 2009; Kovach *et al.*, 2015). La plupart des études mettent en évidence des modifications dans le sens d'une avancée des dates de migration, en cohérence avec le schéma général d'avancée notamment des événements printanniers (Parmesan and Yohe, 2003; Ahas and Aasa, 2006), et ce dans les deux sens de migration. Ainsi, Otero *et al.* (2014) déterminent des avancées de migration de 2,5 jours par décennie pour la migration des smolts de saumon atlantique (*Salmo salar*) dans le bassin de l'océan Nord-Atlantique (67 rivières), tandis que Quinn and Adams (1996) rapportent des avancées de l'ordre de 6,9 jours par décennie pour l'alose savoureuse (*Alosa sapidissima*) dans la rivière Columbia (USA) et que Tillotson and Quinn (2017) indiquent des avancées de la migration anadrome des saumons rouges (*Oncorhynchus nerka*) de 12,6 jours par décennie dans la rivière Cedar (USA).

Malgré ce schéma assez répandu d'une avancée des dates de migration, quelques auteurs ont mis en avant des retards dans les dates de migration des espèces amphihalines (Valiente *et al.*, 2011; Bal *et al.*, 2017). Hodgson *et al.* (2006) indiquent ainsi dans leur étude sur 46 populations de saumon rouge au Canada que les calendriers de migration anadrome étaient, selon les populations étudiées, avancés (jusqu'à -6.5 jours par décennie), retardés (jusqu'à +12,7 jours par décennie), ou inchangés (*c.-à-d.* pas de modification statistiquement significative).

De nombreuses questions se posent à la fois sur le fait de savoir si ces décalages de dates de migration sont suffisants par rapport à la rapidité avec laquelle les variables de l'environnement évoluent (Reed *et al.*, 2011; Wong and Candolin, 2015; Staudinger *et al.*, 2019) et sur les implications de ces modifications sur la chaîne trophique avec de nombreuses inquiétudes quant aux décalages non synchrones entre proie et prédateurs pouvant conduire à des déclinés marqués des espèces prédatrices (Visser and Both, 2005; Miller-Rushing *et al.*, 2010; Asch, 2015; Thackeray *et al.*, 2016).

Synchronisation des populations

Récemment, plusieurs auteurs se sont alarmés de l'accroissement du risque d'extinction des populations structurées en métapopulation face aux changements climatiques (Chevalier *et al.*, 2015; Ong *et al.*, 2016; Olmos *et al.*, 2020). En effet, l'un des impacts rapportés du changement climatique sur la biodiversité est l'augmentation de la synchronie des dynamiques de population (Heino *et al.*, 1997; Benton *et al.*, 2001; Kiviniemi and Löfgren, 2009). Deux grands facteurs peuvent synchroniser les dynamiques de population (i) la dispersion des individus dans la mesure où elle permet des échanges d'individus entre les populations et peut donc les synchroniser si la dispersion est importante (Lamarins, 2019), et (ii) « l'effet Moran » (Moran, 1953), c'est-à-dire l'autocorrélation spatiale qui existe dans les facteurs environnementaux et qui induit que des populations, même spatialement éloignées, peuvent être exposées à des conditions environnementales similaires agissant à grande échelle spatiale et les affectant de la même manière. Or, une espèce structurée en métapopulation dont les abondances des différentes populations se synchronisent sous l'effet du changement climatique, perd par la même occasion son avantage en terme de résilience. En effet, l'avantage conféré par une structuration en métapopulation ne tient que tant qu'il y a en son sein une, voire plusieurs populations ayant une forte dynamique de population (forte productivité), qui pallie le déclin d'autres populations (Bowlby and Gibson, 2019). Étudier l'évolution du degré de synchronie entre les populations de poissons potamotoques, qui sont souvent considérées comme structurées en métapopulation (voir section 1.3.4), peut ainsi être un indicateur pertinent pour suivre leur degré de fragilité face au risque d'extinction dans un contexte de

changement climatique. De plus, il a été suggéré qu'une augmentation de la corrélation spatiale pourrait être un signal d'alerte précoce avant un changement plus profond (*par ex.* déclin), constituant ainsi un indicateur important permettant de réagir rapidement pour mettre en place des actions de gestion (Dakos *et al.*, 2010; Tejedor *et al.*, 2020).

1.6 Objectifs de la thèse

L'érosion de la biodiversité est observée chez de nombreuses espèces, dans des groupes taxonomiques très variés (voir section 1.1). C'est la raison pour laquelle, nous avons commencé dans cette thèse par nous interroger à la fois sur l'évolution des effectifs des espèces amphihalines en France au cours des 30 dernières années, et sur l'échelle spatiale de ces évolutions. En effet, malgré ce *pattern* général orienté vers le déclin, nous savons par ailleurs que certaines des espèces amphihalines étudiées sont structurées en métapopulation (voir section 1.3.4), avec donc de possibles fluctuations d'effectifs contrastées entre les populations d'une même espèce. De plus, la gestion, à la fois de l'eau et de ces espèces réalisée dans les différents bassins-versants français, n'est pas homogène et les caractéristiques de ces bassins-versants sont assez diverses (*c.-à-d.* contraste des latitudes, des surfaces de bassin-versant, des pentes). Ainsi, nous avons posé l'hypothèse d'une évolution contrastée des effectifs des espèces amphihalines de France entre les bassins-versants, sous l'effet de facteurs agissant à une échelle locale (en particulier à l'échelle des bassins-versants).

Dans un deuxième temps, nous nous sommes intéressés aux calendriers de migration anadrome des espèces amphihalines. En effet, de multiples études ont relaté, pour de nombreux groupes taxonomiques floristes et faunistiques, une modification des calendriers des moments-clés des cycles de vie des espèces avec le plus souvent, une avancée des calendriers printaniers (voir section 1.5.2). Les migrations anadromes de ces espèces intervenant en France le plus souvent au printemps et à l'été³, nous avons posé l'hypothèse d'une avancée généralisée de ces calendriers de migration sous l'effet de facteurs agissant à large échelle.

Enfin, nous nous sommes intéressés aux synchronismes pouvant exister dans les dynamiques de population et pour les calendriers de migration. En effet, plusieurs études ont rapporté une augmentation de la synchronie sous l'effet du changement climatique, avec pour conséquence une augmentation du risque d'extinction des espèces (voir le paragraphe synchronisation des populations de la section 1.5.2). De façon à mesurer le degré de fragilité de ces espèces au risque d'extinction, nous avons cherché à quantifier ces synchronismes et à identifier les facteurs abiotiques d'influence.

Cette thèse s'organise en différents chapitres : après ce premier chapitre consacré à l'introduction générale des différents concepts, le chapitre 2 présentera les différents jeux de données utilisés ainsi que les développements réalisés afin de contribuer à l'amélioration et à la valorisation des séries chronologiques de comptage des

3. Certains individus, notamment chez les salmonidés, migrent également à l'automne en quantité variable selon les stations. Ces migrations automnales n'ont pas été considérées dans cette étude — voir section 2.1.2

poissons. Les chapitres 3, et 5 présenteront les résultats de la thèse et s'articuleront donc autour des articles scientifiques publiés ou en préparation. Dans le chapitre 3, nous nous intéresserons aux fluctuations observées dans les comptages des poissons amphihalins en France métropolitaine à plusieurs échelles : locale (*c.-à-d.* à l'échelle de la station), régionale (*c.-à-d.* à l'échelle des bassins-versants) et nationale. Dans le chapitre , nous analyserons les dates de migration des poissons amphihalins aux stations de comptage de France et nous chercherons à expliquer ces modifications phénologiques par les paramètres environnementaux. Le chapitre 5, quant à lui, permettra de mieux comprendre les synchronismes existants à la fois dans les dynamiques de population et dans les calendriers de migration et ce à différentes échelles écologiques (entre les espèces, les populations) et spatiales (entre stations, rivières, bassins-versants).

Au cours de ce travail de thèse, trois articles scientifiques ont été publiés dans des revues à comité de lecture et un quatrième reste à soumettre. Les versions intégrales de ces articles sont présentées à la fin des chapitres 2 à 5. Les articles composant le cœur des chapitres 3 à 5 comprennent un grand nombre de co-auteurs car le choix a été fait durant ce travail de thèse d'associer aux publications toutes les structures travaillant au recueil et à la bancarisation des données de comptage en France ; ces structures ayant mis à disposition leurs données et le résultat de leurs expériences dans le cadre de la réalisation de cette thèse.

1.7 Bibliographie

- Abdul-Aziz, O., Mantua, N., and Myers, K. (2011). Potential climate change impacts on thermal habitats of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and adjacent seas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(9). Publisher : NRC Research Press.
- Acolas, M., Veron, V., Jourdan, H., Begout, M., Sabatié, M., and Baglinière, J. (2006). Upstream migration and reproductive patterns of a population of allis shad in a small river l'Aulne (Brittany, France). *ICES Journal of Marine Science*, 63(3) :476–484.
- Ahas, R. and Aasa, A. (2006). The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations. *International Journal of Biometeorology*, 51(1) :17–26.
- Aldvén, D., Degerman, E., and Höjesjö, J. (2015). Environmental cues and downstream migration of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Boreal environment research*, 20 :35–44.
- Almodóvar, A., Ayllón, D., Nicola, G. G., Jonsson, B., and Elvira, B. (2018). Climate-driven biophysical changes in feeding and breeding environments explain the decline of southernmost European Atlantic salmon populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(9) :1581–1595. Publisher : NRC Research Press.
- Asch, R. G. (2015). Climate change and decadal shifts in the phenology of larval fishes in the California Current ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(30) :4065–4074. Publisher : National Academy of Sciences Section : PNAS Plus.

- Bachelier, R. (1963). L'histoire du saumon en Loire. *Bulletin Français de Pisciculture*, 211.
- Baisez, A., Bach, J., Léon, C., Parouty, T., Terrade, R., Hoffmann, M., and Laffaille, P. (2011). Migration delays and mortality of adult Atlantic salmon *Salmo salar* en route to spawning grounds on the River Allier, France. *Endangered Species Research*, 15(3) :265–270.
- 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*. *Journal of Fish Biology*, 90(6) :1–19.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., and Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336) :51–57.
- Baudrillart, J.-J. (1827). *Traité général des eaux et forêts, chasses et pêches : composé d'un recueil chronologique des règlements forestiers, d'un dictionnaire des eaux et forêts, et d'un dictionnaire des chasses et pêches ; avec un atlas contenant un grand nombre de tableaux et de figures*. Huzard.
- Beaugrand, G. and Reid, P. C. (2012). Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science / Journal du Conseil*, 69(9) :1549–1562.
- Beckman, B. R., Larsen, D. A., Lee-Pawlak, B., and Dickhoff, W. W. (1998). Relation of Fish Size and Growth Rate to Migration of Spring Chinook Salmon Smolts. *North American Journal of Fisheries Management*, 18(3) :537–546. Publisher : Taylor & Francis.
- Beever, E. A., Hall, L. E., Varner, J., Loosen, A. E., Dunham, J. B., Gahl, M. K., Smith, F. A., and Lawler, J. J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(6) :299–308.
- Belliard, J., Gorges, G., Pichon, C. L., Talès, E., and Talès, E. (2009). *Le peuplement de poissons du bassin de la Seine. Comprendre son évolution sous l'impact des changements générés par l'homme ou la nature*. Agence de l'eau Seine-Normandie.
- Benton, T. G., Lapsley, C. T., and Beckerman, A. P. (2001). Population synchrony and environmental variation : an experimental demonstration. *Ecology Letters*, 4(3) :236–243.
- Bernatchez, L. and Dodson, J. J. (1987). Relationship between Bioenergetics and Behavior in Anadromous Fish Migrations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 :399–407. Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Blomqvist, M. M., Vos, P., Klinkhamer, P. G. L., and ter Keurs, W. J. (2003). Declining plant species richness of grassland ditch banks - a problem of colonisation or extinction? *Biological Conservation*, 109(3) :391–406.
- Bloom, D. D. and Lovejoy, N. R. (2014). The evolutionary origins of diadromy inferred from a time-calibrated phylogeny for Clupeiformes (herring and allies). *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1778). Publisher : Royal Society.

- Bowlby, H. D. and Gibson, A. J. F. (2019). Evaluating whether metapopulation structure benefits endangered diadromous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(2) :388–400. Publisher : NRC Research Press.
- Branton, M. A. and Richardson, J. S. (2014). A test of the umbrella species approach in restored floodplain ponds. *Journal of Applied Ecology*, 51(3) :776–785.
- Briand, C., Legrand, M., Chapon, P. M., Beaulaton, L., Germis, G., Arago, M., Besse, T., De Canet, L., and Steinbach, P. (2015). Mortalité cumulée des saumons et des anguilles dans les turbines du bassin Loire-Bretagne. Technical report, EPTB Villedaine, LOGRAMI, ONEMA, Bretagne Grands Migrateurs.
- Carlson, S. M. and Seamons, T. R. (2008). A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids : implications for adaptation to future change. *Evolutionary Applications*, 1(2) :222–238.
- Caro, T. (2008). Decline of large mammals in the Katavi-Rukwa ecosystem of western Tanzania. *African Zoology*, 43(1) :99–116.
- Carr Harris, C. N., Moore, J. W., Gottesfeld, A. S., Gordon, J. A., Shepert, W. M., Henry, J. D. J., Russell, H. J., Helin, W. N. B., Doolan, D. J., and Beacham, T. D. (2018). Phenological Diversity of Salmon Smolt Migration Timing within a Large Watershed. *Transactions of the American Fisheries Society*, 147(5) :775–790.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., and Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30).
- Cederholm, C. J., Kunze, M. D., Murota, T., and Sibatani, A. (1999). Pacific Salmon Carcasses : Essential Contributions of Nutrients and Energy for Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Fisheries*, 24(10) :6–15.
- Chalant, A., Jézéquel, C., Keith, P., and Hugué, B. (2019). The global geography of fish diadromy modes. *Global Ecology and Biogeography*, 28(9) :1272–1282.
- Chevalier, M., Laffaille, P., Ferdy, J.-B., and Grenouillet, G. (2015). Measurements of spatial population synchrony : influence of time series transformations. *Oecologia*, 179(1) :15–28.
- Chu, C., Mandrak, N. E., and Minns, C. K. (2005). Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions*, 11(4) :299–310.
- Chuanwu, C., Yanfu, Q., Xianfeng, Z., and Yanping, W. (2019). Human overexploitation and extinction risk correlates of Chinese snakes. *Ecography*, 42(10) :1777–1788.
- Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., and Sol, D. (2009). Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biological Conservation*, 142(10) :2043–2049.
- Cobb, C. (2020). The Impact of Climate Change on the Migration Phenology of New England Anadromous River Herring and American Shad. *Honors Theses*.
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E. E., Baillie, J. E. M., Cumberlidge, N., Darwall, W. R. T., Pollock, C., Richman, N. I., Soulsby, A.-M., and Böhm, M. (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 23(1) :40–51.

- Comte, L. (2013). *Changements globaux et distribution spatiale des espèces de poisson d'eau douce : observations récentes et prédictions futures*. phd, Université de Toulouse III - Paul Sabatier. Pages : 269.
- Comte, L., Buisson, L., Daufresne, M., and Grenouillet, G. (2013). Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish : observed and predicted trends. *Freshwater Biology*, 58(4) :625–639.
- Comte, L. and Grenouillet, G. (2013). Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography*, 36(11) :1236–1246.
- Costa-Dias, S., Sousa, R., Lobón-Cerviá, J., and Laffaille, P. (2009). The decline of diadromous fish in Western Europe inland waters : mains causes and consequence. In Nelson, F. M. and Bellinghouse, D. S., editors, *Fisheries : Management, economics and perspectives*, pages 67–92. Nova Science Publishers, New York. Num Pages : 25.
- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Löf, A., and Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration : implications of environmental variation, life history, and sex. *Canadian Journal of Zoology*, 82(12) :1864–1870.
- Dakos, V., van Nes, E. H., Donangelo, R., Fort, H., and Scheffer, M. (2010). Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. *Theoretical Ecology*, 3(3) :163–174.
- Dannewitz, J., Maes, G. E., Johansson, L., Wickström, H., Volckaert, F. A., and Järvi, T. (2005). Panmixia in the European eel : a matter of time... *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1568) :1129–1137.
- de Leániz, C. G. and Martinez, J. J. (1988). The Atlantic Salmon in the Rivers of Spain with Particular Reference to Cantabria. In Mills, D. and Piggins, D., editors, *Atlantic Salmon : Planning for the Future The Proceedings of the Third International Atlantic Salmon Symposium â held in Biarritz, France, 21-23 October, 1986*, pages 179–209. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Dekker, W. (2003). Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla*? *Fisheries Management and Ecology*, 10(6) :365–376.
- Dekker, W. (2019). The history of commercial fisheries for European eel commenced only a century ago. *Fisheries Management and Ecology*, 26(1) :6–19.
- DeVries, P., Goetz, F., Fresh, K., and Seiler, D. (2004). Evidence of a Lunar Gravitation Cue on Timing of Estuarine Entry by Pacific Salmon Smolts. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133(6) :1379–1395. Publisher : Taylor & Francis.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., and Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195) :401–406.
- Drouineau, H., Carter, C., Rambonilaza, M., Beaufaron, G., Bouleau, G., Gassiat, A., Lambert, P., le Floch, S., Tétard, S., and de Oliveira, E. (2018a). River Continuity Restoration and Diadromous Fishes : Much More than an Ecological Issue. *Environmental Management*, 61(4) :671–686.
- Drouineau, H., Rochard, E., Castonguay, M., Yokouchi, K., Mateo, M., Verreault, G., Durif, C., and Lambert, P. (2018b). Freshwater eels : A symbol of the effects of global change. *Fish and Fisheries*, 00 :1–28.

- Dueñas, M.-A., Ruffhead, H. J., Wakefield, N. H., Roberts, P. D., Hemming, D. J., and Diaz-Soltero, H. (2018). The role played by invasive species in interactions with endangered and threatened species in the United States : a systematic review. *Biodiversity and Conservation*, 27(12) :3171–3183.
- Dufour, F., Arrizabalaga, H., Irigoien, X., and Santiago, J. (2010). Climate impacts on albacore and bluefin tunas migrations phenology and spatial distribution. *Progress in Oceanography*, 86 :283–290.
- Dulvy, N. K., Rogers, S. I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S. R., and Skjoldal, H. R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage : a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, 45(4) :1029–1039.
- Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C., and Elie, P. (2006). Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 331(2) :217–225.
- Ellis, D. and Vokoun, J. C. (2009). Earlier Spring Warming of Coastal Streams and Implications for Alewife Migration Timing. *North American Journal of Fisheries Management*, 29(6) :1584–1589.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., and Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309(5734) :570–574. Publisher : American Association for the Advancement of Science Section : Review.
- Gahagan, B. I., Gherard, K. E., and Schultz, E. T. (2010). Environmental and Endogenous Factors Influencing Emigration in Juvenile Anadromous Alewives. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139(4) :1069–1082.
- Gozlan, R., Karimov, B., Zadereev, E., Kuznetsova, D., and Brucet, S. (2019). Status, trends, and future dynamics of freshwater ecosystems in Europe and Central Asia. *Inland Waters*, 9(1) :79–94.
- Gray, D. P., Harding, J. S., and Lindsay, P. (2016). Remediation of a major acid mine drainage point source discharge restores headwater connectivity for a diadromous native fish. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 50(4) :566–580. Publisher : Taylor & Francis.
- Grenier, S. (2011). *Impact de la plasticité phénotypique et de la sélection sur l'évolution morphologique et génétique des populations : Le cas d'une graminée pérenne, Lolium perenne L., sous défoliation*. PhD thesis.
- Gresh, T., Lichatowich, J., and Schoonmaker, P. (2000). An Estimation of Historic and Current Levels of Salmon Production in the Northeast Pacific Ecosystem : Evidence of a Nutrient Deficit in the Freshwater Systems of the Pacific Northwest. *Fisheries*, 25(1) :15–21.
- Grime, J. P. (2002). Declining plant diversity : empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science*, 13(4) :457–460.
- Gross, M. R. (1987). Evolution of diadromy in fishes. *American fisheries society symposium*, 1 :14–25.

- Gross, M. R., Coleman, R. M., and McDowall, R. M. (1988). Aquatic Productivity and the Evolution of Diadromous Fish Migration. *Science*, 239(4845) :1291–1293. Publisher : American Association for the Advancement of Science Section : Reports.
- Hagelin, A., Calles, O., Greenberg, L., Nyqvist, D., and Bergman, E. (2016). The Migratory Behaviour and Fallback Rate of Landlocked Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in a Regulated River : does Timing Matter? *River Research and Applications*, 32(6) :1402–1409.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., and Kroon, H. d. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12(10) :1–21.
- Hansen, G. J. A., Read, J. S., Hansen, J. F., and Winslow, L. A. (2017). Projected shifts in fish species dominance in Wisconsin lakes under climate change. *Global Change Biology*, 23(4) :1463–1476.
- Hansen, L. P. and Jonsson, B. (1989). Salmon ranching experiments in the River Imsa : Effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults. *Aquaculture*, 82(1) :367–373.
- Hansen, L. P. and Jonsson, B. (1991). Evidence of a genetic component in the seasonal return pattern of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. (English). *J. fish biol.*, 38(2) :251–258.
- Hanski, I. and Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2) :3–16.
- Harris, G., Thirgood, S., Hopcraft, J. G. C., Cromsigt, J. P. G. M., and Berger, J. (2009). Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endangered Species Research*, 7(1) :55–76.
- Harrison, S. (1991). Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2) :73–88. Publisher : Oxford Academic.
- Hasegawa, E. I. (2012). Chum salmon *Oncorhynchus keta* respond to moonlight during homeward migrations. *Journal of Fish Biology*, 81(2) :632–641.
- Hasselman, D. J. H. J., Bradford, R. G. B. G., and Bentzen, P. B. (2010). Taking stock : defining populations of American shad (*Alosa sapidissima*) in Canada using neutral genetic markers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67 :1021–1039.
- Healey, M. (2011). The cumulative impacts of climate change on Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and implications for management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(4). Publisher : NRC Research Press.
- Hedger, R., Sundt-Hansen, L., Forseth, T., Ugedal, O., Diserud, O., Kvambekk Anund, S., and Finstad, A. (2013). Predicting climate change effects on subarctic-Arctic populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(2). Publisher : NRC Research Press.

- Heino, M., Kaitala, V., Ranta, E., and Lindström, J. (1997). Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 264(1381) :481–486.
- Helfield, J. M. and Naiman, R. J. (2006). Keystone Interactions : Salmon and Bear in Riparian Forests of Alaska. *Ecosystems*, 9(2) :167–180.
- Herbold, B., Carlson, S. M., Henery, R., Johnson, R. C., Mantua, N., McClure, M., Moyle, P. B., and Sommer, T. (2018). Managing for Salmon Resilience in California’s Variable and Changing Climate. *San Francisco Estuary and Watershed Science*, 16(2).
- Hinojos Mendoza, G. (2014). *Identification des risques de perte de biodiversité face aux pressions anthropiques et au changement climatique à l’horizon 2100 : Application de la conservation dynamique au territoire des Alpes-Maritimes*. These de doctorat, Paris, ENMP.
- Hodgson, S. and Quinn, T. P. (2002). The timing of adult sockeye salmon migration into fresh water : adaptations by populations to prevailing thermal regimes. *Canadian Journal of Zoology*, 80(3) :542.
- Hodgson, S., Quinn, T. P., Hilborn, R., Francis, R. C., and Rogers, D. E. (2006). Marine and freshwater climatic factors affecting interannual variation in the timing of return migration to fresh water of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography*, 15(1) :1–24.
- Holtby, L. B., McMahon, T. E., and Scrivener, J. C. (1989). Stream Temperatures and Inter-Annual Variability in the Emigration Timing of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Smolts and fry and Chum Salmon (*O. Keta*) Fry from Carnation Creek, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Hovel, R. A., Fresh, K. L., Schroder, S. L., Litt, A. H., and Quinn, T. P. (2019). A wide window of migration phenology captures inter-annual variability of favourable conditions : Results of a whole-lake experiment with juvenile Pacific salmon. *Freshwater Biology*, 64(1) :46–55.
- Hume, J. B., Almeida, P. R., Buckley, C. M., Criger, L. A., Madenjian, C. P., Robinson, K. F., Wang, C. J., and Muir, A. M. (2020). Managing native and non-native sea lamprey (*Petromyzon marinus*) through anthropogenic change : A prospective assessment of key threats and uncertainties. *Journal of Great Lakes Research*.
- Hvas, M., Folkedal, O., Imsland, A., and Oppedal, F. (2017). The effect of thermal acclimation on aerobic scope and critical swimming speed in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Experimental Biology*, 220(15) :2757–2764. Publisher : The Company of Biologists Ltd Section : Research Article.
- ICES (2002). Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels. ICES C.M. 2002/ACFM :03. Technical report, International Council for the Exploration of the Sea.
- ICES (2016). Report of the Working Group on Eels (WGEEL). Technical report, International Council for the Exploration of the Sea.
- ICES (2019). Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eels. Technical report, International Council for the Exploration of the Sea. Publisher : ICES.

- IPBES (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science- Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Technical report, Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Version Number : summary for policy makers.
- IPCC (2014). Climate Change 2014 : Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Technical report, Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland. OCLC : 914851124.
- IPCC (2018). Global warming of 1.5. Technical report, Intergovernmental Panel on Climate Change. OCLC : 1056192590.
- Isaak, D. J., Luce, C. H., Horan, D. L., Chandler, G. L., Wollrab, S. P., and Nagel, D. E. (2018). Global Warming of Salmon and Trout Rivers in the Northwestern U.S. : Road to Ruin or Path Through Purgatory? *Transactions of the American Fisheries Society*, 147(3) :566–587.
- Jensen, A. J., Finstad, B., and Fiske, P. (2019). The cost of anadromy : marine and freshwater mortality rates in anadromous Arctic char and brown trout in the Arctic region of Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76 :2408–2417. Publisher : NRC Research Press.
- Jones, C. M. (2006). CHAPTER 4 - Estuarine and Diadromous Fish Metapopulations. In Kritzer, J. P. and Sale, P. F., editors, *Marine Metapopulations*, pages 119–154. Academic Press, Burlington.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2003). Migratory Atlantic salmon as vectors for the transfer of energy and nutrients between freshwater and marine environments. *Freshwater Biology*, 48(1) :21–27.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*, 75(10) :2381–2447.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2018). Egg incubation temperature affects the timing of the Atlantic salmon *Salmo salar* homing migration. *Journal of Fish Biology*, 93(5) :1016–1020.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Hansen, L. P. (1990a). Does Juvenile Experience Affect Migration and Spawning of Adult Atlantic Salmon? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26 :225–230.
- Jonsson, N. (1991). Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research (Sweden)*.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L. P. (1990b). Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour*, 40(2) :313–321.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L. P. (1997). Changes in Proximate Composition and Estimates of Energetic Costs During Upstream Migration and Spawning in Atlantic Salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*, 66(3) :425–436. Publisher : Wiley, British Ecological Society.

- Kaeriyama, M., Seo, H., and Qin, Y.-x. (2014). Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon. *Fisheries Science*, 80(2) :251–260.
- Keefer, M. L., Clabough, T. S., Jepson, M. A., Johnson, E. L., Peery, C. A., and Caudill, C. C. (2018). Thermal exposure of adult Chinook salmon and steelhead : Diverse behavioral strategies in a large and warming river system. *PLOS ONE*, 13(9) :1–29. Publisher : Public Library of Science.
- Kelhart, M. D. (2007). Declining Amphibian Populations : What Is the Next Step? *BioScience*, 57(2) :112–112.
- Kettle, A. J., Heinrich, D., Barrett, J. H., Benecke, N., and Locker, A. (2008). Past distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quaternary Science Reviews*, 27(13) :1309–1334.
- Kiviniemi, K. and Löfgren, A. (2009). Spatial (a)synchrony in population fluctuations of five plant species in fragmented habitats. *Basic and Applied Ecology*, 10(1) :70–78.
- Koch, I. J. and Narum, S. R. (2020). Validation and association of candidate markers for adult migration timing and fitness in Chinook Salmon. *Evolutionary Applications*, 13(9) :2316–2332.
- Korzow Richter, K., McGrath, K., Masson-MacLean, E., Hickinbotham, S., Tedder, A., Britton, K., Bottomley, Z., Dobney, K., Hulme-Beaman, A., Zona, M., Fischer, R., Collins, M. J., and Speller, C. F. (2020). What’s the catch? Archaeological application of rapid collagen-based species identification for Pacific Salmon. *Journal of Archaeological Science*, 116.
- Kovach, R. P., Ellison, S. C., Pyare, S., and Tallmon, D. A. (2015). Temporal patterns in adult salmon migration timing across southeast Alaska. *Global Change Biology*, 21(5) :1821–1833.
- Kovach, R. P., Gharrett, A. J., and Tallmon, D. A. (2012). Genetic change for earlier migration timing in a pink salmon population. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279(1743) :3870–3878.
- Kovach, R. P., Muhlfeld, C. C., Al-Chokhachy, R., Dunham, J. B., Letcher, B. H., and Kershner, J. L. (2016). Impacts of climatic variation on trout : a global synthesis and path forward. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 26(2) :135–151.
- Krokhin, E. M. (1975). Transport of nutrients by salmon migration from the sea to lake. In Hasler, A. D., editor, *Coupling of Land and Water Systems*, Ecological Studies, pages 153–156. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kuparinen, A., O’hara, R. B., and Merilä, J. (2009). Lunar periodicity and the timing of river entry in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology*, 74(10) :2401–2408.
- Lackey, R. T. (2009). Challenges to Sustaining Diadromous Fishes Through 2100 : Lessons Learned from Western North America. In Haro, A., Smith, K., Rulifson, R., Moffitt, C., Klauda, R., Dadswell, M., Cunjak, R., Cooper, J., Beal, K., and Avery, T., editors, *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environmen*. American Fisheries Society.

- Laffaille, P., Feunteun, E., Acou, A., and Lefeuvre, J. C. (2000). Role of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the transfer of organic matter between marine and freshwater systems. *SIL Proceedings, 1922-2010*, 27(1) :616–619. Publisher : Taylor & Francis.
- Lamarins, A. (2019). Consequences of dispersal on Atlantic salmon metapopulation persistence and dynamics of local populations. other, France. Université de Pau et des Pays de l'Adour (UPPA), FRA.; University of California (Berkeley), USA. Pages : 49 p.
- Lambert, P., Jatteau, P., Paumier, A., Carry, L., and Drouineau, H. (2018). Allis shad adopts an efficient spawning tactic to optimise offspring survival. *Environmental Biology of Fishes*, 101(2) :315–326.
- Larinier, M. (2002). Environnemental issues, dams and fish migration. In *Dams, fish and fisheries. Opportunities, challenges and conflict resolution*, volume 419 of *FAO Fisheries Technical Paper*, page 46. Fishery Resources Officer Inland Water Resources and Aquaculture Service Fishery Resources Division FAO Fisheries Department, Rome, fishery resources officer inland water resources and aquaculture service fishery resources division fao fisheries department edition.
- Lassalle, G. (2008). *Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins : une approche par modélisation à l'échelle continentale*. PhD thesis, Bordeaux 1.
- Lassalle, G. and Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15(5) :1072–1089.
- Lefèvre, F., Fady, B., Jean, F., Davi, H., Pichot, C., and Oddou-Muratorio, S. (2015). Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. *Innovations Agronomiques*, 47 :63–79.
- Levins, R. (1970). Extinction. In Gerstenhaber, M., editor, *Some mathematical questions in biology : Lectures on mathematics in the life sciences*, volume 2, pages 75–107. RI : The Mathematical Society. Publisher : American Mathematical Society.
- Limburg, K. E. and Waldman, J. R. (2009). Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience*, 59(11) :955–965.
- Lin, H.-Y., Bush, A., Linke, S., Possingham, H. P., and Brown, C. J. (2017). Climate change decouples marine and freshwater habitats of a threatened migratory fish. *Diversity and Distributions*, 23(7) :751–760.
- Lucas, M. and Baras, E. (2008). *Migration of Freshwater Fishes*. John Wiley & Sons.
- Maes, J., Stevens, M., and Breine, J. (2008). Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in the watershed of river Scheldt. In Dufour, S., Prévost, E., Rochard, E., and Williot, P., editors, *Fish and Diadromy in Europe (ecology, management, conservation) : Proceedings of the symposium held 29 March - 1 April 2005, Bordeaux, France*, Developments in Hydrobiology, pages 129–143. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Maire, A., Thierry, E., Viechtbauer, W., and Daufresne, M. (2019). Poleward shift in large-river fish communities detected with a novel meta-analysis framework. *Freshwater Biology*, 64(6).

- Maitland, P. S., Renaud, C. B., Quintella, B. R., Close, D. A., and Docker, M. F. (2015). Conservation of Native Lampreys. In Docker, M. F., editor, *Lampreys : Biology, Conservation and Control : Volume 1*, Fish & Fisheries Series, pages 375–428. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Manhard, C. V. (2016). *Environmental, biological, and genetic factors influencing local adaptation of Pink Salmon (Oncorhynchus gorbuscha) in Auke Creek, Alaska*. PhD thesis, Alaska Fairbanks.
- Manhard, C. V., Adkison, M. D., Hard, J. J., Smoker, W. W., and Gharrett, A. J. (2018). Local adaptation of phenology revealed in outcrosses between spawning segments of a salmonid population. *Molecular Ecology*, 27(23) :4698–4710.
- McDowall, R. M. (1988). *Diadromy in fishes : migrations between freshwater and marine environments*. Croom Helm.
- McDowall, R. M. (2008). Why are so many boreal freshwater fishes anadromous? Confronting « conventional wisdom ». *Fish and Fisheries*, 9(2) :208–213.
- 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). Publisher : Public Library of Science.
- Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W., and Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 365(1555) :3177–3186.
- Milner, A. M. (1987). Colonization and ecological development of new streams in Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology*, 18(1) :53–70.
- Minakawa, N. and Gara, R. I. (2003). Effects of Chum Salmon Redd Excavation on Benthic Communities in a Stream in the Pacific Northwest. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132(3) :598–604. Publisher : Taylor & Francis.
- Moore, A., Bendall, B., Barry, J., Waring, C., Crooks, N., and Crooks, L. (2012). River temperature and adult anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Fisheries Management & Ecology*, 19(6) :518–526.
- Moore, A., Lower, N., Mayer, I., and Greenwood, L. (2007). The impact of a pesticide on migratory activity and olfactory function in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts. *Aquaculture*, 273(2) :350–359.
- Moore, J. W. (2006). Animal Ecosystem Engineers in Streams. *BioScience*, 56(3) :237–246. Publisher : Oxford Academic.
- Moore, J. W., Schindler, D. E., and Scheuerell, M. D. (2004). Disturbance of freshwater habitats by anadromous salmon in Alaska. *Oecologia*, 139(2) :298–308.
- Morais, P. and Daverat, F. (2016). *An Introduction to Fish Migration*. CRC Press.
- Moran, P. a. P. (1953). The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Australian Journal of Zoology*, 1(3) :291–298.
- Moriarty, C. and Dekker, W. (1997). Management of the European Eel. Technical Report, Marine Institute. Fisheries Bulletin - ISSN : 0332-4338.

- Mota, M., Rochard, E., and Antunes, C. A. (2016). Status of the Diadromous fish of the Iberian Peninsula : Past, present and trends. *Limnetica*, 35(1) :1–18.
- Ndakidemi, B., Mtei, K., and Ndakidemi, P. A. (2016). Impacts of Synthetic and Botanical Pesticides on Beneficial Insects. *Agricultural Sciences*, 07(06) :364. Publisher : Scientific Research Publishing.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., and Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons.
- Nielsen, J. L., Ruggerone, G. T., and Zimmerman, C. E. (2013). Adaptive strategies and life history characteristics in a warming climate : Salmon in the Arctic? *Environmental Biology of Fishes*, 96(10) :1187–1226.
- Nieto, A., Ralph, G.M., Comeros-Raynal, M.T., Kemp, J., García Criado, M., Allen, D.J., Dulvy, N.K., Walls, R.H.L., Russell, B., Pollard, D., García, S., Craig, M., Collette, B.B., Pollom, R., Biscoito, M., Labbish Chao, N., Abella, A., Afonso, P., Álvarez, H., Carpenter, K.E., Clò, S., Cook, R., Costa, M.J., Delgado, J., Dureuil, M., Ellis, J.R., Farrell, E.D., Fernandes, P., Florin, A-B., Fordham, S., Fowler, S., Gil de Sola, L., Gil Herrera J., Goodpaster, A., Harvey, M., Heessen, H., Herler, J., Jung, A., Karmovskaya, E., Keskin, C., Knudsen, S.W., Kobylansky, S., Kovačić, M., Lawson, J.M., Lorange, P., McCully Phillips, S., Munroe, T., Nedreaas, K., Nielsen, J., Papaconstantinou, C., Polidoro, B., Pollock, C.M., Rijnsdorp, A.D., Sayer, C., Scott, J., Serena, F., Smith-Vaniz, W.F., Soldo, A., Stump, E., and Williams, J.T. (2015). European Red List of marine fishes. Technical report, IUCN European Regional Office.
- Olmos, M., Payne, M. R., Nevoux, M., Prévost, E., Chaput, G., Du, H. P., 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. *Global change biology*, 26(3) :1319–1337.
- Ong, J. J. L., Rountrey, A. N., Zinke, J., Meeuwig, J. J., Grierson, P. F., O'Donnell, A. J., Newman, S. J., Lough, J. M., Trougan, M., and Meekan, M. G. (2016). Evidence for climate-driven synchrony of marine and terrestrial ecosystems in northwest Australia. *Global Change Biology*, 22(8) :2776–2786.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J. H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G. O., Jonsen, 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., and MacLean, J. C. (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.
- Ovidio, M. and Philippart, J.-C. (2002). The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. In Thorstad, E. B., Fleming, I. A., and Næsje, T. F., editors, *Aquatic Telemetry : Proceedings of the Fourth Conference on Fish Telemetry in Europe*, Developments in Hydrobiology, pages 55–69. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegard, T., and Wickström, H. (2009). Panmixia in European eel revisited : no genetic difference between maturing adults from southern and northern Europe. *Heredity*, 103(1) :82–89.

- Parmesan, C. and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 :37–42.
- Perrier, C., Evanno, G., Belliard, J. B., Guyomard, R. G., and Baglinière, J.-L. (2009). Natural recolonization of the Seine River by Atlantic salmon (*Salmo salar*) of multiple origins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(1).
- Petticrew, E. L., Rex, J. F., and Albers, S. J. (2011). Bidirectional delivery of organic matter between freshwater and marine systems : the role of flocculation in Pacific salmon streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(3) :779–786. Publisher : The University of Chicago Press.
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., Burrows, M. T., Duarte, C. M., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S. A., and Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10) :919–925.
- Pont, D., Bady, P., Logez, M., and Veslot, J. (2009). EFI+ Project. Improvement and spatial extension of the European Fish Index Deliverable 4.1 : Report on the modelling of reference conditions and on the sensitivity of candidate metrics to anthropogenic pressures. Deliverable 4.2 : Report on the final development and validation of the new European Fish Index and method, including a complete technical description of the new method. 6th Framework Programme Priority FP6-2005-SSP-5-A. Rapport final. Technical report, IRSTEA.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines : trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6) :345–353.
- Quinn, T. P. and Adams, D. J. (1996). Environmental Changes Affecting the Migratory Timing of American Shad and Sockeye Salmon. *Ecology*, 77(4) :1151–1162.
- Quinn, T. P., Hodgson, S., Flynn, L., Hilborn, R., and Rogers, D. E. (2007). Directional Selection by Fisheries and the Timing of Sockeye Salmon (*oncorhynchus Nerka*) Migrations. *Ecological Applications*, 17(3) :731–739.
- Quinn, T. P., Hodgson, S., and Peven, C. (1997). Temperature, flow, and the migration of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Columbia River (English). *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 54(6) :1349–1360.
- Quinn, T. P., Peterson, J. A., Gallucci, V. F., Hershberger, W. K., and Brannon, E. L. (2002). Artificial Selection and Environmental Change : Countervailing Factors Affecting the Timing of Spawning by Coho and Chinook Salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131(4) :591–598.
- Randon, M. (2016). Using otolith microchemistry within Bayesian reallocation models to explore the Allis shad (*Alosa alosa*) metapopulation functioning. Technical report, Mémoire de fin d'études, spécialité ressources et écosystèmes aquatiques, Agrocampus ouest, Rennes. Pages : 75.
- Reed, T. E., Schindler, D. E., Hague, M. J., Patterson, D. A., Meir, E., Waples, R. S., and Hinch, S. G. (2011). Time to Evolve? Potential Evolutionary Responses of Fraser River Sockeye Salmon to Climate Change and Effects on Persistence. *PLoS ONE*, 6(6) :1–13.

- Reist, J. D., Wrona, F. J., Prowse, T. D., Power, M., Dempson, J. B., King, J. R., and Beamish, R. J. (2006). An Overview of Effects of Climate Change on Selected Arctic Freshwater and Anadromous Fishes. *AMBIO : A Journal of the Human Environment*, 35(7) :381–388.
- Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M. I., and Laurance, W. F. (2017). World Scientists' Warning to Humanity : A Second Notice. *BioScience*, 67(12) :1026–1028.
- Roberge, J.-M. and Angelstam, P. (2004). Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, 18(1) :76–85.
- Robinson, R. A., Crick, H. Q. P., Learmonth, J. A., Maclean, I. M. D., Thomas, C. D., Bairlein, F., Forchhammer, M. C., Francis, C. M., Gill, J. A., Godley, B. J., Harwood, J., Hays, G. C., Huntley, B., Hutson, A. M., Pierce, G. J., Rehfisch, M. M., Sims, D. W., Santos, M. B., Sparks, T. H., Stroud, D. A., and Visser, M. E. (2009). Travelling through a warming world : climate change and migratory species. *Endangered species research*, 7(2) :87–99.
- Rochard, E., Marchal, J., Pellegrini, P., Béguyer, M., Ombredane, D., Gazeau, C., Baglinière, J. L., Croze, O., Menvielle, E., and Lassalle, G. (2007). Identification éco-anthropologique d'espèces migratrices emblématiques de la reconquête d'un milieu fortement anthropisé, la Seine. report, irstea.
- Root, T., Jeff, T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., and Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421 :57–60.
- Rougier, T. (2014). *Repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens dans un contexte de changement climatique : une approche exploratoire par modélisation dynamique mécaniste*. thesis, Bordeaux.
- Rougier, T., Lambert, P., Drouineau, H., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., Aprahamian, M., Rivot, E., and Rochard, E. (2012). Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France) : environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES Journal of Marine Science / Journal du Conseil*, 69(10) :1802–1811.
- Sabal, M. C., Hazen, E. L., Bograd, S. J., MacFarlane, R. B., Schroeder, I. D., Hayes, S. A., Harding, J. A., Scales, K. L., Miller, P. I., Ammann, A. J., and Wells, B. K. (2020). California Current seascape influences juvenile salmon foraging ecology at multiple scales. *Marine Ecology Progress Series*, 634 :159–173.
- Salinger, D. and Anderson, J. (2006). Effects of Water Temperature and Flow on Adult Salmon Migration Swim Speed and Delay. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135 :188–199.
- Samways, K. M., Soto, D. X., and Cunjak, R. A. (2018). Aquatic food-web dynamics following incorporation of nutrients derived from Atlantic anadromous fishes. *Journal of Fish Biology*, 92(2) :399–419.
- Schindler, D. E., Scheuerell, M. D., Moore, J. W., Gende, S. M., Francis, T. B., and Palen, W. J. (2003). Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(1) :31–37.
- Schtickzelle, N. and Quinn, T. P. (2007). A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries*, 8(4) :297–314.

- Shin, Y.-J. (2018). Climate change impacts on marine ecosystems and resources. In Moatti, J.-P. and Thiébaud, S., editors, *The Mediterranean region under climate change : A scientific update*, Synthèses, pages 207–210. IRD Éditions, Marseille. Code : The Mediterranean region under climate change : A scientific update.
- Sohnle, J. (2002). *Le droit international des ressources en eau douce : solidarité contre souveraineté*. Monde européen et international. Marseille : Marseille : CERIC ; Paris : la Documentation française, Marseille, France.
- Staudinger, M. D., Mills, K. E., Stamieszkin, K., Record, N. R., Hudak, C. A., Allyn, A., Diamond, A., Friedland, K. D., Golet, W., Henderson, M. E., Hernandez, C. M., Huntington, T. G., Ji, R., Johnson, C. L., Johnson, D. S., Jordaan, A., Kocik, J., Li, Y., Liebman, M., Nichols, O. C., Pendleton, D., Richards, R. A., Robben, T., Thomas, A. C., Walsh, H. J., and Yakola, K. (2019). It's about time : A synthesis of changing phenology in the Gulf of Maine ecosystem. *Fisheries Oceanography*, 28(5) :532–566.
- Stewart, D. C., Smith, G. W., and Youngson, A. F. (2002). Tributary-specific variation in timing of return of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) to fresh water has a genetic component. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(2) :276–281.
- Sturrock, A. M., Carlson, S. M., Wikert, J. D., Heyne, T., Nusslé, S., Merz, J. E., Sturrock, H. J. W., and Johnson, R. C. (2020). Unnatural selection of salmon life histories in a modified riverscape. *Global Change Biology*, 26(3) :1235–1247.
- Sykes, G. E., Johnson, C. J., and Shrimpton, J. M. (2009). Temperature and Flow Effects on Migration Timing of Chinook Salmon Smolts. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(6) :1252–1265.
- Taverny, C., Belaud, A., Elie, P., and Sabatié, M. R. (2000). Influence des activités humaines. In Baglinière, J. L. and Elie, P., editors, *Les Aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.)*. INRA ; Cemagref Editions. Pages : 227-248.
- Tejedor, E., Serrano-Notivoli, R., de Luis, M., Saz, M. A., Hartl, C., St. George, S., Büntgen, U., Liebhold, A. M., Vuille, M., and Esper, J. (2020). A global perspective on the climate-driven growth synchrony of neighbouring trees. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7) :1114–1125. Publisher : John Wiley & Sons, Ltd.
- Tétard, S., Feunteun, E., Bultel, E., Gadais, R., Bégout, M.-L., Trancart, T., and Lasne, E. (2016). Poor oxic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169 :216–226.
- Thackeray, S. J., Henrys, P. A., Hemming, D., Bell, J. R., Botham, M. S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D. G., Jones, I. D., Leech, D. I., Mackay, E. B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P. J., Brereton, T. M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T. H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J. M., Hall, S. J. G., Harrington, R., Pearce-Higgins, J. W., Høye, T. T., Kruuk, L. E. B., Pemberton, J. M., Sparks, T. H., Thompson, P. M., White, I., Winfield, I. J., and Wanless, S. (2016). Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535(7611) :241–245.
- Thompson, S. A., Sydeman, W. J., Santora, J. A., Black, B. A., Suryan, R. M., Calambokidis, J., Peterson, W. T., and Bograd, S. J. (2012). Linking predators to seasonality of upwelling : Using food web indicators and path analysis to infer trophic connections. *Progress in Oceanography*, 101(1) :106–120.

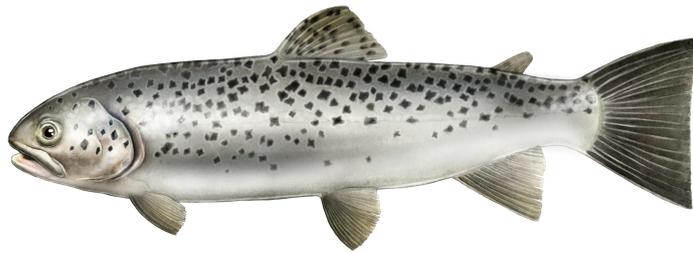
- Thomson, R. E. and Hourston, R. a. S. (2011). A matter of timing : the role of ocean conditions in the initiation of spawning migration by late-run Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography*, 20(1) :47–65.
- Thorstad, E. B., F., Aarestrup, K., and Heggberget, T. G. (2007). Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4) :345–371.
- 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.
- Tillotson, M. D., Barnett, H. K., Bhuthimethee, M., Koehler, M. E., and Quinn, T. P. (2019). Artificial selection on reproductive timing in hatchery salmon drives a phenological shift and potential maladaptation to climate change. *Evolutionary Applications*, 12(7) :1344–1359.
- Tillotson, M. D. and Quinn, T. P. (2017). Selection on the timing of migration and breeding : A neglected aspect of fishing-induced evolution and trait change. *Fish and Fisheries*, 19(1) :170–181.
- Todd, C. D., Friedland, K. D., MacLean, J. C., Whyte, B. D., Russell, I. C., Lonergan, M. E., and Morrissey, M. B. (2012). Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES Journal of Marine Science / Journal du Conseil*, 69(9) :1686–1698.
- Trisos, C. H., Merow, C., and Pigot, A. L. (2020). The projected timing of abrupt ecological disruption from climate change. *Nature*, 580(7804) :496–501. Publisher : Nature Publishing Group.
- UICN (2000). Catégories et critères de la liste rouge de l’UICN. Technical report, UICN.
- UICN Comité français, MNHN, SFI, and AFB (2010). La Liste rouge des espèces menacées en France - Poissons d’eau douce de France métropolitaine. Technical report, UICN, MNHN, SFI, AFB.
- UICN Comité français, MNHN, SFI, and AFB (2019). La Liste rouge des espèces menacées en France - Poissons d’eau douce de France métropolitaine. Technical report, UICN, MNHN, SFI, AFB, Paris, France.
- Vähä, J.-P., Erkinaro, J., Niemelä, E., Primmer, C. R., Saloniemi, I., Johansen, M., Svenning, M., and Brørs, S. (2011). Temporally stable population-specific differences in run timing of one-sea-winter Atlantic salmon returning to a large river system. *Evolutionary Applications*, 4(1) :39–53.
- Valiente, A. G., Juanes, F., and Garcia-Vazquez, E. (2011). Increasing Regional Temperatures Associated with Delays in Atlantic Salmon Sea-Run Timing at the Southern Edge of the European Distribution. *Transactions of the American Fisheries Society*, 140(2) :367–373.
- Viers, J. H. (2008). Objective classification of Navarro River salmon habitat : a watershed-based critical habitat case study. *Aquatic conservation marine and freshwater ecosystems*, 18 :147–162. Publisher : John Wiley & Sons, Ltd.

- Visser, M. E. and Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change : the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1581) :2561–2569.
- Vuilleumier, S., Wilcox, C., Cairns, B. J., and Possingham, H. P. (2007). How patch configuration affects the impact of disturbances on metapopulation persistence. *Theoretical Population Biology*, 72(1) :77–85.
- Wake, D. B. (1991). Declining amphibian populations. *Science*, 253 :860.
- Waldman, J., Wilson, K. A., Mather, M., and Snyder, N. P. (2016). A Resilience Approach Can Improve Anadromous Fish Restoration. *Fisheries*, 41(3) :116–126.
- Walker, L. and Wu, S. (2017). Pollinators and Pesticides. In Steier, G. and Patel, K. K., editors, *International Farm Animal, Wildlife and Food Safety Law*, pages 495–513. Springer International Publishing, Cham.
- Weiskopf, S. R., Rubenstein, M. A., Crozier, L. G., Gaichas, S., Griffis, R., Halofsky, J. E., Hyde, K. J. W., Morelli, T. L., Morissette, J. T., Muñoz, R. C., Pershing, A. J., Peterson, D. L., Poudel, R., Staudinger, M. D., Sutton-Grier, A. E., Thompson, L., Vose, J., Weltzin, J. F., and Whyte, K. P. (2020). Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. *Science of The Total Environment*, 733.
- Wells, B. K., Grimes, C. B., and Waldvogel, J. B. (2007). Quantifying the effects of wind, upwelling, curl, sea surface temperature and sea level height on growth and maturation of a California Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) population. *Fisheries Oceanography*, 16(4) :363–382.
- Wells, B. K., Santora, J. A., Field, J. C., MacFarlane, R. B., Marinovic, B. B., and Sydeman, W. J. (2012). Population dynamics of Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* relative to prey availability in the central California coastal region. *Marine Ecology Progress Series*, 457 :125–137.
- Wells, B. K., Santora, J. A., Schroeder, I. D., Mantua, N., Sydeman, W. J., Huff, D. D., and Field, J. C. (2016). Marine ecosystem perspectives on Chinook salmon recruitment : a synthesis of empirical and modeling studies from a California upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 552 :271–284.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., and Losos, E. (1998). Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. *BioScience*, 48(8) :607–615. Publisher : American Institute of Biological Sciences, Oxford University Press.
- Wilcox, C., Cairns, B. J., and Possingham, H. P. (2006). The Role of Habitat Disturbance and Recovery in Metapopulation Persistence. *Ecology*, 87(4) :855–863.
- Williot, P., Arlati, G., Chebanov, M., Gulyas, T., Kasimov, R., Kirschbaum, F., Patriche, N., Pavlovskaya, L. P., Poliakova, L., Pourkazemi, M., Kim, Y., Zhuang, P., and Zholdasova, I. M. (2002). Status and Management of Eurasian Sturgeon : An Overview. *International Review of Hydrobiology*, 87(5-6) :483–506.
- Willson, M. F. and Halupka, K. C. (1995). Anadromous Fish as Keystone Species in Vertebrate Communities. *Conservation Biology*, 9(3) :489–497.
- Wolter, C. (2015). Historic catches, abundance, and decline of Atlantic salmon *Salmo salar* in the River Elbe. *Aquatic Sciences*, 77(3) :367–380.

- Wong, B. B. M. and Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology*, 26(3) :665–673. Publisher : Oxford Academic.
- WWF (2020). Living Planet Report 2020 : bending the curve of biodiversity loss. Technical report, Fonds mondial pour la nature WWF.
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., and Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1) :333–358.
- Ytrestøyl, T., Finstad, B., and McKinley, R. S. (2001). Swimming performance and blood chemistry in Atlantic salmon spawners exposed to acid river water with elevated aluminium concentrations. *Journal of Fish Biology*, 58(4) :1025–1038.
- Zuiden, T. M. V., Chen, M. M., Stefanoff, S., Lopez, L., and Sharma, S. (2016). Projected impacts of climate change on three freshwater fishes and potential novel competitive interactions. *Diversity and Distributions*, 22(5) :603–614.

Chapitre 2

Jeux de données et bancarisation des séries chronologiques



La Truite de mer

Sommaire

2.1	Les données de comptage des poissons	59
2.1.1	Les systèmes de comptage des poissons	59
2.1.2	Sélection des données	69
2.2	Les données environnementales	75
2.2.1	L'indice d'oscillation Nord-Atlantique (NAOI)	75
2.2.2	La température de surface de la mer (SST)	76
2.2.3	La température de l'air	77
2.2.4	Le débit	78
2.3	Les autres variables explicatives utilisées	78
2.4	Les méthodes d'analyses utilisées	81
2.4.1	Chapitre 3 - Analyses de l'évolution des effectifs des espèces amphihalines	81
2.4.2	Chapitre 4 - Analyses de l'évolution des calendriers de migration des espèces amphihalines en France	83
2.4.3	Chapitre 5 - Analyses des synchronismes des dynamiques de population et des calendriers de migration	86
2.5	Le projet STACOMI : pour une meilleure bancarisation et valorisation des données de comptage des poissons	89
2.6	Article 1 — stacomIR : un outil commun pour le suivi de la migration des poissons	91
2.7	Bibliographie	95

2.1 Les données de comptage des poissons

2.1.1 Les systèmes de comptage des poissons

Au début des années 1980 sont apparues, en France, les premières stations de comptage des poissons (*par ex.* station de piégeage de Cerisel sur l'Oir (1983), d'Eu sur la Bresle (1984) ou d'Uxondoa sur la Nivelles (1984)) (Figure 2.1). Le principal objectif de ces stations était le suivi à long terme et sur l'ensemble de la période de migration des populations colonisant un cours d'eau. Souvent monospécifiques, ces premières stations cherchaient surtout à quantifier les populations de salmonidés (la plupart du temps le saumon atlantique) et/ou d'anguille européenne, et ce parfois dans les deux sens de migration (voir par exemple les stations de piégeage de Cerisel (1983) et de Beauchamps (1982) pour le suivi de la dévalaison).

Ainsi, les poissons amphihalins, du fait de leur fort intérêt patrimonial et économique, étaient déjà au cœur des préoccupations des gestionnaires des cours d'eau.

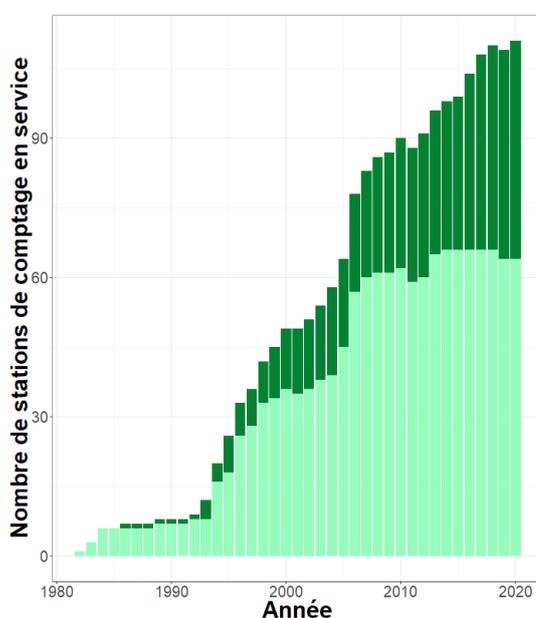


FIGURE 2.1 – Évolution du nombre de stations de comptage des poissons en service en France selon le type de système de comptage. **En vert clair** : les stations de piégeage, **en vert foncé** : les stations de vidéo-comptage.

La plupart du temps implantées dans les passes à poissons de certains ouvrages (Figure 2.2), le nombre de ces stations n'a fait que croître au cours du temps, en particulier pour suivre les différentes populations de poissons amphihalins en France. Les techniques de suivi sont diverses : piégeage, vidéo-comptage, compteur à résistivité, caméra acoustique (Travade and Larinier, 1992; Daroux *et al.*, 2014).

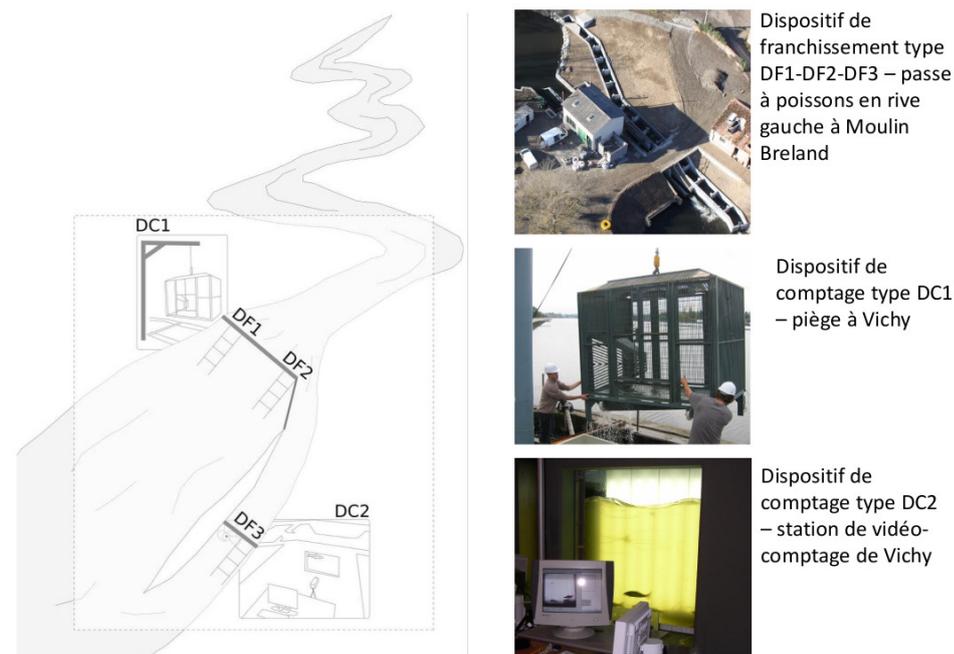
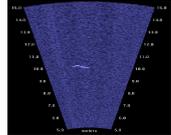


FIGURE 2.2 – Schéma du fonctionnement des stations de comptage. DC1 est un dispositif de piégeage, DC2 est une station de vidéo-comptage, DF1-DF2-DF3 sont des dispositifs de franchissement permettant aux poissons de franchir l'ouvrage. Ici il s'agit de passes à poissons (source : photo : LOGRAMI)

Selon le système de comptage utilisé, il est possible de recueillir plus ou moins d'informations sur les poissons franchissant l'ouvrage (Tableau 2.1). Ainsi, le système de comptage par piégeage offre, du fait de la capture de tous les individus franchissant l'ouvrage, le plus large choix d'informations à collecter possible. Néanmoins, il s'agit du suivi le plus contraignant à mettre en place puisqu'il nécessite la pose et la relève du piège à une fréquence régulière. D'autre part, outre le fait qu'il ne permet pas de disposer en détail du moment d'arrivée des poissons dans le piège (information partielle donc sur la dynamique migratoire), c'est le système qui impacte le plus la migration des poissons. En effet, du fait même de la présence de la cage de piégeage il peut induire des comportements d'évitement qui peuvent se traduire par de nombreuses dévalaisons (Bach *et al.*, 2000, 2008, 2011; Schaeffer and Clair, 2010). En outre, il représente un frein manifeste à la migration des poissons qui, une fois piégés, doivent attendre plusieurs heures voire plusieurs jours avant d'être relâchés en amont de l'ouvrage.

Données collectées	Piégeage	Vidéo-comptage		Caméra acoustique	Compteur à résistivité
		VL 	VD 		
Dénombrement	● ¹	●	●	●	○ ²
Dynamique migratoire	○ ³	●	●	●	●
Taille	●	●	○ ⁴	▲	▲
Âge	● ⁵	○ ⁶	○ ⁶	▲	▲
État sanitaire externe	●	▲ ⁷	▲	▲	▲
Présence nageoire adipeuse ⁸	●	●	▲	▲	▲
Poids	●	○ ⁹	○ ⁹	▲	▲
Sexe	●	▲	▲	▲	▲
Stade de maturité	●	○ ¹⁰	○ ¹⁰	▲	▲

¹ Sur les systèmes de piégeage capturant des quantités très importantes de poissons, l'information récoltée est principalement le poids du lot qui peut permettre d'estimer un effectif. D'autre part, tous les individus ne sont pas capturés car cela dépend de la taille des poissons et de l'écartement des barreaux de la cage de piégeage (les plus petits individus ne peuvent pas être capturés par ce type de système).

² Le compteur à résistivité permet uniquement de compter les individus au-dessus d'un certain chiffre de résistivité correspondant à une taille cible de poissons. Il est utilisé dans les rivières où l'on considère qu'au dessus d'une certaine taille de poissons il y a une très forte probabilité pour qu'il s'agisse d'une espèce particulière (saumon par exemple).

³ Seule la période de piégeage est connue (date de mise en place du piège et date de relève). La date exacte à laquelle a été capturé un poisson reste inconnue.

⁴ La taille peut être collectée si un quadrillage est présent dans le fond. Dans ce cas, la taille est relativement imprécise et dépend de la largeur du quadrillage.

⁵ Via prélèvement et lecture d'écaille.

⁶ Uniquement pour les espèces disposant d'un abaque taille/âge - souvent utilisé pour les âges de mer des saumons.

⁷ Certaines stations équipées d'un spot lumineux placé à l'intérieur du local de comptage permettent de repérer des blessures mais uniquement sur le flanc visible à la caméra.

⁸ Chez les salmonidés uniquement. L'absence de nageoire adipeuse indique habituellement que le poisson a été élevé en pisciculture avant d'être relâché dans le milieu naturel.

⁹ Uniquement pour les espèces disposant d'un abaque taille/poids et lorsque la taille est mesurée.

¹⁰ Possibilité à minima pour certaines espèces de distinguer les juvéniles des adultes (à minima pour les poissons amphihalins).

TABLE 2.1 – Données sur les poissons pouvant être collectées selon les différents types de suivis. VL : station de vidéo-comptage avec visualisation latérale - VD : station de vidéo-comptage avec visualisation par le dessus. ● : données pouvant être collectées - ○ : données pouvant être collectées mais de façon partielle ou imprécise - ▲ : données ne pouvant pas être collectées.

source des illustrations : Piégeage : LOGRAMI; Vidéo-comptage : LOGRAMI; Caméra acoustique : EPTB Vilaine; Compteur à résistivité : LOGRAMI.

Les stations de vidéo-comptage, quant à elles, présentent selon les types de système, des fonctionnements très différents. La collecte d'information possible est ainsi assez dépendante du système retenu. Dans le tableau 2.1, nous avons distingué les deux types les plus fréquemment utilisés en France (la visualisation sur le dessus et la visualisation latérale). Il est à noter que dans les dernières années, de nouvelles solutions ont vu le jour comme les caissons étanches ou les scanners infra-rouges couplés à une chambre de vidéo-comptage. De la même façon que pour les deux grands types plus traditionnels de stations de vidéo-comptage (*c.-à-d.* visualisation latérale ou sur le dessus), les données pouvant être collectées sur ces nouveaux systèmes sont dépendantes de leurs caractéristiques.

Au total, nous avons identifié 110 stations de comptage en France, gérées par 34 structures différentes (Tableau 2.2). La grande majorité de ces suivis est tournée vers l'étude de la montaison des poissons (Figure 2.3). Sur la période 2010-2020 ces systèmes représentent 87% de l'ensemble des stations de comptage.

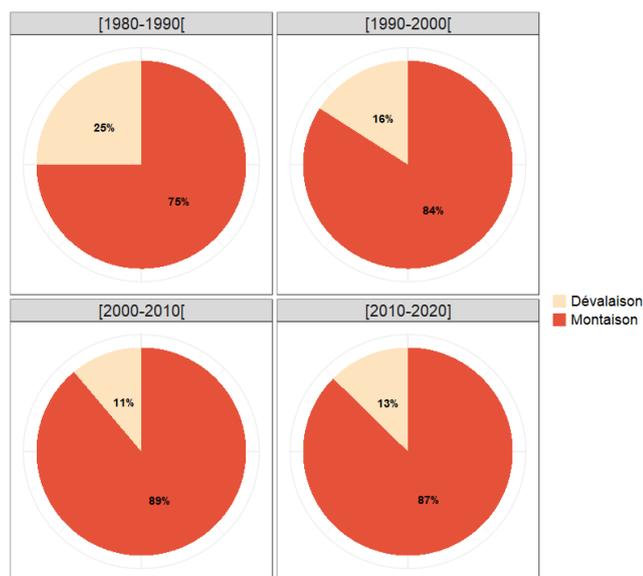


FIGURE 2.3 – Répartition des systèmes de comptage orientés pour le suivi de la montaison et de la dévalaison des poissons par période de 10 ans entre 1980 et 2020

Concernant les types de suivis (vidéo-comptage versus station de piégeage), on assiste au cours du temps à un rééquilibrage entre ces systèmes (Figure 2.4). D'abord largement majoritaire (88% sur la période 1980-1990), les systèmes de piégeage ne représentent plus que 59% des systèmes de comptage durant la période 2010-2020.

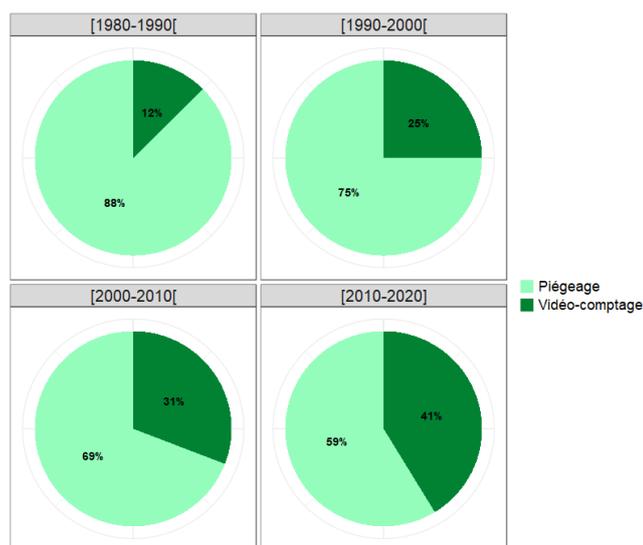


FIGURE 2.4 – Répartition des systèmes de comptage des poissons entre stations de piégeage et de vidéo-comptage par période de 10 ans entre 1980 et 2020

Ainsi, bien que l'essor des stations de piégeage ait démarré en France bien avant celui des stations de comptage, leur création se raréfie à partir des années 2010, tandis qu'une dizaine de stations de vidéo-comptage ont été créées en France depuis 2015 (Figure 2.1 et Tableau 2.2).

Ces systèmes de comptage des poissons cumulent aujourd'hui des séries relativement longues de données, puisqu'en 2020, 80% de ces stations fonctionnaient depuis au moins 10 ans (Figure 2.5).

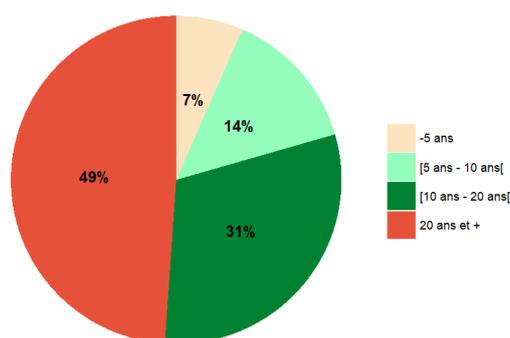


FIGURE 2.5 – Longueur des séries chronologiques des systèmes de comptage en France en 2020

Compte-tenu du nombre important de dispositifs existant en France, le travail réalisé dans le cadre de cette thèse a ainsi représenté une bonne occasion pour ban-cariser une partie de ces données dans une base de données *OpenSource* et a permis de contribuer à leur mise en qualité.

TABLE 2.2 – Séries chronologiques de comptage des poissons recensées en France dans le cadre de cette thèse. ● : Données utilisées dans le cadre de cette thèse - ▲ : Données non utilisées (série de données trop courte, protocole de comptage modifié de façon importante dans le temps, données peu fiables ou trop nombreuses données manquantes). VL = visualisation latérale. VD = visualisation sur le dessus.

Bassin-versant	Stations	Objectif	Type station	Série chronologique	Maître d'ouvrage
Adour	● Olha (Nivelle)	Montaison	Piégeage	depuis 1992	INRAE - Migradour
	● Uxondoia (Nivelle)	Montaison	Piégeage	depuis 1984	
	● Artix (Gave de Pau)	Montaison	Vidéo-comptage (VL)	depuis 1996	Migradour
	▲ Baigts-de-Béarn (Gave de Pau)	Montaison	Vidéo-comptage (VD)	2000-2002	
	▲ Baigts-de-Béarn (Gave de Pau)	Montaison	Piégeage	2012-2013 en test vidéo depuis 2020	
	▲ Castet (Gave d'Ossau)	Montaison	Vidéo-comptage (VL)	depuis 2012	
	▲ Castétarbe (Gave de Pau)	Montaison	Vidéo-comptage (VL)	depuis 2017	
	▲ Charritte (Saison)	Montaison	Vidéo-comptage (VL)	depuis 2015	
	● Chéraute (Saison)	Montaison	Piégeage	depuis 1996	
	● Chopolo (Nive)	Montaison	Piégeage	depuis 1998	
	● Guerlain (Gave d'Oloron)	Montaison	Piégeage	depuis 1998	
	● Halsou (Nive)	Montaison	Piégeage	depuis 1998	
	▲ Maseys (Gave d'Oloron)	Montaison	Vidéo-comptage (VL)	depuis 2011	
	● Saint-Cricq (Gave d'Ossau)	Montaison	Vidéo-comptage (VD)	depuis 1996	
	● Soeix (Gave d'Aspe)	Montaison	Piégeage	depuis 1996	
● Sorde-l'Abbaye (Gave d'Oloron)	Montaison	Piégeage	depuis 1995		
▲ Soustons (Courant de Soustons)	Montaison	Piégeage	depuis 2013		
▲ Soustons (Courant de Soustons)	Dévalaison	Piégeage	depuis 2011		
Artois-Picardie	▲ Auchy-les-Hesdin (Ternoise)	Montaison	Vidéocomptage (VL)	depuis 2014	FD62
	▲ Mourlinghen (Liane)	Montaison	Vidéocomptage (VL)	depuis 2016	
	▲ Abbeville (Somme)	Montaison	Piégeage	depuis 1999	FD80
	▲ Amiens (Somme)	Montaison	Vidéo-comptage (VL)	depuis 2020	
	▲ Cléry-sur-somme (Somme)	Dévalaison	Piégeage	depuis 2010	
	▲ Éclusier vaux (Somme)	Dévalaison	Piégeage	depuis 2013	
	▲ Long (Somme)	Montaison	Vidéo-comptage (VL)	depuis 2018	
▲ Tréauray (Loc'h)	Montaison	Piégeage	depuis 2013	Eau du Morbihan	
▲ Rophémel (Rance)	Montaison	Piégeage	1995-2006 puis depuis 2019	EDF	

	<ul style="list-style-type: none"> ● Arzal (Vilaine) ▲ La Potinais (Oust) ● Malon (Vilaine) ▲ Théhillac (Isac) 	Montaison Vidéo-comptage (VL) + piégeage Montaison Piégeage Montaison Piégeage Montaison Piégeage	depuis 1995 1998-2000 1998 - 2008 depuis 2007	EPTB Vilaine
	<ul style="list-style-type: none"> ● Kerhamon (Élorn) ● Moulin Neuf (Pont l'Abbé) ▲ Pont de Buis (Douffine) 	Montaison Vidéo-comptage (VL) Montaison Piégeage Montaison Piégeage	depuis 2007 depuis 2002 depuis 1989	FD29
	<ul style="list-style-type: none"> ● Moulin du Vivier (Loysance) ▲ Moulin du Vivier (Loysance) 	Montaison Piégeage Dévalaison Piégeage	1994 - 2010 1994 - 2010	FD35
	<ul style="list-style-type: none"> ● Bois Joli (Frémur) ● Pont-es-Omnès (Frémur) ▲ Pont-es-Omnès (Frémur) 	Montaison Piégeage Montaison Piégeage Dévalaison Piégeage	depuis 1996 1996-2011 depuis 1996	FD35 - AFBB - BGM - MNHN
	<ul style="list-style-type: none"> ● Moulin des Princes (Scorff) ▲ Moulin des Princes (Scorff) 	Montaison Piégeage Dévalaison Piégeage	depuis 1994 depuis 1994	INRAE - FD56
	<ul style="list-style-type: none"> ● Pont Rolland (Gouessant) 	Montaison Piégeage	depuis 2004-2013 puis depuis 2017	Lamballe Terre et Mer - DDTM22
	<ul style="list-style-type: none"> ● Châteaulin (Aulne) ▲ Châteaulin (Aulne) 	Montaison Vidéo-comptage (VL) Montaison Piégeage	depuis 1999 depuis 2018	SMATAH - Région Bretagne
Garonne	<ul style="list-style-type: none"> ● Bazacle (Garonne) ▲ Camon (Garonne) ● Carbonne (Garonne) ▲ Crouin (Charente) ● Golfech (Garonne) ● Mauzac (Dordogne) ▲ Montfourat (Dronne) ▲ Pointis (Pointis) ● Tuilières (Dordogne) 	Montaison Vidéo-comptage (VL) Dévalaison Piégeage couplé à vidéo Montaison Piégeage Montaison Vidéo-comptage (VL) Montaison Vidéo-comptage (VL) Montaison Vidéo-comptage (VL) Montaison Vidéo-comptage (VL) Dévalaison Piégeage couplé à vidéo Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 1993 depuis 2000 depuis 2000 depuis 2010 depuis 1993 depuis 2004 depuis 2009 depuis 2003 depuis 1993	Migado

Loire - Côtiers vendéens - Sèvre Niortaise	▲ Albert (Vendée)	Montaison Piégeage	depuis 2006	FD85
	▲ Angle Guignard (Grand Lay)	Montaison Piégeage	depuis 2006	
	▲ Apremont (Vie)	Montaison Piégeage	depuis 1997	
	▲ Écluse du Jaunay (Jaunay)	Montaison Piégeage	depuis 2009	
	▲ Jaunay (Jaunay)	Montaison Piégeage	depuis 2005	
	▲ Mervent (Vendée)	Montaison Piégeage	depuis 2006	
	▲ Rochereau (Grand Lay)	Montaison Piégeage	2005-2018	
	▲ Sorin (Gué Chatenay)	Montaison Piégeage	depuis 2006	
	▲ Vallées (Vie)	Montaison Piégeage	depuis 2006	
	▲ Vouraie (Vouraie)	Montaison Piégeage	2006-2010	
	▲ Châteauponsac (Gartempe)	Montaison Compteur à résistivité	2001-2012	Logrami
	▲ Châteauponsac (Gartempe)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2013	
	● Châtelleraut (Vienne)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2004	
	● Decize (Loire)	Montaison Vidéo-comptage (VD puis VL)	depuis 1998	
	● Descartes (Creuse)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2007	
	● Gueugnon (Arroux)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2006	
	▲ Langeac (Allier)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	2004-2008 puis depuis 2016	
	● Poutès (Allier)	Montaison Vidéo-comptage (VD)	depuis 1986	
	▲ Poutès (Allier)	Dévalaison Vidéo-comptage (VD)	depuis 1999	
	▲ Roanne (Loire)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2012	
	▲ Saint-Pourçain-sur-Sioule (Sioule)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2017	
	● Vichy (Allier)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 1997	
	▲ Bazoin Mignon (Canal du Mignon)	Montaison Piégeage	depuis 2008	PNR Marais poite- vin
	● Boisse (Vendée)	Montaison Piégeage	depuis 1994	
	● Boule d'Or Cinq Abbés (Canal des Cinq Abbés)	Montaison Piégeage	depuis 1994	
	● Boule d'Or Vendée (Vendée)	Montaison Piégeage	depuis 1994	
	● Cinq Abbés (Canal des Cinq Abbés)	Montaison Piégeage	depuis 1996	
● Contreboth de Vix (Canal du Contreboth de Vix)	Montaison Piégeage	depuis 1996		
● Enfreneaux (Sèvre Niortaise)	Montaison Piégeage	depuis 1984		
● Marais Pin (Sèvre Niortaise)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2008		
● Massigny (Vendée)	Montaison Piégeage	depuis 1994		
▲ Moulin de Bégrolles (Sèvre Niortaise)	Dévalaison Piégeage	depuis 2013		
▲ Moulin du Pissot (Sèvre Niortaise)	Dévalaison Piégeage	depuis 2013		

Rhin	● Gamsheim (Rhin)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2006	ASR
	▲ Gerstheim (Rhin)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2019	
	▲ Huttenheim (Ill)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2015	
	● Iffezheim (Rhin)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2000	
	▲ Kembs (vieux-Rhin)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2019	
	▲ Erstein (Ill)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2017	
	▲ Strasbourg (Rhin)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2016	
Rhône-Méditerranée	▲ Bladier - Ricard (Hérault)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2016	FD34
	▲ Mallemort (Durance)	Montaison Piégeage	depuis 2003	ARFPPMA PACA
	▲ Fos sur Mer (Canal d'Arles à Bouc)	Montaison Piégeage	depuis 2007	Grand port maritime de Marseille
	▲ Avignon (Rhône)	Montaison Piégeage	depuis 2012	MRM
	▲ Beaucaire (Rhône)	Montaison Piégeage	depuis 2005	
	▲ Caderousse (Rhône)	Montaison Piégeage	depuis 2012	
▲ Grau de la Fourcade (Vaccares)	Montaison Piégeage	depuis 2004		
▲ Marais du Vigueirat (Canal d'Arles)	Montaison Piégeage	depuis 2007		
	▲ Sauveterre (Rhône)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2017	
Seine-Normandie	● Cerisel (Oir)	Montaison Piégeage	depuis 1983	INRAE - OFB
	▲ Cerisel (Oir)	Dévalaison Piégeage	depuis 1983	
	● Breuil-en-Auge (Touques)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2000	FD14
	● May-sur-Orne (Orne)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2010	
	● Claiès-de-Vire (Vire)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2002	FD50
	▲ Choisy-au-Bac (Aisne)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2017	FD60 - SeMAO
	▲ Malay-le-Grand (Vanne)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2016	FD89
	▲ Beauchamps (Bresle)	Dévalaison Piégeage	depuis 1982	OFB - INRAE
	● Eu (Bresle)	Montaison Piégeage	depuis 1984	
	▲ Eu (Bresle)	Dévalaison Piégeage	depuis 1994	
	▲ Poses (Seine)	Montaison Vidéo-comptage (VL)	depuis 2008	SMBL - Seinormigr
	▲ Poses (Seine)	Montaison Piégeage	depuis 2014	

Accronyme des structures :

AFBB = Association Frémur Baie de Beausaie

ARFPPMA PACA = Association Régionale des Fédérations de Pêche de PACA

ASR = Association Saumon-Rhin

BGM = Bretagne Grands Migrateurs

DDTM22 = Direction Départementale des Territoires et de la Mer des Côtes-d'Armor

EDF = Électricité de France

FD14 = Fédération départementale du Calvados pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD29 = Fédération départementale du Finistère pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD34 = Fédération départementale de l'Hérault pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD35 = Fédération départementale d'Ille-et-Vilaine pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD50 = Fédération départementale de la Manche pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD56 = Fédération départementale du Morbihan pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD60 = Fédération départementale de l'Oise pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD62 = Fédération départementale du Pas-de-Calais pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD80 = Fédération départementale de la Somme pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD85 = Fédération départementale de Vendée pour la pêche et la protection du milieu aquatique

FD89 = Fédération départementale de l'Yonne pour la pêche et la protection du milieu aquatique

INRAE = Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement

Logrami = Association Loire grands migrateurs

Migado = Association migrateurs Garonne Dordogne Charente Seudre

Migradour = Association migrateurs des bassins de l'Adour, de la Nivelle et des cours d'eau côtiers des Landes et des Pyrénées-Atlantiques

MNHN = Muséum national d'histoire naturel

MRM = Association Migrateurs Rhône-Méditerranée

OFB = Office français de la biodiversité

PNR Marais Poitevin = Parc naturel régional du Marais Poitevin

SeMAO = Société d'exploitation et de maintenance des barrages de l'Aisne et de la Meuse

Seinormigr = Association Seine-Normandie migrateurs

SMATAH = Syndicat mixte d'aménagement touristique de l'Aulne et de l'Hyères

SMBL = Syndicat mixte de la base de plein air et de loisir de Léry-Poses

2.1.2 Sélection des données

À partir du jeu de données constitué (18 millions de données de passage de poissons bancarisées, comprenant des espèces amphihalines et holobiotiques), nous avons réalisé des sélections (Figure 2.6).

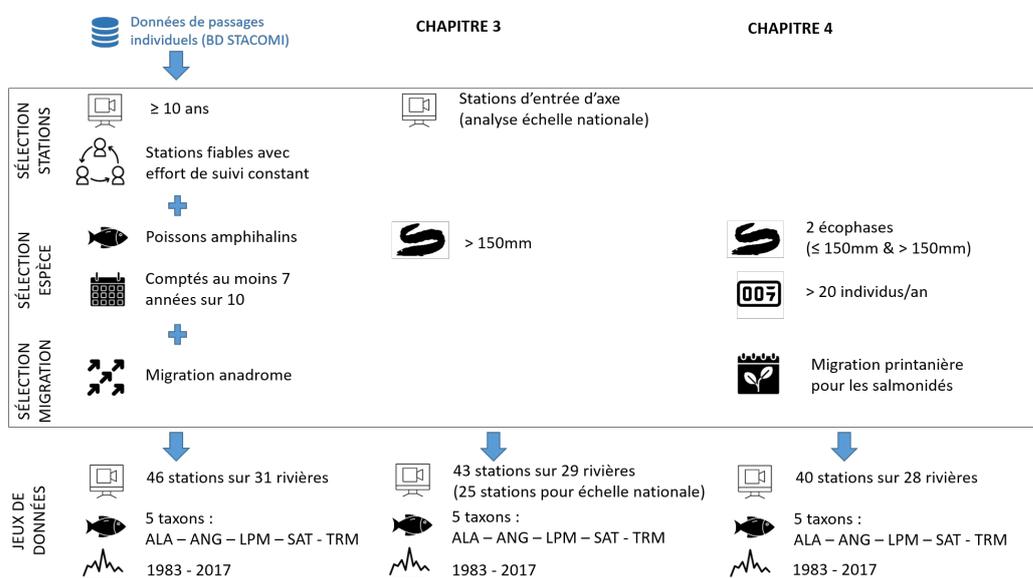


FIGURE 2.6 – Schéma récapitulatif des sélections de données réalisées pour : (i) l'ensemble des analyses (colonne de gauche), (ii) le chapitre 3 (colonne du milieu) et (iii) le chapitre 4 (colonne de droite). Les sélections réalisées aux chapitres 3 et 4 s'additionnent à celles réalisées sur l'ensemble du jeu de données. Le chapitre 5 n'a fait l'objet d'aucune sélection spécifique puisqu'il réutilise les jeux de données des chapitres 3 et 4. ALA = *Alosa sp.*, ANG = anguille européenne (*Anguilla anguilla*), LPM = Lamproie marine (*Petromyzon marinus*), SAT = saumon atlantique (*Salmo salar*), TRM = truite de mer (*Salmo trutta*). (Source des icônes utilisées : Noun Project : bakena studio, ibrandify, luca fruzza, Mavadee, siipkan creative).

Tout d'abord, nous n'avons conservé que les stations ayant au moins 10 années de données. Nous avons en effet considéré qu'en deçà de 10 ans, le recul de la série de données était insuffisant pour analyser des tendances dans la série. Parmi les stations disposant d'au moins 10 années de données nous n'avons sélectionné que les stations qui avaient été suivies rigoureusement. Ainsi, en concertation avec les producteurs de données, nous avons écarté certaines stations de piégeage pour lesquelles les poses et relèves du piège étaient irrégulières sur la série de données avec un effort de suivi variable selon les années. De la même façon, la station de Châteauponsac sur la Gartempe, munie d'un compteur à résistivité durant les 12 premières années de comptage, n'a pas été considérée car la fiabilité du système de comptage interroge.

De façon générale, grâce au partenariat mis en place avec l'ensemble des producteurs de données dans le cadre de cette thèse, nous avons donc cherché à sélectionner les stations jugées fiables et dont l'effort de suivi a été régulier durant l'ensemble de

la période de comptage.

Il faut enfin noter que notre sélection de données a pu être modifiée à la marge en fonction des questions posées dans le cadre de cette thèse. Ainsi, les stations de Chopolo et d'Halsou (bassin de l'Adour) ont, par exemple, été écartées dans les analyses sur l'évolution des effectifs car des aménagements sont intervenus au barrage au cours de la période de suivi et ont modifié l'efficacité de piégeage sur ces stations. En revanche, les données sur les dates de migration des poissons à ces stations ont été jugées suffisamment stables sur la période de temps considérée pour permettre l'utilisation de ces séries dans nos analyses sur la modification des calendriers de migration.

Afin de ne travailler qu'avec les espèces fréquemment comptabilisées aux stations, nous n'avons conservé un taxon que si :

- il s'agissait d'une espèce amphihaline ;
- il était compté au moins 7 années sur 10 ;

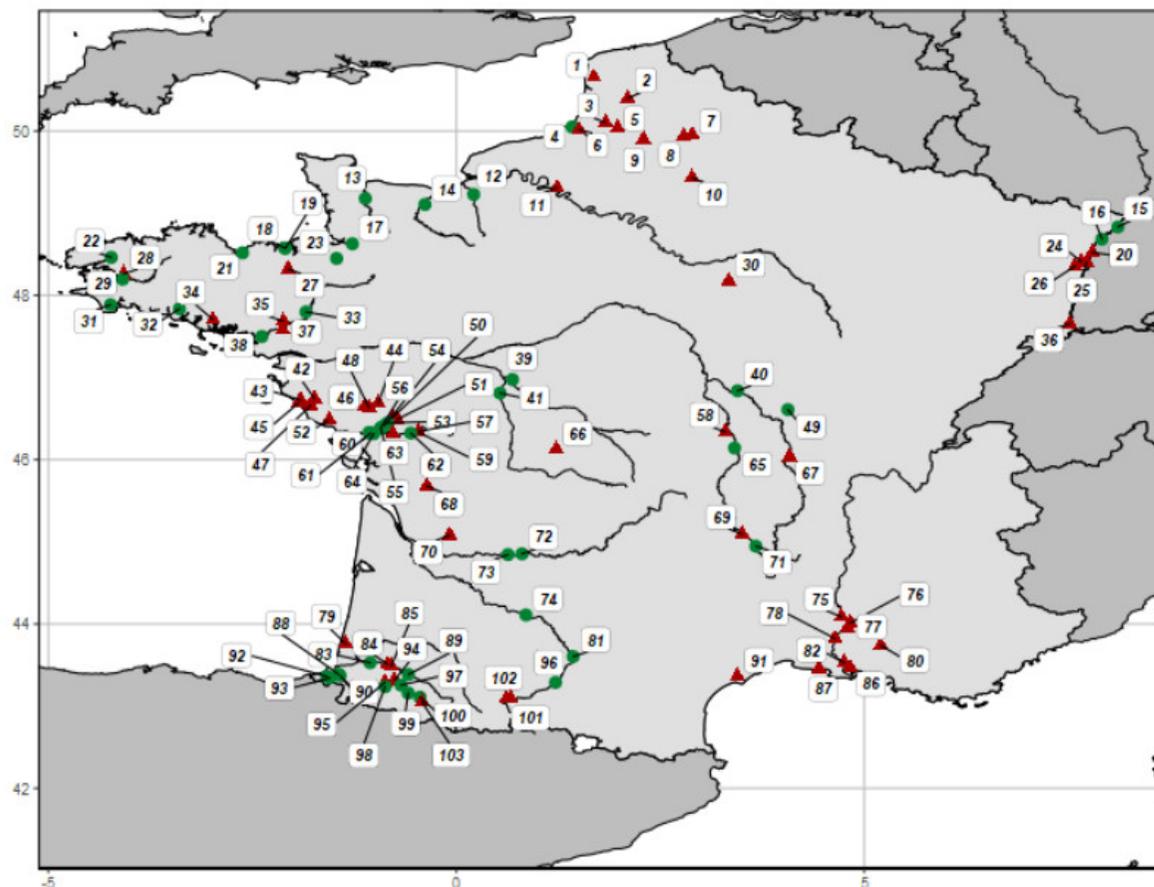
Travailler à la fois sur les espèces amphihalines et holobiotiques, aurait pu être un moyen intéressant de nous aider à identifier l'échelle spatiale des facteurs explicatifs à l'origine des modifications observées puisque les espèces holobiotiques ne sont influencées que par des facteurs propres au bassin-versant dans lequel ils se trouvent, contrairement aux amphihalins qui vivent alternativement en mer et en rivière.

Malheureusement, ce jeu de données ne nous a pas permis de réaliser de telles analyses. En effet, l'ensemble des producteurs de données ne réalisent pas le comptage systématique des espèces holobiotiques. Ainsi, certaines années un dénombrement exhaustif des espèces holobiotiques peut être réalisé (notamment durant la ou les premières années de mise en service d'une station), puis ce comptage peut être abandonné pour ne mentionner par la suite que la présence ou l'absence de ces différentes espèces.

Enfin, seules les migrations anadromes ont été considérées dans notre étude puisque 87% des systèmes de comptage sont orientés vers le suivi de la montaison.

Au total, suite à ces sélections, notre jeu de données contenait plus de 2 millions de données de passage de poissons. Il était constitué de 46 stations localisées sur 31 rivières (Tableau 2.2 et Figure 2.7) et de 5 taxons amphihalins : la grande alose et l'alose feinte rassemblées en un groupe « aloses » (puisque'il n'est pas possible de différencier les deux espèces aux stations de vidéo-comptages), le saumon atlantique, l'anguille européenne, la lamproie marine et la truite de mer.

Des sélections supplémentaires et spécifiques à chacun des chapitres ont également été nécessaires, en plus des sélections réalisées sur l'ensemble du jeu de données et précédemment exposées.



- | | | |
|------------------------|-------------------------------|-------------------------|
| 25: Gerstheim | 52: Sorin | 79: Soustons |
| 26: Huttenheim | 53: Boisse | 80: Mallemort |
| 27: Rophemel | 54: Massigny | 81: Bazacle |
| 28: Pont de Buis | 55: Boule d'Or Cinq Abbés | 82: Marais du Vigueirat |
| 29: Châteaulin | 56: Boule d'Or Vendée | 83: Sorde l'Abbaye |
| 30: Malay-le-Grand | 57: Moulin de Bégrolles | 84: Baigts-de-Béarn |
| 31: Moulin Neuf | 58: Saint-Pourçain-sur-Sioule | 85: Castétarbe |
| 32: Moulin des Princes | 59: Moulin du Pissot | 86: Fos-sur-Mer |
| 33: Malon | 60: Cinq Abbés | 87: Grau de la Fourcade |
| 34: Tréarauray | 61: Contreboth de Vix | 88: Chopolo |
| 35: La Potinais | 62: Marais Pin | 89: Artix |
| 36: Kembs | 63: Bazoin Mignon | 90: Halsou |
| 37: Théhillac | 64: Enfreneaux | 91: Bladier-Ricard |
| 38: Arzal | 65: Vichy | 92: Uxondo |
| 39: Descartes | 66: Châteauponsac | 93: Olha |
| 40: Decize | 67: Roanne | 94: Masseys |
| 41: Châtellerault | 68: Crouin | 95: Charritte |
| 42: Apremont | 69: Langeac | 96: Carbonne |
| 43: Vallées | 70: Montfourat | 97: Guerlain |
| 44: Rochereau | 71: Poutès | 98: Chéraute |
| 45: Écluse du Jaunay | 72: Mauzac | 99: Soeix |
| 46: Vouraie | 73: Tuilières | 100: Saint-Cricq |
| 47: Jaunay | 74: Golfech | 101: Camon |
| 48: Angle Guignard | 75: Caderousse | 102: Pointis |
| 49: Gueugnon | 76: Sauveterre | 103: Castet |
| 50: Mervent | 77: Avignon | |
| 51: Albert | 78: Beaucaire | |

- | | | | | | |
|---------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|----------------------|
| 1: Mourlinghen | 5: Long | 9: Amiens | 13: Claiès-de-Vire | 17: Cerisel | 21: Pont Rolland |
| 2: Auchy-les-Hesdin | 6: Beauchamps | 10: Choisy-au-bac | 14: May-sur-Orne | 18: Pont es Omnes | 22: Kerhamon |
| 3: Abbeville | 7: Cléry-sur-Somme | 11: Poses | 15: Iffezheim | 19: Bois Joli | 23: Moulin du Vivier |
| 4: Eu | 8: Éclusier vaux | 12: Breuil-en-Auge | 16: Gamsheim | 20: Strasbourg | 24: Erstein |

FIGURE 2.7 – Localisation des stations de comptage recensées en France en 2020. ● : stations dont les données ont été utilisées dans le cadre de cette thèse - ▲ : stations dont les données n'ont pas été utilisées (pas assez d'années de données ou données jugées trop partielles)

Ainsi, dans le chapitre 3, seules les anguilles de taille supérieure à 150mm ont été considérées. En effet, nous avons dans notre jeu de données relativement peu de stations comptabilisant les individus de taille inférieure ou égale à 150mm mais en nombre très important comparé aux individus de taille supérieure.

Dans le chapitre 4, nous avons réalisé 3 sélections supplémentaires en plus des sélections réalisées sur l'ensemble du jeu de données (Figure 2.6).

En effet, dans la mesure où nous nous intéressions aux dates de migration et non plus aux effectifs, les anguilles ont été séparées en deux écophases : (i) les individus de taille inférieure ou égale à 150mm et (ii) les individus de taille supérieure. En effet, ces deux classes de taille correspondent généralement à d'importants changements ontogéniques et comportementaux (*par ex.* Feunteun *et al.*, 2003; Laffaille *et al.*, 2003), bien qu'une telle division soit quelque peu arbitraire et fluctuante en fonction des caractéristiques des bassins-versants (Laffaille *et al.*, 2004).

De plus, et ce pour l'ensemble des taxons étudiés, nous n'avons conservé un taxon que si son effectif moyen annuel était supérieur à 20 individus. Nous avons en effet considéré qu'en deçà les données n'étaient pas assez représentatives pour les intégrer à nos analyses.

Enfin, pour les salmonidés (*c.-à-d.* saumon atlantique et truite de mer), seules les migrations printanières ont été considérées. En effet, sur certaines stations de comptage, les migrations de salmonidés présentent une bimodalité avec une fraction des poissons se présentant au printemps ou durant l'été et une fraction à l'automne (Figures 2.8 et 2.9). Dans notre jeu de données, les migrations à l'automne étaient moins nombreuses que les migrations printanières. De plus, sur certaines stations (notamment celles relativement éloignées de la mer comme les stations de Langeac et Poutès sur l'Allier) les calendriers de migration automnales ne reflétaient pas le moment d'arrivée des poissons puisque ceux-ci peuvent entrer dans les bassins plusieurs semaines voire mois plus tôt. En effet, ces individus peuvent réaliser un arrêt estival lorsque les températures de l'eau deviennent trop chaudes (Baisez *et al.*, 2011) et arrivent aux stations lors de leur reprise de migration automnale. Ainsi, les dates d'arrivée de ces poissons sont liées aux températures de l'eau et au débit automnaux puisque la reprise de migration après l'estivation se fait à la faveur de débit et de température favorables.

Au final, les séries chronologiques utilisées s'étendent, selon les stations, entre 10 et 35 ans sur la période 1983 - 2017, pour une moyenne de 17,8 ans de suivi (+/-6).

Le Tableau 2.3 récapitule l'ensemble des stations utilisées dans le cadre de cette thèse, en précisant les chapitres dans lesquels elles ont été considérées, ainsi que les espèces comptées et les séries de données utilisées.

TABLE 2.3 – Stations de comptage considérées dans cette étude, espèces amphihalines comptées et longueur des séries de données. ALA = aloses (*Alosa sp.*). ANG = anguille européenne (*Anguilla anguilla*). LPM = lamproie marine (*Petromyzon marinus*). SAT = saumon atlantique (*Salmo salar*). TRM = truite de mer (*Salmo trutta*).

Chapitre	Station	Rivière	Espèces	Série chrono.
Tous	Eu	Bresle	SAT-TRM	1984-2015
Tous	Breuil-en-Auge	Touques	ANG-SAT-TRM	2005-2015
Tous	Claies-de-Vire	Vire	ALA-LPM-SAT-TRM	2002-2015
Tous	May-sur-Orne	Orne	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	2004-2015
Tous	Iffezheim	Rhin	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	2003-2015
Tous	Gambenheim	Rhin	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	2006-2015
Tous	Cerisel	Oir	ANG-LPM-SAT-TRM	1984-2016
Chap. 3 et 5	Pont es Omnes	Frémur	ANG	1996-2016
Chap. 3 et 5	Bois Joli	Frémur	ANG	1996-2016
Chap. 4 et 5	Pont Rolland	Gouessant	ANG	2004-2013
Tous	Kerhamon	Elorn	ALA-ANG-SAT-TRM	2007-2016
Tous	Moulin du Vivier	Loysance	SAT-TRM	1996-2010
Tous	Châteaulin	Aulne	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	1999-2015
Tous	Moulin Neuf	Pont l'Abbé	ANG	2002-2016
Tous	Moulin des Princes	Scorff	ALA-LPM-SAT-TRM	1994-2016
Tous	Malon	Vilaine	ANG	1998-2008
Tous	Arzal	Vilaine	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	1995-2016
Tous	Boisse	Vendée	ANG	1994-2013
Tous	Massigny	Vendée	ANG	1994-2007
Tous	Boule d'Or Cinq Abbés	Canal des Cinq Abbés	ANG	1994-2013
Tous	Boule d'Or Vendée	Vendée	ANG	1994-2013
Chap. 3 et 5	Cinq Abbés	Canal des Cinq Abbés	ANG	1996-2017
Chap. 3 et 5	Contreboth de Vix	Canal du Contreboth de Vix	ANG	1996-2011
Tous	Marais Pin	Sèvre niortaise	ALA-ANG	2008-2017
Tous	Enfreneaux	Sèvre niortaise	ANG	1984-2017
Tous	Descartes	Creuse	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	2007-2017
Tous	Decize	Loire	ALA-ANG-LPM	1998-2017
Tous	Châtellerault	Vienne	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	2004-2017
Chap. 3 et 5	Gueugnon	Arroux	ANG-SAT	2006-2017
Tous	Vichy	Allier	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	1997-2017
Tous	Poutès	Allier	ANG-SAT	1988-2016
Tous	Mauzac	Dordogne	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	2004-2015
Tous	Tuilières	Dordogne	ALA-LPM-SAT-TRM	1993-2015
Tous	Golfech	Garonne	ALA-LPM-SAT-TRM	1993-2015
Tous	Bazacle	Garonne	ALA-ANG-LPM-SAT-TRM	1993-2015
Tous	Carbonne	Garonne	ANG-SAT-TRM	2001-2015
Tous	Uxondoa	Nivelle	ALA-ANG-SAT-TRM	1996-2017
Tous	Olha	Nivelle	SAT-TRM	1996-2017
Tous	Sorde-l'Abbaye	Gave d'Oloron	ALA-SAT-TRM	1996-2012
Chap. 4 et 5	Chopolo	Nive	LPM-SAT-TRM	1999-2017
Tous	Artix	Gave de Pau	ANG-LPM-SAT-TRM	2005-2016
Chap. 4 et 5	Halsou	Nive	LPM-SAT	2000-2017
Tous	Guerlain	Gave d'Oloron	LPM-SAT-TRM	1996-2012
Tous	Chéraute	Saison	SAT-TRM	1996-2014
Tous	Soeix	Gave d'Aspe	ANG-SAT-TRM	1996-2017
Chap. 3 et 5	Saint-Cricq	Gave d'Ossau	ANG	2002-2011

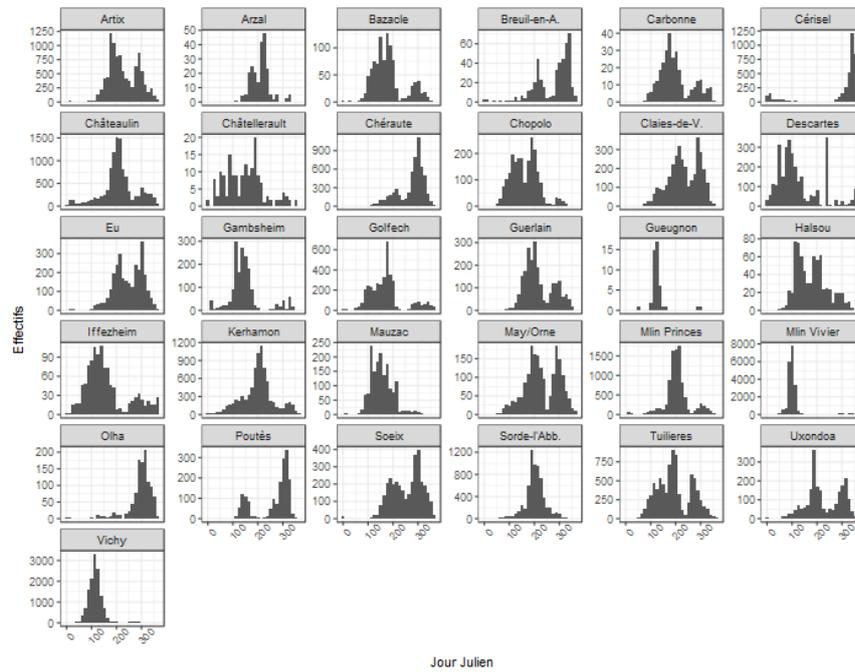


FIGURE 2.8 – Migration des saumons aux stations de comptage en jour Julien sur l'ensemble de la série de données.

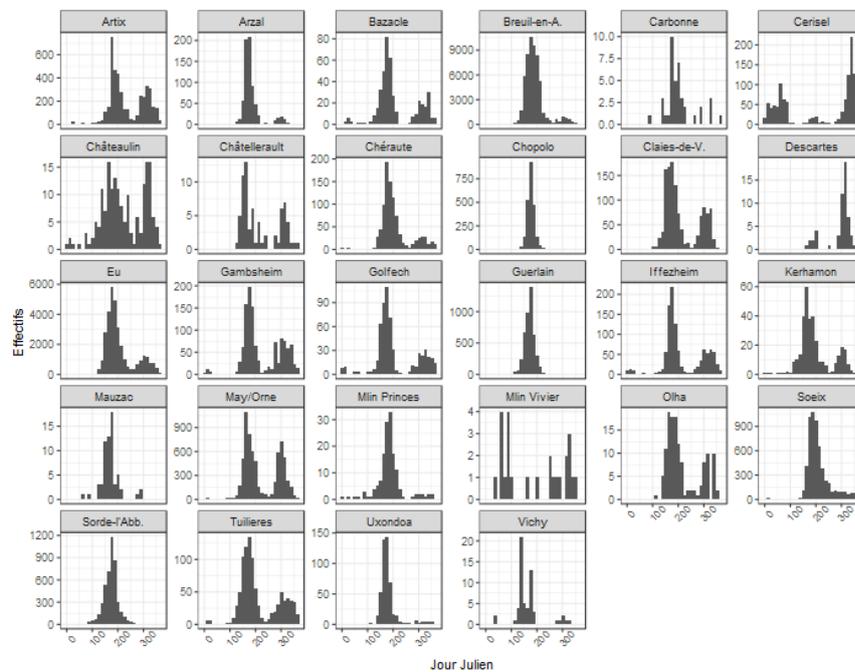


FIGURE 2.9 – Migration des truites de mer aux stations de comptage en jour Julien sur l'ensemble de la série de données.

2.2 Les données environnementales

En plus des données « poissons », nous avons également bancarisé des données environnementales afin de tester l'influence de ces variables sur les évolutions observées (évolutions des effectifs, des calendriers de migration et des synchronismes). Nous nous sommes ainsi particulièrement intéressés à quatre paramètres environnementaux connus pour influencer les migrations des poissons amphihalins (pour plus de détails sur les paramètres influençant les migrations voir chapitre 1 - section 1.4.3). Pour chacun de ces paramètres nous avons construit un à plusieurs descripteurs (Tableau 2.4).

TABLE 2.4 – Descripteurs abiotiques développés pour les analyses des facteurs explicatifs aux modifications observées. NAOI = Indice d'oscillation Nord-Atlantique. SST = Température de surface de la mer. T°C = Température de l'air pris comme proxy de la température de l'eau. Débit = Débit des rivières. Pour chaque descripteur, nous avons réalisé la moyenne sur la période indiquée. Q90 de migration signifie que nous avons réalisé la moyenne durant le passage de 90% de la migration pour l'espèce considérée.

NAOI	SST	T°C	Débit
Hiver	15 jours précédant	Printemps	Printemps
	Mois précédant	Été	Été
	Février à la date d'arrivée	Hiver	Hiver
		Année	Année
		Q90 de migration	Q90 de migration

2.2.1 L'indice d'oscillation Nord-Atlantique (NAOI)

C'est un phénomène océanique et atmosphérique qui est souvent utilisé comme un indice général du climat dans l'hémisphère Nord. Il correspond à la différence de pression atmosphérique existant entre l'anticyclone d'Açores et la dépression de Lisbonne (Figure 2.10). Lorsque la NAOI est positive, cela correspond à des hivers doux et pluvieux sur l'Europe avec une circulation d'Ouest en Est plus prononcée. Les données ont été téléchargées sur le site de la [National Oceanic and Atmospheric Administration \(NOAA\)](#). Nous avons utilisé l'indice moyen de NAO en hiver (décembre à mars) car c'est à cette période qu'il exerce sa plus grande influence sur l'environnement océanique (Hurrell, 1995; Drinkwater *et al.*, 2013).

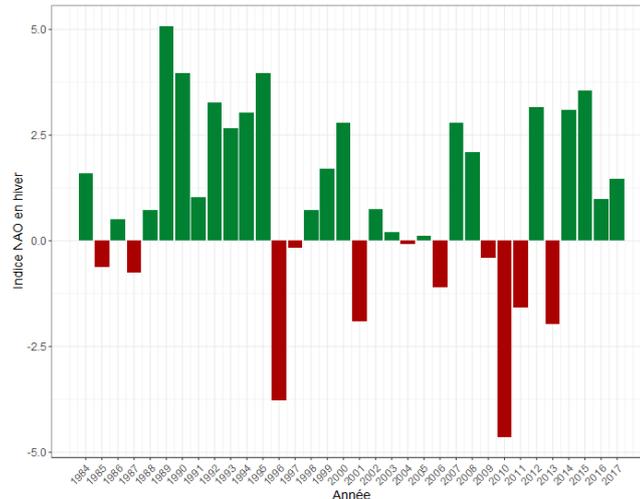


FIGURE 2.10 – Évolution de l'indice d'oscillation Nord-Atlantique en hiver dans l'hémisphère Nord (source des données : NOAA)

2.2.2 La température de surface de la mer (SST)

Les données ont été téléchargées sur le [site de la NOAA](#) pour une résolution de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ sur l'ensemble de la période étudiée (1983-2017) (Figure 2.11). Les zones utilisées en mer par les différentes espèces de poissons amphihalins étudiées n'étant pas toujours les mêmes (voire, pour certaines espèces étant mal connues), nous avons sélectionné les zones à proximité des estuaires qui sont des lieux de passage communs à toutes les espèces. À partir de ces données, nous avons calculé à chaque station, pour chaque année et chaque taxon, la température moyenne de surface de la mer durant les 15 jours et le mois précédant les migrations. La SST étant mesurée à chaque embouchure, nous avons supposé que ce paramètre agissait sur une période relativement courte étant donné que la majorité des stations de comptage est située dans la partie aval des rivières (entre 1 et 880 km de la mer; médiane = 37 km). Pour les anguilles, nous avons calculé la moyenne entre le 1^{er} février et la date de passage. Nous avons, en effet, considéré que le processus de colonisation de l'estuaire vers les stations de comptage a une durée plus longue pour cette espèce que pour les espèces potamotoques, en particulier parce que le déclenchement des migrations actives des civelles est lié aux températures (Jellyman and Briand, 2016).

FIGURE 2.11 – Températures de surface de la mer (°C) durant le printemps 2016¹(source données : NOAA).

2.2.3 La température de l'air

Ce paramètre a été utilisé comme proxy de la température de l'eau (voir par exemple Caissie, 2006; Rabi *et al.*, 2015), car nous ne disposions pas d'un réseau de suivi de la température de l'eau sur la période étudiée à proximité de chaque station de comptage. Les moyennes journalières ont été téléchargées [sur le site de la NOAA](#), en choisissant la station de mesure la plus proche de chacune des stations de comptage considérées (Figure 2.12). Lorsque des données étaient manquantes, nous avons utilisé des extrapolations linéaires dans le cas où la quantité de données manquantes était faible (*c.-à-d.* au moins 20 données mesurées par mois). Dans le cas contraire, nous avons appliqué aux jours manquants la moyenne interannuelle des températures mesurées ce jour là sur l'ensemble de la série de données. À partir de ces données nous avons calculé : (i) la température moyenne annuelle, (ii) la température moyenne durant l'hiver (21 décembre - 20 mars), le printemps (21 mars - 20 juin) et l'été (21 juin - 20 septembre) et (iii) la température moyenne pendant le passage de 90% de la fraction migrante pour chaque taxon et à chaque station (Tableau 2.4).

1. L'animation n'est visible que si le PDF est ouvert avec ©Acrobat Reader, ©PDF-XChange, ©Acroread, ou ©Foxit Reader

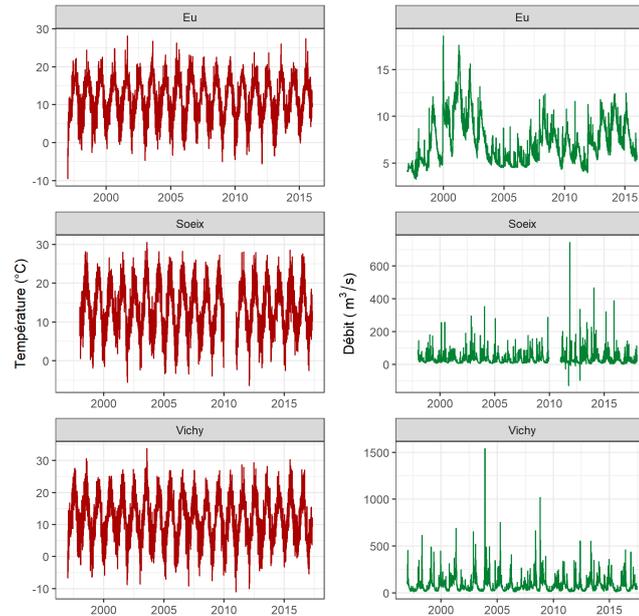


FIGURE 2.12 – Évolution de la température ($^{\circ}\text{C}$) et du débit (m^3/s) à 3 stations étudiées (source des données : NOAA - DREAL)

2.2.4 Le débit

Nous avons téléchargé les débits moyens journaliers sur le site de la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL). Pour chaque station de comptage, nous avons cherché la station de mesure des débits la plus représentative. Parfois, plusieurs stations de mesures ont été nécessaires pour représenter au mieux les débits rencontrés sur une station, notamment dans le cas d'une station de comptage ne couvrant pas l'ensemble de la période étudiée ou de la présence d'un affluent important entre la station de mesure et la station de comptage (dans ce cas, une station sur l'affluent a été recherchée en plus de la station sur l'axe principal et les débits ont été sommés) (Figure 2.12). À partir de ces données, nous avons calculé les mêmes descripteurs que ceux calculés pour les températures (*c.-à-d.* moyenne annuelle des débits, moyenne durant l'hiver, le printemps et l'été et moyenne durant le passage de 90% des poissons — Tableau 2.4).

2.3 Les autres variables explicatives utilisées

En plus des données « poissons » et des données environnementales, nous avons utilisé pour les analyses du chapitre 3 de cette thèse, des données de situation géographique comme l'indication du bassin-versant ou de la latitude de chacune des stations analysées. En effet, compte-tenu des nombreuses études ayant documenté un déplacement vers le nord de l'aire de distribution des espèces en raison du changement climatique (Parmesan and Yohe, 2003; Comte and Grenouillet, 2015; Horreo *et al.*, 2018), nous avons posé l'hypothèse que les stations localisées au Sud connaissent un déclin plus marqué de leurs effectifs, en particulier pour les espèces d'eau froide comme les salmonidés.

De façon complémentaire à ces variables de situation, nous avons considéré des variables qualitatives liées à la gestion au sein des bassins-versants étudiés (Tableau 2.5). Ces variables de « gestion » portaient sur la présence ou l'absence :

- d'une pêcherie commerciale en aval des stations
- d'un programme de soutien des effectifs pour le saumon atlantique
- d'une amélioration notable de la continuité écologique en aval des stations durant la période d'étude

Ces trois variables de gestion ont été établies par « dire d'expert », l'objectif étant d'identifier les stations dont l'évolution des effectifs auraient pu être perturbée ou influencée par l'une ou l'autre de ces variables. Le Tableau 2.5 présente les stations utilisées au cours de ce travail, en précisant les différentes variables explicatives, géographiques et de gestion considérées.

TABLE 2.5 – Variables géographiques et de gestion au sein des bassins-versants. La colonne Chapitre permet d’identifier les stations utilisées dans les différents chapitres de la thèse. Tous signifie que la station a été considérée dans les trois chapitres d’analyses à savoir les chapitres 3 à 5. Dans le cas contraire, les numéros des chapitres sont indiqués : le chapitre 3 correspond aux analyses sur l’évolution des effectifs, le chapitre 4 aux analyses sur l’évolution des calendriers de migration et le chapitre 5 aux analyses sur le synchronisme des effectifs et des calendriers de migration. *n.c.* signifie que la variable n’a pas été considérée pour la station.

Chapitre	Station	Bassin	Latitude	Pêche	Soutien effectif	Continuité Écologique
Tous	Eu	Bresle	50.05	X	-	-
Tous	Breuil-en-Auge	Touques	49.23	-	-	X
Tous	Claies-de-Vire	Vire	49.18	-	-	X
Tous	May-sur-Orne	Orne	49.11	-	-	X
Tous	Iffezheim	Rhin	48.83	X	X	-
Tous	Gambshheim	Rhin	48.68	-	X	-
Tous	Cerisel	Oir	48.63	-	-	-
Chap. 3 et 5	Pont es Omnes	Frémur	48.58	-	-	-
Chap. 3 et 5	Bois Joli	Frémur	48.58	-	-	-
Chap. 4 et 5	Pont Rolland	Gouessant	48.52	<i>n.c.</i>	<i>n.c.</i>	<i>n.c.</i>
Tous	Kerhamon	Elorn	48.46	-	X	-
Tous	Moulin du Vivier	Loysance	48.45	-	X	-
Tous	Châteaulin	Aulne	48.20	-	-	-
Tous	Moulin Neuf	Pont l’Abbé	47.89	-	-	-
Tous	Moulin des Princes	Scorff	47.84	-	-	-
Tous	Malon	Vilaine	47.80	-	-	-
Tous	Arzal	Vilaine	47.50	X	-	-
Tous	Boisse	Sèvre niortaise	46.45	-	-	-
Tous	Massigny	Sèvre niortaise	46.42	-	-	-
Tous	Boule d’Or Cinq Abbés	Sèvre niortaise	46.39	-	-	-
Tous	Boule d’Or Vendée	Sèvre niortaise	46.39	-	-	-
Chap. 3 et 5	Cinq Abbés	Sèvre niortaise	46.33	X	-	-
Chap. 3 et 5	Contreboth de Vix	Sèvre niortaise	46.32	X	-	-
Tous	Marais Pin	Sèvre niortaise	46.32	-	-	-
Tous	Enfreneaux	Sèvre niortaise	46.32	X	-	-
Tous	Descartes	Loire	46.97	X	X	X
Tous	Decize	Loire	46.84	X	X	X
Tous	Châtellerault	Loire	46.81	X	X	X
Chap. 3 et 5	Gueugnon	Loire	46.61	-	X	-
Tous	Vichy	Loire	46.14	X	X	X
Tous	Poutès	Loire	44.95	-	X	X
Tous	Mauzac	Garonne-Dordogne	44.85	-	X	X
Tous	Tuilières	Garonne-Dordogne	44.84	X	X	X
Tous	Golfech	Garonne-Dordogne	44.11	X	X	X
Tous	Bazacle	Garonne-Dordogne	43.60	-	X	X
Tous	Carbonne	Garonne-Dordogne	43.29	-	X	-
Tous	Uxondoa	Nivelle	43.36	X	-	-
Tous	Olha	Nivelle	43.34	X	-	-
Tous	Sorde-l’Abbaye	Adour	43.53	X	X	-
Chap. 4 et 5	Chopolo	Adour	43.39	<i>n.c.</i>	<i>n.c.</i>	<i>n.c.</i>
Tous	Artix	Adour	43.38	X	X	X
Chap. 4 et 5	Halsou	Adour	43.37	<i>n.c.</i>	<i>n.c.</i>	<i>n.c.</i>
Tous	Guerlain	Adour	43.26	X	X	X
Tous	Chéraute	Adour	43.24	X	X	-
Tous	Soeix	Adour	43.16	X	X	X
Chap. 3 et 5	Saint-Cricq	Adour	43.11	X	X	X

2.4 Les méthodes d'analyses utilisées

2.4.1 Chapitre 3 - Analyses de l'évolution des effectifs des espèces amphihalines

Compte-tenu de l'érosion de la biodiversité observée sur de très nombreux taxons faunistiques et floristiques, l'hypothèse que nous avons posée était celle d'un déclin généralisé des espèces amphihalines en France dû à l'effet conjoint des différentes pressions anthropiques agissant à l'échelle des bassins-versants, et à celle du changement climatique agissant à large échelle.

Pour confirmer ou non cette hypothèse, nous avons réalisé des analyses à différentes échelles spatiales, afin de déterminer si les évolutions des effectifs étaient généralisées à l'ensemble du territoire métropolitain ou propre aux différents bassins-versants ou stations.

Analyses à l'échelle nationale

Pour les analyses à l'échelle nationale, nous avons développés des modèles mixtes additifs généralisés (*Generalized Additive Mixed Model* - GAMM) dans la mesure où l'évolution des comptages au cours du temps n'est pas forcément linéaire. Les modèles additifs généralisés (*Generalized Additive Model* - GAM) sont en effet une extension aux modèles linéaires simples permettant de modéliser (i) une liaison entre variable à expliquer et variables explicatives non nécessairement linéaires, et (ii) des fonctions de lissage (*smooth*) non-linéaires sur les prédicteurs. De leur côté, les modèles mixtes (linéaires ou non-linéaires) sont des modèles comportant à la fois des facteurs à effets fixes, comme par exemple dans les modèles linéaires simples (LM), et des facteurs à effets aléatoires, qui permettent de refléter la corrélation entre les unités statistiques. Cette technique de modélisation est donc, par exemple, appropriée lorsque le jeu de données comporte un ou plusieurs niveaux d'agrégation (*par ex.* les comptages d'une espèce chaque année sur une même station ne sont pas indépendants ; le résultat du comptage dépend fortement de la station sur laquelle on réalise les comptages).

Les séries de données n'ayant pas les mêmes durées selon les espèces (car dépendantes des stations où elles sont comptées), nous avons construit un GAMM par taxon.

Les variables explicatives potentielles de ces GAMM étaient : (i) l'année, et (ii) le bassin-versant. Afin de tester si l'évolution des effectifs était spécifique à chaque bassin-versant ou commune à l'ensemble des stations, nous avons testé dans nos modèles deux fonctions de lissage sur la variable année : (i) une fonction de lissage unique pour l'ensemble des bassins-versants, et (ii) une fonction de lissage spécifique à chaque bassin-versant. La partie aléatoire des modèles était, quant à elle, constituée du facteur « station » (modèles à intercept aléatoire).

Pour choisir le meilleur modèle, nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AIC) (Akaike, 1974) et des tests de χ^2 fournis dans le package R *itsadug* (van Rij *et al.*, 2017).

Les séries de données aux stations étant de longueur inégale, une tendance temporelle a été reconstituée pour l'ensemble de la France en maintenant la tendance constante en dehors de la période d'observation pour couvrir la période 1983-2017. Dans la mesure où 37% des rivières étudiées avaient plus d'une station de comptage sur leur cours, et de façon à ne pas compter plusieurs fois les mêmes individus, nous avons reconstitué la tendance nationale en additionnant les prédictions du modèle de chaque taxon uniquement sur les stations situées le plus en aval sur chacune des rivières étudiées. Au total, nous avons ainsi conservé pour cette analyse 25 stations localisées sur 25 rivières (Tableau 2.6).

TABLE 2.6 – Stations conservées pour l'analyse de l'évolution des effectifs à l'échelle nationale. Ces stations sont les stations localisées le plus en aval sur chacune des rivières suivies.

Station	Rivière	Bassin
Eu	Bresle	Bresle
Breuil-en-Auge	Touques	Touques
Claies-de-Vire	Vire	Vire
May-sur-Orne	Orne	Orne
Iffezheim	Rhin	Rhin
Cerisel	Oir	Oir
Pont es Omnes	Frémur	Frémur
Kerhamon	Elorn	Elorn
Moulin du Vivier	Loysance	Loysance
Châteaulin	Aulne	Aulne
Moulin Neuf	Pont l'Abbé	Pont l'Abbé
Moulin des Princes	Scorff	Scorff
Arzal	Vilaine	Vilaine
Cinq Abbés	Canal des Cinq Abbés	Sèvre niortaise
Contreboth de Vix	Canal du Contreboth de Vix	Sèvre niortaise
Enfreneaux	Sèvre niortaise	Sèvre niortaise
Descartes	Creuse	Loire
Decize	Loire	Loire
Châtellerault	Vienne	Loire
Vichy	Allier	Loire
Tuilières	Dordogne	Garonne-Dordogne
Golfech	Garonne	Garonne-Dordogne
Uxondoa	Nivelle	Nivelle
Sorde-l'Abbaye	Gave d'Oloron	Adour
Artix	Gave de Pau	Adour

Analyses aux échelles locales

De façon parallèle, nous avons mené des analyses aux échelles plus locales (*c.-à-d.* à l'échelle des bassins-versants et des stations), en recherchant des tendances monotones dans les comptages annuels des poissons. Pour cela, nous avons réalisé pour chaque taxon une analyse de Mann-Kendall, corrigée pour l'auto-corrélation temporelle (Hamed and Ramachandra Rao, 1998), en spécifiant un poids correspondant à l'effectif total comptabilisé pour chaque station (Daufresne and Boët, 2007; Maire *et al.*, 2019). L'ajout de ce poids dans les analyses, nous a permis de prendre en compte l'importance des stations les unes par rapport aux autres, à la fois en termes d'effectifs annuels comptés mais également de durée des séries de comptage. Ces méta-analyses, bien que mettant en évidence des tendances moins précises que celles des GAMMs, nous ont permis de synthétiser les résultats à l'échelle de chaque station, de même qu'à l'échelle des différents bassins-versants. Les méta-analyses ont été réalisées en utilisant le package R *metafor* (Viechtbauer, 2010).

Pour tester si les tendances détectées dans les comptages de poissons pouvaient être liées à la gestion particulière des bassins-versants ou à leur localisation (*c.-à-d.* latitude), nous avons inclus les trois variables de gestion (*c.-à-d.* présence/absence d'une pêcherie commerciale en aval, d'amélioration de la continuité écologique ou d'un programme de soutien des effectifs de saumon), la latitude et le bassin-versant comme matrice de modérateurs dans les méta-analyses.

2.4.2 Chapitre 4 - Analyses de l'évolution des calendriers de migration des espèces amphihalines en France

Les avancées dans les calendriers des moments-clés des cycles de vie des espèces, en particulier pour les événements printaniers, ont été assez largement rapportées dans la bibliographie, et ce pour un grand nombre d'espèces (voir section 1.5.2).

L'objectif de ce chapitre était ainsi d'analyser l'évolution des calendriers de migration des espèces amphihalines de France avec l'hypothèse d'une avancée de ces calendriers. Nous avons également cherché à identifier les variables abiotiques influençant ces calendriers de migration anadrome.

Pour cela, nous avons mobilisé le jeu de données « poissons » présenté à la section 2.1.2. Ce jeu de données étant volumineux (plus de 2 millions d'enregistrements), nous avons cherché à synthétiser l'information. Pour cela, nous avons utilisé trois métriques phénologiques classiquement utilisées (Dahl *et al.*, 2004; Boisneau *et al.*, 2008; Kuczynski *et al.*, 2017) :

- la date de début de migration (jour Julien correspondant à 5% de la migration),
- la date médiane (jour Julien correspondant à 50% de la migration),
- la date de fin de migration (jour Julien correspondant à 95% de la migration).

Évolution des calendriers de migration au cours du temps

Pour chaque taxon, un modèle linéaire mixte (LMM) a été développé pour expliquer ces différentes dates de migration (*c.-à-d.* jour de passage aux stations). Les variables explicatives potentielles étaient l'année, l'information sur le type de date

observé (*c.-à-d.* date de début, médiane ou de fin de migration), et les descripteurs abiotiques présentés à la section 2.2 et constitués à partir des variables NAOI, SST, température de l'air et débit.

Un seul terme d'interaction a été testé dans ces modèles : l'interaction entre l'année et le type de descripteur phénologique. En effet, nous souhaitons analyser si les tendances temporelles observées étaient différentes en fonction du descripteur phénologique considéré. En effet, des évolutions contrastées des dates de migration des descripteurs phénologiques peuvent entraîner des modifications dans la durée des calendriers de migration ce qui peut avoir des conséquences en terme de survie des individus (*par ex.* si tous les individus d'une population arrivent durant un court laps de temps et que cette période ne correspond pas à une période favorable pour la réalisation du reste du cycle de vie).

Pour chaque taxon, nous avons utilisé une procédure de combinaison de modèles (ou *model averaging* en anglais) pour mesurer les modifications dans les calendriers de migration anadrome. La sélection de modèles a été réalisée de la façon suivante. Tout d'abord nous avons construit pour chaque taxon tous les modèles « complets » possibles, c'est-à-dire contenant le plus grand nombre de variables explicatives dans la partie fixe des modèles. Étant donné que certains descripteurs étaient corrélés (Figure 2.13), nous n'avons conservé dans un même modèle que les variables explicatives ayant un coefficient de corrélation de Pearson inférieur à $|0.4|$.

Dans la partie aléatoire de ces modèles « complets », nous avons testé quatre structures différentes :

- pas de structure aléatoire (*c.-à-d.* test d'un modèle linéaire simple),
- un modèle à intercept aléatoire constitué du facteur « station » pour prendre en compte la non-indépendance des données observées à une même station,
- un modèle à intercept aléatoire avec une structure de variance pour permettre des variances différentes entre les stations,
- un modèle à intercept et pente aléatoire constitué du facteur « station » pour l'intercept et du facteur « type de descripteurs phénologique » pour la pente avec une structure de variance par station pour prendre en compte à la fois la non-indépendance des données, l'existence de variances différentes entre les stations et l'évolution contrastée entre les types de descripteurs phénologiques entre les stations.

À partir de l'ensemble de ces modèles, nous n'avons sélectionné que ceux dont la différence de critère d'information d'Akaike (AIC) était inférieure ou égale à 4. Après la sélection de ces modèles « complets », nous avons sélectionné les modèles « concurrents » en utilisant les fonctions de sélection automatique contenues dans le package R *MuMIn* (Barton, 2018).

Une fois encore, nous n'avons conservé que les modèles dont la différence d'AIC était inférieure ou égale à 4.

Une fois les modèles « concurrents » identifiés pour chaque taxon, nous avons utilisé la fonction *model.avg* du package R *MuMIn* pour faire de la combinaison de modèles.

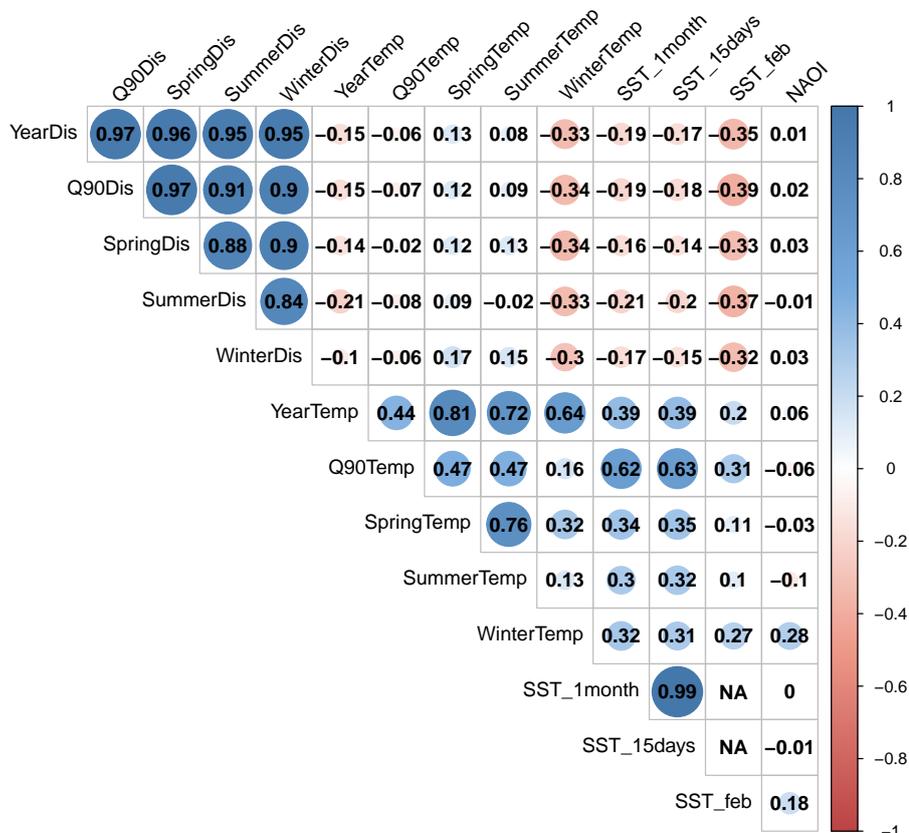


FIGURE 2.13 – Coefficient de corrélation de Pearson entre les descripteurs abiotiques considérés dans cette étude. YearDis = moyenne annuelle des débits. Q90Dis = moyenne des débits durant la migration de 90% des individus. SpringDis = moyenne des débits au printemps. SummerDis = moyenne des débits à l'été. WinterDis = moyenne des débits durant l'hiver. YearTemp = moyenne annuelle des T°C de l'air. Q90Temp = moyenne des T°C de l'air durant la migration de 90% des individus. SpringTemp = moyenne des T°C de l'air au printemps. SummerTemp = moyenne des T°C de l'air à l'été. WinterTemp = moyenne des T°C de l'air en hiver. SST_1month = moyenne de la SST durant le mois précédent les migrations. SST_15days = moyenne de la SST durant les 15 jours précédant la migration. SST_feb = moyenne de la SST entre le 1^{er} février et la date de migration. NAOI = moyenne de la NAOI durant l'hiver. SST = température de surface de la mer. NAOI = indice d'oscillation Nord-Atlantique.

Évolution des descripteurs abiotiques au cours du temps

Pour chaque descripteur abiotique sélectionné dans les différents modèles « concurrents » conservés pour la combinaison de modèles, nous avons réalisé des modèles

linéaires pour modéliser l'évolution temporelle de ces descripteurs. Pour les descripteurs liés aux variables environnementales SST, température de l'air et débit des rivières nous avons réalisé des modèles linéaires mixtes à intercept aléatoire constitué du facteur « station » puisque les données n'étaient pas indépendantes de la station à laquelle elles étaient observées. Pour la NAOI moyenne durant l'hiver, nous avons mis en place un modèle linéaire simple puisque ce paramètre était commun à l'ensemble des stations.

Parmi les descripteurs abiotiques créés, certains étaient liés aux dates de passage des poissons aux stations (*par ex.* moyenne du débit ou de la température de l'air durant la migration de 90% des individus ou moyenne de la SST sur le mois précédent la migration), c'est-à-dire que ces descripteurs n'étaient pas considérés sur une période fixe durant toute la durée de l'étude mais sur une fenêtre pouvant fluctuer annuellement en fonction des dates de migration des poissons. Ainsi, si les poissons décalent leur date de migration pour des arrivées plus précoces aux stations par exemple, les descripteurs abiotiques considérés prennent en compte ces décalages et sont calculés au cours du temps sur des périodes de plus en plus précoces.

De façon complémentaire aux premières analyses, nous avons donc également étudié l'évolution au cours du temps de ces descripteurs abiotiques liés aux dates de migration des poissons, sur une période fixe. Pour cela, nous avons calculé la moyenne des dates de passage des 5 premières années et nous avons conservé cette date sur l'ensemble de notre série de données. Ainsi, par exemple pour le descripteur « moyenne de la SST sur le mois précédent la migration », nous avons calculé la moyenne des dates médianes d'arrivée de chacun des taxons aux stations de comptage durant les 5 premières années de la série de données, et avons calculé chaque année sur cette période fixe (*c.-à-d.* mois précédant cette date) la moyenne de la SST.

2.4.3 Chapitre 5 - Analyses des synchronismes des dynamiques de population et des calendriers de migration

Dans ce chapitre, nous avons cherché à analyser les synchronismes existant dans les comptages et les calendriers de migration des espèces amphihalines. Nous avons également cherché à identifier les variables abiotiques influençant ces synchronismes.

Pour cela, nous avons mobilisé les jeux de données « poissons » utilisés dans les chapitres 3 et 4, ainsi que les données environnementales utilisées dans le chapitre 2. Les détails sur ces jeux de données sont explicités dans les sections 2.1 et 2.2.

Analyses des synchronismes des effectifs et des calendriers de migration annuelle

Utilisant la méthode développée par Chevalier *et al.* (2014), elle-même basée sur l'étude de Buonaccorsi *et al.* (2001), nous avons calculé des corrélations de Spearman entre paire de stations ayant pour une même espèce au moins 7 années communes d'observation. Nous avons calculé ces corrélations à la fois pour les effectifs lors des migrations de montaison et pour les dates de migration et ce pour trois échelles spatiales : (i) intra-bassin (*c.-à-d.* entre paire de stations d'un même bassin-versant), (ii) inter-bassins (*c.-à-d.* entre paire de stations localisées dans des bassins-versants différents) et (iii) nationale (*c.-à-d.* entre toutes les paires de stations quel que soit leur

bassin-versant). Pour les dates de migration, nous avons réalisé ces corrélations de Spearman sur les dates de début (jour Julien correspondant à 5% des passages), médiane (50% des passages) et sur les dates de fin de migration (95% des passages).

Nous avons ensuite calculé une moyenne pondérée de ces coefficients de corrélation de Spearman en utilisant le nombre d'année commune entre paire de stations comme poids dans l'analyse. Le niveau de significativité de ces moyennes pondérées (nommées par la suite « synchronie ») a été évalué par une procédure de bootstrap de 1000 itérations avec remise. La synchronie était considérée comme significative si moins de 5% des moyennes pondérées simulées dépassaient la moyenne observée.

Calcul des distances entre stations et détermination des échelles spatiales des synchronies

Afin de déterminer la distance de ces synchronies (*c.-à-d.* distance jusqu'à laquelle la synchronie était supérieur à zéro), nous avons entrepris de calculer les distances de linéaire de cours d'eau entre toutes les paires de station. À l'aide du réseau hydrographique théorique (RHT) qui chaîne les différents drains du réseau hydrographique français (Pella *et al.*, 2012), nous avons pu aisément calculer les distances entre stations d'un même bassin-versant. En effet, pour ces stations nous avons pu réaliser une somme cumulée des longueurs de l'ensemble des drains RHT nécessaire pour aller d'une station à une autre.

En revanche, le calcul des distances a été plus compliqué à réaliser pour des stations localisées dans des bassins-versants différents. Pour ces stations, en plus de calculer la somme cumulée de tous les drains RHT entre chaque station et la mer, il a fallu calculer la distance entre les deux estuaires. Pour cela, nous avons utilisé des fonctions géographiques (via PostGIS) pour simplifier le tracé du trait de côte de l'Europe (l'embouchure du Rhin se situant aux Pays-Bas, le trait de côte français était insuffisant) et créer un point à chaque rupture de ce trait de côte simplifié. Nous avons ajouté les points des estuaires pour lesquels il y avait des stations de comptage dans le bassin-versant et fusionné chacun de ces points avec le point de trait de côte le plus proche. Toujours à l'aide de fonctions géographiques nous avons créé des segments entre tous ces points en éliminant ceux qui « traversaient » un pays, afin que les points ne soient reliés qu'en passant par la mer. Enfin nous avons appliqué la fonction *pgr_dijkstra* qui utilise l'algorithme de plus court chemin développé par Dijkstra (Dijkstra, 1959), pour récupérer le chemin (formé des segments créés précédemment entre les points) le plus court permettant d'aller d'un point « estuaire » à un autre, et ce pour toutes les combinaisons de points « estuaires » (Figure 2.14).

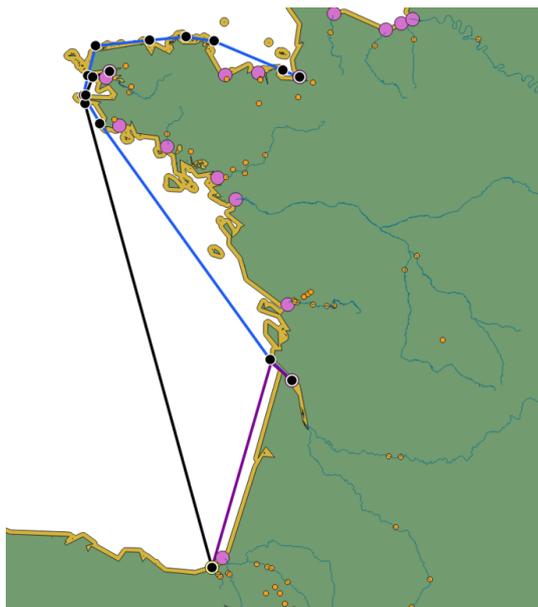


FIGURE 2.14 – Illustration du calcul de distance entre deux estuaires via un algorithme de plus court chemin. Les points jaunes représentent les stations de comptage. Les points roses représentent les points « estuaires ». Les tracés bleu, noir et violet sont des exemples de chemin pour relier certains points « estuaires » entre eux.

Une fois ces distances calculées, nous avons établi deux modèles additifs généralisés (GAM) pour chaque taxon, expliquant le synchronisme (des comptages pour l'un et des dates de migration pour l'autre) par la distance entre les stations de comptage afin d'établir l'étendue (*c.-à-d.* l'échelle spatiale) de ce synchronisme. Nous avons fait de même avec les paramètres environnementaux (SST, température et débit), afin d'avoir une idée de l'emprise géographique du synchronisme de ces paramètres. Sur les prédictions de ces modèles, nous avons recherché la distance pour laquelle la synchronie devenait nulle.

Influence des variables abiotiques

Enfin, nous avons cherché à relier les paramètres environnementaux aux synchronismes observés (à la fois pour les comptages et pour les dates de migration). Pour cela, nous avons calculé à l'échelle de chaque station le synchronisme moyen observé sur l'ensemble des paires de stations concernées afin de construire un modèle linéaire mixte (LMM) expliquant le synchronisme moyen à l'échelle des stations en fonction des paramètres environnementaux et des taxons. Les valeurs des paramètres environnementaux ont également été moyennées par station pour cette analyse. Ce faisant, nous avons perdu la dimension temporelle de nos données et nous n'avons donc pas pu analyser la variabilité interannuelle existante certainement entre synchronisme et paramètres environnementaux. Néanmoins, les critiques récentes concernant l'utilisation des tests de Mantel ou des tests partiels de Mantel (assez classiquement utilisés pour ce type d'analyse), à savoir faible puissance du test et augmentation des erreurs de type I (*c.-à-d.* augmentation du risque de rejeter l'hypothèse nulle h_0 alors qu'elle est valide) avec la présence dans les données d'auto-corrélation spatiale (Harmon and Glor, 2010; Perez *et al.*, 2010; Guillot and

Rousset, 2013; Legendre *et al.*, 2015; Crabot *et al.*, 2019), nous a encouragé à utiliser ces modèles linéaires mixtes en lieu et place des tests de Mantel. Et ce, même si ces derniers auraient évité l'agrégation de nos données à l'échelle des stations, et la perte de la composante temporelle.

2.5 Le projet STACOMI : pour une meilleure bancarisation et valorisation des données de comptage des poissons

Au cours de ce travail de thèse j'ai eu l'occasion de bancariser un grand nombre de données « poissons » (18 millions de données de passage de poissons). Les données de comptage des poissons sont des suivis au long cours dont une des richesses réside dans la durée des séries chronologiques. Ainsi, la bancarisation de ces données est un enjeu capital, à la fois pour garantir l'intégrité des données mais également pour permettre de valoriser plus facilement l'ensemble de ces informations.

Le projet STACOMI (*c.-à-d.* stations de comptage des poissons migrateurs) a été développé pour donner aux gestionnaires de suivi des comptages de poissons la possibilité de bancariser leurs données dans une base *OpenSource* sous le système de gestion de base de données relationnel-objet PostgreSQL. Cette base de données a été créée sur commande de l'agence française pour la biodiversité (AFB - actuellement office français de la biodiversité) dans le cadre de la mise en œuvre du système d'information sur l'eau (SIE)².

Cet outil prend en compte la complexité des données récoltées par les divers opérateurs aux différentes stations de comptage en France. Il utilise les dictionnaires de données définis par le SANDRE (*c.-à-d.* service d'administration nationale des données et référentiels sur l'eau), organisme chargé d'établir et de mettre à disposition le référentiel des données sur l'eau dans le cadre du SIE. Outre la mise en qualité des données (via un système performant de bancarisation de l'information), le projet STACOMI permet également de disposer d'un outil pour valoriser les données de comptage des poissons.

En effet, cette thèse a été une bonne occasion pour participer au développement d'un package R (R Core Team, 2017), nommé *stacomir*, permettant à tous les opérateurs de suivi des poissons utilisant la base de données développée dans le cadre du SIE, de réaliser des graphiques standardisés via une interface ne nécessitant pas de connaissances de programmation en langage R (Figure 2.15). Ces sorties graphiques mettent en valeur la collecte des informations via des analyses interannuelles qui permettent de suivre les fluctuations d'effectifs et favorisent la comparaison des résultats entre les stations, les rivières, voire les bassins-versants.

Le package *stacomir* est librement téléchargeable sur [github](https://github.com)³. Afin de valoriser d'une part l'important travail de bancarisation des données et d'autre part les développements réalisés (auxquels j'ai pu contribuer au cours de ma thèse) pour créer ce package et afin de participer à la diffusion de cet outil, un article a été publié dans *The Journal of Open Source and Software* (article 1).

2. Le SIE recueille, bancarise et diffuse (y compris auprès du grand public) les données et les indicateurs sur l'eau, les milieux aquatiques et leurs usages

3. <https://github.com/MarionLegrandLogrami/stacomir>

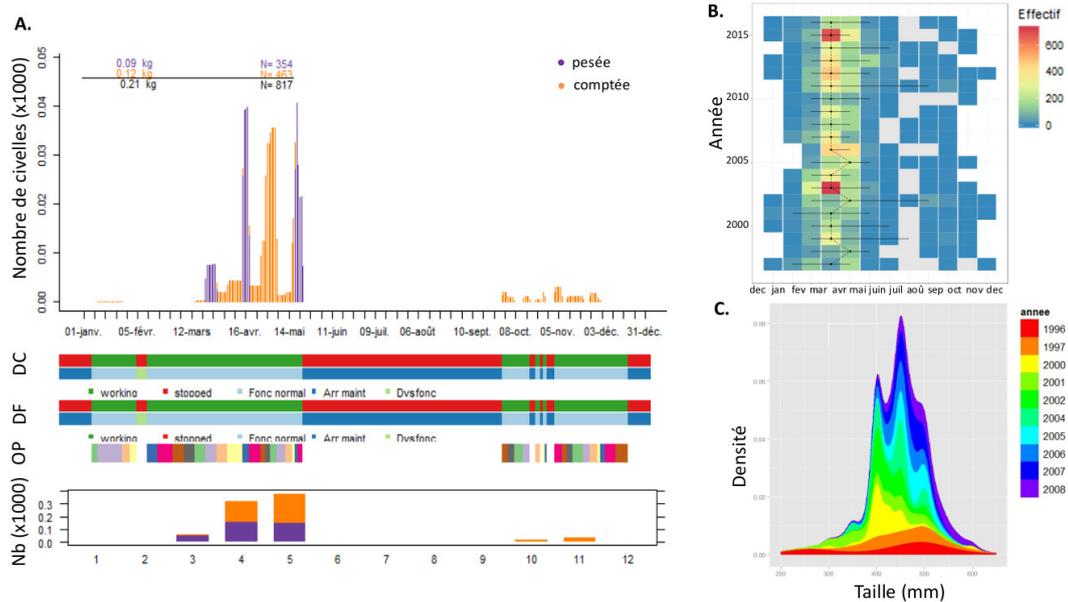
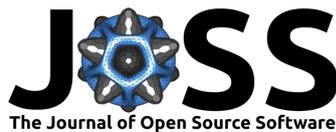


FIGURE 2.15 – Exemples de sorties graphiques issus du package *stacomIR*. A. Estimation du nombre de civelles (x1000) ayant franchi le barrage d'Arzal (Vilaine) en rive droite en 2011, en cumulant les effectifs comptés et les effectifs estimés d'après les poids de civelles (lot) mesurés. Les fonctionnements des dispositifs de franchissement (DF) et de comptage (DC) sont également indiqués, tout comme l'ensemble des opérations de suivi réalisées (OP). Enfin, un bilan des effectifs mensuels (x1000) est réalisé sur l'histogramme du bas. B. Carte de chaleur (*Heatmap*) des passages de saumon atlantique à Vichy depuis 1997. La date médiane de passage (point) ainsi que l'écart interquantiles Q5-Q95 (trait horizontal) sont représentés. C. Densité des tailles en millimètres des aloses comptées au barrage d'Arzal entre 1996 et 2008 (source des données : EPTB Vilaine et LOGRAMI).

2.6 Article 1 — Stacomir : un outil commun pour le suivi de la migration des poissons



Legrand, M., Briand, C., and Besse, T. (2019). stacomir : a common tool for monitoring fish migration. *Journal of Open Source Software*, 4(40) :1–3



stacomir : a common tool for monitoring fish migration

Marion Legrand^{1, 2}, Cédric Briand³, and Timothée Besse¹

¹ Loire Grands Migrateurs (LOGRAMI), 5, avenue Buffon, Orléans, France ² EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, INPT, UPS, Toulouse, France ³ Etablissement Public Territorial du Bassin de la Vilaine (EPTB Vilaine), Boulevard de Bretagne, La Roche-Bernard, France

DOI: [10.21105/joss.00791](https://doi.org/10.21105/joss.00791)

Software

- [Review](#) ↗
- [Repository](#) ↗
- [Archive](#) ↗

Submitted: 29 May 2018

Published: 19 August 2019

License

Authors of papers retain copyright and release the work under a Creative Commons Attribution 4.0 International License ([CC-BY](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)).

Summary

Migratory fish (like eel, salmon, shad or lamprey) are patrimonial species with cultural, scientific and economical strong interest (Keith, Persat, Feunteun, & Allardi, 2011). Migratory fishes population are vulnerable as they are often more prone to human impact when migrating in rivers and to the ocean (McDowall, 1992). They are often counted at stations when they perform the migrations at some of their lifestages, and these counts provide valuable indices to the population size and trend. In France, this kind of data are collected by various organizations (e.g. Migratory Associations, Amateur Fishing Federations, public institutions or research laboratories) whose purpose is to monitor fish during a long-time period. To our knowledge, there is no structured database for these data.

The objective of the stacomir project is to provide a common database for people monitoring fish migration, so that data from watershed are shared, and stocks exchanging between different basins are better managed. The stacomir database, is an open-source database, data can be accessed and updated with a JAVA interface, and results can be analyzed with the stacomir package (R Core Team, 2017). Data ownership obviously remains that of producers and only producers can decide whether or not they want to make their data available and in which context. However, the R package is an excellent tool to share information and to compare data across multiple stations and watersheds.

In 2018, the Stacomir project was used by people monitoring fish migration throughout France and some Spanish producers have started to use it as well. All messages delivered by the R program are available in French and in English. Some messages are also available in Spanish. The program is intended to be used both by "non experienced" R user (through a graphical interface) and people more familiar with R (through command line). All the R code automatically generated by the program is shown to the user. Thus, it is possible to copy/paste the code and modify it (for example to change the preprogrammed colors or make more complicated changes). The package is available from CRAN and a development version can be downloaded from R-Forge. To provide some help on how this package works we developed a vignette.

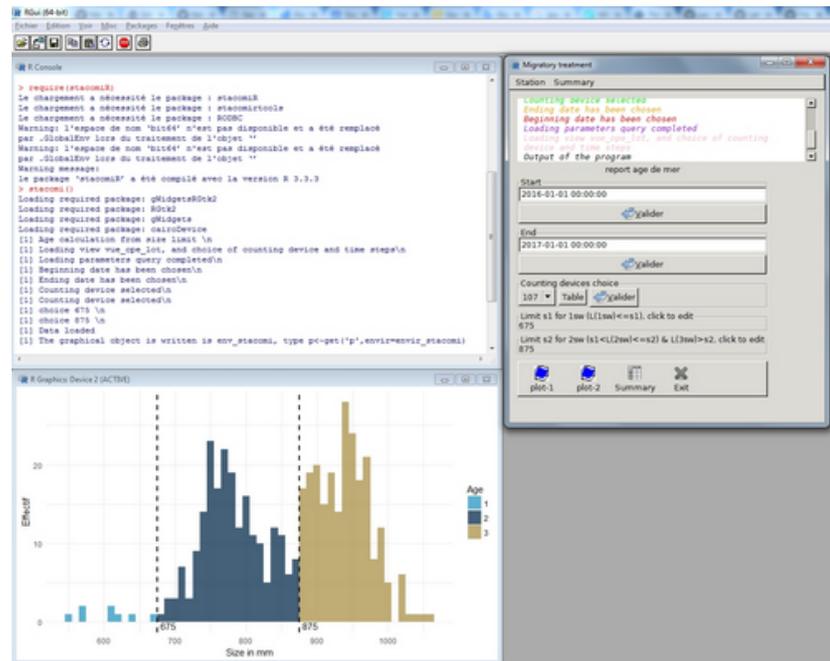
```
# Installation
# Get the package from CRAN
install.packages("stacomir")
# Get the development version
install.packages("stacomir", repos="http://R-Forge.R-project.org")

# Have a look at the vignette
library(stacomir)
vignette("stacomir")
```



```
# Launch the graphical interface
## For user having the stacomir database
stacomir()
## For user without connection to the database
stacomir(gr_interface=FALSE,login_window=FALSE,database_expected=FALSE)
```

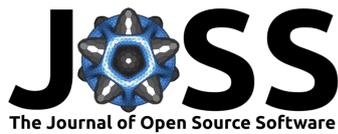
Launching `stacomir()` will create the interface (if the [database provided](#) in the github installation folder is installed). The interface looks like :



Below as an example, the glass eel migration at a glass eel trapping ladder located at the Arzal dam in the Vilaine river (France), in weight and number (top), the periods and type of operation for the fishway (DF) and the counting device (DC), and the operation (trapping periods) (middle), a summary of migration per month (bottom).

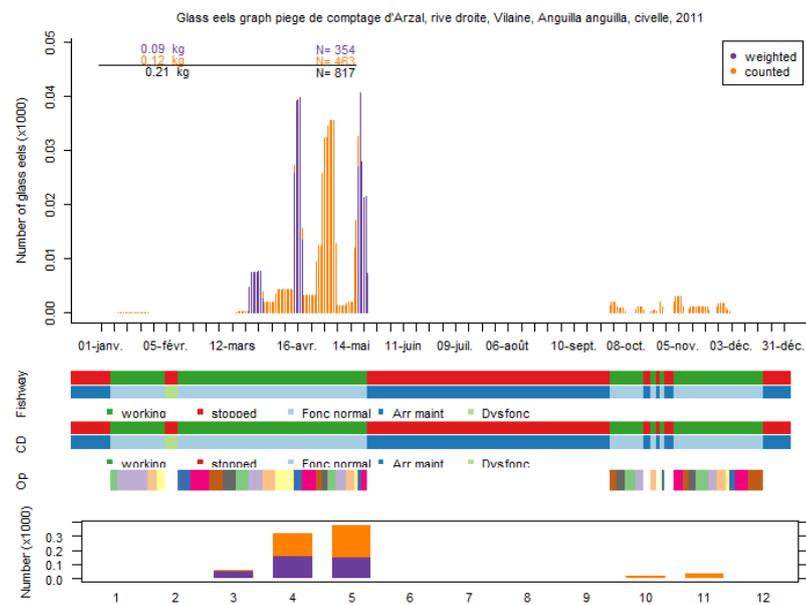
```
# Without a connection at the database we can launch these lines
# to generate the graph.
# To obtain graphic titles in english uncomment the following line
#Sys.setenv(LANG = "en")
data("r_mig_mult")
data("r_mig_mult_ope")
assign("report_ope",r_mig_mult_ope,envir=envir_stacomir)
data("r_mig_mult_df")
assign("report_df",r_mig_mult_df,envir=envir_stacomir)
data("r_mig_mult_dc")
assign("report_dc",r_mig_mult_dc,envir=envir_stacomir)
r_mig_mult<-calculer(r_mig_mult,silent=TRUE)

# To avoid call to dev.new() which creates a device per stage,
```



```
# DC, taxa, we simplify the object:
r_mig_mult@taxa@data<- r_mig_mult@taxa@data[1,]
r_mig_mult@stage@data<-r_mig_mult@stage@data[3,]
r_mig_mult@dc@dc_selectionne<-r_mig_mult@dc@dc_selectionne[3]

plot(r_mig_mult,plot.type="standard",silent=TRUE)
```



References

- Keith, P., Persat, H., Feunteun, E., & Allardi, J. (. (2011). *Les Poissons d'eau douce de France - Biotope editions*. Inventaires et Biodiversité (Biotope -Museum national d'Histoire naturelle.). Retrieved from <http://www.biotope-editions.com/index.php?article58/les-poissons-d-eau-douce-de-france>
- McDowall, R. M. (1992). Particular problems for the conservation of diadromous fish. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2(4), 351–355. doi:10.1002/aqc.3270020405
- R Core Team. (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>

2.7 Bibliographie

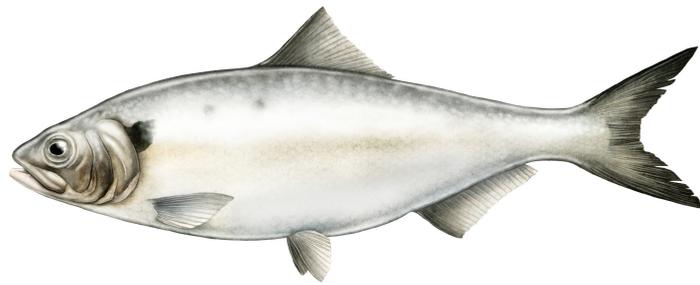
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6) :716–723.
- Bach, J. M., Baisez, A., Léon, C., and Parouty, T. (2011). Suivi de la migration du saumon sur l'Allier par radiopistage entre Vichy et les zones de frayères en 2009. Technical report, LOGRAMI.
- Bach, J. M., Bruyère, F., Poupard, P., and Rançon, J. (2000). Etude du franchissement (dévalaison - montaison) du complexe hydroélectrique de Poutès-Monistrol par les saumons en 1999. Technical report, LOGRAMI.
- Bach, J.-M., Lelièvre, M., and Trotet, M. (2008). Evaluation de la libre circulation sur l'axe Loire-Allier : Suivi par radiopistage de la migration anadrome du saumon atlantique en 2006. Technical report, LOGRAMI.
- Baisez, A., Bach, J., Léon, C., Parouty, T., Terrade, R., Hoffmann, M., and Laffaille, P. (2011). Migration delays and mortality of adult Atlantic salmon *Salmo salar* en route to spawning grounds on the River Allier, France. *Endangered Species Research*, 15(3) :265–270.
- Barton, K. (2018). *MuMIn : Multi-Model Inference*. R package version 1.42.1.
- Boisneau, C., Moatar, F., Bodin, M., and Boisneau, P. (2008). Does global warming impact on migration patterns and recruitment of Allis shad (*Alosa alosa* L.) young of the year in the Loire River, France? *Hydrobiologia*, 602 :179–186.
- Buonaccorsi, J. P., Elkinton, J. S., Evans, S. R., and Liebhold, A. M. (2001). Measuring and Testing for Spatial Synchrony. *Ecology*, 82(6) :1668–1679.
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers : a review. *Freshwater Biology*, 51(8) :1389–1406.
- Chevalier, M., Laffaille, P., and Grenouillet, G. (2014). Spatial synchrony in stream fish populations : influence of species traits. *Ecography*, 37(10) :960–968.
- Comte, L. and Grenouillet, G. (2015). Distribution shifts of freshwater fish under a variable climate : comparing climatic, bioclimatic and biotic velocities. *Diversity and Distributions*, 21(9) :1014–1026.
- Crabot, J., Clappe, S., Dray, S., and Datry, T. (2019). Testing the Mantel statistic with a spatially-constrained permutation procedure. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(4) :532–540.
- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Löf, A., and Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration : implications of environmental variation, life history, and sex. *Canadian Journal of Zoology*, 82(12) :1864–1870.
- Daroux, A., Martignac, F., and Guillard, J. (2014). Utilisation de la caméra acoustique DIDSON pour le suivi en rivière des poissons migrateurs. *Le Cahier des Techniques de l'INRA*, 83(3) :8.
- Daufresne, M. and Boët, P. (2007). Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, 13(12) :2467–2478.

- Dijkstra, E. W. (1959). A note on two problems in connexion with graphs. *Numerische Mathematik*, 1(1) :269–271.
- Drinkwater, K. F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C. H., Ottersen, G., Pershing, A. J., and Walker, H. (2013). The Response of Marine Ecosystems to Climate Variability Associated with the North Atlantic Oscillation. In *The North Atlantic Oscillation : Climatic Significance and Environmental Impact*, pages 211–234. American Geophysical Union (AGU).
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J. M., and Acou, A. (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels : Toward a general theory. In Aida, K., Tsukamoto, K., and Yamauchi, K., editors, *Eel biology*, pages 181–190. Springer, Tokyo.
- Guillot, G. and Rousset, F. (2013). Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4) :336–344.
- Hamed, K. H. and Ramachandra Rao, A. (1998). A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, 204(1-4) :182–196.
- Harmon, L. J. and Glor, R. E. (2010). Poor Statistical Performance of the Mantel Test in Phylogenetic Comparative Analyses. *Evolution*, 64(7) :2173–2178.
- Horreo, J. L., Griffiths, A., Machado-Schiaffino, G., Stevens, J., and Garcia-Vazquez, E. (2018). Northern areas as refugia for temperate species under current climate warming : Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) as a model in Northern Europe. *Journal of Fish Biology*, 0.
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation : Regional Temperatures and Precipitation. *Science*, 269(5224) :676–679.
- Jellyman, D. J. and Briand, C. (2016). Early Life History and Recruitment. *Biology and Ecology of Anguillid Eels*.
- Kuczynski, L., Chevalier, M., Laffaille, P., Legrand, M., and Grenouillet, G. (2017). Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. *PLOS ONE*, 12(4) :1–13.
- Laffaille, P., Baisez, A., Rigaud, C., and Feunteun, E. (2004). Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh : A contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands*, 24(3) :642–651.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault, A., and Lek, S. (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish*, 12(4) :254–264.
- Legendre, P., Fortin, M.-J., and Borcard, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11) :1239–1247.
- Legrand, M., Briand, C., and Besse, T. (2019). stacomiR : a common tool for monitoring fish migration. *Journal of Open Source Software*, 4(40) :1–3.
- Maire, A., Thierry, E., Viechtbauer, W., and Daufresne, M. (2019). Poleward shift in large-river fish communities detected with a novel meta-analysis framework. *Freshwater Biology*.

- Parmesan, C. and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 :37–42.
- Pella, H., Lejot, J., Lamouroux, N., and Snelder, T. (2012). Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux (The theoretical hydrographical network (RHT) for France and its environmental attributes). *Géomorphologie*, 3 :317–336.
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Bernal, V., and Gonzalez, P. N. (2010). Alternatives to the partial Mantel test in the study of environmental factors shaping human morphological variation. *Journal of Human Evolution*, 59(6) :698–703.
- R Core Team (2017). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabi, A., Hadzima-Nyarko, M., and Šperac, M. (2015). Modelling river temperature from air temperature : case of the River Drava (Croatia). *Hydrological Sciences Journal*, 60(9) :1490–1507.
- Schaeffer, F. and Clair, B. (2010). Suivis des migrations et opérations de communication réalisés sur les passes à poissons d’Iffezheim et de Gamsheim. Bilan 2009. Technical report, Saumon Rhin.
- Travade, F. and Larinier, M. (1992). Les techniques de contrôle des passes à poissons. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 326-327 :151–164.
- van Rij, J., Wieling, M., Baayen, R. H., and van Rijn, H. (2017). *itsadug* : Interpreting time series and autocorrelated data using gamms. R package version 2.3.
- Viechtbauer, W. (2010). Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 36(3) :1–48.

Chapitre 3

Évolution des poissons grands migrateurs amphihalins aux stations de comptage de France



La grande Alose

Sommaire

3.1	Résumé du chapitre	101
3.2	Article 2 — Tendances contrastées entre les espèces et les bassins- versants dans les comptages de poissons amphihalins au cours des 30 dernières années en France	104
3.3	Bibliographie	128

3.1 Résumé du chapitre

Les récentes observations ou estimations du taux d'extinction de la biodiversité sont alarmantes, quelle que soit l'échelle spatiale considérée (Barnosky *et al.*, 2011; Dirzo *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2016; Ceballos *et al.*, 2017; Ipbes, 2019), et ont été rapportées pour une large gamme de taxons allant des plantes aux mammifères, en passant par les oiseaux, les amphibiens et les insectes (Wake, 1991; Grime, 2002; Blomqvist *et al.*, 2003; Kelhart, 2007; Caro, 2008; Clavero *et al.*, 2009; Harris *et al.*, 2009; Potts *et al.*, 2010; Hallmann *et al.*, 2017). L'ampleur et la rapidité de cette extinction est telle qu'on peut aujourd'hui considérer qu'il s'agit de la « 6^{ème} extinction massive » (Barnosky *et al.*, 2011; Young *et al.*, 2016; Ripple *et al.*, 2017). Les poissons n'échappent pas à cette tendance et de nombreuses études ont rapporté des déclin importants que ce soit en mer, en estuaire ou en rivière (Lobón-Cerviá, 2009; Freyhof and Brooks, 2011; Nieto *et al.*, 2015).

Aujourd'hui, la liste rouge considère que 40% des espèces de poissons dulçaquicoles d'Europe sont menacées (Nieto *et al.*, 2015). Les causes de ce déclin sont multiples et sans doute encore plus nombreuses pour les poissons amphihalins qui cumulent, au cours de leur cycle de vie, les pressions des différents milieux dans lesquels ils vivent et/ou transitent (bassin-versant, estuaire et milieu marin). La perte, la fragmentation, la détérioration de la qualité des habitats (*par ex.* pollution, homogénéisation), la surexploitation et les espèces envahissantes, sont les causes majeures mises en avant dans la plupart des études, auxquelles s'ajoute celle du changement climatique (Pimm and Raven, 2000; Parmesan and Yohe, 2003; Butchart *et al.*, 2010; Murphy and Romanuk, 2014; Young *et al.*, 2016; Hallmann *et al.*, 2017).

L'objectif de cette étude est de dresser un bilan de l'état des populations de poissons amphihalins, (i) à l'échelle de la France métropolitaine et (ii) à l'échelle des bassins-versants afin d'identifier les espèces actuellement en déclin. En effet, en France, ces espèces au fort intérêt écologique, culturel et économique, font l'objet de plan de gestion le plus souvent à l'échelle des bassins hydrographiques (excepté pour l'esturgeon européen - non considéré dans cette étude - et l'anguille européenne qui bénéficient d'un plan national décliné, pour l'anguille, aux échelles plus locales, en réponse au règlement européen n°1100/2007 visant la reconstitution du stock). Cette gestion par bassin est peu propice à l'analyse des données à l'échelle nationale. En effet, la gestion se concentrant à l'intérieur de chacun de ces bassins hydrographiques, la tendance est à la collecte et à l'analyse des données à cette échelle géographique, au détriment d'une vision à plus large échelle.

Cependant, les poissons amphihalins pouvant être structurés en métapopulation (Jones, 2006; Schtickzelle and Quinn, 2007), l'analyse de l'état des différentes populations est alors importante afin d'établir plus clairement le degré de fragilité d'une espèce à l'échelle du territoire national (voire à une échelle géographique plus vaste encore). En effet, la structuration en métapopulation est considérée comme conférant plus de résilience face à la variabilité environnementale ou à la perte d'habitat dans la mesure où des populations peuvent être perdues sans nécessairement mettre en danger l'ensemble de la métapopulation, réduisant ainsi le risque global d'extinction (Bowlby and Gibson, 2019). Cependant, cela se produit pour des populations ayant des fortes productivités (Bowlby and Gibson, 2019), car si l'ensemble des populations connaissent au même moment un déclin important, la survie de la

métapopulation peut alors être compromise.

En France, de nombreuses stations de comptage (vidéo ou passe-piège) sont installées sur les cours d'eau accueillant des poissons amphihalins. Une fois les sélections de stations et de taxons réalisées (voir section 2.1.2), le jeu de données était constitué de plus de 2 millions 600 mille lignes, portant sur 43 stations localisées dans 29 rivières et 18 bassins-versants, et 5 taxons : (i) les aloses (*Alosa spp.*) sans distinction entre les grandes aloses et les aloses feintes car les systèmes de comptage ne permettent pas cette distinction, (ii) l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), (iii) la lamproie marine (*Petromyzon marinus*), (iv) le saumon atlantique (*Salmo salar*), et (v) la truite de mer (*Salmo trutta*). La période d'étude était comprise entre 1983 et 2017.

Les stations de comptage n'étant pas réparties de façon homogène sur le territoire (certaines stations sont localisées à proximité de la mer, tandis que d'autres sont localisées plutôt proches des sources), ces données de comptage ne reflètent pas tout à fait la taille des populations. Néanmoins, dans notre étude, les stations étant majoritairement localisées en aval (médiane = 37 km, min = 1 km, max = 880 km) et l'analyse étant globale, nous considérons qu'un changement du nombre de poissons comptés est un bon indicateur d'un changement dans la taille des populations.

Les résultats montrent que quel que soit le taxon considéré, l'ajout d'un effet *smooth* multiple améliore toujours le modèle, indiquant la présence de tendances contrastées entre les bassins-versants dans l'évolution des comptages. Les modèles sont bien ajustés aux données et expliquent entre 73.7% (*Petromyzon marinus*) et 87.9% (*Salmo trutta*) de la variance des données. De façon générale, nous avons mis en évidence une tendance contrastée entre les taxons. Ainsi, nous montrons que les aloses et la lamproie marine sont en net déclin, tandis que l'anguille et la truite de mer sont plutôt en légère augmentation sur la période de temps considérée. Enfin, les comptages de saumon, malgré des fluctuations, ne montrent pas de tendance claire entre le début et la fin de période, et sont considérés comme étant relativement stables. Les aloses et la lamproie marine sont les deux taxons qui ont le plus fort taux de changement au cours de la période étudiée (respectivement -96.4% et -80.3%). Néanmoins, pour l'ensemble des taxons nous notons un large intervalle de confiance autour des estimations, indiquant une fois de plus qu'il y a de la variabilité dans les réponses entre les stations et les bassins-versants. Nous notons également que cet intervalle de confiance a fortement diminué, pour les aloses, durant les 10 dernières années de la période d'étude, indiquant une homogénéisation des réponses aux stations de comptage de France, dans le sens d'une raréfaction des aloses.

Dans les méta-analyses (à l'échelle des stations et des bassins-versants), parmi les variables testées (*c.-a-d.* bassins-versants, latitude, présence/absence d'un programme d'empeisonnement, d'une pêcherie commerciale ou d'une amélioration notable de la continuité écologique), seule la variable « bassin-versant » était significative, et ce pour l'ensemble des taxons, excepté l'anguille européenne. Ce résultat confirme le fait que les tendances ne sont pas homogènes entre les bassins-versants, et tendent à confirmer que les espèces anadromes sont structurées en métapopulations, à l'inverse de l'anguille qui est connue pour être une espèce panmictique (Dannewitz *et al.*, 2005; Palm *et al.*, 2009; ICES, 2017).

L'ajout dans les méta-analyses de la latitude ne s'est pas révélé significatif, ce qui semble en contradiction avec plusieurs études ayant montré un décalage vers le nord des aires de distribution des espèces (Parmesan and Yohe, 2003), notamment des

poissons amphihalins européens (Lassalle and Rochard, 2009). L'absence de significativité dans nos analyses de la latitude pourrait indiquer soit que nous n'observons pas encore en France de modification des aires de distribution de ces taxons, soit que ces modifications ont lieu à des échelles temporelles ou spatiales plus vastes que celles considérées dans cette étude (échelle européenne par exemple).

L'analyse des données des stations de comptage n'avait encore jamais été valorisée à l'échelle nationale. Ce travail important de bancarisation et d'analyse a confirmé tout l'intérêt de cette donnée dans le suivi de l'état des populations des poissons amphihalins.

En comparant les résultats obtenus dans cette étude par rapport aux tendances déjà publiées et basées sur les séries chronologiques de pêcheries en France, nous avons identifié un décalage temporel des tendances d'évolution des effectifs. Ainsi, nous observons pour les aloses une date de début de diminution des comptages plusieurs années avant celle rapportée par les données de pêcheries. De même pour la lamproie marine où la diminution observée des effectifs aux stations de comptage de France depuis 2005, n'a pas encore été rapportée dans les études basées sur les données de pêcheries. Ainsi, les données aux stations de comptage sont complémentaires des données des pêcheries et pourraient même permettre de donner l'alerte sur la diminution des populations quelques années avant que ces tendances ne soient visibles dans les données des pêcheries.

La base de données STACOMI, telle qu'agrégée pour ce travail de thèse, permet de multiples valorisations, notamment pour analyser les migrations des poissons amphihalins dans un contexte de changement climatique. Dans ce chapitre, nous avons vu que nous n'observons pas un déclin généralisé pour l'ensemble des poissons amphihalins de France mais qu'excepté pour les aloses ces 10 dernières années, l'évolution est contrastée entre les stations, les bassins-versants et les espèces. Le chapitre permettra d'analyser les calendriers de migration afin de déterminer si les poissons amphihalins de France ont modifié leur phénologie migratoire de montaison et quels en sont les paramètres explicatifs.

3.2 Article 2 — Tendances contrastées entre les espèces et les bassins-versants dans les comptages de poissons amphihalins au cours des 30 dernières années en France



Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Charrier, F., Corre, J., Croguennec, E., Mikaélian, S. D., Josset, Q., Le Gurun, L., Schaeffer, F., and Laffaille, P. (2020). Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 421(7) :1–23

Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France

Marion Legrand^{1,2,*}, Cédric Briand³, Laëtitia Buisson², Gwenaël Artur⁴, Didier Azam^{5,17}, Aurore Baisez¹, David Barracou⁶, Nicolas Bourré⁷, Laurent Carry⁸, Anne-Laure Caudal⁹, Fabien Charrier¹⁰, Jérémie Corre¹¹, Eric Croguennec¹², Sophie Der Mikaélian¹³, Quentin Josset^{14,17}, Laëtitia Le Gurun¹⁵, Frédéric Schaeffer¹⁶ and Pascal Laffaille²

¹ Loire Grands Migrateurs (LOGRAMI), 5, avenue Buffon, Orléans, France

² EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, INP, UPS, Toulouse, France

³ Etablissement Public Territorial du Bassin de la Vilaine (EPTB Vilaine), Boulevard de Bretagne, La Roche-Bernard, France

⁴ Fédération de l'Ille-et-Vilaine pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 9 Rue Louis Kéroul, Rennes, France

⁵ Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UE 1036 Ecologie et Ecotoxicologie aquatique U3E, Pôle GEST'AQUA, 65 rue de Saint Brieu, Rennes, France

⁶ Migrateurs Adour, Nivelle et cours d'eau côtiers (MIGRADOUR), 74 route de la chapelle de Rouse, Gan, France

⁷ Fédération du Finistère pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 4 allée Loeiz Herrieu, Quimper, France

⁸ Migrateurs Garonne Dordogne (MIGADO), 18 ter rue de la Garonne, Le Passage, France

⁹ Fédération du Morbihan pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 3 Rue Marcel Dassault, Saint-Avé, France

¹⁰ Fish-Pass, 16 rue de la plaine, Laillé, Bretagne, France

¹¹ Normandie Grands Migrateurs (NGM), 3 rue de Bruxelles, Mondeville, France

¹² Syndicat Mixte d'Aménagement Touristique de l'Aulne et de l'Hyères (SMATAH), Maison éclusière de Bizernig, Chateaufort de Faou, France

¹³ Parc Naturel Régional du Marais Poitevin (PNR Marais Poitevin), 2 rue de l'Eglise, Coulon, France

¹⁴ Agence Française pour la Biodiversité (AFB), rue des Fontaines, 76260 Eu, France

¹⁵ Bretagne Grands Migrateurs (BGM), 9 rue Kéroul, Rennes, France

¹⁶ Saumon Rhin (ASR), RD228 Lieu dit « la Musau », Oberschaeffolsheim, France

¹⁷ Management of Diadromous Fish in their Environment, AFB, INRA, Agrocampus Ouest, Université de Pau et des Pays de l'Adour UPPA, Rennes, France

Received: 19 July 2019 / Accepted: 9 December 2019

Abstract – The decline and collapse of populations have been reported for a large range of taxa. Diadromous fishes migrate between fresh water and the sea and encounter many anthropogenic pressures during their complex life cycle. In spite of being of ecological, cultural and economic interest, diadromous fishes have been in decline for decades in many parts across the world. In this study, we investigated the change in five diadromous fish counts in France over a 30-year period using 43 monitoring stations located in 29 rivers across 18 catchments. Our hypothesis was that the counts of these species evolved in a contrasting way between catchments. We also tested the effect of five drivers potentially contributing to the observed trends: catchment, latitude, presence of commercial fisheries, improvement of ecological continuity and salmon stocking. We found contrasting trends in fish counts between species at the national scale, with some taxa increasing (*Anguilla anguilla* and *Salmo trutta*), some showing a slight increase (*Salmo salar*) and some decreasing (*Alosa* spp. and *Petromyzon marinus*). For each taxon, except *Anguilla anguilla*, we highlighted a significant catchment effect indicating contrasting trends between catchments and stations. However, we found no significant effect of catchment characteristics for any of the studied taxa.

Keywords: Diadromous fish / anadromous migration / monitoring / long-term study

*Corresponding author: tableau-salt-loire@logrami.fr

Résumé – Tendances contrastées entre les espèces et les bassins versants dans les comptages de poissons amphihalins au cours des 30 dernières années en France. Le déclin et l'effondrement des populations ont été signalés pour un large éventail de taxons. Les poissons amphihalins migrent entre les eaux douces et la mer, et subissent de nombreuses pressions anthropiques au cours de leur cycle de vie complexe. En dépit de leur intérêt écologique, culturel et économique, les poissons amphihalins sont en déclin depuis des décennies dans de nombreuses régions du monde. Dans cette étude, nous avons étudié l'évolution des comptages de cinq taxons amphihalins en France sur une période de 30 ans en utilisant les données de 43 stations de comptage situées dans 29 rivières et 18 bassins versants. Notre hypothèse est que les comptages de ces espèces ont évolué de manière contrastée entre les bassins versants. Nous avons également testé l'effet de cinq facteurs susceptibles de contribuer aux tendances observées : le bassin versant, la latitude, la présence de pêcheries commerciales, l'amélioration de la continuité écologique et la présence d'un programme de déversement pour le saumon. Nous avons trouvé des tendances contrastées dans les comptages de poissons entre les espèces à l'échelle nationale, certains taxons étant en augmentation (*Anguilla anguilla* et *Salmo trutta*), certains ne montrant qu'une légère augmentation (*Salmo salar*) et d'autres étant en déclin (*Alosa spp.* et *Petromyzon marinus*). Pour chaque taxon, à l'exception d'*Anguilla anguilla*, nous avons mis en évidence un effet bassin versant important indiquant des tendances contrastées entre les bassins ou les stations de comptage. Cependant, nous n'avons trouvé aucun effet significatif des caractéristiques du bassin versant pour aucun des taxons étudiés.

Mots clés : Poissons diadromes / migration anadrome / surveillance / étude à long terme

1 Introduction

Whatever the spatial and temporal scale, recent observations and estimates on the rate of extinction of biodiversity are alarming (Barnosky *et al.*, 2011; Dirzo *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2016; Ceballos *et al.*, 2017; IPBES, 2019). The decline and collapse of populations have been reported for a large range of taxa: mammals (Caro, 2008; Harris *et al.*, 2009), insects (Winfrey *et al.*, 2009; Potts *et al.*, 2010; Hallmann *et al.*, 2017), amphibians (Wake, 1991; Kelhart, 2007), birds (Clavero *et al.*, 2009), fishes (Clausen and York, 2008), plants (Grime, 2002; Blomqvist *et al.*, 2003) and corals (Hughes, 1994; Jones *et al.*, 2004). The drivers of these declines are numerous but are mainly due to multiple stressors such as habitat loss and fragmentation (Pimm and Raven, 2000; Murphy and Romanuk, 2014), deterioration of habitat quality (Hallmann *et al.*, 2017), legal and illegal harvesting and overexploitation (Young *et al.*, 2016), change in land-use (Nilsson *et al.*, 2008), climate change (Parmesan and Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Dawson *et al.*, 2011) or species invasion (Clavero *et al.*, 2009; Stout and Morales, 2009; Butchart *et al.*, 2010). The decline and collapse of fish populations have been reported by numerous studies in recent decades and in different aquatic ecosystems (Lobón-Cerviá, 2009) including oceans (*e.g.*, Reynolds *et al.*, 2005; Vasilakopoulos *et al.*, 2014; Nieto *et al.*, 2015), estuaries (*e.g.*, Sommer *et al.*, 2007; Rochette *et al.*, 2010; Cloern *et al.*, 2016), and fresh waters (*e.g.*, Frissell, 1993; Freyhof and Brooks, 2011; Collen *et al.*, 2014). In Europe, freshwater fishes are among the taxonomic groups having the largest number of endangered species (Nieto *et al.*, 2015; Gozlan *et al.*, 2019). Compared to other groups, it is the second most impacted group (*i.e.*, about 40% of European freshwater fishes are reported threatened) after freshwater molluscs (59%) and far ahead of amphibians (23%) (Nieto *et al.*, 2015).

Diadromous fishes migrate between fresh water and the sea (Myers, 1949; McDowall, 1997). Like other migratory species, their high mobility through a large diversity of habitats provides them with ecological benefits compared to non-migratory species, including (i) growth in more productive

areas, (ii) reduced predation on young stages, (iii) a better match between the environmental conditions encountered and ecological preferences, and (iv) better resilience to environmental changes (*e.g.*, climate warming) provided that they are able to track changes at a sufficient pace (McDowall, 2001; Limburg and Waldman, 2009; Culp *et al.*, 2017). On the other hand, diadromous fishes also face difficulties related to the large number of anthropogenic pressures they encounter during the different stages of their complex life cycle (*e.g.*, dams, silt plugs, pollution, overfishing, flow management). In spite of being of ecological, cultural and economic interest, diadromous fishes have been in decline in many parts of the world for decades (*e.g.*, Wolter, 2015; Waldman *et al.*, 2016; Lambert *et al.*, 2018). Among them, salmonids and the European eel (*Anguilla anguilla*) have been the focus of many studies (*e.g.*, Dekker, 2003a; Milner *et al.*, 2003; Bonhommeau *et al.*, 2008; Bal, 2011; Kettle *et al.*, 2011; Chaput, 2012; Aalto *et al.*, 2016; Nicola *et al.*, 2018). A diversity of management plans has been implemented to protect these species (*e.g.*, Haapasaaari and Karjalainen, 2010; Maas-Hebner *et al.*, 2016; Almeida *et al.*, 2018). For instance, management measures can aim at improving the quality of the environment or at reducing anthropogenic pressures (*e.g.*, fisheries and dams) but they also include fish stocking programmes. To monitor the progress and efficiency of these management plans, count data collected continuously at video counting stations and fish traps can be used. In France, this type of data is available for a large number of counting stations located on many rivers used by migratory fishes. These data have however been underexploited to date with studies limited to a small number of stations or rivers (*e.g.*, Kuczynski *et al.*, 2017), while they provide valuable information for the management of these species at the national scale.

The objective of this study was to aggregate the information available about the upstream migration of diadromous fishes in France over the last 30 years in order to assess temporal trends. We investigated whether the trends are homogeneous between the different catchments or whether they are different. The catchments studied have quite different geographical (*e.g.*, area of the catchment, latitude, slope) and

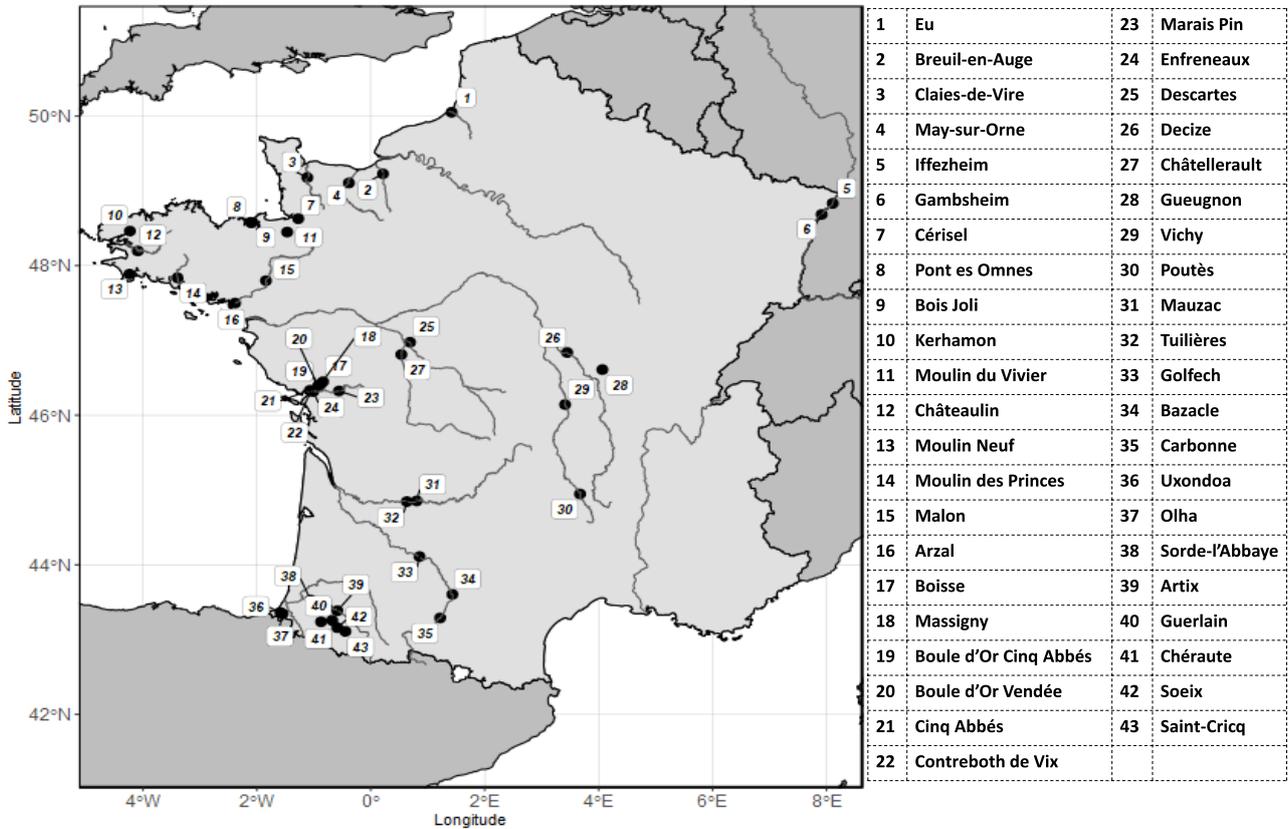


Fig. 1. Location of the 43 long-term monitoring stations. Numbers identify each station and refer to the full name in the table. Stations are ordered by mean latitude of the catchment they belong to and from north to south.

hydrological (especially water management) features. We thus hypothesise that the trend in the change in fish counts is likely to be different between the French catchments.

2 Material and methods

2.1 Fish dataset

A common toolbox for monitoring of fish migration in France has recently been developed as part of the STACOMI open source project (MIgratory fish COntrol STations). This toolbox comprises a database, java tools (to insert and manage data), and R packages to analyse data (Legrand *et al.*, 2019). The data collected in the STACOMI project are numerous and consist mainly of (i) counts and dates of passage, (ii) fish characteristics, such as size, weight and age (with more or fewer details depending on the type of monitoring device, in particular trapping versus video station), (iii) observed pathologies (when the individuals are trapped and this information is recorded) and (iv) observation of the marks (*e.g.*, PIT tags, radio transmitters, fin ablation). In this study, the counts have been compiled from 20 operators. We considered only the upstream migration because monitoring of downstream migration is mostly anecdotal. Monitoring stations can be either video counters or fish traps combined with counting of all or a substantial proportion of fishes that migrate upstream through fishways. The duration and homogeneity of sampling vary widely between stations,

ranging from 1 to 35 years during the period 1983–2017. Stations with less than 10 years of monitoring have been excluded from the current analyses. Trapping and counting stations where expert judgement indicated that the efficiency had changed over time were also discarded.

Diadromous fishes are the most frequently recorded at monitoring stations. The freshwater species were removed from the dataset as they are not always included in fish counts. The same applied to migratory species that are rarely observed, either because their freshwater habitats are located mainly in the most downstream part of the rivers (*Platichthys flesus*) where few counting stations are present, because their abundance is low (*Lampetra fluviatilis*) or they are not counted at all (*Liza ramada*). For *Anguilla anguilla*, only the yellow eels were kept for analyses as the glass eel stage is counted at very few trapping stations but in very large numbers compared to the yellow eel stage.

Since the counting stations are not homogeneously located in all the catchments studied (some stations are located in the upstream parts while others are located in the downstream parts), these data do not reflect the size of the fish populations. Nevertheless, since most stations are located downstream (between 1 and 880 km from the sea in our dataset; median = 37 km) and the analysis is global, we assume that a change in fish counts at counting stations is a good proxy of a change in population size.

After data filtering, our study included 43 monitoring stations located in 29 rivers and 18 catchments (Fig. 1;

Appendix 1) and five diadromous taxa: *Alosa* spp. (because *Alosa alosa* and *Alosa fallax* cannot be distinguished through video counting), *Anguilla anguilla*, *Petromyzon marinus*, *Salmo salar* and *Salmo trutta*.

2.2 Data analysis

The annual fish counts in monitoring stations were assessed from 1983 to 2017 using generalised additive mixed models (GAMMs). Mixed models are ideally suited to analyse behavioural, ecological and evolutionary data when datasets have one or more levels of aggregation (Van de Pol and Wright, 2009). In addition, the use of a generalised additive model (GAM) allows description of non-linear trends in fish abundance.

First, we conducted an analysis at the national scale to assess the global trend for each of the five taxa, and then examined sub-catchment trends for each of these taxa. As the time span of monitoring data was different for each taxon, we used a separate model to predict the annual trend for each taxon. To build the five GAMMs, we transformed the annual fish counts per station into $\log(\text{counts}+1)$ as some counts were zero. The potential explanatory variables were 'Year' and 'Catchment'. For all five models, the 'Station' factor was used as a random intercept, and a smooth effect was used for 'Year'. To assess whether this annual trend was national (*i.e.*, the whole of France) or regional (*i.e.*, different between catchments), two different assumptions were tested: (i) a different trend for each catchment (model 1), and (ii) a single trend for all catchments (model 2). To choose the better of the two models, we used the Akaike Information Criterion (AIC) (Akaike, 1974) and a Chi-square (χ^2) test provided by the R package 'itsadug' (Van Rij *et al.*, 2017). This allows comparison of two models on the basis of the minimised smoothing parameter selection score specified in the model, and to perform a χ^2 test on the difference in scores and the difference in degrees of freedom (Van Rij, 2016). As the series recorded at the stations were of unequal length, a time trend was rebuilt for the whole of France by keeping the trend constant outside the period of observation. Given the data available, the national trend was built up by summing the predictions only at the most downstream station of a given river (37% of the rivers had more than one monitoring station). Indeed, the counts at a station located upstream from another station were considered as duplicates and underestimated the total number of migrating fishes present in the river (*i.e.*, fish can be counted at the downstream station but not at the upstream one). However, they were not removed from the other analyses as those upstream stations could cover a longer time period than the downstream stations.

To test for monotonous temporal trends in the change in annual fish counts, we performed a meta-analysis of Mann–Kendall trend statistics (S) with fixed-effect model computed at each station (Daufresne and Boët, 2007; Maire *et al.*, 2019). We first corrected the variances of S for temporal autocorrelation (Hamed and Rao, 1998). We used Mann–Kendall statistics, as they allow to test whether there is a general monotonous trend (without the link necessarily being linear) over the period considered. This method, while less precise than trends highlighted by GAMMs, allows summarising of

the results at the level of the stations as well as of the catchments. The meta-analyses were conducted using the 'metafor' package in R (Viechtbauer, 2010). We specified a weight that corresponds to the sum of the fish counted for each taxon at each station in order to account for the importance of a station in terms of annual counts or duration (both would result in larger counts). To test whether detected trends in the number of fish counted could be related to catchment management (*e.g.*, Romakkaniemi *et al.*, 2003; de Eyto *et al.*, 2016), we collected information on (i) the presence or absence of a commercial fishery downstream of each station, (ii) improvements in ecological continuity (*i.e.*, river connectivity) downstream from each station for the upstream migration, and (iii) the presence of a stocking programme influencing fish counts at monitoring stations (which applies to salmon only) (Appendix 1). The information was collected for each monitoring station and was not species-dependent except in the presence of a stocking programme (*i.e.*, salmon only). For each station, we also recorded the latitude (Appendix 1), as numerous studies have documented a northward shift in the distribution of many taxa due to recent climate change (Parmesan and Yohe, 2003; Comte and Grenouillet, 2015; Horreo *et al.*, 2018). We therefore tested the hypothesis that southern stations have suffered a more severe decline in fish counts over the last decades than have northern stations. We included the three management variables, the latitude and the catchment as a matrix of moderators in the meta-analysis.

3 Results

3.1 Change in fish counts in France

For the five GAMMs built (*i.e.*, one for each taxon), the best model always included multiple smooth effect on year with a different trend per catchment (Tab. 1). GAMMs including a catchment effect performed better than those without ($\chi^2(142) = 732.126, p < 0.001$). Depending on taxon, the best model explained between 73.7% (*Petromyzon marinus*) and 87.9% (*Salmo trutta*) of the variation in the data (Appendices 2–6).

Given this result, annual fish counts of each taxon were assessed at the national scale using reconstructed predictions of the five GAMMs. The trends in annual fish counts were different between taxa (Fig. 2). *Alosa* spp. was the taxon whose counts changed the most during the period. This taxon showed a clear trend towards decline in France (*i.e.*, a percentage change over time between the first and last five monitoring years of -96.4%). The annual counts of *Petromyzon marinus* have also declined over time, but in a lesser extent than for *Alosa* spp. (*i.e.*, a percentage change over time of -80.3%). *Salmo salar* showed fluctuations in counts between years but no clear trend over the studied period in France (*i.e.*, a percentage change over time of 9.2%). Finally, the counts of *Anguilla anguilla* and *Salmo trutta* increased (*i.e.*, a percentage change over time of 55.4% and 72% , respectively), especially after 2005. The results for all five taxa showed very large confidence intervals (Fig. 2) indicating a great variability between catchments and stations, except during the last 10 years for *Alosa* spp. where the confidence interval is thin.

Table 1. Comparison between GAMM with single smooth effect (SSE) vs. GAMM with multiple smooth effect (MSE) on year using catchment for each taxon. * indicates the best model. Scores are fREML scores. EDF: estimated degree of freedom. Diff.: difference between scores of the models. DF: difference between EDF of the models. AIC diff.: difference in the Akaike Information Criterion (AIC) between models. ** indicates the model with the lowest AIC. P =probability of χ^2 test.

Taxon	Model	Scores	EDF	Diff.	DF	AIC diff.	P
<i>Alosa</i> sp.	MSE*	535.2175	37	88.141	22	174.62**	<0.001
	SSE	623.3582	15				
<i>Anguilla anguilla</i>	MSE*	967.3409	43	39.396	26	71.05**	<0.001
	SSE	1006.7365	17				
<i>Petromyzon marinus</i>	MSE*	601.3856	31	53.061	18	92.43**	<0.001
	SSE	654.4463	13				
<i>Salmo salar</i>	MSE*	675.3592	46	35.140	28	85.47**	<0.001
	SSE	710.4989	18				
<i>Salmo trutta</i>	MSE*	593.0208	46	80.553	28	171.83**	<0.001
	SSE	673.5735	18				

3.2 Change in fish counts per catchment and monitoring station

In the meta-analysis, the only significant moderator was the catchment for *Alosa* spp., *Salmo trutta*, *Salmo salar* and *Petromyzon marinus*. The other moderators (*i.e.*, latitude, presence of fishing, improvements in ecological continuity and salmon stocking) were not significant. For *Anguilla anguilla*, none of the moderators was significant.

Alosa spp. showed the largest number of stations (10/19, 53%) with a significant trend and also the largest number of significant decreasing trends (8/19, 42%) (Fig. 3). At the national scale, we observed a significant decreasing trend. At the catchment level, a significant decreasing trend was found only for the Loire and Garonne-Dordogne catchments.

About 35% (11/31) of stations where *Anguilla anguilla* was monitored experienced a significant trend (Fig. 4). Among them, there was a greater number of decreasing (7/31, 22%) than increasing (4/31, 13%) trends. Nevertheless, the station with the largest counts (Arzal) showed a significant upward trend. This station contributes strongly to the trend at the national scale, which is an increasing but non-significant trend.

For *Petromyzon marinus*, 33% (6/18) of stations showed a significant trend (Fig. 5). Half of the six stations (17%) showed an increasing trend, while the other half experienced a decreasing trend. Several catchments located in northern France (Oir, Vilaine, Vire, Aulne) showed a significant increase, while the Loire catchment showed a significant decrease. At the national scale, we observed a significant decreasing trend.

For *Salmo salar*, 34% (10/29) of stations showed a significant trend (Fig. 6). The number of stations showing a significant upward trend was slightly higher (6/29, 20%) than the number of stations with a significant downward trend (4/29, 14%). The Nivelle catchment showed a significant decrease, while the Loire and Adour catchments showed a significant increase. At the national scale, we observed a slight but significant increase.

Lastly, for *Salmo trutta*, 41% (11/27) of stations showed a significant trend (Fig. 7), about half with an increase (6/27, 22%) and the other half with a decrease (5/27, 19%). The Garonne-Dordogne and Oir catchments showed a significant

decrease, while the Adour and Bresle catchments showed a significant increase. At the national scale, we observed a significant increase.

4 Discussion

The implementation and compilation of a national database has allowed us to compile an original dataset of millions of fish passages at counting stations in metropolitan France. This dataset was used to test whether, during the last 30 years, diadromous fishes have experienced an overall decline in France, as reported elsewhere in the world (Dirzo *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2016). In order to analyse these data, we had to make the assumption that the efficiency of the counting stations had not changed over time. We know that this is not necessarily true, due to successive equipment and technological improvements in monitoring. To account for this potential bias, we have carefully selected the stations by systematically excluding those that have undergone major changes according to expert judgements.

Our results show that changes in fish counts over the last 30 years in France depend on fish taxa and that an overall decline in all populations and species has not occurred, as we expected. Fish counts for *Alosa* spp. and *Petromyzon marinus* have decreased at the national scale, while those for *Anguilla anguilla* and *Salmo trutta* have increased. Fish counts for *Salmo salar* have remained stable with only a slight increase. Likewise, we highlighted a significant variability between the catchments and the stations, indicating that there is not a massive decline of diadromous fishes in France, but there are contrasting situations. Even for *Alosa* spp. (which is the taxon with the greatest decline over the study period), we noted that fish counts in two stations (10.5%) had increased significantly.

Shad populations, especially those of *Alosa alosa*, have declined severely across Europe over the past century (Arahamian *et al.*, 2003; Baglinière *et al.*, 2003; Nachón *et al.*, 2015). *Alosa alosa* was originally distributed from Norway (north) to Morocco (south) and from the coasts of Germany (east) to the British Isles (west), while the distribution of *Alosa fallax*, although morphologically very similar, extended further north (to Iceland) and further east

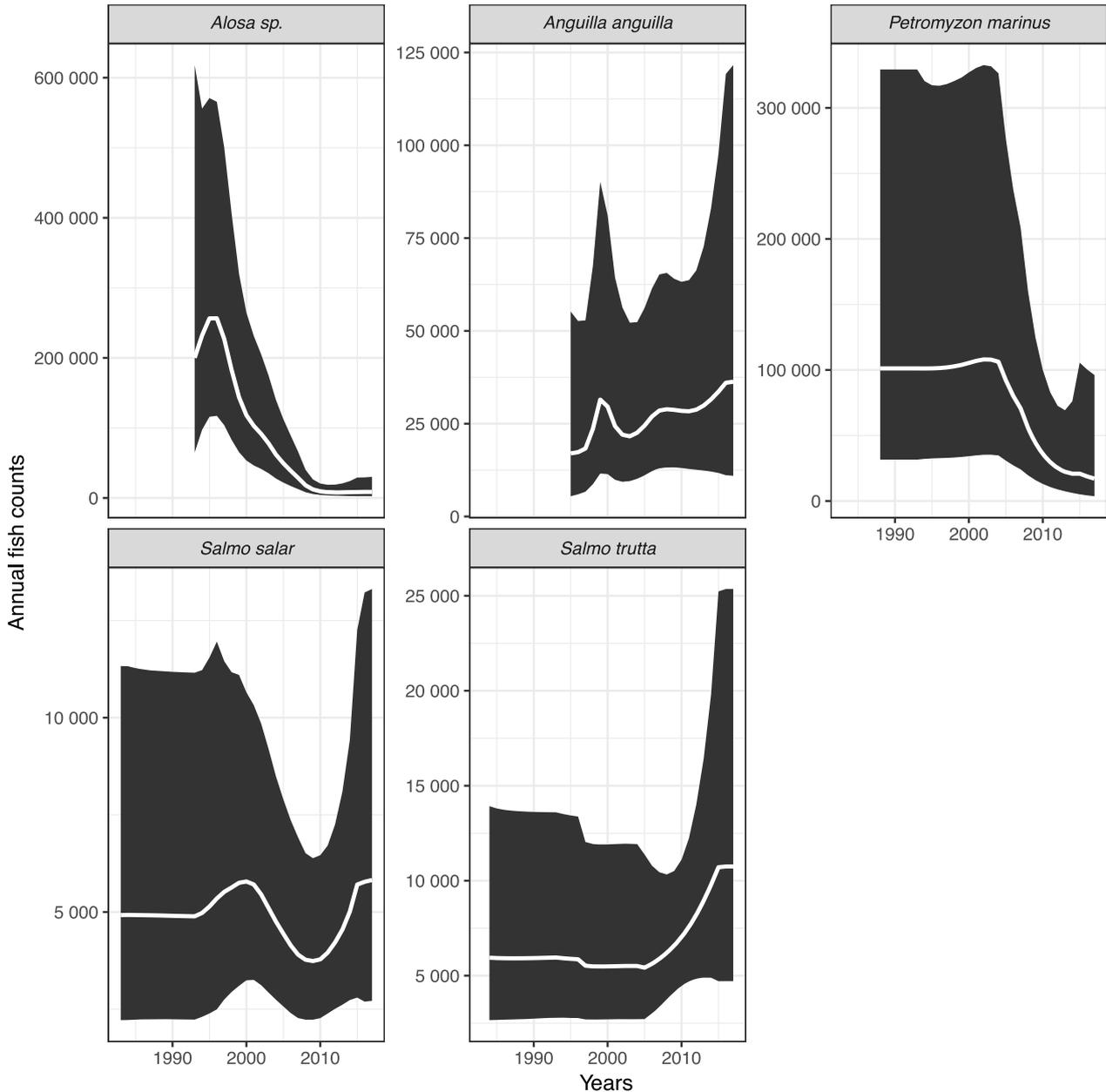


Fig. 2. Change in annual fish counts of the five diadromous taxa summed at the national scale. Black curves are the mean change in annual counts and grey ribbons the 95% confidence intervals. Note that the annual fish counts on the y-axis are different between taxa.

(to Scandinavia and the Baltic Sea) (Baglinière and Ellie, 2000; ICES, 2015; Lambert *et al.*, 2018). Currently, the northern limit for *Alosa alosa* is the Vire catchment in Normandy (France) and the southern limit is the Minho catchment, located at the boundary between Portugal and Spain (Mota *et al.*, 2016), while the northern limit for *Alosa fallax* is the Nemunas river (Lithuania) and the southern limit is the Guadalquivir river (Spain) (ICES, 2015). Baglinière *et al.* (2003) reported that for the period 1978–1998, about 94% of the total landings of nominal catches of shad were in France, with 89% from the Garonne-Dordogne catchment alone. At the end of the 20th century the *Alosa alosa* population in the Garonne-Dordogne was the largest in

Europe, but during the first decade of the 21st century, catches declined dramatically (Rougier *et al.*, 2012). Our results are consistent with this finding, emphasising the importance of the Garonne-Dordogne population compared to the other French populations in terms of fish counted at monitoring stations, and by highlighting the severe decline of this population. At the national scale, the population of Garonne-Dordogne was therefore by far the most important, and the collapse of this population contributes to the observed decline of shad at the national level. Reasons for this collapse are numerous and remain uncertain, but Rougier *et al.* (2012) hypothesise a past high mortality in the estuary (due to fisheries) combined with a demographic Allee effect (depensation in fish stock

Meta-analysis for *Alosa sp.*

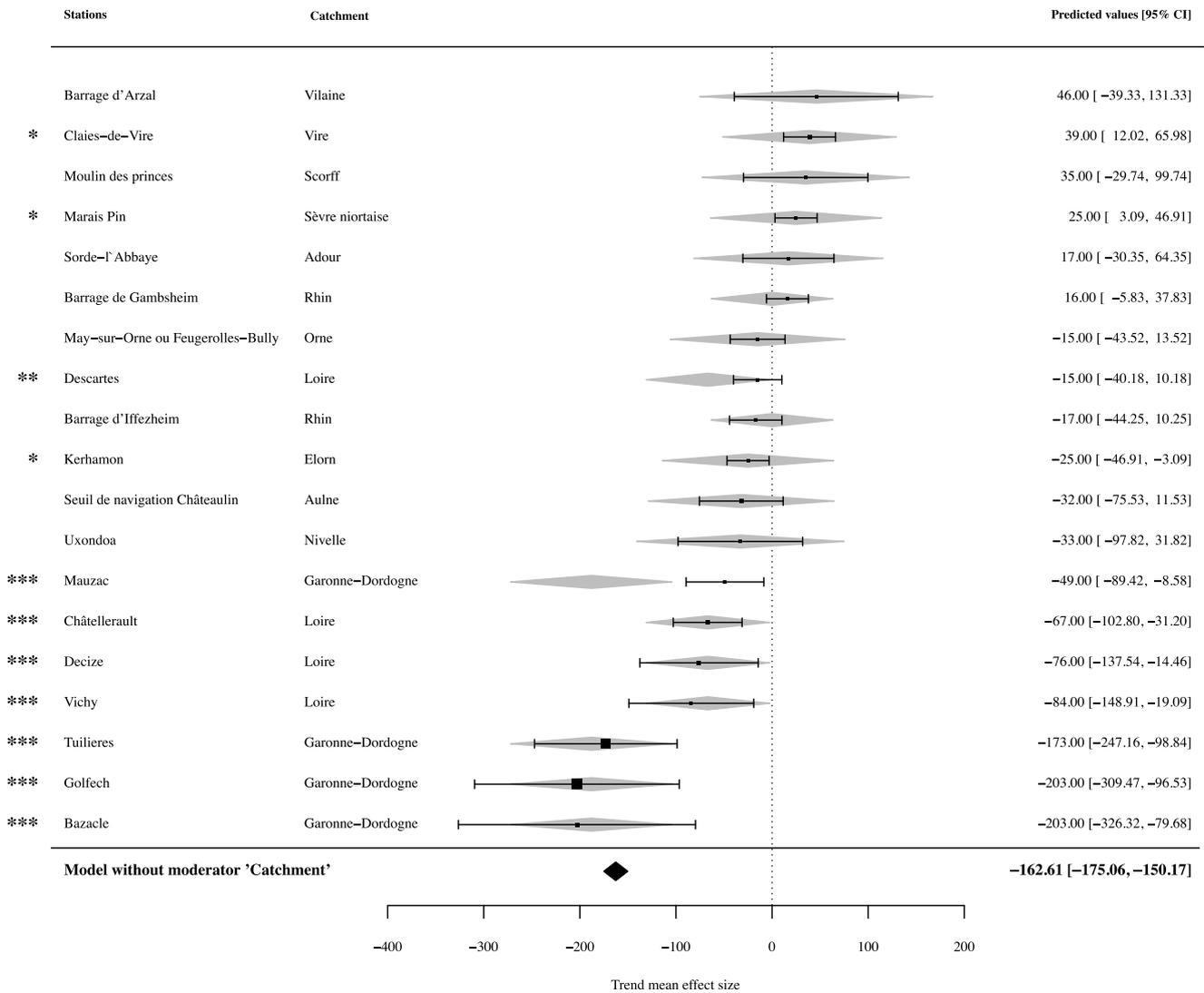


Fig. 3. Trend in annual fish counts of *Alosa spp.* (black squares) for each monitoring station and 95% confidence intervals (whiskers). The size of the black squares is proportional to the weight of each station (*i.e.*, the sum of counts over the study period) in the analysis. When the black square is located on the left side of the zero vertical line, the trend is declining. When it is located on the right side, the trend is increasing. Grey diamonds display the effect of the moderator 'Catchment'. The black diamond at the bottom indicates the overall mean effect size for all the stations; * highlights a significant trend for the station (when the whiskers do not intersect the zero vertical line); ** highlights a significant trend for the catchment (when the grey diamond does not intersect the zero vertical line), but not for the station; *** highlights a significant trend for both the station and the catchment.

productivity – Myers *et al.*, 1995; Liermann and Hilborn, 2001; Sun, 2016), possibly in synergy with environmental changes. In addition, the trend reported at the national scale also highlights the collapse of shad counts in France with a very thin confidence interval over the last few years, indicating little contrast between the different counting stations. Overall, we found that only two stations showed a significant positive trend for shad: (i) Claies-de-Vire on the Vire river, and (ii) Marais Pin on the Sèvre Niortaise river. On the Vire river, this trend can be explained by an ambitious programme of river connectivity restoration and by an improvement in water

quality due to an improvement of the water treatment plants in the catchment (Goulmy, 2016). These efforts seem to benefit all diadromous fish species, with increasing trends found (significant or not) for all species counted (Figs. 3, 5–7). At the Marais Pin station, again the increasing trend can be explained by a recent improvement in river connectivity. Our national-level shad analysis points to the onset of declining counts around 1995, several years before the decline was reported in fisheries data (Rougier *et al.*, 2012). This may be due to the position of the counting stations being upstream of the most important fisheries, which are mainly located in estuaries or in

Meta-analysis for *Anguilla anguilla*

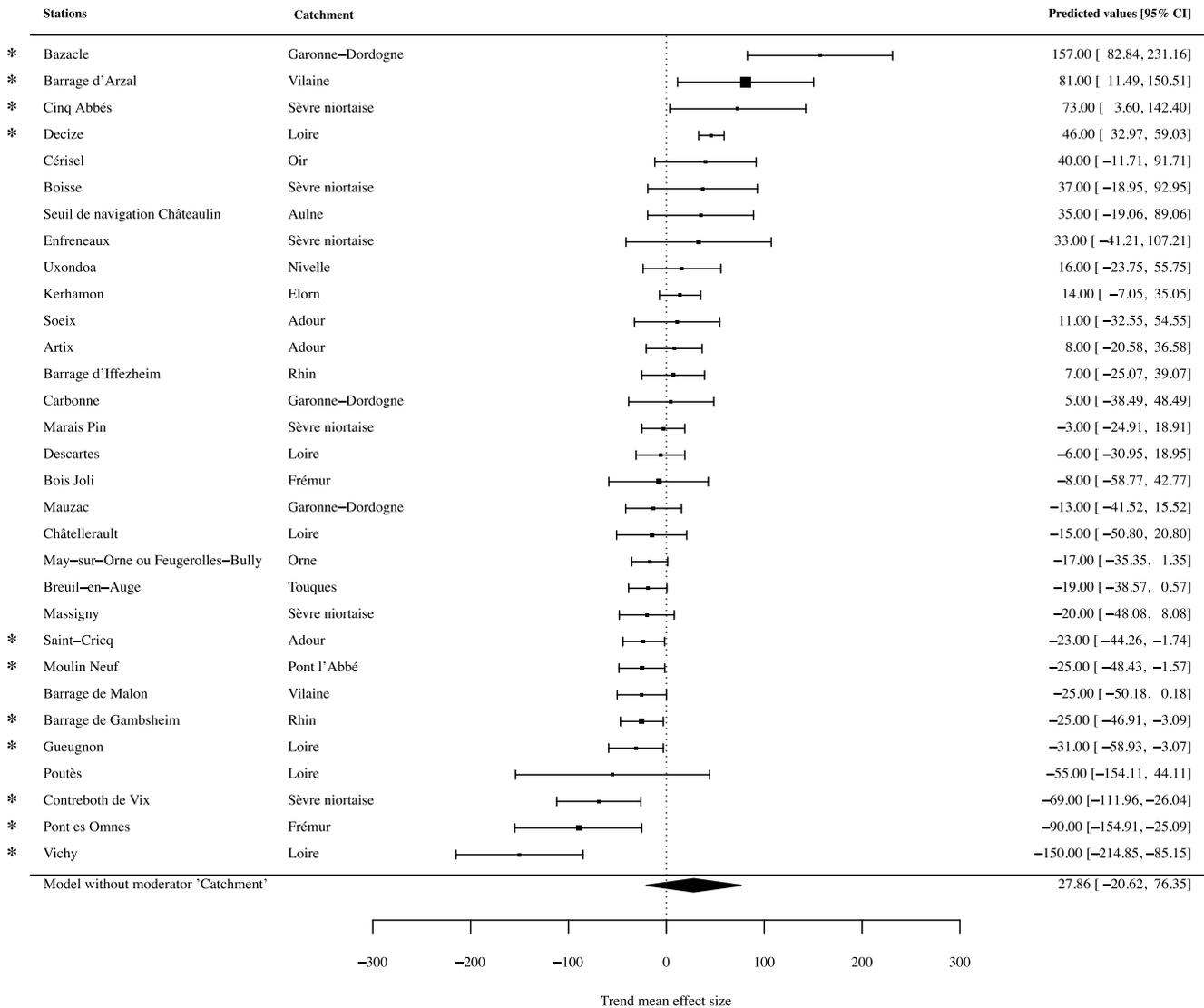


Fig. 4. Trend in annual fish counts of *Anguilla anguilla* (black squares) for each monitoring station and 95% confidence intervals (whiskers). The size of the black squares is proportional to the weight of each station (*i.e.*, the sum of counts over the study period). When the black square is located on the left side of the zero vertical line, the trend is declining. When it is located on the right side, the trend is increasing. None of the five moderators tested in the model was significant. The black diamond at the bottom indicates the overall trend mean effect size for all the stations; * highlights a significant trend for the station (when the whiskers do not intersect the zero vertical line).

the most downstream parts of the rivers. The counting stations would thus report an earlier decline due to a gradual erosion of the population with fewer individuals migrating upstream. This finding thus stresses the importance of counting stations that can provide early signals of a developing trend (either a decline or an increase).

In this study we analysed the trend in counts only for the yellow eel stage of *Anguilla anguilla*, and not glass eels. Using GAMM analyses, we highlighted a trend towards increasing counts for this life stage. However, we found no significant trend in the meta-analyses for this species at the national level. Moreover, the observed increase in eel counts (found in the GAMM analyses) has to be mitigated by the short length of the

time series (after 1995). Indeed, in Europe, it is well documented that the recruitment of eels has greatly decreased since the 1980s (*e.g.*, Dekker, 2003b, Bonhommeau *et al.*, 2008; Kettle *et al.*, 2011). Consequently, the 1.5-fold increase in yellow eel counts found after 1995 has to be considered in the context of a 90% decline in European eel recruitment in Europe (Dekker, 2003b). In addition, our observed trend is not consistent with that of the Eel Density Analysis (EDA) model (Briand *et al.*, 2018), derived from the analysis of yellow eel abundance at electrofishing stations. In contrast, this model reported a decreasing trend for all size classes except for the lowest size class (<150 mm) for which an increase has been observed, but only since 2011. Stations located in the Biscay

Meta-analysis for *Petromyzon marinus*

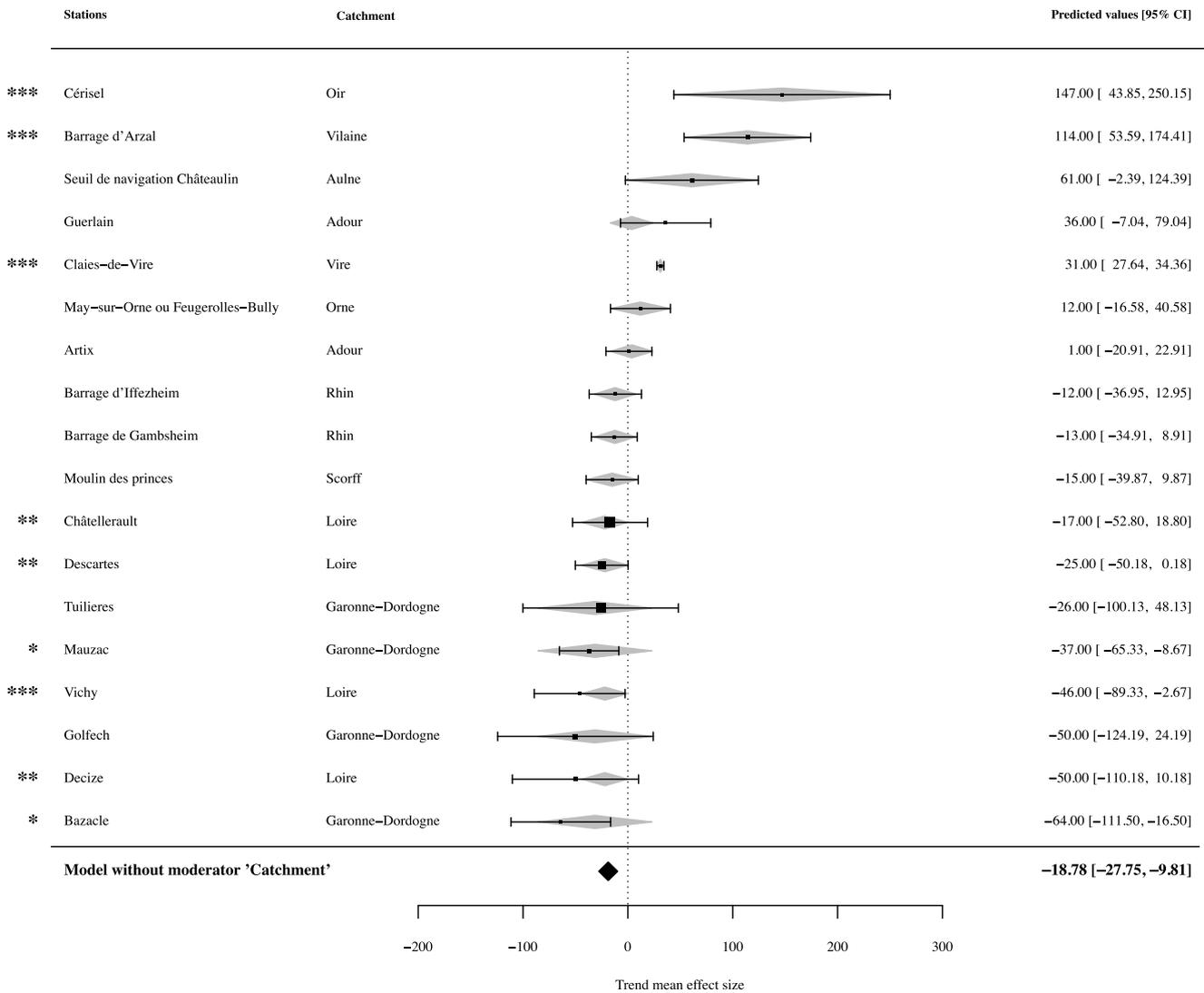


Fig. 5. Trend in annual counts of *Petromyzon marinus* (black squares) for each monitoring station and 95% confidence intervals (whiskers). The size of the black squares is proportional to the weight of each station (*i.e.*, the sum of counts over the study period). When the black square is located on the left side of the zero vertical line, the trend is declining. When it is located on the right side, the trend is increasing. Grey diamonds display the effect of the moderator 'Catchment'. The black diamond at the bottom indicates the overall mean effect size for all the stations; * highlights a significant trend for the station (when the whiskers do not intersect the zero vertical line); ** highlights a significant trend for the catchment (when the grey diamonds do not intersect the zero vertical line), but not for the station; *** highlights a significant trend for both the station and the catchment.

area are highly influenced by the fishing pressure on glass eel (Briand *et al.*, 2003, Briand, 2009). The recent decrease in the fish mortality observed in France (Plan National de Gestion de l'Anguille – Anonyme, 2018) combined with the recent increase in recruitment is a possible explanation for the observed trend. Moreover, further upstream in the catchments, the eel counts also integrate the effect of management measures (*i.e.*, restoring the ecological continuity or stocking programmes). However, few eels have been counted in these upstream stations compared to the most downstream stations (*e.g.*, Ibbotson *et al.*, 2002, Lasne and Laffaille, 2008a). Thus,

when log-transformed in the model prediction, they have a negligible influence on the rebuilding of national count trends. This explains why the majority of stations display a negative trend in the meta-analysis while the general trend reconstructed at the national level shows an increase. The eel population of Vilaine dominates the trend in numbers, and part of the increase observed before 2000 is due to large escapes from the fishery in 1996 and 1998 (Briand *et al.*, 2003). Later increases in yellow eel counts correspond to the large number of glass eel escaping the fishery and ascending the trap. Numbers collected at monitoring stations in fact reflect the

Meta-analysis for *Salmo salar*

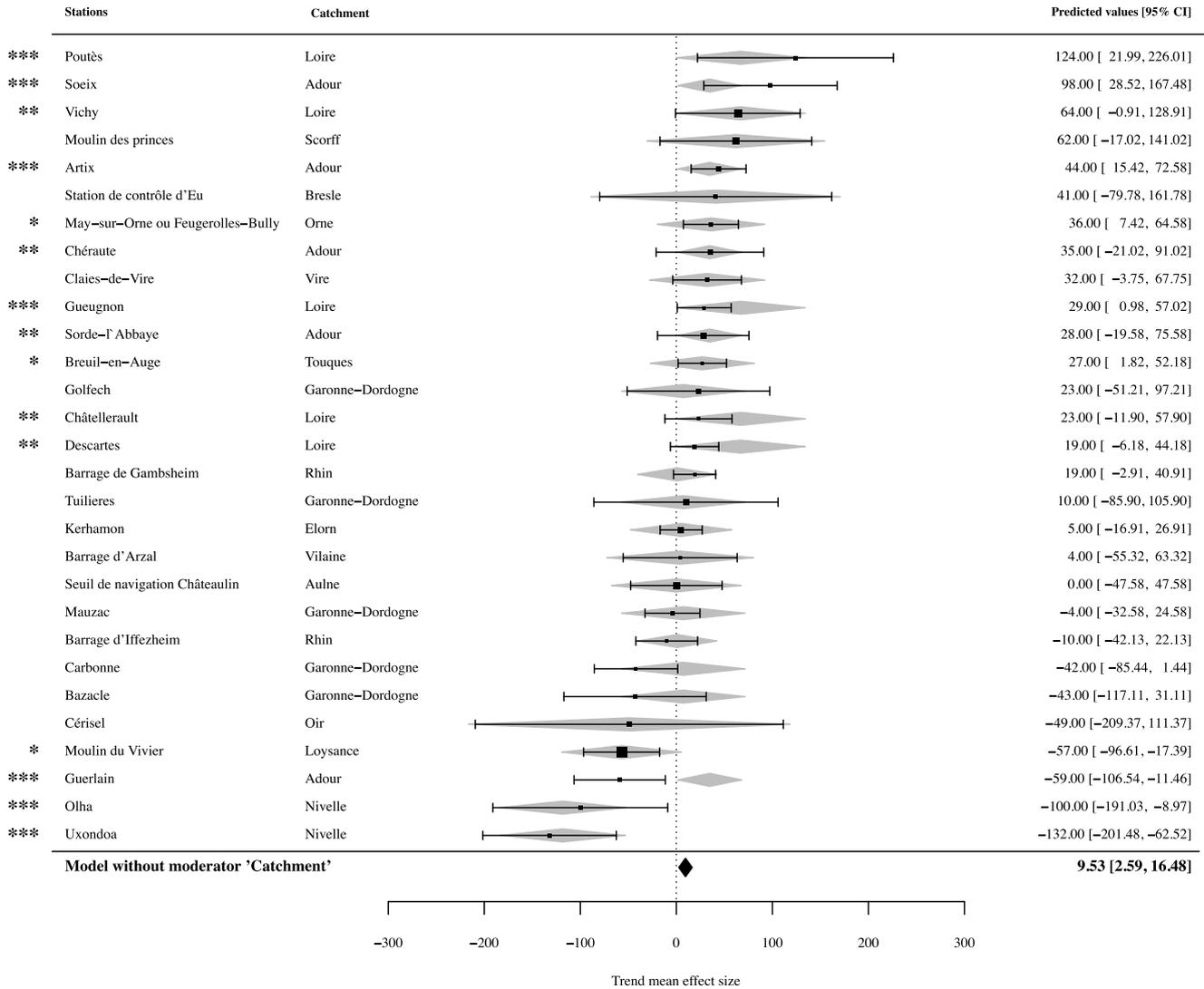


Fig. 6. Trend in annual fish counts of *Salmo salar* (black squares) for each monitoring station and 95% confidence intervals (whiskers). The size of the black squares is proportional to the weight of each station (*i.e.*, the sum of counts over the study period). When the black square is located on the left side of the zero vertical line, the trend is declining. When it is located on the right side, the trend is increasing. Grey diamonds display the effect of the moderator 'Catchment'. The black diamond at the bottom indicates the overall trend mean effect size for all the stations; * highlights a significant trend for the station (when the whiskers do not intersect the zero vertical line); ** highlights a significant trend for the catchment (when the grey diamond does not intersect the zero vertical line), but not for the station; *** highlights a significant trend for both the station and the catchment.

fractal nature of the stock (Dekker, 2000) where the recruitment trend, mostly common to all basins, is further influenced by local catchment factors. As such, trends derived from counting stations are probably difficult to interpret at a higher level (*e.g.*, national scale). However, the fact that some stations located upstream of the largest glass eel fisheries (Bazacle in the Garonne-Dordogne catchment, Arzal in the Vilaine catchment and Cinq Abbés in the Sèvre Niortaise catchment) are actually showing a clear increasing trend could reflect positively on the management actions according to the European eel plan and its local adaptations. Nevertheless, the

trend is not significant for all the stations of these three catchments, probably because we did not use glass eel counts. In contrast, stations such as the Frémur, located in a small stream in the north of Brittany, do show a clear decreasing trend and are probably much more representative of the general decline in glass eel recruitment observed before 2011 (Acou *et al.*, 2009). Moreover, catchment colonisation is mostly by glass eels and young yellow eels. Glass eels are only present close to the tidal limit (Gascuel, 1986; Laffaille *et al.*, 2007). In those places, they dominate the station counts. Further upstream, the average size will increase with the distance

Meta-analysis for *Salmo trutta*

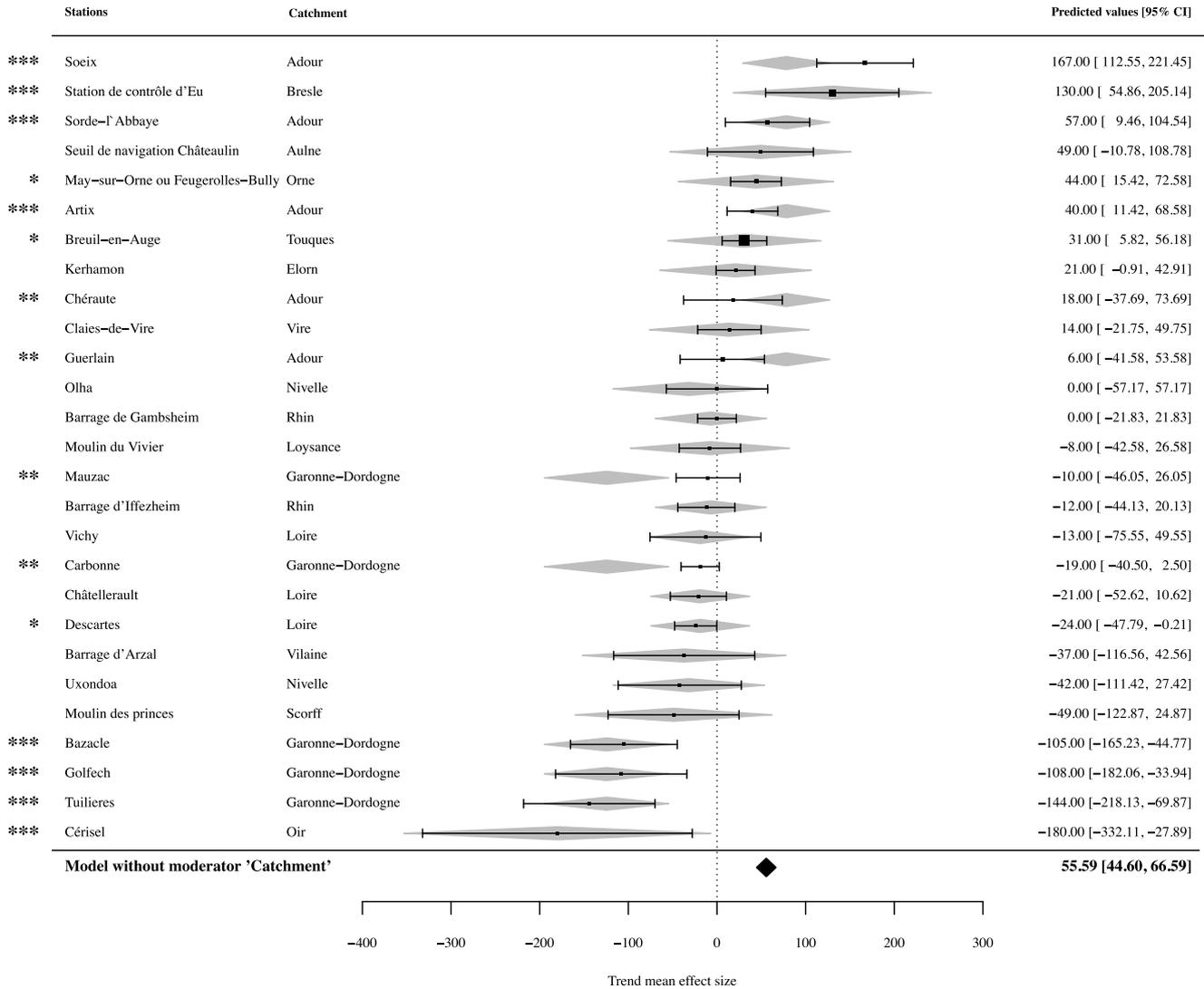


Fig. 7. Trend in annual fish counts of *Salmo trutta* (black squares) for each monitoring station and 95% confidence intervals (whiskers). The size of the black squares is proportional to the weight of each station (*i.e.*, the sum of counts over the study period). When the black square is located on the left side of the zero vertical line, the trend is declining. When it is located on the right side, the trend is increasing. Grey diamonds display the effect of the moderator 'Catchment'. The black diamond at the bottom indicates the overall trend mean effect size for all the stations; * highlights a significant trend for the station (when the whiskers do not intersect the zero vertical line); ** highlights a significant trend for the catchment (when the grey diamonds do not intersect the zero vertical line), but not for the station; *** highlights a significant trend for both the station and the catchment. When black squares are located on the left side of the zero vertical line, the trend is declining. When they are located on the right side, the trend is increasing.

from the sea (Barak and Mason, 1992), as historically glass eel transport has been limited in France. Thus, our analysis of yellow eel migration at monitoring stations provides an assessment of the early changes in the colonisation phase of the eel, while electrofishing results are more related to the standing stock in the basins (*e.g.*, Lasne and Laffaille, 2008a, 2008b).

Counts of *Petromyzon marinus* have decreased throughout France over the last 30 years, although we observed as many stations with a significant upward trend as with a downward trend. However, the four stations with the largest sea lamprey

counts are in decline (Châtelleraut and Descartes in the Loire catchment and Tuillères and Golfech in the Garonne-Dordogne catchment). The decreasing trend in sea lamprey numbers in France found in this study is consistent with other studies highlighting a decline of some populations, such as the Iberian (Mota *et al.*, 2016). Like shad, the decrease in counts is detected earlier at counting stations (around 2005) than in fisheries, where it has not yet been detected. In contrast, in the Garonne-Dordogne catchment, which is the top-ranked catchment for the sea lamprey population, captures by

fisheries have increased over the period 1990–2005 (Beaulaton *et al.*, 2008).

Several studies have documented that *Salmo salar* stocks have declined over recent decades, especially in the southern parts of the salmon range (Parrish *et al.*, 1998; Brun, 2011; ICES, 2018). In the North Atlantic, the decline in commercial salmon catches occurred around the mid-1970s (Parrish *et al.*, 1998). In France, the range of salmon has been severely reduced with the loss of populations in large catchments such as the Rhine, Seine and Garonne-Dordogne (Bal, 2011). Currently, it is estimated that only about 30 populations are viable, located mainly in Brittany, Lower Normandy and southwestern France (Thibault, 1994; Bal, 2011). The data analysed in this study started in the 1980s, after the onset of the decline of *Salmo salar* stocks. Overall, we found a slight increasing trend over the last 30 years. However, the Nivelle catchment (located in southwestern France) seems to have suffered a significant decreasing trend, consistent with the decline reported in this catchment by Brun (2011) for the last 5 years of the 1984–2007 period. Among the 29 stations considered for *Salmo salar* in this study, 19 have stocking programmes that may have influenced the counts. We found that 12 (63%) of the stations with a stocking programme showed a tendency towards an increase, but the trend is significant for only four stations. Nevertheless, the fact that 65% of the studied stations are located in rivers where a stocking programme is implemented probably explains the slight general upward trend in salmon populations, concomitantly with the reported contraction of its range in France.

Although the decline in *Salmo trutta* stocks and fisheries has been documented in many places, the situation is more variable for this species, with populations that seem to increase in some regions and collapse in others (Mota *et al.*, 2016; Almeida *et al.*, 2018). Using electrofishing data, Poulet *et al.*, (2011) found a general decrease in the occurrence and abundance of the juveniles of *Salmo trutta* in France from 1990 to 2009. These results seem consistent with other studies (using observed or predictive models) in France and Switzerland (*e.g.*, Borsuk *et al.*, 2006; Zimmerli *et al.*, 2007; Buisson *et al.*, 2008). In contrast, our results show stable annual fish counts between 1985 and 2005 and an increase after 2005. The Garonne-Dordogne and Oir were the only catchments with a significant decreasing trend. Using electrofishing data, Bergerot and Cattaneo (2016) found a positive relationship between the density of *Salmo trutta* juveniles and river size in France. This could explain the opposing trends highlighted by studies using electrofishing in small to medium streams and those using counting stations in rather large rivers. In addition, juveniles were considered by Poulet *et al.* (2011), while only adults were counted in this study.

Interestingly, in our study we found trends in fish counts that do not always match the reported trends using fisheries data. For instance, we found a decreasing trend in the main populations of *Alosa spp.* and *Petromyzon marinus* several years before the reported decreases in fisheries data (Beaulaton *et al.*, 2008; Rougier *et al.*, 2012). Fisheries data are used extensively by fisheries managers for population assessment, as long-term fisheries exist in many places (Lucas and Baras, 2000). Nevertheless, these data are known to have some biases. In particular, catchability may vary between times of the day, seasons, gear used, efficiency of the fisheries (linked to

fishermen's experience and technology used) and dynamics of the population, but also environmental factors (Lucas and Baras, 2000; Maunder *et al.*, 2006). Moreover, fisheries data can be affected by underreporting that can vary over place and time (Maunder *et al.*, 2006; Zeller *et al.*, 2011; Coll *et al.*, 2014). Data collected at counting stations also have some biases, the most important being changes in the attractivity of the fish facility due to environmental conditions and/or lack of maintenance. Because the largest fisheries are often located in marine or estuarine areas and counting stations are located in the rivers (between 1 and 880 km from the sea in our dataset; median = 37 km), data from counting stations are affected by additional factors as compared to fisheries data from estuaries or marine environments (*e.g.*, predation in the river, barriers to fish migration, local environmental conditions). Considering the potential biases of the two types of data and the fact that they potentially do not relate to the same fraction of a population (especially when the counting stations are located far from the fisheries), we emphasise the importance of using various sources of data to provide a more robust assessment of the trends in diadromous fishes population.

In this study, we highlighted a strong catchment effect for each taxon, except for *Anguilla anguilla*. This effect could indicate that anadromous taxa are structured in populations that are different between catchments. The European eel is widely recognised as a single panmictic population (Dannewitz *et al.*, 2005; Palm *et al.*, 2009; ICES, 2015), with the exception of a few studies reporting evidence for a weak but significant population structure (Wirth and Bernatchez, 2003; Maes and Volckaert, 2002). The well-known panmixia in this species seems the best explanation for this lack of catchment effect. Homing (*i.e.*, the return of fish to their natal river) and straying (*i.e.*, the migration of individuals to non-natal sites to reproduce) behaviours are two fundamental life-history traits of most anadromous fishes (Martin *et al.*, 2015). While straying allows for colonisation of new habitats, maintenance of genetic diversity, mitigation of spatial and temporal variation in habitat quality (Keefer and Caudill, 2014) and result in metapopulation dynamics (Randon *et al.*, 2018), homing leads to local adaptation of populations (McDowall, 2008), providing fitness benefits (Martin *et al.*, 2015). The degree of fidelity for homing varies between species (Melvin *et al.*, 1986). It is rather high for salmonids (*e.g.*, King *et al.*, 2001; McDowall, 2001; Petersson, 2015), ranging from very precise (*i.e.*, within metres) to quite large (*i.e.*, catchment) (Keefer and Caudill, 2014). In American shad (*Alosa sapidissima*), a high degree of homing has also been documented (*e.g.*, Melvin *et al.*, 1986; Walther and Thorrold, 2008; Hasselman *et al.*, 2010), while the pattern is less clear for *Alosa fallax* and *Alosa alosa* over substantial parts of their geographic range (Jolly *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2015). Yet, Randon *et al.* (2018) found that *Alosa alosa* populations in France are relatively connected, at least within catchments. The catchment effect highlighted in this study for *Salmo salar*, *Salmo trutta* and *Alosa spp.* seems therefore consistent with the homing behaviour and population structure. Regarding sea lamprey, evidence for lack of homing has been highlighted in several studies (*e.g.*, Bergstedt and Seelye, 1995; Bryan *et al.*, 2005; Waldman *et al.*, 2008; Spice *et al.*, 2012). However, the significant catchment effect highlighted in our study seems consistent with the homing behaviour of the species. However,

the catchment effect could also reflect significant differences in management (*e.g.*, ecological continuity, fisheries) regardless of the homing behaviour of species.

We tested three factors expected to have influences on annual fish counts at monitoring stations (*i.e.*, commercial fisheries, improvements in ecological continuity and salmon stocking programmes). None of these factors were significant in our analysis. This unexpected finding does not necessarily reflect a lack of effect of these factors but rather a lack of accurate data. We were indeed unable to provide quantitative information to describe these factors. For example, catches can vary greatly between fisheries. For instance, catches of *Petromyzon marinus* in France vary from 8.5 tonnes in the Adour catchment to 58 and 72 tonnes in the Loire and Garonne-Dordogne catchments, respectively (Beaulaton *et al.*, 2008). Similarly, the numbers of salmon stocked into rivers vary between catchments and between years within a catchment (Dumas and Prouzet, 1994; Perrier *et al.*, 2013). Moreover, other factors can play a role in the trend of annual fish counts, such as chemical water quality, flow or water temperature, which can change the attractivity of a fish passage facility (Brodeur *et al.*, 2007; Piper *et al.*, 2012), the swimming capacity of the fish (Brett, 1967; Haro *et al.*, 2004) and survival (Baisez *et al.*, 2011; Fenkes *et al.*, 2016). Thus, the fact that we were not able to explain the trends observed using the studied factors can be related to (i) a lack of precision of these factors (presence/absence instead of finer quantification), (ii) untested factors that may have influenced the counts (*e.g.*, river flow, temperature), and (iii) the fact that the influence on the counts by the factors is probably multifactorial with synergistic, additive or even antagonistic species responses between the different factors.

We also tested whether the latitude of the stations influenced the fish counts observed. Several studies have highlighted a northward shift in the range of many taxa (*e.g.*, Parmesan and Yohe, 2003; Lassalle and Rochard, 2009). We thus hypothesised that the fish counts in the southern stations would have decreased more than in the northern ones, especially for cold-water species (*e.g.*, salmonids). However, this factor was not significant for any taxa, indicating either that we have not yet observed in France a shift in the distribution of these taxa, or that this change occurs at a larger temporal and/or geographical scale (*e.g.*, the European scale; Lassalle and Rochard, 2009).

Our results provide a multi-scale analysis of the change in annual diadromous fish counts in France from data usually used at a local geographical scale. In France, as many rivers have counting stations, this monitoring tool allows assessment of trends in diadromous fish at large geographical scale (*e.g.*, France). This is particularly useful, as management of biodiversity is needed at multiple scales, from local to international levels (Watson, 2005; Heller and Zavaleta, 2009), involving different public policies, such as in restoring connectivity (*e.g.*, Annex V of the European Water Framework Directive (DCE) (directive 2000/60); French law n°2006-1772, in particular with article L214-17); in water quality (*e.g.*, European Water Framework Directive (directive 2000/60)); or in the management of species (*e.g.*, European regulation on eel (EC 1100/2007)). In France, all these policies are defined and implemented at a catchment scale, but we still need a national assessment, as diadromous species are used as

indicators of the success of some of these policies (when they are not the target). At the catchment scale, data at counting stations are also interesting, as they allow comparisons of trends in a catchment with the national trend. This can be a powerful tool to encourage management actions if a decline is more pronounced in a particular catchment than at the national level. Furthermore, information on the spatial extent of a trend can be useful for managers. For instance, if few catchments encounter a decline of migratory fishes, it is likely that some causes of the decline are more related to local factors (*e.g.*, management of the catchment). Conversely, if an overall decline is observed, the causes are probably related to more global factors (*e.g.*, sea surface or river temperature warming, North Atlantic Oscillation).

The data used in this study (*i.e.*, count data at monitoring stations) show a decrease in *Alosa spp.* and *Petromyzon marinus* counts at dates earlier than those found in other studies of populations in the same catchments but derived from fisheries catch data. These fisheries-independent monitoring networks therefore constitute an important complement to fisheries monitoring data, and can be used to provide early warnings of changes in populations.

In this study, we failed to highlight the effect of latitude on the change in fish counts (the most southern stations were not necessarily the ones with the populations most in decline and *vice versa*). Nevertheless, it would be interesting to analyse more precisely the link that could exist between the change in fish counts and the change in the major environmental parameters, in particular the temperature, which is often identified as the parameter responsible for the shifts in species distribution (*e.g.*, Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2011; Williams and Blois, 2018). Moreover, the quantity of data collected in the STACOMI project is huge and should allow for other analyses that could be useful to understand better the population dynamics of these species. For instance, we analysed the change in Atlantic salmon counts without distinction of the sea age of the fish. Salmon sea age is an important driver in population dynamics, as it is related to the number and size of eggs produced by females (*e.g.*, de Eyto *et al.*, 2015; Glover *et al.*, 2018). The data collected in STACOMI also include the date of passage of each fish. This information could be used to analyse the change in the phenology of migration over time. Indeed, numerous studies have documented a change in the phenology of migration of many taxa in response to recent warming (see Parmesan and Yohe, 2003). As diadromous fish have very constrained timing to achieve their life cycle, it would be very interesting to study the change in the timing of migration of these species over time.

Acknowledgments. We thank the following organizations for funding (in alphabetic order): Agence de l'eau Adour Garonne (AEAG), Agence de l'eau Loire-Bretagne (AELB), Agence de l'eau Rhin-Meuse (AERM), Agence de l'eau Seine-Normandie (AESN), Agence française pour la biodiversité (AFB-ONEMA-CSP), Conseil départemental du Bas-Rhin (CD67), Conseil départemental des Côtes d'Armor (CD22), Conseil départemental du Finistère (CD29), Conseil départemental d'Ille-et-Vilaine (CD35), Conseil départemental du Morbihan (CD56), Direction Régionale de l'Environnement Alsace (DREAL-DIREN), Direction Régionale de l'Environnement Bretagne

(DREAL-DIREN), Electricité de France (EDF), European Regional Development Fund (FEDER), Fédération départementale pour la pêche et la protection des milieux aquatiques du Bas-Rhin (FD67), Fédération départementale pour la pêche et la protection des milieux aquatiques du Haut-Rhin (FD68), Fédération Nationale de la pêche en France (FNPF), Loire grands Migrateurs (LOGRAMI), Région Bretagne, Région Centre-Val de Loire, Région Grand Est, Région Nouvelle-Aquitaine, Région Pays de la Loire, Saumon-Rhin. We thank the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) for their project management in carrying out some part of the monitoring in the Frémur River.

References

- Aalto E, Capoccioni F, Terradez Mas J, *et al.* 2016. Quantifying 60 years of declining European eel (*Anguilla anguilla* L., 1758) fishery yields in Mediterranean coastal lagoons. *ICES J Mar Sci* 73: 101–110.
- Acou A, Legault A, Laffaille P, Feunteun E. 2009. Environmental determinism of year-to-year recruitment variability of European eel *Anguilla anguilla* in a small coastal catchment, the Frémur River, north-west France. *J Fish Biol* 74: 1985–2001.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control* 19: 716–723.
- Almeida PR, Quintella BR, Mateus CS, Alexandre CM, Pedro S. 2018. Diadromous fish in Portugal: status, threats and management guidelines. University of Algarve, Portugal, 28 p.
- Anonyme. 2018. Plan de gestion anguille de la France – Rapport de mise en œuvre, France, 200 p.
- Aprahamian MW, Baglinière J-L, Sabatié MR, Alexandrino P, Thiel R, Aprahamian CD. 2003. Biology, Status, and Conservation of the Anadromous Atlantic Twaite Shad *Alosa fallax fallax*. *Am Fish Soc Symp* 23.
- Baglinière JL, Ellie P. 2000. Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.). Paris, France: INRA-Cemagref edition, 275 p.
- Baglinière J-L, Sabatié MR, Rochard E, Alexandrino P, Aprahamian MW. 2003. The allis shad *Alosa alosa*: Biology, ecology, range, and status of populations. *Am Fish Soc Symp* 2003: 85–102.
- Baisez A, Bach J-M, Leon C, *et al.* 2011. Migration delays and mortality of adult Atlantic salmon *Salmo salar* en route to spawning grounds on the River Allier, France. *Endang Spec Res* 15: 265–270.
- Bal G. 2011. Évolution des populations françaises de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et changement climatique. Université de Rennes 1, France, 352 p.
- Barak NA-E, Mason CF. 1992. Population density, growth and diet of eels, *Anguilla anguilla* L., in two rivers in eastern England. *Aquac Res* 23: 59–70.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, *et al.* 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51–57.
- Beaulaton L, Taverny C, Castelnaud G. 2008. Fishing, abundance and life history traits of the anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in Europe. *Fish Res* 92: 90–101.
- Bergerot B, Cattaneo F. 2016. Hydrological drivers of brown trout population dynamics in France. *Ecohydrology* 1–15.
- Bergstedt RA, Seelye JG. 1995. Evidence for Lack of Homing by Sea Lampreys. *Trans Am Fish Soc* 124: 235–239.
- Blomqvist MM, Vos P, Klinkhamer PGL, ter Keurs WJ. 2003. Declining plant species richness of grassland ditch banks—a problem of colonisation or extinction? *Biol Conserv* 109: 391–406.
- Bonhommeau S, Chassot E, Rivot E. 2008. Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fish Oceanogr* 17: 32–44.
- Borsuk ME, Reichert P, Peter A, Schager E, Burkhardt-Holm P. 2006. Assessing the decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Swiss rivers using a Bayesian probability network. *Ecol Model* 192: 224–244.
- Brett JR. 1967. Swimming Performance of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to Fatigue Time and Temperature. *J Fish Res Board Canada* 24: 1731–1741.
- Briand, C. 2009. Dynamique de population et de migration des civelles en estuaire de Vilaine. *Agrocampus Ouest*, 205 p.
- Briand C, Chapon PM, Beaulaton L, Drouineau H, Lambert P. 2018. Eel density analysis (EDA 2.2.1). Escapement of silver eels (*Anguilla anguilla*) from French rivers. EPTB Vilaine, AFB-INRA, IRSTEA, 99 p.
- Briand C, Fatin D, Fontenelle G, Feunteun E. 2003. Estuarine and fluvial recruitment of the European glass eel, *Anguilla anguilla*, in an exploited Atlantic estuary. *Fish Manag Ecol* 10: 377–384.
- Brodeur P, Mingelbier M, Bergeron N. 2007. Attractiveness and passage efficiency of two vertical slot fishways for non-salmonids in a temperate system, St. Lawrence River, Canada.
- Brun M. 2011. Aide à la décision pour la conservation des populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L.), Pau, 252 p.
- Bryan MB, Zalinski D, Filcek KB, Libants S, Li W, Scribner KT. 2005. Patterns of invasion and colonization of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in North America as revealed by microsatellite genotypes. *Mol Ecol* 14: 3757–3773.
- Buisson L, Thuiller W, Lek S, Lim P, Grenouillet G. 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Glob Change Biol* 14: 2232–2248.
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, *et al.* 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328: 1164–1168.
- Caro T. 2008. Decline of large mammals in the Katavi-Rukwa ecosystem of western Tanzania. *Afr Zool* 43: 99–116.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *PNAS* 114: 6089–6096.
- 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: 1538–1548.
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333: 1024–1026.
- Clausen R, York R. 2008. Global biodiversity decline of marine and freshwater fish: A cross-national analysis of economic, demographic, and ecological influences. *Soc Sci Res* 37: 1310–1320.
- Clavero M, Brotons L, Pons P, Sol D. 2009. Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biol Conserv* 142: 2043–2049.
- Cloern JE, Abreu PC, Carstensen J, *et al.* 2016. Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Glob Change Biol* 22: 513–529.
- Coll M, Carreras M, Cornax MJ, *et al.* 2014. Closer to reality: Reconstructing total removals in mixed fisheries from Southern Europe. *Fish Res* 154: 179–194.
- Collen B, Whitton F, Dyer EE, *et al.* 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Glob Ecol Biogeogr* 23: 40–51.
- Comte L, Grenouillet G. 2015. Distribution shifts of freshwater fish under a variable climate: comparing climatic, bioclimatic and biotic velocities. *Divers Distrib* 21: 1014–1026.

- Culp LA, Cohen EB, Scarpignato AL, Thogmartin WE, Marra PP. 2017. Full annual cycle climate change vulnerability assessment for migratory birds. *Ecosphere* 8: 1–22.
- Dannewitz J, Maes GE, Johansson L, Wickström H, Volckaert FAM, Järvi T. 2005. Panmixia in the European eel: a matter of time. *Proc Roy Soc Biol Sci* 272: 1129–1137.
- Daufresne M, Boët P. 2007. Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Glob Change Biol* 13: 2467–2478.
- Dawson TP, Jackson ST, House JI, Prentice IC, Mace GM. 2011. Beyond predictions: biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* 332: 53–58.
- De Eyto E, Dalton C, Dillane M, *et al.* 2016. The response of North Atlantic diadromous fish to multiple stressors, including land use change: a multidecadal study. *Can J Fish Aquat Sci* 73: 1759–1769.
- De Eyto E, White J, Boylan P, *et al.* 2015. The fecundity of wild Irish Atlantic salmon *Salmo salar* L. and its application for stock assessment purposes. *Fish Res* 164: 159–169.
- Dekker W. 2000. Fractal geometry of the European eel stock. *ICES J Mar Sci* 57: 109–121.
- Dekker W. 2003a. A conceptual management framework for the restoration of the declining european eel stock. In: *Slipping through our hands – Population dynamics of the European eel*, 188 p.
- Dekker W. 2003b. Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla*? *Fish Manag Ecol* 10: 365–376.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401–406.
- Dumas J, Prouzet P. 1994. Repeuplement et pacage marin. In: Guegen JC and Prouzet P, ed. *Le saumon atlantique: Biologie et gestion de la ressource*, Ifremer, Paris, 239–254.
- Fenkes M, Shiels HA, Fitzpatrick JL, Nudds RL. 2016. The potential impacts of migratory difficulty, including warmer waters and altered flow conditions, on the reproductive success of salmonid fishes. *Comp Biochem Physiol A* 193: 11–21.
- Freyhof J, Brooks E. 2011. European red list of freshwater fishes. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 70 p.
- Frissell CA. 1993. Topology of Extinction and Endangerment of Native Fishes in the Pacific Northwest and California. *Conserv Biol* 7: 342–354.
- Gascuel D. 1986. Flow-carried and active swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgolander Meeresunters* 40: 321–326.
- Glover RS, Fryer RJ, Bacon PJ, Soulsby C, Malcolm IA. 2018. Do trends in the size of wild female Atlantic salmon have a substantial effect on egg deposition? *Fish Manag Ecol* 25: 158–161.
- Goulmy F. 2016. Station de comptage piscicoles des Claires de Vire – Comptage des poissons grands migrants. Fédération Départementale des Associations Agréées pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique de la Manche, France, 66 p.
- Gozlan R, Karimov B, Zadereev E, Kuznetsova D, Brucet S. 2019. Status, trends, and future dynamics of freshwater ecosystems in Europe and Central Asia. *Inland Waters*: 1–17.
- Grime JP. 2002. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *J Veg Sci* 13: 457–460.
- Haapasaari P, Karjalainen TP. 2010. Formalizing expert knowledge to compare alternative management plans: sociological perspective to the future management of Baltic salmon stocks. *Mar Policy* 34: 477–486.
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, *et al.* 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12: 1–21.
- Hamed KH, Ramachandra Rao A. 1998. A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *J Hydrol* 204: 182–196.
- Haro A, Castro-Santos T, Noreika J, Odeh M. 2004. Swimming performance of upstream migrant fishes in open-channel flow: a new approach to predicting passage through velocity barriers. *Can J Fish Aquatic Sci* 61: 1590–1601.
- Harris G, Thirgood S, Hopcraft JGC, Crooms J, Berger J. 2009. Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endang Spec Res* 7: 55–76.
- Hasselmann DJ, Bradford RG, Bentzen P. 2010. Taking stock: defining populations of American shad (*Alosa sapidissima*) in Canada using neutral genetic markers. *Can J Fish Aquat Sci* 67: 1021–1039.
- Heller NE, Zavaleta ES. 2009. Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biol Conserv* 142: 14–32.
- Horreo JL, Griffiths AM, Machado-Schiaffino G, Stevens JR, Garcia-Vazquez E. 2018. Northern areas as refugia for temperate species under current climate warming: Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) as a model in northern Europe. *J Fish Biol* 95: 304–310.
- Hughes TP. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.
- Ibbotson A, Smith J, Scarlett P, Aprhamian M. 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw Biol* 47: 1696–1706.
- ICES. 2015. Report of the Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eel (WGEEEL). Antalya, Turkey, 132 p.
- ICES. 2018. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). Woods Hole, 386 p.
- IPBES. 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). Bonn, Germany: IPBES Secretariat.
- Jolly MT, Aprahamian MW, Hawkins SJ, *et al.* 2012. Population genetic structure of protected allis shad (*Alosa alosa*) and twaite shad (*Alosa fallax*). *Mar Biol* 159: 675–687.
- Jones GP, McCormick MI, Srinivasan M, Eagle JV. 2004. Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *PNAS* 101: 8251–8253.
- Keefer ML, Caudill CC. 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates. *Rev Fish Biol Fisheries* 24: 333–368.
- Kelhart MD. 2007. Declining amphibian populations: what is the next step? *BioScience* 57: 112–112.
- Kettle AJ, Vøllestad LA, Wibig J. 2011. Where once the eel and the elephant were together: decline of the European eel because of changing hydrology in southwest Europe and northwest Africa? *Fish Fish* 12: 380–411.
- King TL, Kalinowski ST, Schill WB, Spidle AP, Lubinski BA. 2001. Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a range-wide perspective from microsatellite DNA variation. *Mol Ecol* 10: 807–821.
- Kuczynski L, Chevalier M, Laffaille P, Legrand M, Grenouillet G. 2017. Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. *PLOS ONE* 12: 1–13.
- Laffaille P, Caraguel J-M, Legault A. 2007. Temporal patterns in the upstream migration of European glass eels (*Anguilla anguilla*) at the Couesnon estuarine dam. *Estuarine Coastal Shelf Sci* 73: 81–90.
- Lambert P, Jatteau P, Paumier A, Carry L, Drouineau H. 2018. Allis shad adopts an efficient spawning tactic to optimise offspring survival. *Environ Biol Fish* 101: 315–326.
- Lasne É, Laffaille P. 2008a. Analysis of distribution patterns of yellow European eels in the Loire catchment using logistic models based

- on presence–absence of different size-classes. *Ecol Freshw Fish* 17: 30–37.
- Lasne É, Laffaille P. 2008b. Assessing the freshwater distribution of yellow eel. *Knowl Manag Aquatic Ecosyst* 390–391: 1–11.
- Lassalle G, Rochard E. 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Glob Change Biol* 15: 1072–1089.
- Legrand M, Briand C, Besse T. 2019. stacomR: a common tool for monitoring fish migration. *J Open Source Softw* 4: 1–3.
- Liermann H. 2001. Depensation: evidence, models and implications. *Fish Fish* 2: 33–58.
- Limburg KE, Waldman JR. 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience* 59: 955–965.
- Lobón-Cerviá J. 2009. Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain). *Freshw Biol* 54: 1149–1162.
- Lucas MC, Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish Fish* 1: 283–316.
- Maas-Hobner KG, Schreck C, Hughes RM, Yeakley JA, Molina N. 2016. Scientifically Defensible Fish Conservation and Recovery Plans: Addressing Diffuse Threats and Developing Rigorous Adaptive Management Plans. *Fisheries* 41: 276–85.
- Maes GE, Volckaert FaM. 2002. Clinal genetic variation and isolation by distance in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Biol J Linn Soc* 77: 509–521.
- Maire A, Thierry E, Viechtbauer W, Daufrésne M. 2019. Poleward shift in large-river fish communities detected with a novel meta-analysis framework. *Freshw Biol* 00: 1–14.
- Martin J, Rougemont Q, Drouineau H, *et al.* 2015. Dispersal capacities of anadromous Allis shad population inferred from a coupled genetic and otolith approach. *Can J Fish Aquat Sci* 72: 991–1003.
- Maunder MN, Sibert JR, Fonteneau A, Hampton J, Kleiber P, Harley SJ. 2006. Interpreting catch per unit effort data to assess the status of individual stocks and communities. *ICES J Mar Sci* 63: 1373–1385.
- McDowall RM. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Fish Biol Fish* 7: 443–462.
- McDowall RM. 2001. Anadromy and homing: two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? *Fish Fish* 2: 78–85.
- McDowall RM. 2008. Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia* 602: 5–14.
- Melvin GD, Dadswell MJ, Martin JD. 1986. Fidelity of American Shad, *Alosa sapidissima* (Gupeidae), to its River of Previous Spawning. *Can J Fish Aquat Sci* 43: 640–646.
- Milner NJ, Elliott JM, Armstrong JD, Gardiner R, Welton JS, Ladle M. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fish Res* 62: 111–125.
- Mota M, Rochard E, Antunes CA. 2016. Status of the Diadromous fish of the Iberian Peninsula: Past, present and trends. *Limnetica* 35: 1–18.
- Murphy GEP, Romanuk TN. 2014. A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecol Evol* 4: 91–103.
- Myers GS. 1949. Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes. *Copeia* 1949: 89–97.
- Myers RA, Barrowman NJ, Hutchings JA, Rosenberg AA. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Oceanogr Literat Rev* 269: 1106–1108.
- Nachón DJ, Mota M, Autunes C, Servia MJ, Cobo F. 2015. Marine and continental distribution and dynamic of the early spawning migration of twaite shad (*Alosa fallax* (Lacépède, 1803)) and allis shad (*Alosa alosa* (Linnaeus, 1758)) in the north-west of the Iberian Peninsula. *Mar Freshw Res* 67: 1229–1240.
- Nicola GG, Elvira B, Jonsson B, Ayllón D, Almodóvar A. 2018. Local and global climatic drivers of Atlantic salmon decline in southern Europe. *Fish Res* 198: 78–85.
- Nieto A, Ralph GM, Comeros-Raynal MT, *et al.* 2015. European Red List of marine fishes. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 90 p.
- Nilsson S, Franzén M, Jönsson E. 2008. Long-term land-use changes and extinction of specialised butterflies. *Insect Conserv Divers* 1: 197–207.
- Palm S, Dannewitz J, Prestegard T, Wickström H. 2009. Panmixia in European eel revisited: no genetic difference between maturing adults from southern and northern Europe. *Heredity* 103: 82–89.
- Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42.
- Parrish DL, Behnke RJ, Gephard SR, McCormick SD, Reeves GH. 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Can J Fish Aquat Sci* 55: 281–287.
- Perrier C, Guyomard R, Bagliniere J-L., Nikolic N, Evanno G. 2013. Changes in the genetic structure of Atlantic salmon populations over four decades reveal substantial impacts of stocking and potential resiliency. *Ecol Evol* 3: 2334–2349.
- Petersson E. 2015. Homing and Timing of Reproduction. In: Evolutionary Biology of the Atlantic Salmon. New York: Taylor & Francis Group, 290 p.
- Pimm SL, Raven P. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403: 843–845.
- Piper A, Wright RM, Kemp PS. 2012. The influence of attraction flow on upstream passage of European eel (*Anguilla anguilla*) at intertidal barriers. *Ecol Eng* 44: 329–336.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol* 25: 345–353.
- Poulet N, Beaulaton L, Dembski S. 2011. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *J Fish Biol* 79: 1436–1452.
- Randon M, Daverat F, Bareille G, *et al.* 2018. Quantifying exchanges of Allis shads between river catchments by combining otolith micro-chemistry and abundance indices in a Bayesian model. *ICES J Mar Sci* 75: 9–21.
- Reynolds JD, Dulvy NK, Goodwin NB, Hutchings JA. 2005. Biology of extinction risk in marine fishes. *Proc Roy Soc Biol Sci* 272: 2337–2344.
- Rochette S, Rivot E, Morin J, Mackinson S, Riou P, Le Pape O. 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *J Sea Res* 64: 34–44.
- Romakkaniemi A, Perä I, Karlsson L, Jutila E, Carlsson U, Pakarinen T. 2003. Development of wild Atlantic salmon stocks in the rivers of the northern Baltic Sea in response to management measures. *ICES J Mar Sci* 60: 329–342.
- Root TLP, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60.
- Rougier T, Lambert P, Drouineau H, *et al.* 2012. Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES J Mar Sci* 69: 1802–1811.
- Sommer T, Armor C, Baxter R, *et al.* 2007. The Collapse of Pelagic Fishes in the Upper San Francisco Estuary. *Fisheries* 32: 270–277.
- Spice EK, Goodman DH, Reid SB, Docker MF. 2012. Neither philopatric nor panmictic: microsatellite and mtDNA evidence

- suggests lack of natal homing but limits to dispersal in Pacific lamprey. *Mol Ecol* 21: 2916–2930.
- Stout JC, Morales CL. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40: 388–409.
- Sun G-Q. 2016. Mathematical modeling of population dynamics with Allee effect. *Nonlinear Dyn* 85: 1–12.
- Thibault M. 1994. Aperçu historique sur l'évolution des captures et des stocks. In: Guegen JC, Prouzet P, ed. *Le saumon atlantique: Biologie et gestion de la ressource*, Ifremer, Paris, 175–184.
- Vasilakopoulos P, Maravelias CD, Tserpes G. 2014. The Alarming Decline of Mediterranean Fish Stocks. *Curr Biol* 24: 1643–1648.
- Van de Pol M, Wright J. 2009. A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. *Anim Behav* 77: 753–758.
- Van Rij J. 2016. Testing for significance. <http://www.jacolienvanrij.com/itsadug/test.html>
- Van Rij J, Wieling M, Baayen R, van Rijn H. 2017. itsadug: Interpreting Time Series and Autocorrelated Data Using GAMMs. R package version 2.3.
- Viechtbauer W. 2010. Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *J Stat Softw* 36: 1–48.
- Wake DB. 1991. Declining amphibian populations. *Science* 253: 860.
- Waldman J, Grunwald C, Wirgin I. 2008. Sea lamprey *Petromyzon marinus*: an exception to the rule of homing in anadromous fishes. *Biol Lett* 4: 659–662.
- Waldman J, Wilson KA, Mather M, Snyder NP. 2016. A resilience approach can improve anadromous fish restoration. *Fisheries* 41: 116–126.
- Walther G-R, Post E, Convey P, *et al.* 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–95.
- Walther BD, Thorrold SR, Olney JE. 2008. Geochemical Signatures in Otoliths Record Natal Origins of American Shad. *Trans Am Fish Soc* 137: 57–69.
- Watson RT. 2005. Turning science into policy: challenges and experiences from the science-policy interface. *Philos Trans Royal Soc B* 360: 471–477.
- Williams JE, Blois JL. 2018. Range shifts in response to past and future climate change: can climate velocities and species' dispersal capabilities explain variation in mammalian range shifts? *J Biogeogr* 45: 2175–2189.
- Winfree R, Aguilar R, Vázquez DP, LeBuhn G, Aizen MA. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90: 2068–2076.
- Wirth T, Bernatchez L. 2003. Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy? *Proc Royal Soc London* 270: 681–688.
- Wolter C. 2015. Historic catches, abundance, and decline of Atlantic salmon *Salmo salar* in the River Elbe. *Aquat Sci* 77: 367–380.
- Young HS, McCauley DJ, Galetti M, Dirzo R. 2016. Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 47: 333–358.
- Zeller D, Rossing P, Harper S, Persson L, Booth S, Pauly D. 2011. The Baltic Sea: estimates of total fisheries removals 1950–2007. *Fish Res* 108: 356–63.
- Zimmerli S, Bernet D, Burkhardt-Holm P, *et al.* 2007. Assessment of fish health status in four Swiss rivers showing a decline of brown trout catches. *Aquat Sci* 69: 11–25.

Cite this article as: Legrand M, Briand C, Buisson L, Artur G, Azam D, Baisez A, Barracou D, Bourré N, Carry L, Caudal A-L, Charrier F, Corre J, Croguennec E, Der Mikaélian S, Josset Q, Le Gurun L, Schaeffer F, Laffaille P. 2020. Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.*, 421, 7.

Appendix 1

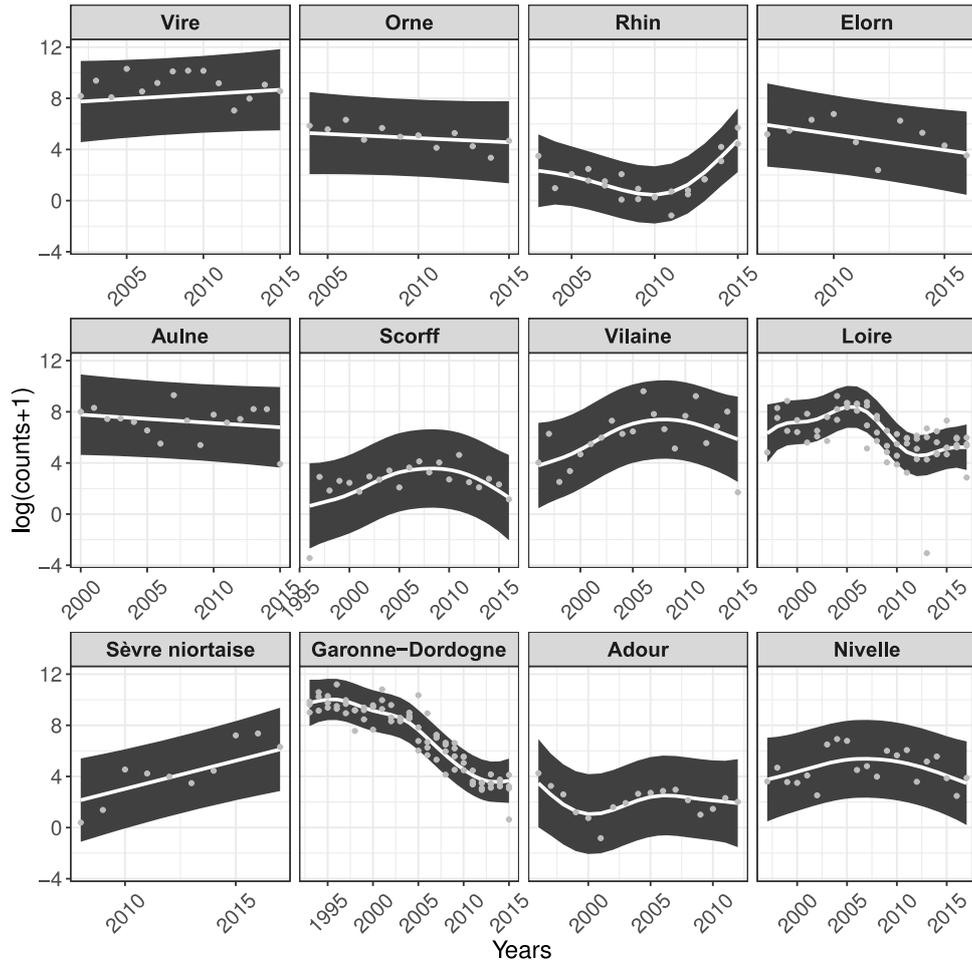
See Table 2.

Table 2. Characteristics of the 43 monitoring stations. Num: the station identification number (see Fig. 1). Latitude is in °N. Year: the counting period for each station. The last three columns describe: (F.) the presence of a commercial or recreational gear fishery in the river downstream of the monitoring station; (S.) the presence of a salmon stocking programme influencing the counting; and (EC.) an observed improvement in ecological continuity of the river over the study period. Based on expert opinion, ‘X’ indicates that the factor may have influenced fish counts, while ‘–’ indicates the factor was not present or was likely to have no influence.

Num	Station name	River	Catchment	Latitude	Year	F.	S.	EC.
1	Eu	Bresle	Bresle	50.05048	1984-2016	X	–	–
2	Breuil-en-Auge	Touques	Touques	49.22833	2005-2015	–	–	X
3	Claies-de-Vire	Vire	Vire	49.17829	2002-2015	–	–	X
4	May-sur-Orne	Orne	Orne	49.10641	2004-2016	–	–	X
5	Iffezheim	Rhin	Rhin	48.83252	2003-2015	X	X	–
6	Gambenheim	Rhin	Rhin	48.68441	2006-2015	–	X	–
7	Cérisel	Oir	Oir	48.62772	1983-2016	–	–	–
8	Pont es Omnes	Frémur	Frémur	48.57771	1996-2016	–	–	–
9	Bois Joli	Frémur	Frémur	48.57273	1996-2016	–	–	–
10	Kerhamon	Elorn	Elorn	48.46253	2007-2016	–	X	–
11	Moulin du Vivier	Loysance	Loysance	48.44941	1996-2010	–	X	–
12	Châteaulin	Aulne	Aulne	48.19670	1999-2015	–	–	–
13	Moulin Neuf	Pont l’Abbé	Pont l’Abbé	47.88601	2002-2016	–	–	–
14	Moulin des Princes	Scorff	Scorff	47.83691	1993-2016	–	–	–
15	Malon	Vilaine	Vilaine	47.79868	1998-2008	–	–	–
16	Arzal	Vilaine	Vilaine	47.49942	1995-2016	X	–	–
17	Boisse	Vendée	Sèvre niortaise	46.44812	1994-2013	–	–	–
18	Massigny	Vendée	Sèvre niortaise	46.42023	1994-2007	–	–	–
19	Boule d’Or Cinq Abbés	5 abbés	Sèvre niortaise	46.38675	1994-2013	–	–	–
20	Boule d’Or Vendée	Vendée	Sèvre niortaise	46.38666	1994-2013	–	–	–
21	Cinq Abbés	5 abbés	Sèvre niortaise	46.33184	1996-2017	X	–	–
22	Contreboth de Vix	tidal barrier	Sèvre niortaise	46.32360	1996-2011	X	–	–
23	Marais Pin	Sèvre niortaise	Sèvre niortaise	46.32353	2008-2017	–	–	–
24	Enfrenaux	Sèvre niortaise	Sèvre niortaise	46.31705	1994-2017	X	–	–
25	Descartes	Creuse	Loire	46.97526	2007-2017	X	X	X
26	Decize	Loire	Loire	46.83825	1998-2017	X	X	X
27	Châtellerault	Vienne	Loire	46.81105	2004-2017	X	X	X
28	Gueugnon	Arroux	Loire	46.60957	2006-2017	–	X	–
29	Vichy	Allier	Loire	46.14205	1997-2017	X	X	X
30	Poutès	Allier	Loire	44.94727	1986-2016	–	X	X
31	Mauzac	Dordogne	Garonne-Dordogne	44.85417	2004-2015	–	X	X
32	Tuilières	Dordogne	Garonne-Dordogne	44.84494	1993-2015	X	X	X
33	Golfech	Garonne	Garonne-Dordogne	44.10992	1993-2015	X	X	X
34	Bazacle	Garonne	Garonne-Dordogne	43.60405	1993-2015	–	X	X
35	Carbonne	Garonne	Garonne-Dordogne	43.28901	2000-2015	–	X	–
36	Uxondoa	Nivelle	Nivelle	43.36123	1996-2017	X	–	–
37	Olha	Nivelle	Nivelle	43.34460	1996-2017	X	–	–
38	Sorde-l’Abbaye	Gave d’Oloron	Adour	43.52852	1996-2012	X	X	–
39	Artix	Gave de Pau	Adour	43.38589	2005-2016	X	X	X
40	Guerlain	Gave d’Oloron	Adour	43.25641	1996-2012	X	X	X
41	Chéraute	Saison	Adour	43.23729	1996-2014	X	X	–
42	Soeix	Gave d’Aspe	Adour	43.15991	1996-2017	X	X	X
43	Saint-Cricq	Gave d’Ossau	Adour	43.10887	2002-2011	X	X	X

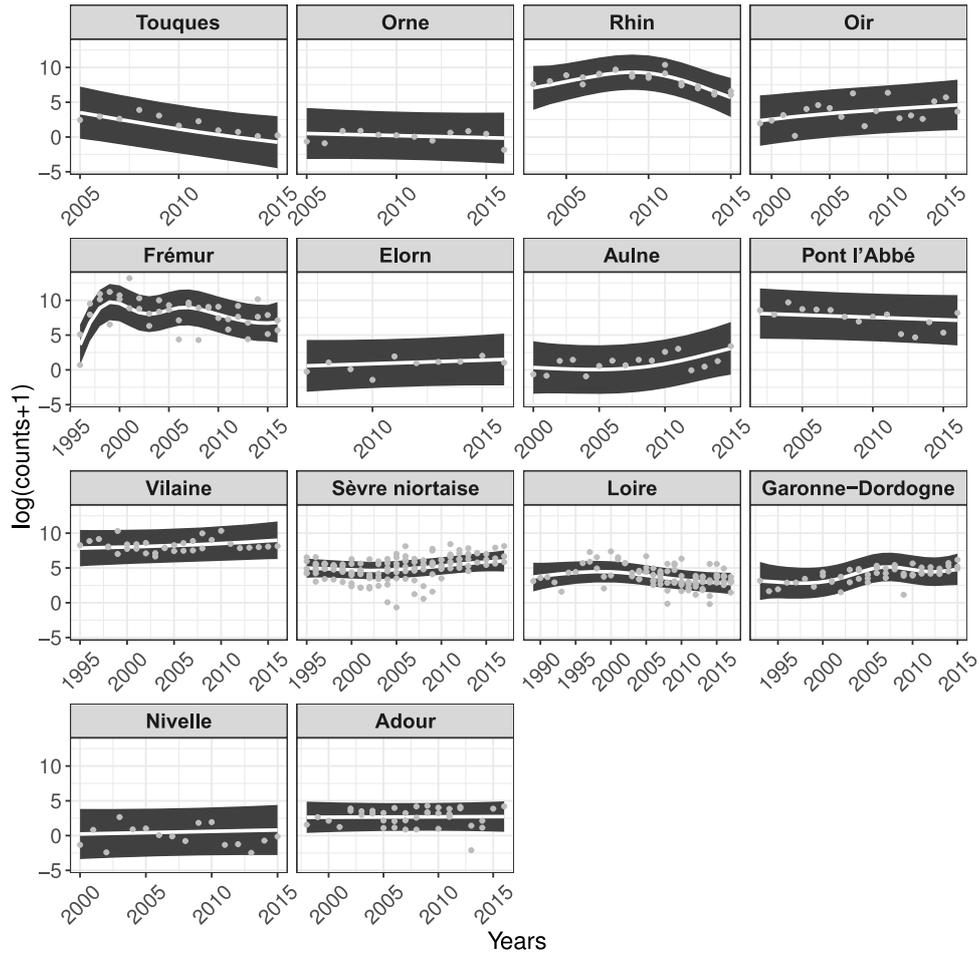
Appendix 2 GAMM for *Alosa spp.*

Change in fish counts ($\log(\text{counts}+1)$) of *Alosa spp.* over the study period and for the 12 catchments with counts for this taxon. Catchments are ordered by latitude from north to south. Grey points represent predictions \pm residuals. White curves are the predicted values of the model and grey ribbons the 95% confidence intervals. The model explains 85% of the observed deviance.



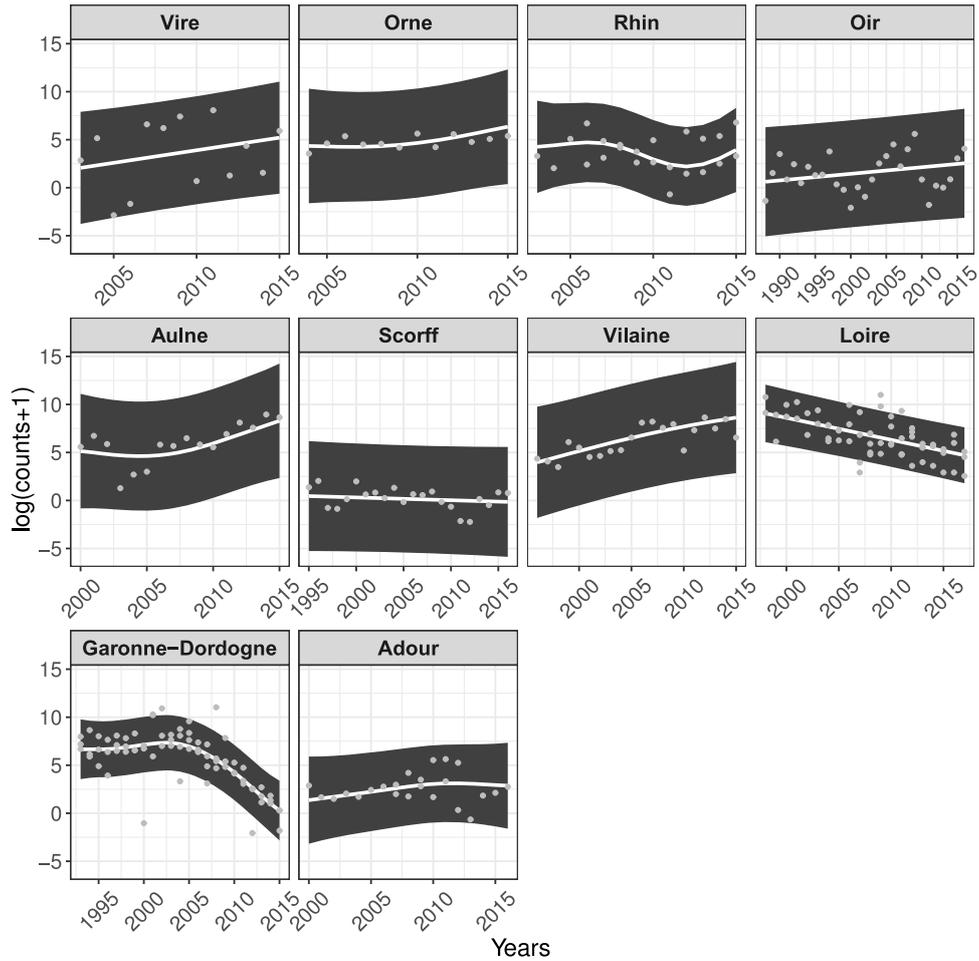
Appendix 3 GAMM for *Anguilla anguilla*

Change in fish counts ($\log(\text{counts}+1)$) of *Anguilla anguilla* over the study period and for the 14 catchments with counts for this species. Catchments are ordered by latitude from north to south. Grey points represent predictions \pm residuals. White curves are the predicted values of the model and grey ribbons the 95% confidence intervals. The model explains 87% of the observed deviance.



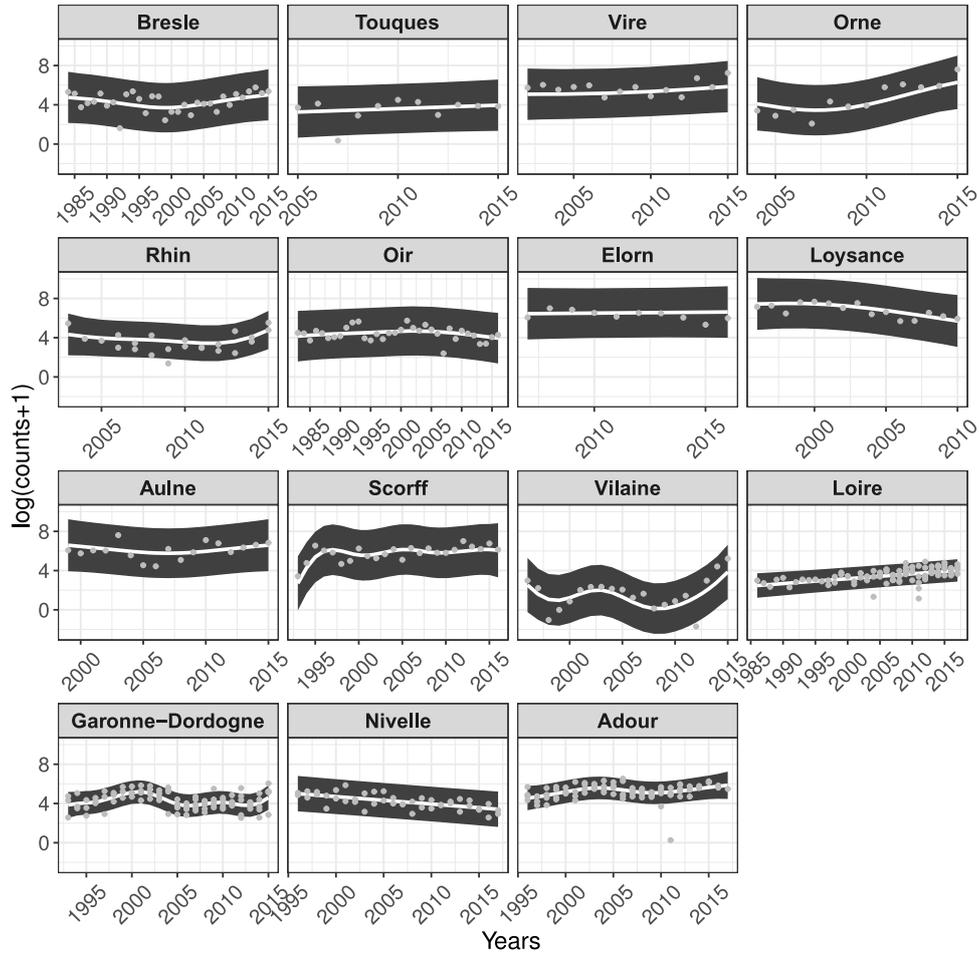
Appendix 4 GAMM for *Petromyzon marinus*

Change in fish counts ($\log(\text{counts}+1)$) of *Petromyzon marinus* over the study period and for the 10 catchments with counts for this species. Catchments are ordered by latitude from north to south. Grey points represent predictions \pm residuals. White curves are the predicted values of the model and grey ribbons the 95% confidence intervals. The model explains 73.7% of the observed deviance.



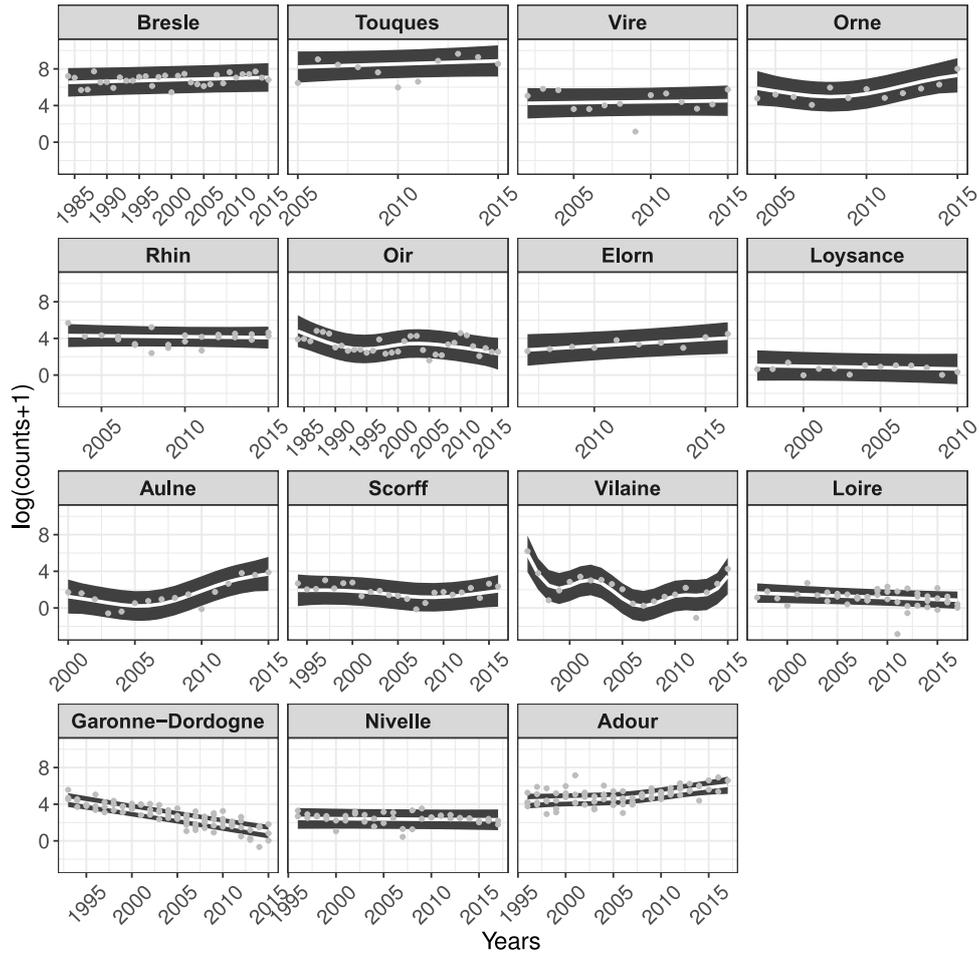
Appendix 5 GAMM for *Salmo salar*

Change in fish counts ($\log(\text{counts}+1)$) of *Salmo salar* over the study period and for the 15 catchments with counts for this species. Catchments are ordered by latitude from north to south. Grey points represent predictions \pm residuals. White curves are the predicted values of the model and grey ribbons the 95% confidence intervals. The model explains 79.1% of the observed deviance.



Appendix 6 GAMM for *Salmo trutta*

Change in fish counts ($\log(\text{counts}+1)$) of *Salmo trutta* over the study period and for the 15 catchments with counts for this species. Catchments are ordered by latitude from north to south. Grey points represent predictions \pm residuals. White curves are the predicted values of the model and grey ribbons the 95% confidence intervals. The model explains 87.9% of the observed deviance.



3.3 Bibliographie

- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., and Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336) :51–57.
- Blomqvist, M. M., Vos, P., Klinkhamer, P. G. L., and ter Keurs, W. J. (2003). Declining plant species richness of grassland ditch banks - a problem of colonisation or extinction? *Biological Conservation*, 109(3) :391–406.
- Bowlby, H. D. and Gibson, A. J. F. (2019). Evaluating whether metapopulation structure benefits endangered diadromous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(2) :388–400. Publisher : NRC Research Press.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Strien, A. v., 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., Vié, J.-C., and Watson, R. (2010). Global Biodiversity : Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982) :1164–1168.
- Caro, T. (2008). Decline of large mammals in the Katavi-Rukwa ecosystem of western Tanzania. *African Zoology*, 43(1) :99–116.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., and Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30).
- Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., and Sol, D. (2009). Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biological Conservation*, 142(10) :2043–2049.
- Comte, L. and Grenouillet, G. (2015). Distribution shifts of freshwater fish under a variable climate : comparing climatic, bioclimatic and biotic velocities. *Diversity and Distributions*, 21(9) :1014–1026.
- Dannewitz, J., Maes, G. E., Johansson, L., Wickström, H., Volckaert, F. A., and Järvi, T. (2005). Panmixia in the European eel : a matter of time... *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1568) :1129–1137.
- Daufresne, M. and Boët, P. (2007). Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, 13(12) :2467–2478.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., and Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195) :401–406.
- Freyhof, J. and Brooks, E. (2011). *European red list of freshwater fishes*. Publications Office of the European Union; IUCN, publications office of the european union edition.
- Grime, J. P. (2002). Declining plant diversity : empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science*, 13(4) :457–460.

- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., and Kroon, H. d. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12(10) :1–21.
- Hamed, K. H. and Ramachandra Rao, A. (1998). A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, 204(1-4) :182–196.
- Harris, G., Thirgood, S., Hopcraft, J. G. C., Cromsigt, J. P. G. M., and Berger, J. (2009). Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endangered Species Research*, 7(1) :55–76.
- Horreo, J. L., Griffiths, A., Machado-Schiaffino, G., Stevens, J., and Garcia-Vazquez, E. (2018). Northern areas as refugia for temperate species under current climate warming : Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) as a model in Northern Europe. *Journal of Fish Biology*, 0.
- ICES (2017). Report of the Joint EIFAAC / ICES / GFCM Working Group on Eels (WGEEL). Technical Report ICES CM 2017/ACOM :15, ICES / EIFAAC / GFCM, Kavala, Greece.
- Ipbis (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science- Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Technical report, Zenodo. Version Number : summary for policy makers.
- Jones, C. M. (2006). CHAPTER 4 - Estuarine and Diadromous Fish Metapopulations. In Kritzer, J. P. and Sale, P. F., editors, *Marine Metapopulations*, pages 119–154. Academic Press, Burlington.
- Kelhart, M. D. (2007). Declining Amphibian Populations : What Is the Next Step? *BioScience*, 57(2) :112–112.
- Lassalle, G. and Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15(5) :1072–1089.
- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Charrier, F., Corre, J., Croguennec, E., Mikaelian, S. D., Josset, Q., Le Gurun, L., Schaeffer, F., and Laffaille, P. (2020). Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 421(7) :1–23.
- Lobón-Cerviá, J. (2009). Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (north-western Spain). *Freshwater Biology*, 54(6) :1149–1162.
- Maire, A., Thierry, E., Viechtbauer, W., and Daufresne, M. (2019). Poleward shift in large-river fish communities detected with a novel meta-analysis framework. *Freshwater Biology*.
- Murphy, G. E. P. and Romanuk, T. N. (2014). A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, 4(1) :91–103.

- Nieto, A., Ralph, G.M., Comeros-Raynal, M.T., Kemp, J., García Criado, M., Allen, D.J., Dulvy, N.K., Walls, R.H.L., Russell, B., Pollard, D., García, S., Craig, M., Collette, B.B., Pollom, R., Biscoito, M., Labbish Chao, N., Abella, A., Afonso, P., Álvarez, H., Carpenter, K.E., Clò, S., Cook, R., Costa, M.J., Delgado, J., Dureuil, M., Ellis, J.R., Farrell, E.D., Fernandes, P., Florin, A-B., Fordham, S., Fowler, S., Gil de Sola, L., Gil Herrera J., Goodpaster, A., Harvey, M., Heessen, H., Herler, J., Jung, A., Karmovskaya, E., Keskin, C., Knudsen, S.W., Kobylansky, S., Kovačić, M., Lawson, J.M., Lorance, P., McCully Phillips, S., Munroe, T., Nedreaas, K., Nielsen, J., Papaconstantinou, C., Polidoro, B., Pollock, C.M., Rijnsdorp, A.D., Sayer, C., Scott, J., Serena, F., Smith-Vaniz, W.F., Soldo, A., Stump, E., and Williams, J.T. (2015). European Red List of marine fishes. Technical report, IUCN European Regional Office.
- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegard, T., and Wickström, H. (2009). Panmixia in European eel revisited : no genetic difference between maturing adults from southern and northern Europe. *Heredity*, 103(1) :82–89.
- Parmesan, C. and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 :37–42.
- Pimm, S. L. and Raven, P. (2000). Extinction by numbers. *Nature*, 403(6772) :843–845.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines : trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6) :345–353.
- Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M. I., and Laurance, W. F. (2017). World Scientists' Warning to Humanity : A Second Notice. *BioScience*, 67(12) :1026–1028.
- Schtickzelle, N. and Quinn, T. P. (2007). A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries*, 8(4) :297–314.
- Wake, D. B. (1991). Declining amphibian populations. *Science*, 253 :860.
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., and Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1) :333–358.

Chapitre 4

Modification de la phénologie migratoire des poissons grands migrateurs amphihalins de France



Le Saumon atlantique

Sommaire

4.1	Résumé du chapitre	133
4.2	Article 3 — Les poissons amphihalins de France ont modifié leur calendrier de migration au cours des 30 dernières années	138
4.3	Bibliographie	156

4.1 Résumé du chapitre

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence, à l'échelle de la France, des tendances contrastées dans l'évolution des comptages entre les taxons et les bassins-versants. Ainsi, si les comptages des aloses et, dans une moindre mesure, de la lamproie marine ont fortement décliné à l'échelle nationale et sur la période de temps considérée (1983-2016), d'autres taxons n'ont montré que peu de changement (*par ex.* saumon atlantique), voire une légère augmentation de leurs effectifs (*par ex.* anguille de taille supérieure à 150 mm et truite de mer). Les réponses des espèces face au changement climatique sont multiples (*cf.* chapitre 1), incluant des modifications comportementales et plastiques leur permettant d'atténuer les effets négatifs de ces modifications environnementales (Beever *et al.*, 2017; Weiskopf *et al.*, 2020). Ces réponses sont souvent plus rapides que d'autres réponses écologiques telles que les changements dans l'aire de distribution ou dans la démographie des espèces, et donc plus rapidement observables (Beever *et al.*, 2017). Ainsi, suivre l'évolution de ces modifications peut être une façon efficace d'étudier l'impact attendu du changement climatique sur les espèces.

Si de nombreuses études se sont intéressées à la modification de la phénologie pour un large éventail de taxons allant des plantes (Aitken *et al.*, 2008) aux mammifères (Réale *et al.*, 2003) en passant par les oiseaux (Dunn and Møller, 2014), et les amphibiens (Ficetola and Maiorano, 2016), relativement peu d'études se sont intéressées à la modification des calendriers de migration des poissons amphihalins (Parmesan, 2007). De plus, la majorité de la littérature existante sur le sujet est focalisée sur le saumon atlantique ou du pacifique au détriment des autres espèces amphihalines (*par ex.* Juanes *et al.*, 2004; Hodgson *et al.*, 2006; Martins *et al.*, 2012; Otero *et al.*, 2014; Kovach *et al.*, 2015; Bal *et al.*, 2017; Manhard *et al.*, 2017).

L'objectif de ce chapitre est donc de dresser un bilan de l'évolution de la phénologie migratoire de cinq espèces amphihalines migrant chaque année dans les rivières françaises (*cf.* chapitre 2.1). Dans ce chapitre, nous avons ainsi analysé les calendriers des migrations anadromes des principales espèces de poissons amphihalins en France, afin de déterminer si les espèces ont modifié au cours du temps leur date d'arrivée aux stations de comptage. La modification de la phénologie étant une des réponses comportementales possibles des espèces face au changement climatique (Manhard *et al.*, 2017; Staudinger *et al.*, 2019; Weiskopf *et al.*, 2020), nous nous sommes également intéressés à quatre paramètres environnementaux connus pour influencer le calendrier de migration des espèces amphihalines (*par ex.* Kovach *et al.*, 2015; Flitcroft *et al.*, 2016; Cobb, 2020), à savoir :

- l'indice d'oscillation Nord-Atlantique (NAOI),
- la température de surface de la mer (SST),
- la température de l'air utilisée comme proxy de la température de l'eau des rivières,
- le débit des rivières.

Les résultats montrent que quel que soit le taxon, les modèles sont bien ajustés aux données et expliquent entre 64% (civelle) et 98% (anguille jaune) de la variance des données. De façon générale, nous avons mis en évidence une avancée significative des dates de migration pour les aloses (-3,7 jours par décennie pour la date

médiane), le saumon atlantique (-2,9 jours par décennie), la truite de mer (-2,6 jours par décennie) et l'anguille jaune (-1,9 jours par décennie). En revanche, la lamproie marine ainsi que la civelle ne modifient que peu, voire pas, leur calendrier de migration.

À notre connaissance, ce sont les premiers résultats sur la modification de la phénologie pour l'anguille et la truite de mer. En France, ce sont également les premiers résultats pour les aloses et la lamproie marine. Comparées aux données déjà existantes sur le saumon atlantique ou du pacifique et sur les aloses, les valeurs de décalage des calendriers de migration mises en évidence dans cette étude sont plutôt dans la gamme basse des valeurs publiées (entre -1,3 et -12 à -13 jours par décennie respectivement pour les aloses et les saumons). Ceci est peut-être dû au fait que nos résultats synthétisent un décalage moyen étudié sur 28 rivières différentes, tandis que les résultats publiés, notamment ceux avec les valeurs les plus fortes, le sont, la plupart du temps, sur une seule rivière. Hodgson *et al.* (2006) ont ainsi montré des résultats contrastés pour le saumon sockeye dans les rivières canadiennes, avec des populations qui migrent aujourd'hui plus tôt, d'autres qui arrivent plus tard et certaines qui ne montrent aucune modification. De façon générale, nous n'avons pas trouvé de différences significatives de résultats entre les 3 métriques phénologiques considérées, excepté pour les aloses dont la date de début de migration a avancé de façon plus marquée (-6,3 jours par décennie) comparativement aux dates médianes et de fin de migration (respectivement -3,7 et -1,4 jours par décennie). Cela a pour effet moyen un allongement de la période de migration de ce taxon.

L'ensemble des variables environnementales testées étaient significatives dans les modèles, excepté le débit pour l'anguille jaune. Ce résultat indique que les calendriers de migration des poissons amphihalins en France sont influencés par des variables environnementales agissant à de multiples échelles, d'une échelle géographique large (NAOI) à une échelle plus fine (température de l'air, débit), en passant par une échelle intermédiaire (SST).

De façon générale, nos résultats mettent en évidence une arrivée plus précoce des poissons aux stations de comptage lorsque la moyenne hivernale de la NAOI et/ou la température de l'air (au printemps ou en été) sont plus élevées. Les valeurs positives de NAOI correspondent à des hivers doux et pluvieux en Europe, avec une circulation d'Ouest en Est plus forte (Jonsson and Jonsson, 2009). Ces conditions climatiques semblent en effet propices à la migration des espèces amphihalines. Ce résultat est concordant avec d'autres études montrant une avancée de la phénologie avec des valeurs de NAOI plus élevées (*par ex.* Ahas and Aasa, 2006).

Le lien négatif trouvé entre température de l'air et date de migration est en cohérence avec les résultats de plusieurs études montrant une avancée des dates de migration avec l'augmentation de la température (Juanes *et al.*, 2004; Keefer *et al.*, 2008; Lynch *et al.*, 2016).

L'ensemble des descripteurs utilisés pour la SST sont liés à la période de migration des poissons (*par ex.* moyenne de la SST durant le mois précédant la migration). Le lien que nous mettons en évidence dans nos modèles est celui d'une arrivée plus tardive des poissons avec une SST plus chaude, ce qui représente un résultat inattendu. Afin de vérifier que ce lien n'est pas lié au décalage des dates de migration elles-mêmes, nous avons analysé l'évolution de la SST sur une période de temps fixe. Pour cela, nous avons calculé la date moyenne d'arrivée des poissons durant les cinq premières années de notre série chronologique et en maintenant cette date constante au cours du temps, nous avons mis en évidence une augmentation de la SST, là où nous avions précédemment pour le saumon, l'anguille (pour les deux stades) et les

aloses, une tendance à la baisse de la SST. Ce résultat indique que l'avancée des dates de migration de ces poissons amphihalins en France, les conduit à rencontrer en mer des températures plus fraîches que ce qu'ils auraient connues sans cette modification.

D'autres facteurs, en plus des variables environnementales utilisées dans notre étude, ont été identifiés dans la littérature et sont susceptibles d'entraîner une modification des dates de migration des poissons amphihalins. Certains auteurs ont, par exemple, mis en évidence un lien entre la taille des populations et les modifications des calendriers de migration (Miller-Rushing *et al.*, 2008; Møller *et al.*, 2008; Dempson *et al.*, 2016). Møller *et al.* (2008) ont ainsi montré que les espèces d'oiseaux en déclin ne modifient pas leur calendrier de migration, tandis que celles dont les populations restent stables ou sont en augmentation, avancent leur calendrier de migration. Les populations de petites tailles auraient ainsi moins d'opportunité que les populations de taille plus importante de faire émerger de nouveaux phénotypes leur permettant de s'adapter aux modifications de l'environnement.

En mobilisant les résultats du chapitre 3, nous avons testé cette hypothèse. À l'aide de régressions linéaires, nous avons analysé le lien existant entre d'une part l'évolution de la taille des populations (*c.-à-d.* en examinant le taux de variation des comptages) et le changement de phénologie (figure 1a) et d'autre part, entre taille de la population (*c.-à-d.* médiane des comptages) et le changement phénologique (figure 1b). Nos résultats ne nous permettent pas de confirmer cette hypothèse (figure 1), laissant penser, notamment pour les aloses (qui est le taxon ayant le plus fortement décliné) que les processus à l'œuvre dans le changement de phénologie ne sont pas contraints par la taille de la population ou que cette dernière est toujours suffisante pour permettre cette modification. En effet, nos analyses nous montrent plutôt une tendance inverse (mais non-significative) avec une avancée plus prononcée des calendriers de migration chez les taxons ayant la taille de population la plus petite.

D'autres auteurs ont indiqué, notamment pour le saumon, que le calendrier de migration était un trait hérité (Quinn *et al.*, 2000; Kovach *et al.*, 2012; Morita, 2018), et que certaines populations de saumon du Pacifique montraient une sélection en faveur des individus à migration précoce qui transmettaient eux-mêmes ce trait à leur descendance (Kovach *et al.*, 2012), permettant à cette modification de se propager rapidement au sein de la population.

Les résultats de notre étude montrent une réponse des aloses et salmonidés (*c.-à-d.* saumon et truite de mer) aux modifications de leur environnement, entraînant de façon moyenne des arrivées plus précoces aux stations de comptage de France. Ces modifications doivent être prises en compte par les gestionnaires d'ouvrage dont la transparence migratoire est réalisée à l'aide de manœuvres d'ouvrage. En effet, les migrations se décalant en moyenne de plusieurs jours par décennie, il est nécessaire de prévoir dans les règlements d'eau des ajustements de ces périodes de manœuvre au cours du temps afin qu'elles ne perdent pas en efficacité et qu'elles soient dimensionnées de façon optimale pour permettre le passage du plus grand nombre de poissons.

Plusieurs auteurs ayant également montré une modification de la phénologie migratoire chez les juvéniles de saumon lors de leur migration vers la mer (*par ex.* Kennedy and Crozier, 2010; Otero *et al.*, 2014; Manhard *et al.*, 2017), il est nécessaire de tenir compte de cette recommandation dans les deux sens de migration (*c.-à-d.*

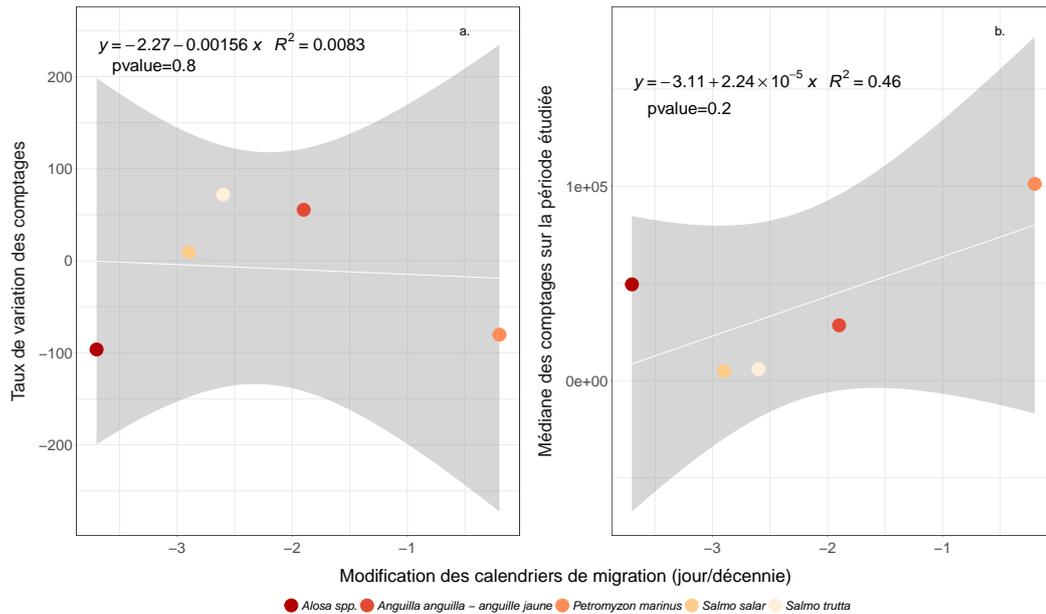


FIGURE 4.1 – Régression linéaire entre modification de la phénologie et a) taux de variation des comptages calculé entre la 1^{ère} et la 3^{ème} décennie, b) la médiane des comptages sur la période étudiée. Les valeurs négatives sur l'axe des x indiquent que les modifications des calendriers de migration se font dans le sens d'une avancée des dates.

montaison et dévalaison). Cette recommandation peut être étendue à la gestion de l'ensemble des seuils et barrages munis de dispositifs de franchissement qui doivent être efficaces et opérationnels sur l'ensemble des périodes de migration des espèces afin de ne pas sélectionner une fraction de la population au détriment du reste. Cela nécessite donc une vigilance concernant l'entretien de ces dispositifs. C'est d'autant plus important que Boucault (2007) a montré que 60% des dispositifs de franchissement du bassin de la Loire étaient peu ou mal entretenus. Or, il est essentiel que le franchissement des poissons dans les deux sens soit dimensionné de telle sorte qu'il ne sélectionne pas les individus (*par ex.* les plus tardifs), afin de donner aux populations le maximum de chance de s'adapter aux modifications de l'environnement. Plusieurs auteurs ont en effet pointé l'importance de diversifier au maximum les phénotypes pour augmenter les chances des populations de s'adapter au changement climatique (Schindler *et al.*, 2010; Sturrock *et al.*, 2020).

De la même façon, nous recommandons une vigilance concernant les programmes de soutien d'effectif par empoissonnement, qui peuvent être source de sélections anthropiques non souhaitées (*par ex.* capture d'individus tardifs pour la reproduction) ou de perte des capacités d'adaptation des poissons produits (Herbold *et al.*, 2018; Jones *et al.*, 2018; Pinter *et al.*, 2019), qui s'ils se reproduisent à la fin de leur cycle de vie avec des individus sauvages, peuvent limiter les capacités d'adaptation de l'ensemble de la population (Satterthwaite and Carlson, 2015; Sturrock *et al.*, 2019; Springborn *et al.*, 2020). Pour cela, il semble nécessaire de s'assurer d'une part raisonnable de ces poissons dans la population à soutenir, ainsi que des pratiques en pisciculture limitant au maximum la sélection de phénotypes.

Les chapitres 3 et ont permis d'analyser l'évolution des comptages des poissons

amphihalins de France ainsi que de leur phénologie de migration à la montaison. Le chapitre 5 permettra de s'interroger sur le degré de synchronisme de ces modifications, ainsi que sur les paramètres influençant ces synchronismes.

4.2 Article 3 — Les poissons amphihalins de France ont modifié leur calendrier de migration au cours des 30 dernières années



Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Besse, T., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Corre, J., Croguennec, E., Mikaélian, S. D., Josset, Q., Le Gurun, L., Schaeffer, F., Toussaint, R., and Laffaille, P. (2020). Diadromous fish modified timing of upstream migration over the last 30 years in France. *Freshwater Biology*, 0

Diadromous fish modified timing of upstream migration over the last 30 years in France

Authors:

Marion Legrand^{1,2}, Cédric Briand³, Laëtitia Buisson², Timothée Besse¹, Gwenaël Artur⁴, Didier Azam⁵, Aurore Baisez¹, David Barracou⁶, Nicolas Bourré⁷, Laurent Carry⁸, Anne-Laure Caudal⁹, Jérémie Corre¹⁰, Eric Croguennec¹¹, Sophie Der Mikaélian¹², Quentin Josset^{13,17}, Laëtitia Le Gurun¹⁴, Frédéric Schaeffer¹⁵, Romuald Toussaint¹⁶ and Pascal Laffaille²

Authors' affiliations:

- 1- Loire Grands Migrateurs (LOGRAMI), 5, avenue Buffon, Orléans, France
- 2- ENSAT UMR 5245 Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, Castanet-Tolosan, Languedoc-Roussillon-Midi, France
- 3- Etablissement Public Territorial du Bassin de la Vilaine (EPTB Vilaine), Boulevard de Bretagne, La Roche-Bernard, France
- 4- Fédération de l'Ille-et-Vilaine pour la pêche et la protection du milieu aquatique, Maison éclusière de la Pêchetière, Hédé-Bazouges, France
- 5- INRAE, pôle OFB-INRAE-Agrocampus Ouest-UPPA pour la gestion des migrateurs amphihalins dans leurs environnements, U3E, F-35042, Rennes, France
- 6- Migrateurs Adour, Nivelle et cours d'eau côtiers (MIGRADOUR), 74 route de la chapelle de Rouse, Gan, France
- 7- Fédération du Finistère pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 4 allée Loeiz Herrieu, Quimper, France
- 8- Migrateurs Garonne Dordogne (MIGADO), 18 ter rue de la Garonne, Le Passage, France
- 9- Fédération du Morbihan pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 3 Rue Marcel Dassault, Saint-Avé, France
- 10- Normandie Grands Migrateurs (NGM), 3 rue de Bruxelles, Mondeville, France
- 11- Syndicat Mixte d'Aménagement Touristique de l'Aulne et de l'Hyères (SMATAH), Maison éclusière de Bizernig, Chateauneuf du Faou, France
- 12- Parc Naturel Régional du Marais Poitevin (PNR Marais Poitevin), 2 rue de l'Eglise, Coulon, France
- 13- Office Français de la Biodiversité (OFB), Pole OFB-INRAE-Agrocampus Ouest-UPPA pour la gestion des migrateurs amphihalins dans leur environnement, F-35042, Rennes, France

14- Bretagne Grands Migrateurs (BGM), Maison éclusière de la Pêchetière, Hédé-Bazouges, France

15- Saumon Rhin (ASR), RD228 Lieu-dit « la Musau », Oberschaeffolsheim, France

16- Lamballe Terre et Mer, 41 rue Saint Martin, Lamballe, France

17- Management of diadromous fish in their environment, OFB, INRA, Agrocampus Ouest, Université de Pau et des Pays de l'Adour UPPA, Rennes, France

Corresponding author:

Marion Legrand : tableau-salt-loire@logrami.fr, 5 avenue Buffon 45000 Orléans, +33236174296

Keywords: climate change, phenology, anadromous migration, ocean conditions, river

Summary

1. Numerous studies have documented a change in the phenology of migration of diadromous fish in response to climate change. Only few studies have however been conducted simultaneously for multiple species and at a large spatial scale.
2. We investigated the change in the timing of upstream migration of diadromous fish species in France. We used an original dataset collected from 40 fish-counting devices in 28 French rivers over 10 to 30 years for five diadromous taxa: *Alosa spp.*, *Anguilla anguilla* (with a distinction between glass eel and yellow eel), *Petromyzon marinus*, *Salmo salar* and *Salmo trutta*.
3. Except for glass eel, we found that taxa shifted their migration for earlier arrival dates. This result is consistent with numerous studies reporting advancement of the phenology of species life-events. On average, we highlighted a phenological change of -2.3 days per decade (min = -0.2, max = -3.7). Moreover, the North Atlantic Oscillation Index, sea surface temperature, air temperature and river discharge were found to explain the timing of upstream migration of diadromous fish taxa, highlighting the importance of factors acting at different spatial scales.
4. Given the important phenological changes observed in our study and more widely in the scientific literature, we recommend that managers incorporate these changes into the management rules, in particular, in the case of dams whose migratory transparency (i.e. the possibility for the fishes to cross the dam) is ensured by adaptive water management and gate operations.
5. This study benefited from large-scale monitoring of migratory phenology of multiple species and environmental variables. These monitoring data are valuable and could allow better predictive modeling of the response of species to climate change.

Introduction

Climate change threatens biodiversity either directly or indirectly (Young et al., 2016). Thomas et al. (2004) predict global extinction rates across taxa of 17-35% by 2050 induced by climate change. Ongoing climate change is an additional source of stress for organisms that are already facing natural and anthropogenic stressors (e.g. pollution, species introduction, pathogens and diseases) (e.g. Graham and Harrod, 2009; Gandar et al., 2017). Species range shifts, changes in phenology of some life events (e.g. migration, reproduction) and the collapse of some populations are among the most visible effects of climate change on biodiversity. These changes have been reported for many taxa such as plants (Kullman, 2001; Aitken et al., 2008), mammals (Hersteinsson and MacDonald, 1992; Réale et al., 2003), butterflies (Parmesan et al., 1999; Roy and Sparks, 2000), birds (Leech and Crick, 2007, Dunn and Møller, 2014), tropical coral reefs (Hoegh-Guldberg, 1999; Precht and Aronson, 2004), amphibians (Pounds et al., 1999; Ficetola and Maiorano, 2016), and fishes (Chu et al., 2005; Crozier and Hutchings, 2013). Parmesan and Yohe (2003) estimate that about half of 1600 studied species exhibited measurable changes in phenology and/or distribution over the past 20 to 140 years, with range shifts averaging 6.1 km per decade towards the poles, and spring events advancing by 2.3 days per decade on average. A more recent literature review by Scheffers et al. (2016) reports, among ecological impacts of climate change, shifts in species distribution to track their cold limit by 19.7 km per decade on average across terrestrial and aquatic ecosystems, while spring phenology has advanced by 2.3 to 5.1 days per decade across marine, freshwater, and terrestrial ecosystems.

While phenological shifts in response to climate change are well described for many organisms, our understanding of phenological trends for fish is limited (e.g. Parmesan, 2007; Robinson et al., 2009; Thackeray et al., 2010). Fish, and particularly diadromous fish (e.g. anguillids, salmonids), are species with cultural, economic and scientific interest. Diadromous fish perform a complex life cycle with time spent in freshwater and time spent at sea. Because fish migration requires a lot of energy, it occurs mainly when environmental conditions are optimal (Visser and Both, 2005). Consequently, any modification in the environment (especially in flow and temperature) is expected to cause a modification in the timing of fish migration (Anderson et al., 2013). For instance, Kovach et al. (2015) found a link between timing of migration of the Pacific salmon and climatic factors acting at large (i.e., Pacific Decadal Oscillation), moderate (i.e., sea surface temperature - SST), and local (i.e., precipitation) scales. The link between change in environmental conditions and modification of the timing of migration can also be indirect. For instance, Todd et al. (2012) showed that the primary variable explaining run-timing of *Salmo salar* in Scotland, was adult condition factor, which is related

to climate change in the ocean. Because life-history events are all tangled, observed phenological variation may not always result from direct climatic influence (Miller-Rushing et al., 2010). Moreover, while migrants have the ability to adjust their behaviour with annual changes in the climate, the decoupling of climate between geographically separate breeding and non-breeding grounds (e.g., nursery grounds) can result in mistimed migration (Robinson et al., 2009).

Among studies focusing on the modification of fish migration phenology, only few have been conducted both for multiple species (Ahas and Aasa, 2006; Krabbenhoft et al., 2014; Kuczynski et al., 2017) and at a large spatial scale (e.g., country, continent) (Ahas and Aasa, 2006; Lassalle and Rochard, 2009; Denny et al., 2014). Excepting these studies, most others have been limited to a local scale, often at a unique station or on a single river (e.g., Arahamian et al., 2008; Jonsson and Jonsson, 2009a; Kovach et al., 2013), and focused on salmonids (Daufresne and Boët, 2007; Comte et al., 2013; Myers et al., 2017). Thus, in order to assess changes in migratory phenology, in particular in migratory species other than salmonids and on a large spatial scale, we analysed the timing of migration by multiple diadromous fish species in 28 rivers over recent decades. We used original migratory time series of fish passage at 40 dams located in metropolitan France to investigate if diadromous fishes have changed their phenology of upstream migration over the last 10-30 years.

Material and Methods

Migratory timing data

We used the database provided by the STACOMI project (MIgratory fish COntrol STATIONS; Legrand et al., 2019) to describe timing of upstream migration of diadromous fishes in metropolitan France. In this study, we only considered the upstream migration because monitoring of downstream migration is mostly anecdotal in France. Monitoring stations can either be video counting or fish traps combined with counting of all or a substantial part of fishes that migrate upstream at dams (Legrand et al., 2020). They provide daily counts that can be used to quantify migratory behaviour (Kovach et al., 2015). The duration and homogeneity of monitoring however varied widely across stations, ranging from one to 34 years. Consequently, we removed datasets with less than 10 years of monitoring, assuming that a duration of at least 10 years is needed to detect potential changes in fish migration timing. Diadromous fishes are the most frequently recorded at monitoring stations. Freshwater species were removed as they are not always included in fish counts. Diadromous species that were rarely observed, either as their freshwater habitats are located mainly in the most downstream part of the rivers (*Platichthys flesus*) where few counting stations are present, or because their abundance is low (*Lampetra fluviatilis*), were also excluded from the dataset. After data filtering, our study included 40 monitoring stations located in 28 rivers (Figure 1 and Table

S1) and five diadromous taxa: *Alosa spp.* (because *Alosa alosa* and *Alosa fallax* cannot be distinguished through video counting), *Petromyzon marinus*, *Salmo salar*, *Salmo trutta* and *Anguilla anguilla* (with distinction between glass eel – i.e., eel with a size <150mm - and yellow eel). These two size classes of eels correspond generally to substantial ontogenetic and behavioural changes in eels (Feunteun et al., 2003; Laffaille et al., 2003), although such a division is somewhat arbitrary and flexible as it depends on catchment characteristics (Laffaille et al., 2004).

For each monitoring station, we kept data for any diadromous taxon if (i) the taxon was monitored at least seven years out of 10, and (ii) the mean annual abundance for the taxon was higher than 20 individuals according to Kuczynski et al. (2017). *Salmo salar* and *Salmo trutta* have a bimodal pattern of migration (i.e., spring and fall migrations) with less individuals migrating during fall at the counting stations considered in our study. Since individuals have to stop migrating during summer because of warm temperatures (Baisez et al., 2011), it is difficult to analyse their timing of fall migration, and we kept only data of spring migration. Spring and fall migrations were detected by plotting the day of arrival at each monitoring station for all years and by selecting data only for the first mode (corresponding to the spring migration). For monitoring stations exhibiting only a single mode, we kept all data.

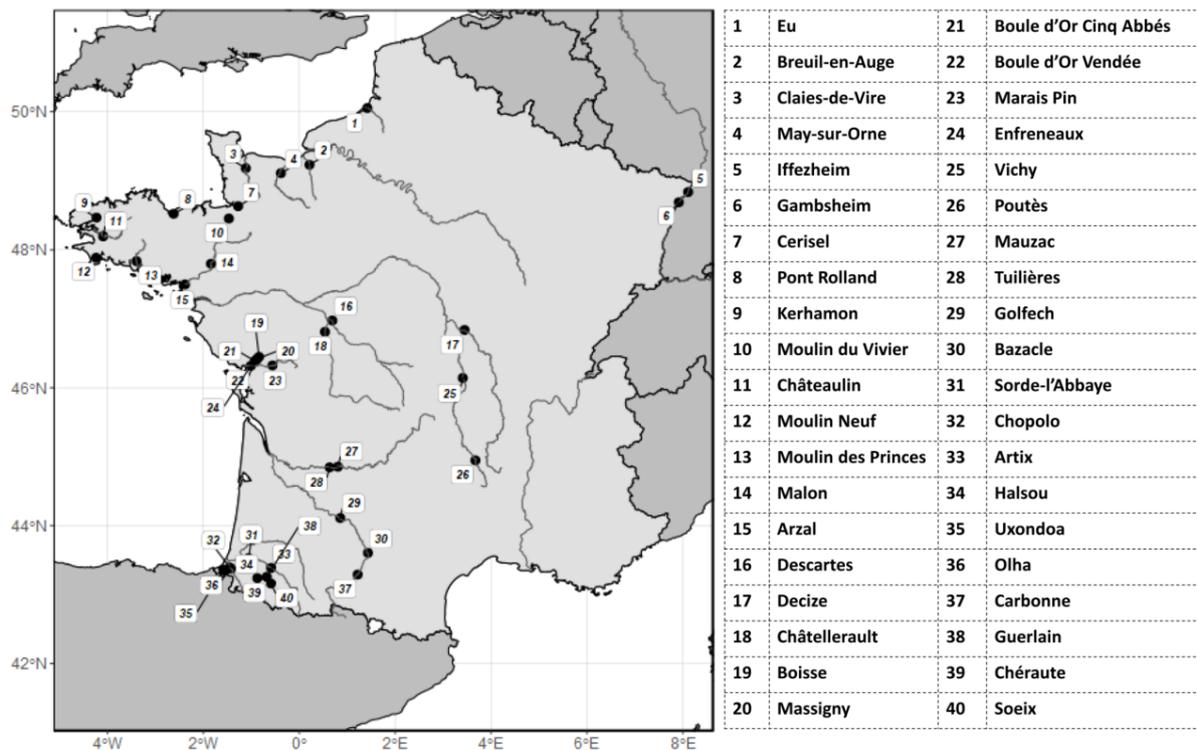


Figure 1. Location of the 40 long-term monitoring stations. Numbers identify each station and refer to the full name in the table. Stations are ordered by latitude from north to south.

To describe migration timing, we used three phenological metrics classically found in the literature (e.g. Dahl et al., 2004; Boisneau et al., 2008; Kuczynski et al., 2017): (i) starting date, which corresponds to the Julian day when 5% of all individuals have migrated; (ii) median date, which is the Julian day when half of individuals have migrated, and (iii) ending date which corresponds to the Julian day when 95% of individuals have migrated. These phenological metrics were computed for each station, each taxon and each year.

Environmental data

Marine environmental data were downloaded from the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) at <https://www.esrl.noaa.gov/psd/>. The North Atlantic Oscillation Index (NAOI) is one of the major climate indices used in the northern hemisphere. We used the winter NAO index (i.e. mean NAOI from December to March) as the NAO is most strongly associated with atmospheric and oceanic conditions during winter (e.g. Hurrell, 1995; Drinkwater et al., 2013; Mills et al., 2013). This index varies temporally but not spatially (i.e. all the fish monitoring stations have the same value for each migration date). We did not test the potential effect of the NAO on the migration date of the yellow eel as we considered that these individuals were present in the catchment for a time long enough to be out of its influence.

From the NOAA website, we also downloaded daily mean sea surface temperature (SST) data from areas crossed by each population of each taxon in their final migration toward the estuary (i.e., areas closest to each river mouth) as the precise location of all these populations at sea was not known. A 0.25 x 0.25° dataset was available, covering the entire monitoring period. For each counting station, each year and each taxon (except for *Anguilla anguilla*), we calculated the average SST of (i) the month preceding the date of migration (i.e., each phenological metric: starting date, median date and ending date) (SST_1month), and (ii) the 15 days preceding the date of migration (SST_15days). Indeed, as SST was measured at each river mouth, we assumed that SST was acting on a quite short period, as the majority of the monitoring stations were located in the downstream part of the rivers (i.e. close to the river mouth – between 1 and 880 km from the sea; median = 39 km). For *Anguilla anguilla*, we calculated the average SST between February 1st, and the date of migration (SST_feb). We indeed considered that the colonization process from the estuary to the counting stations has a longer duration, and that is triggered at the glass eel stage by the temperature, which induces the onset of active migration (Jellyman and Briand, 2016).

We obtained daily mean stream flow data (in m³/s) from Directions Régionales de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) available at <http://hydro.eaufrance.fr/>. For each monitoring station, we associated the hydrological

stations that best represented stream discharge at the location of the monitoring station. Several hydrological stations were sometimes required to characterize the discharge of a single fish monitoring station during the whole study period, either because of the replacement of one hydrological station by another one (i.e. discontinuation of one station and start of a new one) during the study period, or because there was not a single well-located hydrological station to represent discharge at a particular monitoring station. In the case, e.g., when a large tributary entered between the monitoring station and the most representative hydrological station, the discharge at one hydrological station located on this tributary was added to the discharge at the hydrological station on the watercourse.

As stream temperature data were not available for many of the streams included in this study, we used air temperature as a proxy (see for example Caissie, 2006; Arismendi et al., 2014; Rabi et al., 2015). Daily mean air temperatures have also been downloaded from NOAA website. For each fish monitoring station, we selected the nearest air temperature station available.

When river discharge and air temperature time series had missing values but at least 20 observations within one month, we used linear interpolations to reconstruct complete time series. When less than 20 observations within one month were available, we extrapolated the interannual daily mean discharge or air temperature for each missing day.

For discharge and air temperature, we calculated for each monitoring station, year and taxon: (i) the mean annual discharge (YearDis) and air temperature (YearTemp), (ii) the mean spring (from March 21 to June 20) discharge (SpringDis) and air temperature (SpringTemp), (iii) the mean summer (from June 21 to September 20) discharge (SummerDis) and air temperature (SummerTemp), (iv) the mean winter (from December 21 to March 20) discharge (WinterDis) and air temperature (WinterTemp) and (v) the mean discharge (Q90Dis) and air temperature (Q90Temp) during 90% of fish migration. We did not consider the mean fall discharge and air temperature as diadromous species studied here migrate in French rivers mainly during winter, spring and the onset of summer.

Data analyses

For each taxon, we used a model-averaging procedure to measure changes in the timing of upstream migration in freshwater. For *Anguilla anguilla* we used two separate models, one for glass eel and another one for yellow eel, as the timing of migration differs between the two stages and the parameters explaining the timing of migration are unlikely to be the same (i.e. glass eel migration is more related to marine conditions, while yellow eel migration will be essentially driven by freshwater conditions – Keith et al., 2011). Potential explanatory variables were year, type of phenological metrics (PM) (i.e. starting, median, or ending dates) and the

environmental data detailed above (i.e. descriptors for NAOI, SST, air temperature and river discharge). Given that for the same environmental variable, we tested several descriptors (e.g. temperature in spring, summer, winter) and that these descriptors are often highly correlated (Figure S1), we did not use an automatic method of selection for competing models. Instead, we made the model selection in two steps. First, following the selection model described by Zuur et al. (2010), we built the complete model(s). For this, we checked for potential multicollinearity between the environmental descriptors, and kept in a single model only those with a Pearson correlation coefficient less than $|0.4|$ (Figure S1). In these potential complete models, we did not test any interactions except that between year and PM, since a larger lag in the starting or ending date of migration can affect the duration of the migration. We also tested four random structures for each model: (i) no random structure, (ii) a random intercept structure with factor ‘Station’ to account for spatial differences in temporal trends and non-independent fish migration data when observed at a same station, (iii) a random intercept structure with a variance structure, similar to (ii) but allowing for a different variance between stations, (iv) a random intercept and slope structure (with factor ‘Station’ as intercept and factor ‘PM’ as slope) with a variance structure per station to account for non-independence in the data, different variance between stations and difference in PM per station. We kept all the potential complete models whose delta Akaike Information Criterion (AIC - Akaike, 1974) was four or less. Once the complete model(s) had been selected for each taxon, we selected the competing models using the “*dredge*” function of the “*MuMIn*” package. Once again, we only kept the models whose delta AIC was four or less. Once these models were identified, we used the “*model.avg*” function of the “*MuMIn*” package to calculate the averaging model.

For each environmental descriptor selected in the different models, we analysed its temporal evolution using linear or linear mixed-effect models when a ‘Station’ effect was present (i.e. SST, air temperature and discharge). Some of the environmental descriptors are built from the dates of passage of the fish at monitoring stations (e.g. Q90Dis, SST_1month, SST_feb). When looking at a possible effect of these environmental descriptors and their possible consequences on the shift in the migration timing of diadromous fish species, we need to analyse the evolution of these descriptors at the time when the migration occurred each year, but also at the time the migration would have occurred if there was no shift. We thus added an analysis of the temporal trend of these environmental descriptors over a fixed period. This period was between the mean starting and ending date of the first five years for Q90Dis. For the descriptors of SST, we took the mean median date of fish migration at the monitoring stations the first five years and calculated the mean SST of the month preceding this date. For SST_feb, we took the mean SST between February the 1st, and the mean of the median date of the first five years.

All analyses were performed using R 3.5.3. For LMMs, we used the *nlme* package (Pinheiro et al., 2018) and for model-averaging the *MuMIn* package (Barton, 2018).

Results

Migration timing of Alosa spp.

For *Alosa spp.*, the first step of model selection based on the method described by Zuur et al. (2010), allowed us to select five complete models. All are random intercept (i.e. factor "Station") and slope (i.e. factor "PM") models, with a variance structure per station (Table S2). From these five complete models, the selection method for competing models allowed to retain four models ($\Delta \text{AICc} \leq 4$) (Table 1). These competing models all included (i) the interaction between year and the PM, (ii) SST_1month, (iii) mean winter NAOI, and (iv) SpringTemp. Three discharge descriptors (i.e. Q90Dis, SpringDis and YrDis) were also present but each was at the most present in one of the four models (Table 1). Model averaging highlighted that (i) overall, migration timing changed over the study period for earlier migration, and that (ii) starting date is the phenological metric that changed the most (Figure 2a). On average, *Alosa spp.* migrated 3.7 days per decade earlier for the median date (i.e. one day earlier every three years), and 6.3 and 1.4 days per decade earlier for the starting and the ending date respectively (Table 2). As the starting date advanced more than the ending date, we also observed an increase in the duration of migration of *Alosa spp.*

The increase in winter NAOI values as well as in SpringTemp induced earlier arrival of *Alosa spp.* over the study period, while increase in SST_1month induced later arrivals. The three discharge descriptors did not induce change in the date of migration (i.e. estimate close to zero) (Table 2 and Table S3).

Migration timing of Anguilla anguilla

For both glass and yellow eels, the first selection models identified four and one complete models respectively. Based on these complete models we selected seven and three competing models respectively ($\Delta \text{AICc} \leq 4$) (Table 1). All were random intercept models (factor "Station") with a variance structure per station (Table S2).

For glass eel, all seven competing models included (i) PM, (ii) SST_feb, (iii) SpringTemp, and (iv) mean winter NAOI. Only two models included "Year". Among the four discharge descriptors (i.e. SummerDis, YrDis, SpringDis and WinterDis), SummerDis was the most commonly used (i.e. in two models over seven). However, whatever the discharge descriptors used, the influence of this variable was close to zero (estimate between 0.0004 and 0.001) (Table 2 and Table S3). For glass eel stage, the estimated change in migration date was close to zero (+0.08 day per decade), and the relative importance of "Year" was low (0.17)

indicating that this variable did not explain much of the date of glass eels' migration (Figure 2b, Table 2 and Table S3). Similar to results for *Alosa spp.*, the increase in NAOI or air temperature induced earlier arrival while the increase in SST induced later arrival (Table 2).

For yellow eels, all three competing models included (i) PM, (ii) SST_feb, (iii) SpringTemp, and (iv) YrDis. The variable "Year" was only present in two out of three models (Table 1). For this stage, the estimated change in the migration date was -1.9 days per decade, and the relative importance of "Year" was high (0.85) even though it was lower than the other variables (Figure 2c, Table 2 and Table S3). For yellow eel, the increase in air temperature induced earlier arrival while the increase in SST induced later arrival (Table 2).

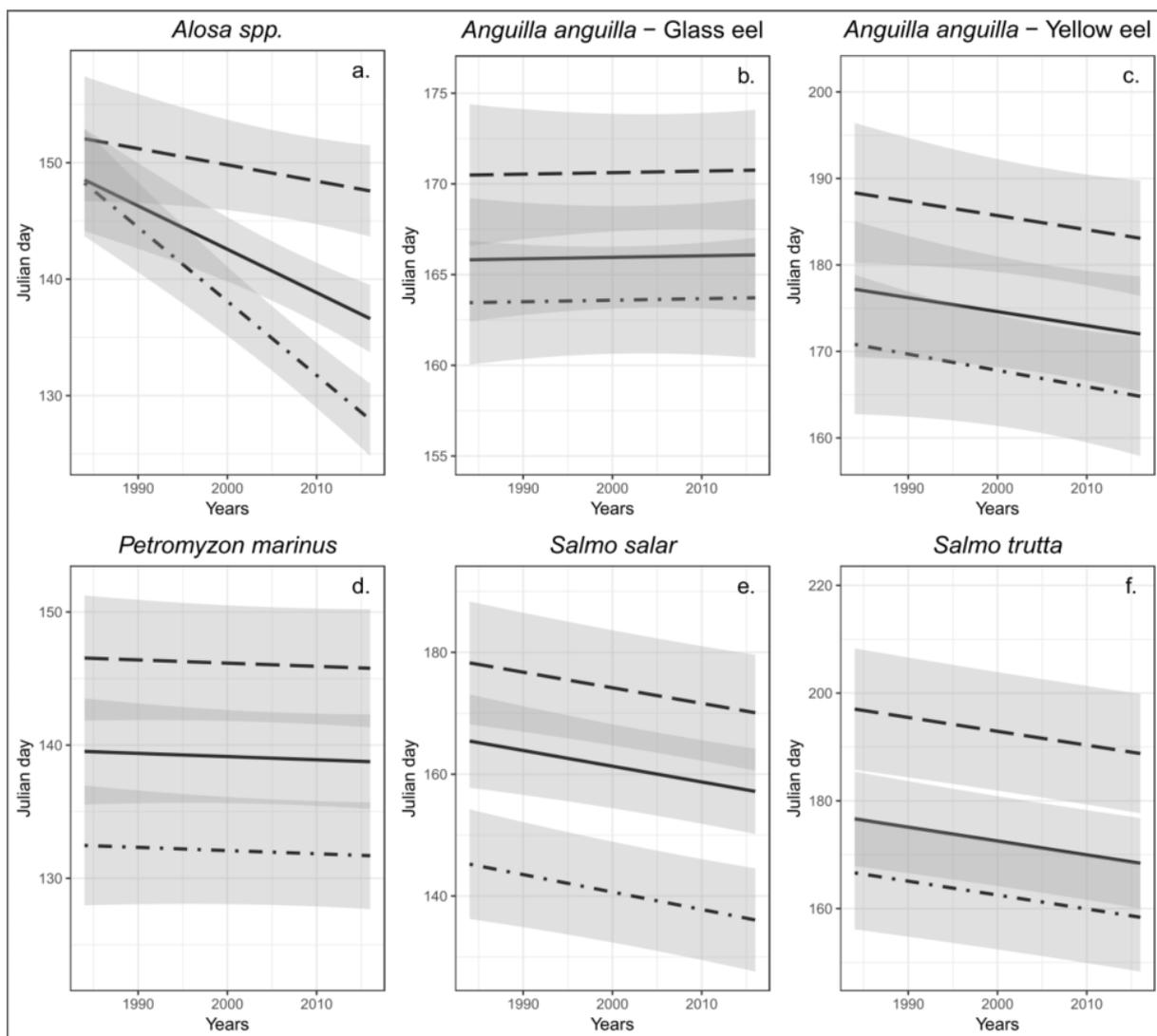


Figure 2. Change in migration dates for upstream migration of diadromous fish taxa in France between 1984 and 2016. Dot-dashed lines display starting dates (i.e., the Julian day when 5% of all individuals have migrated), solid lines the median dates (i.e., the Julian day when half of individuals have migrated) and dashed lines the ending dates (i.e., the Julian day when 95% of individuals have migrated). Gray ribbons display the 95% confidence intervals.

Tableau 1. Competing models ($\Delta \text{AICc} \leq 4$) for six diadromous taxa in rivers in France over recent decades. Df: degree of freedom. LogLik: log likelihood, which is a measure of how well the model fit the data. AICc: Akaike Information Criterion corrected for small datasets. Delta: the AICc score of the respective model, minus that of the best (most parsimonious) model. w: the AICc weights, which tell us the likelihood that the respective model is the best in the set.

	Competing Model	Df	LogLik	AICc	Delta	w
Alosa spp.	Yr*PM+Q90Dis+SST_1mth+SpringT+NAOI	32	-2021.92	4111.6		0.43
	Yr*PM+SpringDis+SST_1mth+SpringT+NAOI	32	-2022.96	4113.7	2.09	0.15
	Yr*PM+YrDis+SST_1mth+SpringT+NAOI	32	-2023.64	4115.0	3.44	0.08
	Yr*PM+SST_1mth+SpringT+NAOI	31	-2024.86	4115.2	3.66	0.07
A. Anguilla – glass eel	PM+SST_1feb+SpringT+NAOI	14	-1053.45	2136.6		0.34
	PM+SummerDis+SST_1feb+SpringT+NAOI	15	-1053.25	2138.4	1.84	0.13
	PM+YrDis+SST_1feb+SpringT+NAOI	15	-1053.31	2138.5	1.96	0.13
	Yr+PM+ SST_1feb+SpringT+NAOI	15	-1053.36	2138.6	2.06	0.12
	PM+ SpringDis+SST_1feb+SpringT+NAOI	15	-1053.37	2138.6	2.08	0.12
	PM+WinterDis+SST_1feb+SpringT+NAOI	15	-1053.42	2138.7	2.19	0.11
	Yr+PM+ SummerDis+SST_1feb+SpringT+NAOI	16	-1053.17	2140.5	3.95	0.05
A. Anguilla – yellow eel	Yr+PM+YrDis+SST_1feb+SpringT	27	-2590.99	5238.4		0.70
	PM+YrDis+SST_1feb+SpringT	26	-2593.58	5241.4	3.01	0.15
	Yr*PM+YrDis+SST_1feb+SpringT	29	-2590.35	5241.5	3.11	0.15
P. marinus	PM+SpringDis+SST_1mth+SpringT+NAOI	28	1585.276	3230.1		0.40
	PM+Q90Dis+SST_1mth+SpringT+NAOI	28	1585.85	3231.3	1.14	0.22
	Yr+PM+SpringDis+SST_1mth+SpringT+NAOI	29	1584.78	3231.4	1.27	0.21
	Yr+PM+Q90Dis+SST_1mth+SpringT+NAOI	29	1585.02	3231.9	1.75	0.17
S. salar	Yr+PM+SpringDis+SST_1mth+SummerT+NAOI	41	-4877.32	9839.7		0.82
	Yr*PM+SpringDis+SST_1mth+SummerT+NAOI	43	4876.67	9842.7	3.02	0.18
S. trutta	Yr+PM+SST_1mth+SpringT+NAOI	31	-2783.14	5631.4		0.88
	Yr+PM+SST_1mth+SpringT	30	-2786.23	5635.4	3.98	0.12

Yr: year. PM: phenological metrics. Q90Dis: mean discharge during the passage of 90% of the migration. SpringDis: mean discharge during the spring. SummerDis: mean discharge during the summer. WinterDis: mean discharge during the winter. YrDis: annual mean discharge. SST_1mth: mean sea surface temperature during the month preceding the migration. SST_1feb: mean sea surface temperature between 1 February and the date of passage of fish. SpringT: mean air temperature during the spring. SummerT: mean air temperature during the summer. NAOI: mean north Atlantic oscillation index during the winter.

*Migration timing of *Petromyzon marinus**

For *Petromyzon marinus*, we identified two complete models. All were intercept (factor “Station”) and slope (factor “PM”) models with a structure variance per station (Table S2). From these two complete models we selected four competing models, all including (i) PM, (ii) SST_1month, (iii) SpringTemp, and (iv) mean winter NAOI (Table 1). The variable “Year” was only present in two out of four models, with relatively low importance (0.38) averaged across models, indicating that this variable did not explain much of the date of migration of *Petromyzon marinus* (Table S3). For this species, the estimated change in the migration date was slight (-0.2 day per decade) (Figure 2d, Table 2). NAOI and air temperature had a negative

effect while the effect of SST on the date of migration was positive. The discharge (both SpringDis and Q90Dis) had an influence close to zero (estimate between 0.004 and 0.007) (Table 2 and Table S3).

Tableau 2. Change in migration dates for six diadromous taxa in rivers in France over recent decades, and effects of the explanatory environmental variables. Y:SD, Y:MD and Y:ED are given on-ly if the interaction Year*Phenological Metrics was present in all the competing models used for model-averaging; otherwise, only MD is shown. Fixed effect variables: ↗ indicates that an increase in the environmental variable induces later arrival; → an increase in the environmental variable induces no change in the timing of arrival; ↘ an increase in the environmental variable induces earlier arrival; – indicates that the effect is not relevant in the models. Gray cells indicate that the variable is used in all competing models used for model-averaging.

Species	Change in (day per decade)				Fixed effect variables			
	MD	Y:SD	Y:MD	Y:ED	SST	NAOI	Dis	Temp
<i>Alosa spp.</i>	-	-6.3	-3.7	-1.4	↗	↘	→	↘
<i>Anguilla anguilla</i> – glass eel	+0.08	-	-	-	↗	↘	→	↘
<i>Anguilla anguilla</i> – yellow eel	-1.9	-	-	-	↗	-	→	↘
<i>Petromyzon marinus</i>	-0.2	-	-	-	↗	↘	→	↘
<i>Salmo salar</i>	-2.9	-	-	-	↗	↘	→	↘
<i>Salmo trutta</i>	-2.6	-	-	-	↗	↘	-	↘

MD = change in migration date without distinction between PM (i.e., starting dates, median dates and ending dates). Y:SD = change in migration for the starting date (i.e., the Julian day when 5% of all individuals have migrated). Y:MD = change in migration for the median date (i.e., the Julian day when half of individuals have migrated). Y:ED = change in migration for the ending date (i.e., the Julian day when 95% of individuals have migrated). Fixed effect variables: SST = sea surface temperature; NAOI = winter North Atlantic Oscillation Index (from December to March); Dis = river discharge; Temp = air temperature.

Migration timing of Salmo salar

For *Salmo salar*, we identified one complete model. It was an intercept (factor “Station”) and slope (factor “PM”) model with a structure variance per station (Table S2). From this model, we identified two competing models, both including (i) year, (ii) PM, (iii) SpringDis,

(iv) SST_1month, (v) SummerTemp, and (vi) mean winter NAOI (Table 1). The estimated change in the migration date was -2.9 days per decade (Figure 2e and Table 2). NAOI and air temperature effects were negative averaged across models while SST had again a positive influence. Although the spring discharge was present in the two competing models, the influence on timing of migration was slight (estimate close to zero) (Table 2 and Table S3).

*Migration timing of *Salmo trutta**

For *Salmo trutta*, we identified one complete model with intercept (factor “Station”) and slope (factor “PM”) random and a variance structure per station (Table S2). From this complete model, we selected two competing models both including (i) year, (ii) PM, (iii) SST_1month, and (iv) SpringTemp (Table 1). For this species, the estimated change in the timing of migration was -2.6 days per decade (Figure 2f and Table 2). Again, NAOI values as well as air temperature had a negative effect on migration date (i.e. their increase would induce earlier arrival of *Salmo trutta*), while SST_1month had a positive influence. No discharge descriptor was included in the final competing models and “NAOI” was only present in one of the two models (Table 2 and Table S3).

Evolution of the environmental descriptors used in the species models

In this section, we studied the evolution of environmental descriptors included in each of the six averaging models. The analysis is carried out species by species since it is not the same data that fed each of the models (i.e. depending on the descriptors, but also the counting stations, the periods, and even the years, selected according to the species).

SummerTemp, used in the *Salmo salar* model, showed a trend towards increasing temperatures, while the evolution was less clear for SpringTemp, with a slight increase for *Salmo trutta*, no change for *Alosa spp.* and glass eel, and even a slight decrease for the yellow eel and *Petromyzon marinus* (but significant only for the yellow eel) (Figure 3). Discharge (YrDis, SpringDis, SummerDis, WinterDis, Q90Dis) never explain much of the timing of migration, with estimates close to zero in all models. Overall, Figure 3 shows a tendency towards the increase in SpringDis and Q90Dis, a decrease in WinterDis and a decrease or no change in YrDis and SummerDis according to taxa. Finally, NAOI remained unchanged over the study period, except for glass eel and to a lesser extent for *Salmo trutta* (i.e. decrease), while SST significantly decreased for the two stages of eel and increased for *Petromyzon marinus* and *Salmo trutta* (Figure 3).

Only three environmental descriptors (i.e., Q90Dis, SST_1month and SST_feb) depend on the migration period and thus were calculated for different periods in different years. The other descriptors of environmental variables describe a season (e.g. winter) or a year, and thus

do not vary with the date of the fish migration. We therefore additionally analysed the evolution of these three variables over a fixed period (i.e., averaged dates from the first five years of the data set), in order to examine the environmental conditions that diadromous fish would have encountered if they had not changed their timing of migration (Figure 4). For Q90Dis, the trend over the fixed period was for decreasing discharge during the migration period of *Petromyzon marinus* and *Alosa* spp., whereas it tended to increase in the first analysis (i.e. when taking into account the change in the timing of migration) (Figure 3 and 4). For the two SST descriptors (SST_1month and SST_feb), results were different depending on taxa. For *Salmo trutta* and *Petromyzon marinus*, the trend in the SST descriptors was similar for the two analyses (i.e. with and without taking into account the change in the timing of migration). But for *Salmo salar*, *Alosa* spp. and *Anguilla anguilla* (both stages), assuming no change in the timing of migration of these taxa, they would have encountered a higher temperature at the end of the study period compared to what they faced taking into account the shift in the timing of migration. For these taxa, the change in the timing of migration is large enough to result in a decrease in SST over time, whereas in the absence of shift in the timing of migration, they would have experienced an increase in SST (Figures 3 and 4).

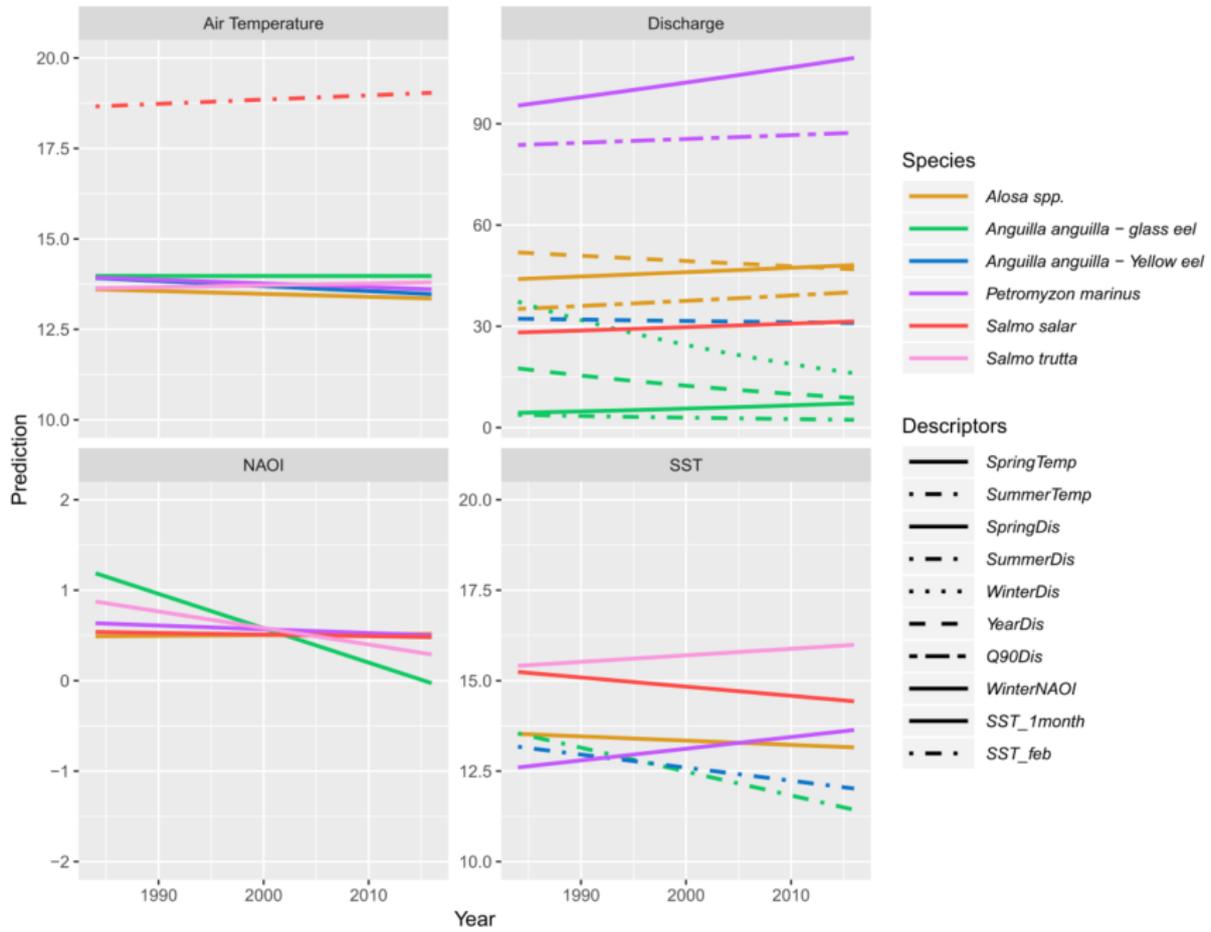


Figure 3. Shift in the environmental descriptors selected in the different averaging models explaining the dates of migration of the diadromous taxa. SpringTemp = mean air temperature during spring ($^{\circ}\text{C}$); SummerTemp = mean air temperature during summer ($^{\circ}\text{C}$); SpringDis = mean discharge during spring (m^3/s); SummerDis = mean discharge during summer (m^3/s); WinterDis = mean discharge during winter (m^3/s); YrDis = mean annual discharge (m^3/s); Q90Dis = mean discharge during the migration of 90% of the taxon considered (m^3/s); WinterNAOI = mean NAOI calculated during winter; SST_1month = mean sea surface temperature calculated during the month preceding the migration of the taxon at the monitoring stations ($^{\circ}\text{C}$); SST_feb = mean sea surface temperature between February the 1st and the date of passage at the monitoring stations.

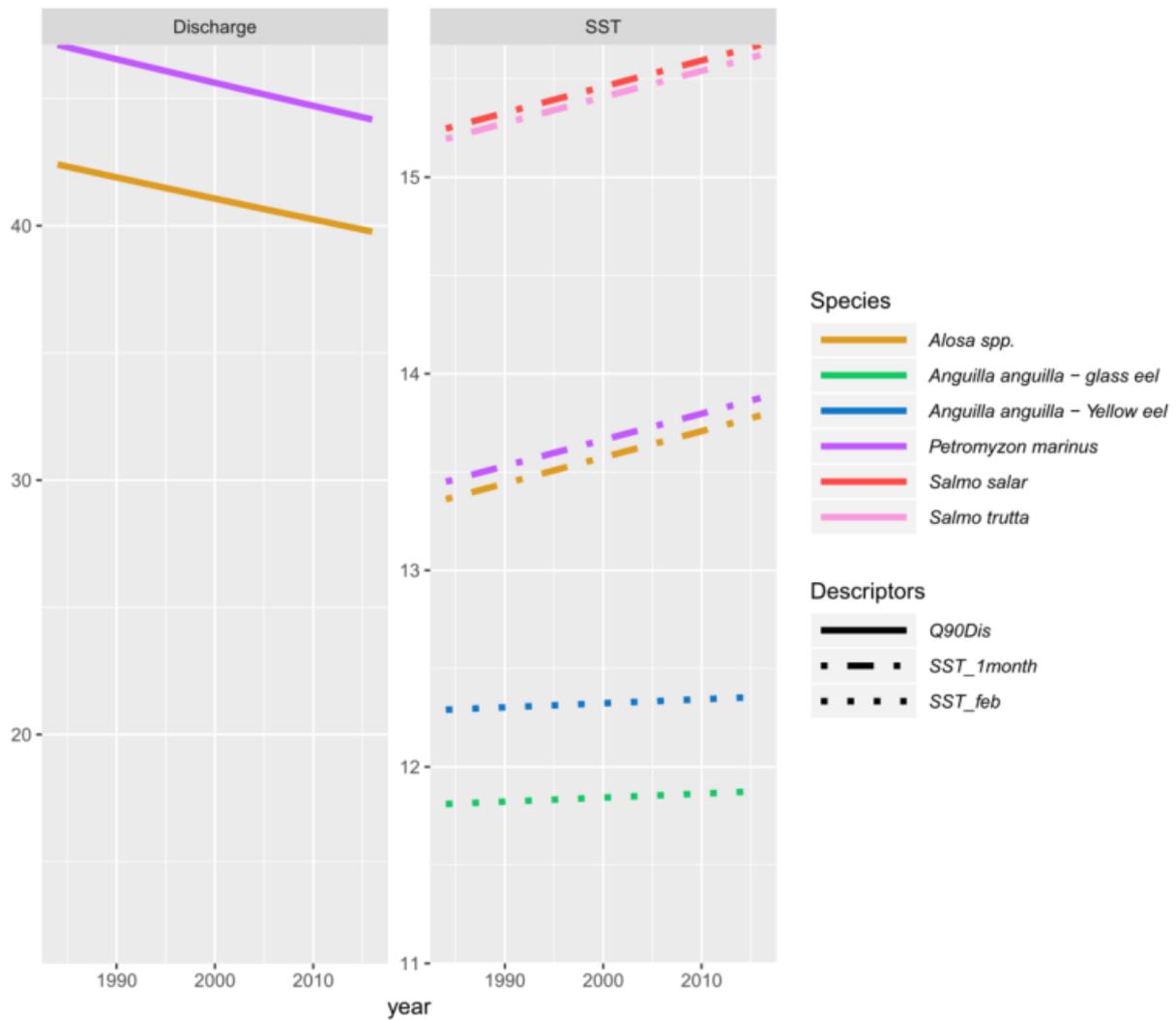


Figure 4. Shift in the environmental descriptors over the study period when considering a fixed period for the migration of 90% of each taxon. Q90Dis = mean discharge during the migration of 90% of the taxon considered (m³/s); SST_1month = mean sea surface temperature calculated during the month preceding the migration of the taxon at the monitoring stations (°C); SST_feb = mean sea surface temperature between February the 1st and the date of passage at the monitoring stations (°C). For the two SST descriptors, the fixed period is defined by computing the mean of the median date of the first five years.

Discussion

In this study, we used an original dataset compiling millions of data of fish passages at counting stations in metropolitan France (Legrand et al., 2019, 2020). So far, studies on shifts in migration timing in diadromous fish have been focused primarily on salmon, and to a lesser extent on shads (Table 3). Our results for five diadromous taxa, and two stages of development for the European eel, thus contribute to fill this gap. Similar to previous research, the most common phenological responses found in our study were advancements in timing of upstream migration (Chevillot et al., 2017; Staudinger et al., 2019). In *Salmo salar* and *Alosa spp.*, the

shift highlighted in our study (respectively -2.9 and -3.7 days per decade) is rather smaller compare to those reported in other studies (Table 3). This smaller shift might result from the fact that it represents an average shift derived from 28 different rivers in France, possibly with a shift more or less pronounced depending on the populations (as shown in Hodgson et al., 2006). Consistently with Quinn and Adams (1996), who focused both on salmon and shad, the mean shift found in our study was slightly higher for *Alosa spp.* than for *Salmo salar* or any other species studied. The mean shift found in our study for *Salmo trutta* (-2.6 days per decade) is close to the one observed for *Salmo salar*, suggesting that these two species respond in the same way, probably to similar cues (e.g. SST). We found only a weak advancement in the migration dates of *Petromyzon marinus* (-0.2 day per decade). This seems consistent with the findings of Keefer et al. (2009) who observed nearly no change in lamprey. For *Anguilla anguilla*, we found no change in the timing of migration of glass eel, while we highlighted an earlier arrival for yellow eel (-1.9 days per decade). Our results on glass eel are consistent with those of Chevillot et al. (2017) who found no change in the timing of migration of *Anguilla anguilla*.

Overall, the results of the shift in the migration dates highlighted in this paper are supported by relatively wide confidence intervals, indicating variability of responses between the stations studied. However, this confidence interval is narrower for shad, indicating a more homogeneous response between stations. In addition, almost 36% of the 28 rivers in our dataset had between two and three counting stations. On these rivers, fish can thus be observed at more than one station, especially on the rivers with a close distance between stations (median distance between stations in a same river = 36 km, min = 3 km and max = 224 km). Besides, at each station, some fish may pass through the station, then move downstream, and cross again later (i.e. fallback - Naughton et al., 2006). Tagging studies have shown that the percentage of fallback could vary significantly depending, in particular, of (i) species, (ii) migration conditions (especially river discharge), (iii) type of fish-pass and (iv) the origin (wild versus hatchery) of fish (e.g. Boggs et al., 2004; Hagelin et al., 2015; Nyqvist et al., 2017). In our dataset, since the fish are not tagged, it is not possible to identify these individuals. However, a study conducted on the Allier river (France) with 24 tagged fish indicated that between 0% (Poutès dam) and 8.3% (Vichy dam) of the tagged fish fallback at these two counting stations (Marcon et al., 2020). In our study, we considered this migration behaviour as marginal and not substantially influencing the results.

Tableau 3. Reported shift in the date of upstream migration in freshwater of diadromous fish in the literature. Mean shift is given in days per decade. Negative values indicate earlier migration while positive values indicate later migration.

	Species	Location	Study	Mean shift (study period)
Salmonidae	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Auke Creek, Alaska	Taylor, 2008	-2.4 (1972-2005)
	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Southeast Alaska	Kovach et al., 2015	-1.4 (1970-2010)
	<i>Oncorhynchus keta</i>	Southeast Alaska	Kovach et al., 2015	-3.9 (1970-2010)
	<i>Oncorhynchus keta</i>	Skagit river, USA	Rubenstein et al., 2019	-4.3 (1981-2015)
	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Southeast Alaska	Kovach et al., 2015	-4.6 (1970-2010)
	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Skagit river, USA	Rubenstein et al., 2019	-8 (1981-2015)
	<i>Oncorhynchus nerka</i>	Columbia river, USA	Quinn and Adams, 1996	-1.3 (1949-1993)
	<i>Oncorhynchus nerka</i>	Canada, USA	Hodgson et al., 2006	Between -6.5 and +12.7 (1949-1999)
	<i>Oncorhynchus nerka</i>	Columbia river, USA	Crozier et al., 2011	-1.7 (1940-2010)
	<i>Oncorhynchus nerka</i>	Southeast Alaska	Kovach et al., 2015	+1.6 (1970-2010)
	<i>Oncorhynchus nerka</i>	Cedar River, USA	Tillotson et al., 2019	+2.5 (1969-1993)
				-12.6 (1994-2015)
	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Southeast Alaska	Kovach et al., 2015	+0.8 (1970-2010)
	<i>Salmo salar</i>	Penobscot River, USA	Huntington et al., 2003	-13 (1986-2001)
	<i>Salmo salar</i>	Connecticut river, USA	Juanes et al., 2004	-5 (1978-2001)
	<i>Salmo salar</i>	Asturias, Spain	Valiente et al., 2011	+4.5 (1956-2006)
	<i>Salmo salar</i>	four rivers, Scotland	Todd et al., 2012	Between -2.7 and +4.9 (1960-2010)
<i>Salmo salar</i>	Newfoundland and Labrador rivers, Canada	Dempson et al., 2016	-3.4 (1978-2012)	
<i>Salmo salar</i>	34 rivers, France	Bal et al., 2017	Between +7.4 and +14.8 (1987-2013)	
Clupeidea	<i>Alosa pseudoharengus</i>	Androscoggin River, USA	Huntington et al., 2003	-12 (1983-2001)
	<i>Alosa pseudoharengus</i>	New England, USA	Ellis and Vokoun, 2009	-4.8 (1971-2007)
	<i>Alosa psuedoherengus</i>	Massachusetts, USA	Stettiner et al., 2016	-5.6 (1998-2015)

Clupeidae	<i>Alosa pseudoharengus</i>	North Carolina watershed, USA	Lombardo et al., 2019	-4 (1970-2010)
	<i>Alosa Pseudoharengus</i> ,	Cocheco river, USA	Cobb, 2020	-3.5 (1980-2016)
	<i>Alosa aestivalis</i>			
	<i>Alosa sapidissima</i>	Columbia river, USA	Quinn and Adams, 1996	-6.9 (1938-1993)
	<i>Alosa sapidissima</i>	Hudson river, USA	Nack et al., 2019	-1.3 (1950-2012) -1.5 (2010-2090)
	<i>Alosa sapidissima</i>	Connecticut river, USA	Cobb, 2020	-4 (1981-2011)
Petromyzontidae	<i>Lampetra tridentata</i>	Columbia river, USA	Keefer et al., 2009	-0.26 (1939-2007)

Compared with other taxonomic groups, the phenological changes we found towards earlier arrival dates (on average, -2.3 days per decade in median dates) are in a range similar to those reported by previous literature syntheses. For instance, Parmesan and Yohe (2003) highlighted an average shift of 2.3 days per decade for a large number of species ranging from trees to butterflies and amphibians worldwide. Ahas and Aasa (2006) documented an average shift ranging from 0.9 to 3.9 days per decade for plants and birds in Estonia, respectively. However, Root (2003) found a more pronounced shift with, on average, earlier arrival date of 5.1 days per decade for the 586 species considered ranging from molluscs to mammals and from grasses to trees. This higher shift is partly due to large range of latitude in the studies considered (from 32°N to 72°N), with estimated mean of the phenological shifts smaller at low latitude.

Our results from model averaging, whatever the taxa considered, showed that all tested parameters (i.e. NAOI, SST, air temperature and discharge) influenced the timing of upstream migration, except discharge for *Salmo trutta*. Our results therefore indicated an influence of climatic phenomenon operating at large (NAOI), moderate (SST) and more local (air temperature and discharge) scales. These findings are consistent with several studies which have highlighted the influence of these climatic variables on the shift in the timing of upstream migration of diadromous species (e.g. Bryant, 2009; Aprahamian et al., 2010; Todd et al., 2012, Kovach et al., 2015). Overall, we found that diadromous fish arrived earlier at the counting station when winter NAOI values were higher. Positive values of NAOI correspond to mild and rainy winters in Europe with stronger west to east circulation (Jonsson and Jonsson, 2009b).

Consequently, these climatic conditions are favorable for the earlier arrival of fish in the catchments. Ahas and Aasa (2006) found a consistent result for the Estonian biodiversity: a stronger positive NAOI resulted in an earlier beginning of phenological events. Similarly, we found that the increase in air temperature (as a proxy for freshwater temperature) during spring or summer resulted in an earlier migration of diadromous fish taxa. This result is also consistent with a large number of studies (e.g. Juanes et al., 2004; Keefer et al., 2008; Lynch et al., 2016).

Several studies have reported, sometimes with seasonal lags, a link between increased SST and earlier migration of diadromous fish (e.g. Martins et al., 2012; Kovach et al., 2015; Dempson et al., 2016). However, in our study, we highlighted an opposite pattern, with earlier migration when SST in the estuary were colder. The SST descriptors used in our analyses depended on the timing of migration of the taxa (e.g. the month preceding the freshwater upstream migration). Except for glass eel, all taxa shifted their timing of migration towards an earlier migration. Consequently, the observed downward trend in SST is likely the consequence of the shift in the timing of migration by fish species. This explanation is supported by the fact that when we analysed these data using a fixed period for all years of the study period, the trend in SST was increasing, and thus consistent with global climate change.

In addition to environmental triggers, other parameters that we have not explored could also be responsible for changing the timing of freshwater migration of diadromous fish. For instance, some studies in Scotland, Norway, Finland and Alaska (e.g., Jonsson et al., 1990; Hansen and Jonsson, 1991; Stewart et al., 2002; Vähä et al., 2011; Kovach et al., 2012; Todd et al., 2012) emphasized that the dates of return of salmon adult was a heritable trait. Kovach et al. (2012) reported a directional selection for earlier downstream migration timing, resulting in a decrease in the late-migrant phenotype in pink salmon populations of Alaska (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Salmo salar* is a cold-water salmonid species that migrates from sea to freshwater during spring but only spawns at the end of fall or during winter (Keith et al., 2011). Thus, high summer temperatures can greatly reduce the survival of individuals (Shephard, 1995; Mills, 1989; Baisez et al., 2011; Snyder et al., 2019). We hypothesize under warmer water temperature, late-migrating salmon would be forced to spend the summer in poor conditions as they have shorter time to reach cooler areas upstream of rivers, resulting in high mortality, especially in large watersheds where migration to reach the spawning grounds is long (Baisez et al., 2011). They would therefore be less likely to reproduce, inducing selection towards individuals with earlier migration. Moreover, some authors showed that the timing of migration varies with latitude (Gilhousen, 1960; Quinn and Adams, 1996; Quinn et al., 2015) and fish's location at sea (Eldøy et al., 2015). For instance, populations of American shad are known to migrate earlier in the south than in the north (Quinn and Adams, 1996).

The influence of population abundance on the timing of migration has also been reported for *Salmo salar* (e.g., Dempson et al., 2016) or in various species of birds (e.g. Miller-Rushing and al., 2008; Møller et al., 2008). Dempson et al. (2016) found that years with higher abundances coincided with earlier migration. Similarly, Møller et al. (2008) reported a link between the size of a bird population and its phenological response to climate change for many European species. They highlighted that bird species declining in abundance did not advance their spring migration during the study period (1990-2000), whereas those with stable or increasing populations advanced their migration substantially. The authors explained this contrasted trend by the lack of genetic variation in small populations that would prevent them from responding to quick climate change. In our study, we found that *Alosa spp.*, yellow eel, *Petromyzon marinus*, *Salmo salar* and *Salmo trutta* shifted to earlier migration timing. For the same period, Legrand et al. (2020) found: (i) a significant increase in the abundance of yellow eel, *Salmo salar* and *Salmo trutta* in France (but slight for *Salmo salar*), and (ii) a strong significant decrease in the abundance of *Alosa spp.*, and to a lesser extent of *Petromyzon marinus*. Consequently, our results do not seem to support the hypothesis of a link between abundance and shift in the timing of migration for all diadromous fish taxa studied here. Finally, another parameter that can advance the timing of fish migration is the improvement of ecological connectivity, either by removing a dam, or by building or improving a fish passage. Indeed, this reduces or even removes (only in the case of dam removal) the blockage caused by the dam and thus reduces the delay in fish migration due to the search for passageways (Terrade et al., 2010).

Overall, we found that the timing of migration of diadromous fish was best explained by the year, the phenological metrics, and by environmental variables operating at large (NAOI), moderate (SST) and local (air temperature and river discharge) scales. Our findings highlighted the importance of accounting for these different spatial scales in management of diadromous fish, as already pointed out by several authors (e.g., Bisbal and McConnaha, 1998; Todd et al., 2012). In the context of global change, a better understanding of how diadromous fish react to changes in their environments is essential to better estimate the impact of climate change on these species and therefore better manage them in future. Indeed, air and sea surface temperature have evolved significantly over the past decades and are expected to continue to increase (IPCC, 2013). A better understanding of how these variables interact with the timing of migration of diadromous fish could allow developing predictive models to estimate the future shifts in the migration date according to the forecasts of the evolution of these parameters. Moreover, given the important phenological changes observed in our study and more widely in the scientific literature, we recommend that managers incorporate these changes into the management rules. In agreement with other authors (e.g. Ellis and Vokoun, 2009; Cobb, 2020),

in the case of dams whose migratory transparency (i.e. the possibility for the fishes to cross the dam) is ensured by adaptive water management and gate operations, it is essential that the dates of these operations be flexible to ensure, on the long term, the passage of as many fishes as possible and to prevent these operations from being ineffective. This is crucial for upstream, but also downstream (e.g., when the migratory transparency during the downstream migration is ensured by turbine shutdowns) since many studies have reported changes in the dates of downstream migration (e.g. Boisneau et al., 2008; Kennedy and Crozier, 2010; Otero et al., 2014; Manhard et al., 2017). Finally, because these shifts are certainly, at least partly, induced by the ongoing climate-change and seem to be an inheritable trait (e.g. Jonsson et al., 1990; Todd et al., 2012), we recommend avoiding any artificial selection, in order to maintain a genotype and phenotype diversity and promote resiliency to future climate change (e.g. Ellis and Vokoun, 2009; Moore et al., 2010; Tamario et al., 2019). With the same aim of limiting any form of selection, particular attention should be paid to stocking programs in order to limit as much as possible the selection of individuals (whether during the capture of adults, the artificial reproduction or the juvenile production) (e.g. McLean et al., 2005; Thériault et al., 2011; Johnsson et al., 2014; Herbold et al., 2018). This study benefited from large-scale monitoring of migratory phenology of multiple species and environmental variables. These monitoring data are valuable and could allow better predictive modeling of the response of species to climate change.

Acknowledgments

We thank the following organizations for conducting or funding long term monitoring (in alphabetic order): Agence de l'eau Adour Garonne (AEAG), Agence de l'eau Loire-Bretagne (AELB), Agence de l'eau Rhin-Meuse (AERM), Agence de l'eau Seine-Normandie (AESN), Office français de la biodiversité (OFB-AFB-ONEMA-CSP), Conseil départemental du Bas-Rhin (CD67), Conseil départemental des Côtes d'Armor (CD22), Conseil départemental du Finistère (CD29), Conseil départemental d'Ille-et-Vilaine (CD35), Conseil départemental du Morbihan (CD56), Direction Régionale de l'Environnement Alsace (DREAL-DIREN), Direction Régionale de l'Environnement Bretagne (DREAL-DIREN), Electricité de France (EDF), European Regional Development Fund (FEDER), Fédération pour la pêche et la protection des milieux aquatiques des Côtes d'Armor (FD22), Fédération départementale pour la pêche et la protection des milieux aquatiques du Bas-Rhin (FD67), Fédération départementale pour la pêche et la protection des milieux aquatiques du Haut-Rhin (FD68), Fédération Nationale de la pêche en France (FNPF), Loire grands Migrateurs (LOGRAMI), Région Bretagne, Région Centre-Val de Loire, Région Grand Est, Région Nouvelle-Aquitaine,

Région Pays de la Loire, Saumon-Rhin (ASR), Services et Conseils en Environnement Aquatique (SCEA).

References

- Ahas, R., & Aasa, A. (2006). The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations. *International Journal of Biometeorology*, 51, 17-26. doi: 10.1007/s00484-006-0041-z
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95-111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19, 716-723. doi: 10.1109/TAC.1974.1100705
- Anderson, J. J., Gurarie, E., Bracis, C., Burke, B. J., & Laidre, K. L. (2013). Modeling climate change impacts on phenology and population dynamics of migratory marine species. *Ecological Modelling*, 264, 83-97. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.03.009
- Aprahamian, M., Davidson, I., & Cove, R. (2008). Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia*, 602, 61-78. doi: 10.1007/s10750-008-9286-3
- Aprahamian, M. W., Aprahamian, C. D., & Knights, A. M. (2010). Climate change and the green energy paradox: The consequences for twaite shad *Alosa fallax* from the River Severn, U.K. *Journal of Fish Biology*, 77, 1912-1930. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02775.x
- Arismendi, I., Safeeq, M., Dunham, J. B., & Johnson, S. L. (2014). Can air temperature be used to project influences of climate change on stream temperature? *Environmental Research Letters*, 9, 1-12. doi: 10.1088/1748-9326/9/8/084015
- Baisez, A., Bach, J., Leon, C., Parouty, T., Terrade, R., Hoffmann, M., & Laffaille, P. (2011). Migration delays and mortality of adult Atlantic salmon *Salmo salar* en route to spawning grounds on the River Allier, France. *Endangered Species Research*, 15, 265-270. doi: 10.3354/esr00384
- Bal, G., Montorio, L., Rivot, E., Prévost, E., Baglinière, J.-L., & Nevoux, M. (2017). Evidence for long-term change in length, mass and migration phenology of anadromous spawners in French Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology*, 90. doi: 10.1111/jfb.13314
- Barton, K. (2018). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bisbal, G. A., & McConnaha, W. E. (1998). Consideration of ocean conditions in the management of salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 2178-2186. doi: 10.1139/f98-108
- Boisneau, C., Moatar, F., Bodin, M., & Boisneau, P. (2008). Does global warming impact on migration patterns and recruitment of Allis shad (*Alosa alosa* L.) young of the year in the Loire River, France? *Hydrobiologia*, 602, 179-186. doi: 10.1007/s10750-008-9291-6

- Boggs CT, Keefer ML, Peery CA, Bjornn TC, Stuehrenberg LC. 2004. Fallback, Reascension, and Adjusted Fishway Escapement Estimates for Adult Chinook Salmon and Steelhead at Columbia and Snake River Dams. *Transactions Of The American Fisheries Society* 133: 932–49.
- Bryant, M. D. (2009). Global climate change and potential effects on Pacific salmonids in freshwater ecosystems of southeast Alaska. *Climatic Change*, 95, 169-193. doi: 10.1007/s10584-008-9530-x
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: A review. *Freshwater Biology*, 51, 1389-1406. doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x
- Chevillot X, Drouineau H, Lambert P, Carassou L, Sautour B, Lobry J. 2017. Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web? *PLOS ONE* 12: e0173752.
- Chu, C., Mandrak, N. E., & Minns, C. K. (2005). Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions*, 11, 299-310. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00153.x
- Cobb C. 2020. The Impact of Climate Change on the Migration Phenology of New England's Anadromous River Herring and American Shad. Honors Theses Available from: <https://digitalcommons.colby.edu/honorstheses/984>
- Comte, L., Buisson, L., Daufresne, M., & Grenouillet, G. (2013). Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: Observed and predicted trends. *Freshwater Biology*, 58, 625-639. doi: 10.1111/fwb.12081
- Crozier LG, Scheuerell MD, Zabel RW. 2011. Using time series analysis to characterize evolutionary and plastic responses to environmental change: a case study of a shift toward earlier migration date in sockeye salmon. *Am. Nat.* 178: 755–73.
- Crozier, L. G., & Hutchings, J. A. (2013). Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evolutionary Applications*, 7, 68-87. doi: 10.1111/eva.12135
- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Löf, A., & Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration: Implications of environmental variation, life history, and sex. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 1864-1870.
- Daufresne, M., & Boët, P. (2007). Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, 13, 2467-2478. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01449.x
- Dempson, B., Schwarz, C. J., Bradbury, I. R., Robertson, M. J., Veinott, G., Poole, R., & Colbourne, E. (2016). Influence of climate and abundance on migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) among rivers in Newfoundland and Labrador. *Ecology of Freshwater Fish*, 26, 247-259. doi: 10.1111/eff.12271
- Denny, E. G., Gerst, K. L., Miller-Rushing, A. J., Tierney, G. L., Crimmins, T. M., Enquist, C. A. F., ... Weltzin, J. F. (2014). Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications. *International Journal of Biometeorology*, 58, 591-601. doi: 10.1007/s00484-014-0789-5
- Drinkwater, K. F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C. H., ... Walker, H. (2013). The Response of Marine Ecosystems to Climate Variability Associated with the North Atlantic Oscillation. In *The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact*, pp. 211-234. doi: 10.1029/134GM10

- Dunn, P. O., & Møller, A. P. (2014). Changes in breeding phenology and population size of birds. *Journal of Animal Ecology*, 83, 729-739. doi: 10.1111/1365-2656.12162
- Eldøy SH, Davidsen JG, Thorstad EB, Whoriskey F, Aarestrup K, Næsje TF, Rønning L, Sjørnsen AD, Rikardsen AH, Arnekleiv JV. 2015. Marine migration and habitat use of anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72: 1366–78.
- Ellis, D., & Vokoun, J. C. (2009). Earlier Spring Warming of Coastal Streams and Implications for Alewife Migration Timing. *North American Journal of Fisheries Management*, 29, 1584-1589. doi: 10.1577/M08-181.1
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J.-M., & Acou, A. (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels: Toward a general theory. In: *Eel biology* (Eds K. Aida, K. Tsukamoto, & K. Yamauchi), pp. 181-190. Tokyo: Springer.
- Ficetola, G. F., & Maiorano, L. (2016). Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia*, 181, 683-693. doi: 10.1007/s00442-016-3610-9
- Gandar, A., Laffaille, P., Canlet, C., Tremblay-Franco, M., Gautier, R., Perrault, A., ... Jean, S. (2017). Adaptive response under multiple stress exposure in fish: From the molecular to individual level. *Chemosphere*, 188, 60-72. doi: 10.1016/j.chemosphere.2017.08.089
- Gilhousen P. 1980. Energy sources and expenditures in Fraser River sockeye salmon during their spawning migration. *International Pacific Salmon Fisheries Commission Bulletin*, 22.
- Graham, C. T., & Harrod, C. (2009). Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology*, 74, 1143-1205. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02180.x
- Hagelin A, Calles O, Greenberg L, Piccolo J, Bergman E. 2016. Spawning Migration of Wild and Supplementary Stocked Landlocked Atlantic Salmon (*Salmo Salar*). *River Research And Applications* 32: 383–9.
- Hansen, L. P., & Jonsson, B. (1991). Evidence of a genetic component in the seasonal return pattern of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, 38, 251-258.
- Herbold B, Carlson SM, Henery R, Johnson RC, Mantua N, McClure M, Moyle PB, Sommer T. 2018. Managing for Salmon Resilience in California's Variable and Changing Climate. *San Francisco Estuary And Watershed Science* 16 Available from: <https://escholarship.org/uc/item/8rb3z3nj>
- Hersteinsson, P., & MacDonald, D. W. (1992). Interspecific Competition and the Geographical Distribution of Red and Arctic Foxes *Vulpes Vulpes* and *Alopex lagopus*. *Oikos*, 64, 505-515. doi: 10.2307/3545168
- Hodgson, S., Quinn, T. P., Hilborn, R., Francis, R. C., & Rogers, D. E. (2006). Marine and freshwater climatic factors affecting interannual variation in the timing of return migration to fresh water of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography*, 15, 1-24. doi: 10.1111/j.1365-2419.2005.00354.x
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50, 839-866. doi: 10.1071/mf99078

- Huntington, T. G., Hodgkins, G. A., & Dudley, R. W. (2003). Historical Trend in River Ice Thickness and Coherence in Hydroclimatological Trends in Maine. *Climatic Change*, 61, 217-236. doi: 10.1023/A:1026360615401
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional Temperatures and Precipitation. *Science*, 269, 676-679. doi: 10.1126/science.269.5224.676
- IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp
- Jellyman, D. J., & Briand, C. (2016). Early Life History and Recruitment. In: *Biology and Ecology of Anguillid Eels* (Eds T. Arai), pp. 108-142. doi: 10.1201/b19925-9
- Johnsson JI, Brockmark S, Näslund J. 2014. Environmental effects on behavioural development consequences for fitness of captive-reared fishes in the wild. *Journal Of Fish Biology* 85: 1946–71.
- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2009a). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*, 75, 2381-2447. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x
- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2009b). Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology*, 74, 621-638. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02152.x
- Jonsson, B., Jonsson, N., & Hansen, L. P. (1990). Does Juvenile Experience Affect Migration and Spawning of Adult Atlantic Salmon? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 225-230.
- Juanes, F., Gephard, S., & Beland, K. F. (2004). Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 2392-2400. doi: 10.1139/f04-207
- Keefer, M. L., Peery, C. A., & Caudill, C. C. (2008). Migration Timing of Columbia River Spring Chinook Salmon: Effects of Temperature, River Discharge, and Ocean Environment. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137, 1120-1133. doi: 10.1577/T07-008.1
- Keefer ML, Moser MaryL, Boggs CT, Daigle WR, Peery CA. 2009. Variability in migration timing of adult Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) in the Columbia River, U.S.A. *Environ Biol Fish* 85: 253–64.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, E., & Allardi, J. (2011). Les Poissons d'eau douce de France. France: Biotope - Muséum national d'Histoire naturelle.
- Kennedy, R. J., & Crozier, W. W. (2010). Evidence of changing migratory patterns of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in the River Bush, Northern Ireland, and possible associations with climate change. *Journal of Fish Biology*, 76, 1786-1805. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02617.x

- Kovach, R. P., Ellison, S. C., Pyare, S., & Tallmon, D. A. (2015). Temporal patterns in adult salmon migration timing across southeast Alaska. *Global Change Biology*, 21, 1821-1833. doi: 10.1111/gcb.12829
- Kovach, R. P., Gharrett, A. J., & Tallmon, D. A. (2012). Genetic change for earlier migration timing in a pink salmon population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 3870-3878. doi: 10.1098/rspb.2012.1158
- Kovach, R. P., Gharrett, A. J., & Tallmon, D. A. (2013). Temporal patterns of genetic variation in a salmon population undergoing rapid change in migration timing. *Evolutionary Applications*, 6, 795-807. doi: 10.1111/eva.12066
- Krabbenhoft, T. J., Platania, S. P., & Turner, T. F. (2014). Interannual variation in reproductive phenology in a riverine fish assemblage: Implications for predicting the effects of climate change and altered flow regimes. *Freshwater Biology*, 59, 1744-1754. doi: 10.1111/fwb.12379
- Kuczynski, L., Chevalier, M., Laffaille, P., Legrand, M., & Grenouillet, G. (2017). Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. *PLOS ONE*, 12, 1-13. doi: 10.1371/journal.pone.0175735
- Kullman, L. (2001). 20th Century Climate Warming and Tree-limit Rise in the Southern Scandes of Sweden. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 30, 72-80. doi: 10.1579/0044-7447-30.2.72
- Laffaille, P., Baisez, A., Rigaud, C., & Feunteun, E. (2004). Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh: A contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands*, 24, 642-651.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault, A., & Lek, S. (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish*, 12, 254-264.
- Lassalle, G., & Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15, 1072-1089. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01794.x
- Leech, D. I., & Crick, H. Q. P. (2007). Influence of climate change on the abundance, distribution and phenology of woodland bird species in temperate regions. *Ibis*, 149, 128-145. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00729.x
- Legrand, M., Briand, C., & Besse, T. (2019). stacomiR: A common tool for monitoring fish migration. *Journal of Open Source Software*, 4, 1-3. doi: 10.21105/joss.00791
- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., ... Laffaille, P. (2020). Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 421, 1-23. doi: 10.1051/kmae/2019046
- Lombardo, S. M., Buckel, J. A., Hain, E. F., Griffith, E. H., & White, H. (2019). Evidence for temperature-dependent shifts in spawning times of anadromous alewife (*Alosa pseudoharengus*) and blueback herring (*Alosa aestivalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. doi: 10.1139/cjfas-2019-0140

- Lynch, A. J., Myers, B. J. E., Chu, C., Eby, L. A., Falke, J. A., Kovach, R. P., ... Whitney, J. E. (2016). Climate Change Effects on North American Inland Fish Populations and Assemblages. *Fisheries*, 41, 346-361. doi: 10.1080/03632415.2016.1186016
- Manhard, C. V., Joyce, J. E., & Gharrett, A. J. (2017). Evolution of phenology in a salmonid population: A potential adaptive response to climate change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74, 1519-1527. doi: 10.1139/cjfas-2017-0028
- Marcon, Q., Léon, C., Parouty, T., Séné-Lacombe, P., Baisez, A. (2020). Suivi de la migration du saumon sur l'Allier par radiopistage entre Vichy et les zones de frayères en 2019. LOGRAMI. 150p.
- Martins, E. G., Hinch, S. G., Cooke, S. J., & Patterson, D. A. (2012). Climate effects on growth, phenology, and survival of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): A synthesis of the current state of knowledge and future research directions. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22, 887-914. doi: 10.1007/s11160-012-9271-9
- McLean J.E., Bentzen P., Quinn T.P. (2005). Nonrandom, Size- and Timing-Biased Breeding in a Hatchery Population of Steelhead Trout. *Conservation Biology* 19: 446–54.
- Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W., & Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365, 3177-3186. doi: 10.1098/rstb.2010.0148
- Miller-Rushing, A. J., Inouye, D. W., & Primack, R. B. (2008). How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency. *Journal of Ecology*, 96, 1289-1296. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01436.x
- Mills, D. (1989). *Ecology and Management of Atlantic Salmon*. London, NY: Chapman and Hall.
- Mills, K. E., Pershing, A. J., Sheehan, T. F., & Mountain, D. (2013). Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Global Change Biology*, 19, 3046-3061. doi: 10.1111/gcb.12298
- Møller, A. P., Rubolini, D., & Lehikoinen, E. (2008). Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 16195-16200. doi: 10.1073/pnas.0803825105
- Moore JW, McClure M, Rogers LA, Schindler DE. 2010. Synchronization and portfolio performance of threatened salmon. *Conservation Letters* 3: 340–8.
- Myers, B. J. E., Lynch, A. J., Bunnell, D. B., Chu, C., Falke, J. A., Kovach, R. P., ... Paukert, C. P. (2017). Global synthesis of the documented and projected effects of climate change on inland fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27, 339-361. doi: 10.1007/s11160-017-9476-z
- Nack, C. C., Swaney, D. P., & Limburg, K. E. (2019). Historical and Projected Changes in Spawning Phenologies of American Shad and Striped Bass in the Hudson River Estuary. *Marine and Coastal Fisheries*, 11, 271-284. doi: 10.1002/mcf2.10076
- Naughton GP, Caudill CC, Keefer ML, Bjornn TC, Peery CA, Stuehrenberg LC. 2006. Fallback by Adult Sockeye Salmon at Columbia River Dams. *North American Journal Of Fisheries Management* 26: 380–90.

- Nyqvist D, Nilsson PA, Alenäs I, Elghagen J, Hebrand M, Karlsson S, Kläppe S, Calles O. 2017. Upstream and downstream passage of migrating adult Atlantic salmon: Remedial measures improve passage performance at a hydropower dam. *Ecological Engineering* 102: 331–43.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J. H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G. O., Jonsson, B., ... MacLean, J. C. (2014). Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Global Change Biology*, 20, 61-75. doi: 10.1111/gcb.12363
- Parnesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13, 1860-1872. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x
- Parnesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., ... Warren, M. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579-583. doi: 10.1038/21181
- Parnesan, C., Yohe, G.. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2018). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Core Team.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L., & Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398, 611-615. doi: 10.1038/19297
- Precht, W. F., & Aronson, R. B. (2004). Climate flickers and range shifts of reef corals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 307-314. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0307:CFARSO]2.0.CO;2
- Quinn, T. P., & Adams, D. J. (1996). Environmental Changes Affecting the Migratory Timing of American Shad and Sockeye Salmon. *Ecology*, 77, 1151-1162. doi: 10.2307/2265584
- Quinn TP, McGinnity P, Reed TE. 2015. The paradox of “premature migration” by adult anadromous salmonid fishes: patterns and hypotheses. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73: 1015–30.
- Rabi, A., Hadzima-Nyarko, M., & Šperac, M. (2015). Modelling river temperature from air temperature: Case of the River Drava (Croatia). *Hydrological Sciences Journal*, 60, 1490-1507. doi: 10.1080/02626667.2014.914215
- Réale, D., McAdam, A. G., Boutin, S., & Berteaux, D. (2003). Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 591-596. doi: 10.1098/rspb.2002.2224
- Robinson, R. A., Crick, H. Q. P., Learmonth, J. A., Maclean, I. M. D., Thomas, C. D., Bairlein, F., ... Visser, M. E. (2009). Travelling through a warming world: Climate change and migratory species. *Endangered Species Research*, 7, 87-99. doi: 10.3354/esr00095
- Root, T. L. P., Jeff T. Hall, Kimberly R. Schneider, Stephen H. Rosenzweig, Cynthia Pounds, J. Alan. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.

- Roy, D. B., & Sparks, T. H. (2000). Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, 6, 407-416. doi: 10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x
- Rubenstein MA, Christophersen R, Ransom JI. 2019. Trophic implications of a phenological paradigm shift: Bald eagles and salmon in a changing climate. *Journal Of Applied Ecology* 56: 769–78.
- Scheffers, B. R., Meester, L. D., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T., ... Watson, J. E. M. (2016). The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354. doi: 10.1126/science.aaf7671
- Shepard, S. (1995). Atlantic Salmon Spawning Migrations in the Penobscot River, Maine : Fishways, Flows and High Temperatures. Dissertations & Theses.
- Snyder MN, Schumaker NH, Ebersole JL, Dunham JB, Comeleo RL, Keefer ML, Leinenbach P, Brookes A, Cope B, Wu J, Palmer J, Keenan D. 2019. Individual based modeling of fish migration in a 2-D river system: model description and case study. *Landscape Ecol* 34: 737–54.
- Staudinger MD, Mills KE, Stamieszkin K, Record NR, Hudak CA, Allyn A, Diamond A, Friedland KD, Golet W, Henderson ME, Hernandez CM, Huntington TG, Ji R, Johnson CL, Johnson DS, Jordaan A, Kocik J, Li Y, Liebman M, Nichols OC, Pendleton D, Richards RA, Robben T, Thomas AC, Walsh HJ, Yakola K. 2019. It's about time: A synthesis of changing phenology in the Gulf of Maine ecosystem. *Fisheries Oceanography* 28: 532–66.
- Stettiner S, Staudinger M, Jordaan A, Sheppard J. 2016. Ecological and Management Implications of Climate Change Induced Shifts in the Phenology of Alewife (*Alosa pseudoharengus*). Student Showcase Available from: https://scholarworks.umass.edu/sustainableumass_studentshowcase/13
- Stewart, D. C., Smith, G. W., & Youngson, A. F. (2002). Tributary-specific variation in timing of return of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) to fresh water has a genetic component. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 276-281. doi: 10.1139/f02-011
- Sturrock AM, Carlson SM, Wikert JD, Heyne T, Nusslé S, Merz JE, Sturrock HJW, Johnson RC. 2020. Unnatural selection of salmon life histories in a modified riverscape. *Global Change Biology* 26: 1235–47.
- Tamario C, Sunde J, Petersson E, Tibblin P, Forsman A. 2019. Ecological and Evolutionary Consequences of Environmental Change and Management Actions for Migrating Fish. *Front. Ecol. Evol.* 7 Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2019.00271/full>
- Taylor, S. G. (2008). Climate warming causes phenological shift in Pink Salmon, *Oncorhynchus gorboscha*, behavior at Auke Creek, Alaska. *Global Change Biology*, 14, 229-235. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01494.x
- Terrade, R., Laffaille, P., Baisez, A., Bach, J.-M., & Léon, C. (2010). Analyses des données de radiopistage sur le saumon atlantique de l'Allier (p. 70). Loire Grands Migrateurs (LOGRAMI).
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., ... Wanless, S. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine,

- freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 16, 3304-3313. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x
- Thériault V, Moyer GR, Jackson LS, Blouin MS, Banks MA. 2011. Reduced reproductive success of hatchery coho salmon in the wild: insights into most likely mechanisms. *Molecular Ecology* 20: 1860–9.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., ... Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148. doi: 10.1038/nature02121
- Tillotson MD, Barnett HK, Bhuthimethee M, Koehler ME, Quinn TP. 2019. Artificial selection on reproductive timing in hatchery salmon drives a phenological shift and potential maladaptation to climate change. *Evolutionary Applications* 12: 1344–59.
- Todd, C. D., Friedland, K. D., MacLean, J. C., Whyte, B. D., Russell, I. C., Lonergan, M. E., & Morrissey, M. B. (2012). Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES Journal of Marine Science / Journal du Conseil*, 69, 1686-1698.
- Vähä, J.-P., Erkinaro, J., Niemelä, E., Primmer, C. R., Saloniemi, I., Johansen, M., ... Brørs, S. (2011). Temporally stable population-specific differences in run timing of one-sea-winter Atlantic salmon returning to a large river system. *Evolutionary Applications*, 4, 39-53. doi: 10.1111/j.1752-4571.2010.00131.x
- Valiente, A. G., Juanes, F., & Garcia-Vazquez, E. (2011). Increasing Regional Temperatures Associated with Delays in Atlantic Salmon Sea-Run Timing at the Southern Edge of the European Distribution. *Transactions of the American Fisheries Society*, 140, 367-373. doi: 10.1080/00028487.2011.557018
- Visser, M. E., & Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: The need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 2561-2569. doi: 10.1098/rspb.2005.3356
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., & Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 333-358. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2010). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (Statistics in Society)*, 173, 938-939. doi: 10.1111/j.1467-985X.2010.00663_9.x

Supporting Information

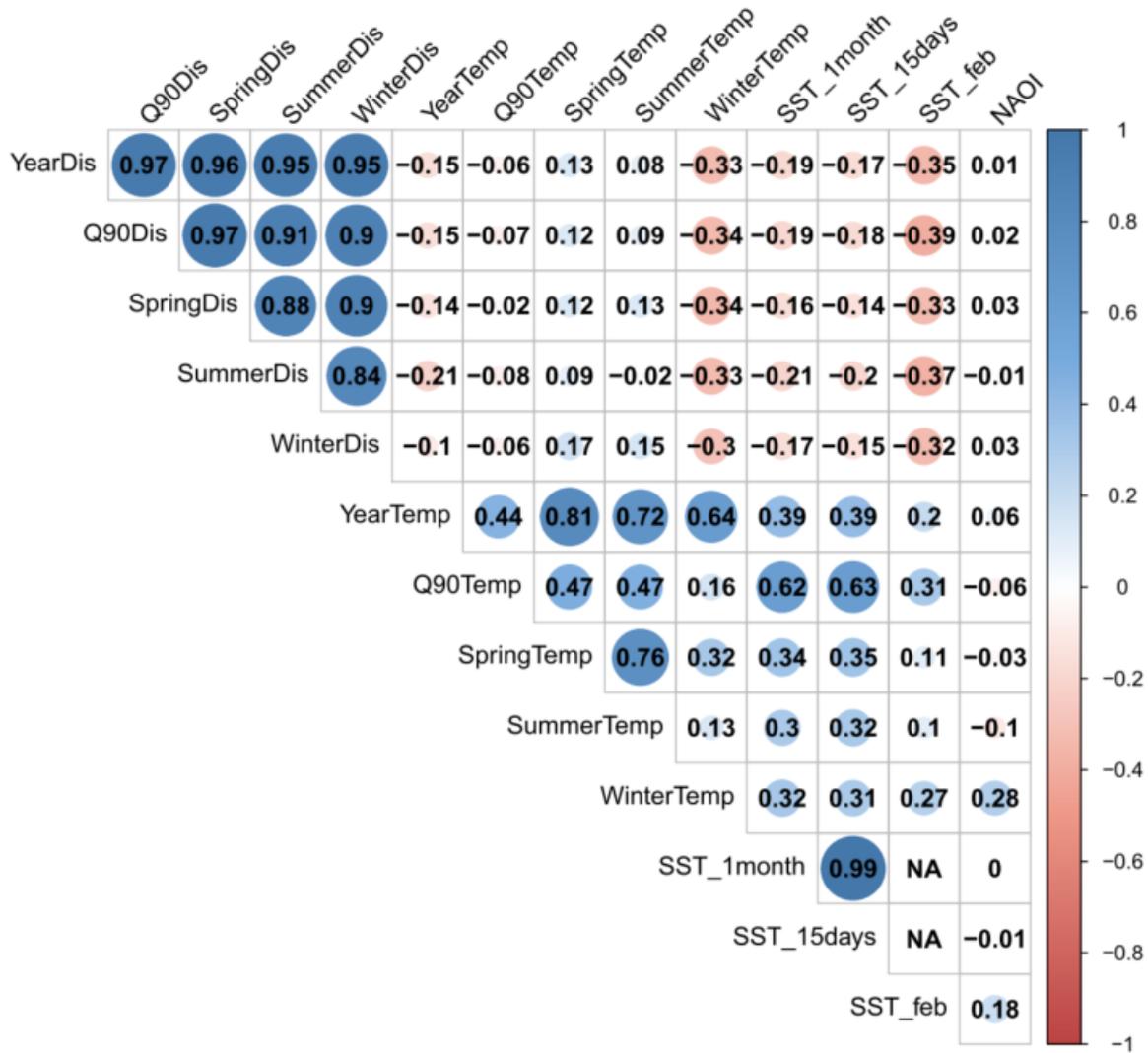


Figure S 1. Correlation matrix of environmental descriptors used in our analyses. YearDis=mean annual discharge, Q90Dis=mean discharge during the migration of 90% of taxa, SpringDis=mean discharge during spring, SummerDis=mean discharge during summer, WinterDis=mean discharge during winter, YearTemp=mean annual air temperature, Q90Temp=mean air temperature during the migration of 90% of taxa, SpringTemp=mean air temperature during spring, SummerTemp=mean air temperature during summer, WinterTemp=mean air temperature during winter, SST_1month=mean sea surface temperature during the month preceding passage of the taxa at monitoring stations, SST_15days=mean sea surface temperature during the two weeks preceding passage of the taxa at monitoring stations, SST_feb=mean sea surface temperature between February the 1st and the date of passage at monitoring stations, NAOI=mean North Atlantic Oscillation Index during winter.

Table S 1. Characteristics of the 40 monitoring stations.

Num	Station name	River	Catchment	Surf (km ²)	Year	Latitude	Dsea	Taxa
1	Eu	Bresle	Bresle	748	1984-2016	50.05	3.5	SAT, TRM
2	Breuil-en-Auge	Touques	Touques	1305	2005-2015	49.23	32	SAT, TRM
3	Claies-de-Vire	Vire	Vire	1969	2002-2015	49.18	31	ALA, LPM, SAT, TRM
4	May-sur-Orne	Orne	Orne	2932	2004-2016	49.11	25	ALA, LPM, SAT, TRM
5	Iffezheim	Rhin	Rhin	185000	2003-2015	48.83	643	ANGy, LPM, SAT, TRM
6	Gambenheim	Rhin	Rhin	185000	2006-2015	48.68	668	ANGy, SAT, TRM
7	Cerisel	Oir	Oir	86	1983-2016	48.63	26	SAT, TRM
8	Pont Rolland	Gouessant	Gouessant	284	2004-2013	48.52	1.8	ANGy
9	Kerhamon	Elorn	Elorn	280	2007-2016	48.46	17	ALA, SAT, TRM
10	Moulin du Vivier	Loysance	Loysance	1150	1996-2010	48.45	30	SAT
11	Châteaulin	Aulne	Aulne	1892	1999-2015	48.20	34	ALA, LPM, SAT
12	Moulin Neuf	Pont l'Abbé	Pont l'Abbé	127	2002-2016	47.89	10	ANGg, ANGy
13	Moulin des Princes	Scorff	Scorff	480	1993-2016	47.84	19	ALA, SAT
14	Malon	Vilaine	Vilaine	10400	1998-2008	47.80	79	ANGg, ANGy
15	Arzal	Vilaine	Vilaine	10400	1995-2016	47.50	1.6	ALA, ANGg, ANGy, LPM
16	Descartes	Creuse	Loire	117500	2007-2017	46.97	266	ALA, LPM, SAT
17	Decize	Loire	Loire	117500	1998-2017	46.84	609	ALA, LPM
18	Châtelleraut	Vienne	Loire	117500	2004-2017	46.81	282	ALA, ANGy, LPM
19	Boisse	Vendée	Sèvre	3650	1994-2013	46.45	41	ANGg, ANGy
20	Massigny	Vendée	Sèvre	3650	1994-2007	46.42	37	ANGg, ANGy
21	Boule d'Or Cinq Ab-	5 abbés	Sèvre	3650	1994-2013	46.39	37	ANGg, ANGy
22	Boule d'Or Vendée	Vendée	Sèvre	3650	1994-2013	46.39	37	ANGg, ANGy
23	Marais Pin	Sèvre niortaise	Sèvre	3650	2008-2017	46.32	125	ALA, ANGy
24	Enfreneaux	Sèvre niortaise	Sèvre	3650	1994-2017	46.32	15	ANGg, ANGy
25	Vichy	Allier	Loire	117500	1997-2017	46.14	692	ALA, ANGy, LPM, SAT
26	Poutès	Allier	Loire	117500	1986-2016	44.95	916	ANGy, SAT
27	Mauzac	Dordogne	Dordogne	23957	2004-2015	44.85	173	ALA, ANGy, LPM, SAT
28	Tuilères	Dordogne	Dordogne	23957	1993-2015	44.84	158	ALA, LPM, SAT, TRM
29	Golfech	Garonne	Garonne	28900	1993-2015	44.11	224	ALA, LPM, SAT, TRM

30	Bazacle	Garonne	Garonne	28900	1993-2015	43.60	327	ALA, ANGy, LPM, SAT,
31	Sorde-l'Abbaye	Gave d'Oloron	Gave d'Oloron	2456	1996-2012	43.53	52	SAT, TRM
32	Chopolo	Nive	Nive	1030	1999-2015	43.39	25	LPM, SAT, TRM
33	Artix	Gave de Pau	Gave de Pau	1160	2005-2016	43.38	100	ANGy, SAT, TRM
34	Halsou	Nive	Nive	1030	2000-2016	43.38	25	LPM, SAT
35	Uxondoa	Nivelle	Nivelle	241	1996-2017	43.36	11	ALA, SAT, TRM
36	Olha	Nivelle	Nivelle	241	1996-2017	43.34	16	SAT
37	Carbonne	Garonne	Garonne	28900	2000-2015	43.29	380	ANGy
38	Guerlain	Gave d'Oloron	Gave d'Oloron	2456	1996-2012	43.26	112	SAT, TRM
39	Chéraute	Saison	Saison	627	1996-2014	43.24	100	SAT, TRM
40	Soeix	Gave d'Aspe	Gave d'Aspe	505	1996-2017	43.16	127	SAT, TRM

Num: the station identification number (see Fig. 1). Surf (km²): catchment area in km². Year: the counting period for each station. Latitude is in °N. Dsea: distance to the sea in km. Taxa: diadromous taxa recorded and analysed in this study. ALA: *Alosa spp.*. ANGg: *Anguilla anguilla* – glass eel. ANGy: *Anguilla anguilla* – yellow eel. LPM: *Petromyzon marinus*. SAT: *Salmo salar*. TRM: *Salmo trutta*.

Table S 2. Complete models selected for each of the six taxa.

	Temperature						Sea surface Temperature			Discharge					NAOI	Random			
	M	Yr*PM	Sp	Sm	Wn	Q90	Yr	1mth	15d	1feb	Sp	Sm	Wn	Q90	Yr	Wn	RI	RS	VS
Alosa spp.	1	X	X					X			X					X	X	X	X
	2	X	X					X				X				X	X	X	X
	3	X	X					X					X			X	X	X	X
	4	X	X					X						X		X	X	X	X
	5	X	X					X							X	X	X	X	X
A. Anguilla - glass eel	1	X	X						X	X						X	X		X
	2	X	X						X		X					X	X		X
	3	X	X						X			X				X	X		X
	4	X	X						X					X		X	X		X
A. Anguilla - yellow eel	1	X	X						X					X		X			X
P. marinus	1	X	X					X			X					X	X	X	X
	2	X	X					X					X			X	X	X	X
S. salar	1	X		X				X			X					X	X	X	X
S. trutta	1	X	X					X				X				X	X	X	X

M: model number. Yr*PM: interaction between year and phenological metrics. Sp: mean spring (used for temperature and discharge). Sm: mean summer (used for temperature and discharge). Wn: mean winter (used for temperature, discharge and NAOI). Q90: mean during the passage of 90% of the migration (used for temperature and discharge). Yr: mean during the whole year (used for temperature and discharge). 1mth: mean during the month preceding the migration (used for sea surface temperature). 15d: mean during the 15 days preceding the migration (used for sea surface temperature). 1feb: mean between the 1st of February and the date of migration (used for sea surface temperature). NAOI: north Atlantic oscillation index. Random: the random part of the models. RI: random intercept with factor “Station”. RS: random slope with factor “phenological metrics”. VS: variance structure with factor “Station”

Table S 3. Estimates and relative variables importance (RVI) for the six averaging models. (% mod) is the percentage of models included the variable among all the competing models.

Species	Variable	Estimate	RVI (% mod.)
<i>Alosa spp.</i>	Y:SD	-0.63	1 (100)
	Y:MD	-0.37	1 (100)
	Y:ED	-0.14	1 (100)
	SST_1month	8.37	1 (100)
	SpringT	-5.43	1 (100)
	NAOI	-0.53	1 (100)
	Q90Dis	-0.004	0.59 (25)
	SpringDis	-0.001	0.21 (25)
	YrDis	-0.0007	0.11 (25)
<i>Anguilla Anguilla - glass eel</i>	SST_1feb	24.51	1 (100)
	SpringT	-9.46	1 (100)
	NAOI	-1.80	1 (100)
	SummerDis	0.002	0.18 (28)
	CMD	0.008	0.17 (28)
	YrDis	0.001	0.13 (14)
	SpringDis	0.0006	0.12 (14)
<i>Anguilla Anguilla - yellow eel</i>	WinterDis	0.0004	0.11 (14)
	SST_1feb	19.42	1 (100)
	SpringT	-6.59	1 (100)
	YrDis	0.039	1 (100)
<i>Petromyzon marinus</i>	CMD	-0.19	0.85 (66)
	SST_1month	7.52	1 (100)
	SpringT	-4.73	1 (100)
	NAOI	-0.55	1 (100)
	SpringDis	0.007	0.61 (50)
	Q90Dis	0.004	0.39 (50)
	CMD	-0.02	0.38 (50)
<i>Salmo salar</i>	CMD	-0.29	1 (100)
	SST_1month	11.13	1 (100)
	SummerT	-3.35	1 (100)
	SpringDis	0.02	1 (100)
	NAOI	-0.51	1 (100)
<i>Salmo trutta</i>	CMD	-0.26	1 (100)
	SST_1month	10.13	1 (100)
	SpringT	-5.99	1 (100)
	NAOI	-0.45	0.88 (50)

Y:SD = change in migration for the starting date (i.e., the Julian day when 5% of all individuals have migrated). Y:MD = change in migration for the median date (i.e., the Julian day when half of individuals have migrated). Y:ED = change in migration for the ending date (i.e., the Julian day when 95% of individuals have migrated). CMD: change in migration date in day per year. Q90Dis: mean discharge during the passage of 90% of the migration. SpringDis: mean discharge during the spring. SummerDis: mean discharge during the summer. WinterDis: mean discharge during the winter. YrDis: annual mean discharge. SST_1month: mean sea surface

temperature during the month preceding the migration. SST_1feb: mean sea surface temperature between 1 February and the date of passage of fish. SpringT: mean air temperature during the spring. SummerT: mean air temperature during the summer. NAOI: mean north Atlantic oscillation index during the winter.

4.3 Bibliographie

- Ahas, R. and Aasa, A. (2006). The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations. *International Journal of Biometeorology*, 51(1) :17–26.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., and Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation : climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1) :95–111.
- 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*. *Journal of Fish Biology*, 90(6).
- Beever, E. A., Hall, L. E., Varner, J., Loosen, A. E., Dunham, J. B., Gahl, M. K., Smith, F. A., and Lawler, J. J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(6) :299–308.
- Boisneau, C., Moatar, F., Bodin, M., and Boisneau, P. (2008). Does global warming impact on migration patterns and recruitment of Allis shad (*Alosa alosa* L.) young of the year in the Loire River, France? *Hydrobiologia*, 602 :179–186.
- Boucault, J. (2007). Etat des lieux de l'entretien des passes à poissons sur le bassin versant de la Loire. Technical report, LOGRAMI.
- Cobb, C. (2020). The Impact of Climate Change on the Migration Phenology of New England Anadromous River Herring and American Shad. *Honors Theses*.
- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Löf, A., and Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration : implications of environmental variation, life history, and sex. *Canadian Journal of Zoology*, 82(12) :1864–1870.
- Dempson, B., Schwarz, C. J., Bradbury, I. R., Robertson, M. J., Veinott, G., Poole, R., and Colbourne, E. (2016). Influence of climate and abundance on migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) among rivers in Newfoundland and Labrador. *Ecology of Freshwater Fish*, 26 :247–259.
- Dunn, P. O. and Møller, A. P. (2014). Changes in breeding phenology and population size of birds. *Journal of Animal Ecology*, 83(3) :729–739.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J. M., and Acou, A. (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels : Toward a general theory. In Aida, K., Tsukamoto, K., and Yamauchi, K., editors, *Eel biology*, pages 181–190. Springer, Tokyo.
- Ficetola, G. F. and Maiorano, L. (2016). Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia*, 181(3) :683–693.
- Flitcroft, R. L., Lewis, S. L., Arismendi, I., LovellFord, R., Santelmann, M. V., Safeeq, M., and Grant, G. (2016). Linking Hydroclimate to Fish Phenology and Habitat Use with Ichthyographs. *PLOS ONE*, 11(12).

- Herbold, B., Carlson, S. M., Henery, R., Johnson, R. C., Mantua, N., McClure, M., Moyle, P. B., and Sommer, T. (2018). Managing for Salmon Resilience in California's Variable and Changing Climate. *San Francisco Estuary and Watershed Science*, 16(2).
- Hodgson, S., Quinn, T. P., Hilborn, R., Francis, R. C., and Rogers, D. E. (2006). Marine and freshwater climatic factors affecting interannual variation in the timing of return migration to fresh water of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography*, 15(1) :1–24.
- Jellyman, D. J. and Briand, C. (2016). Early Life History and Recruitment. In Ta-kaomi, A., editor, *Biology and Ecology of Anguillid Eels*.
- Jones, K. K., Cornwell, T. J., Bottom, D. L., Stein, S., and Anlauf-Dunn, K. J. (2018). Population Viability Improves Following Termination of Coho Salmon Hatchery Releases. *North American Journal of Fisheries Management*, 38(1) :39–55.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2009). Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology*, 74(3) :621–638.
- 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. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(12) :2392–2400.
- Keefer, M. L., Peery, C. A., and Caudill, C. C. (2008). Migration Timing of Columbia River Spring Chinook Salmon : Effects of Temperature, River Discharge, and Ocean Environment. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(4) :1120–1133.
- Kennedy, R. J. and Crozier, W. W. (2010). Evidence of changing migratory patterns of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in the River Bush, Northern Ireland, and possible associations with climate change. *Journal of Fish Biology*, 76(7) :1786–1805.
- Kovach, R. P., Ellison, S. C., Pyare, S., and Tallmon, D. A. (2015). Temporal patterns in adult salmon migration timing across southeast Alaska. *Global Change Biology*, 21(5) :1821–1833.
- Kovach, R. P., Gharrett, A. J., and Tallmon, D. A. (2012). Genetic change for earlier migration timing in a pink salmon population. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279(1743) :3870–3878.
- Kuczynski, L., Chevalier, M., Laffaille, P., Legrand, M., and Grenouillet, G. (2017). Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. *PLOS ONE*, 12(4) :1–13.
- Laffaille, P., Baisez, A., Rigaud, C., and Feunteun, E. (2004). Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh : A contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands*, 24(3) :642–651.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault, A., and Lek, S. (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish*, 12(4) :254–264.

- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Besse, T., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barra-cou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Corre, J., Croguennec, E., Mikaélian, S. D., Josset, Q., Le Gurun, L., Schaeffer, F., Toussaint, R., and Laffaille, P. (2020). Diadromous fish modified timing of upstream migration over the last 30 years in France. *Freshwater Biology*, 0.
- Lynch, A. J., Myers, B. J. E., Chu, C., Eby, L. A., Falke, J. A., Kovach, R. P., Krabben-hoft, T. J., Kwak, T. J., Lyons, J., Paukert, C. P., and Whitney, J. E. (2016). Climate Change Effects on North American Inland Fish Populations and Assemblages. *Fisheries*, 41(7) :346–361.
- Manhard, C. V., Joyce, J. E., and Gharrett, A. J. (2017). Evolution of phenology in a salmonid population : a potential adaptive response to climate change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(10) :1519–1527.
- Martins, E. G., Hinch, S. G., Cooke, S. J., and Patterson, D. A. (2012). Climate effects on growth, phenology, and survival of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) : a synthesis of the current state of knowledge and future research directions. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(4) :887–914.
- Miller-Rushing, A. J., Inouye, D. W., and Primack, R. B. (2008). How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of popu-lation size and sampling frequency. *Journal of Ecology*, 96(6) :1289–1296.
- Møller, A. P., Rubolini, D., and Lehikoinen, E. (2008). Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42) :16195–16200.
- Morita, K. (2018). Earlier migration timing of salmonids : an adaptation to climate change or maladaptation to the fishery? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(3) :475–479. Publisher : NRC Research Press.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J. H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G. O., Jons-son, B., Dempson, B., Russell, I. C., Jensen, A. J., Baglinière, J.-L., Dionne, M., Arm-strong, J. D., Romakkaniemi, A., Letcher, B. H., Kocik, J. F., Erkinaro, J., Poole, R., Rogan, G., Lundqvist, H., and MacLean, J. C. (2014). Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of At-lantic salmon (*Salmo salar*). *Global Change Biology*, 20(1) :61–75.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9) :1860–1872.
- Pinter, K., Epifanio, J., and Unfer, G. (2019). Release of hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) as a threat to wild populations? A case study from Austria. *Fisheries Research*, 219.
- Quinn, T. P., Unwin, M. J., and Kinnison, M. T. (2000). Evolution of Temporal Iso-lation in the Wild : Genetic Divergence in Timing of Migration and Breeding by Introduced Chinook Salmon Populations. *Evolution*, 54(4).
- Réale, D., McAdam, A. G., Boutin, S., and Berteaux, D. (2003). Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 270(1515) :591–596.

- Satterthwaite, W. H. and Carlson, S. M. (2015). Weakening portfolio effect strength in a hatchery-supplemented Chinook salmon population complex. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72(12) :1860–1875. Publisher : NRC Research Press.
- 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. Number : 7298 Publisher : Nature Publishing Group.
- Springborn, M. R., Faig, A., Dedrick, A., and Baskett, M. L. (2020). Beyond Biomass : Valuing Genetic Diversity in Natural Resource Management. *American Journal of Agricultural Economics*, 102(2) :607–624.
- Staudinger, M. D., Mills, K. E., Stamieszkin, K., Record, N. R., Hudak, C. A., Allyn, A., Diamond, A., Friedland, K. D., Golet, W., Henderson, M. E., Hernandez, C. M., Huntington, T. G., Ji, R., Johnson, C. L., Johnson, D. S., Jordaan, A., Kocik, J., Li, Y., Liebman, M., Nichols, O. C., Pendleton, D., Richards, R. A., Robben, T., Thomas, A. C., Walsh, H. J., and Yakola, K. (2019). It's about time : A synthesis of changing phenology in the Gulf of Maine ecosystem. *Fisheries Oceanography*, 28(5) :532–566.
- Sturrock, A. M., Carlson, S. M., Wikert, J. D., Heyne, T., Nusslé, S., Merz, J. E., Sturrock, H. J. W., and Johnson, R. C. (2020). Unnatural selection of salmon life histories in a modified riverscape. *Global Change Biology*, 26(3) :1235–1247.
- Sturrock, A. M., Satterthwaite, W. H., Cervantes-Yoshida, K. M., Huber, E. R., Sturrock, H. J. W., Nusslé, S., and Carlson, S. M. (2019). Eight Decades of Hatchery Salmon Releases in the California Central Valley : Factors Influencing Straying and Resilience. *Fisheries*, 44(9) :433–444.
- Weiskopf, S. R., Rubenstein, M. A., Crozier, L. G., Gaichas, S., Griffis, R., Halofsky, J. E., Hyde, K. J. W., Morelli, T. L., Morisette, J. T., Muñoz, R. C., Pershing, A. J., Peterson, D. L., Poudel, R., Staudinger, M. D., Sutton-Grier, A. E., Thompson, L., Vose, J., Weltzin, J. F., and Whyte, K. P. (2020). Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. *Science of The Total Environment*, 733.

Chapitre 5

Synchronismes des effectifs et de la phénologie migratoire des poissons amphihalins



La Lamproie marine

Sommaire

5.1	Résumé du chapitre	163
5.2	Article 4 — Synchronisme des effectifs et de la phénologie migratoire des poissons amphihalins plus élevé au sein des bassins-versants qu'à l'échelle nationale	168
5.3	Bibliographie	206

5.1 Résumé du chapitre

Les deux chapitres précédents nous ont permis d'une part, de mettre en évidence des tendances contrastées dans l'évolution des comptages des poissons amphihalins en France (chapitre 3), et d'autre part de mettre en évidence un décalage des calendriers de migration pour des arrivées plus précoces (chapitre), lors des migrations de montaisons. Ces modifications de calendriers ne semblent pas liées à l'évolution des comptages ou à la taille des effectifs migrants des différentes populations (Figure 1), mais plutôt aux paramètres environnementaux tels que l'indice d'oscillation Nord-Atlantique (NAOI), la température de surface de la mer (SST), la température de l'air (pris comme proxy de la température des rivières) et le débit des rivières. Ces modifications pourraient donc être liées aux changements climatiques dont de nombreuses études ont attesté de son empreinte sur la biodiversité (*par ex.* Parmesan and Yohe, 2003; Urban, 2015; Cloern *et al.*, 2016).

Une question importante lorsqu'on examine l'impact du changement climatique sur la biodiversité est celle de la résilience des espèces (Elmqvist *et al.*, 2003; Sgrò *et al.*, 2011; Moritz and Agudo, 2013; Waldman *et al.*, 2016). Plusieurs études ont mis en évidence un lien entre résilience et diversité des phénotypes au sein des populations (Elmqvist *et al.*, 2003; Hilborn *et al.*, 2003; Schindler *et al.*, 2010). Ainsi, une espèce ayant une grande diversité de traits phénotypiques pourrait avoir une meilleure résilience face aux changements climatiques puisqu'elle sera plus en mesure de s'adapter à ces changements. De même, le fonctionnement en métapopulation confère aux espèces de plus grandes chances de résilience puisqu'une population en déclin peut être « secourue » par une population géographiquement proche ayant une bonne dynamique de population, ce qui favorise le maintien de la métapopulation. Cependant, certaines études ont indiquées que le changement climatique pouvait avoir pour effet de synchroniser plus fortement à la fois les individus et les populations (Ong *et al.*, 2016; Olmos *et al.*, 2020). Or cette synchronisation pourrait venir réduire la résilience des métapopulations puisqu'elle homogénéiserait les réponses.

Dans ce chapitre, nous nous sommes ainsi intéressé au synchronisme qui pourrait exister dans les comptages et les dates de migration des poissons amphihalins en France, afin d'avoir une idée de sa force et de son étendue spatiale. Nous avons également cherché à déterminer si ce synchronisme était lié aux paramètres environnementaux tels que la SST, la température ou le débit. En effet, une large littérature existe sur l'influence des paramètres environnementaux sur la synchronie (*par ex.* Moran, 1953; Ranta *et al.*, 1997; Hudson and Cattadori, 1999; Hansen *et al.*, 2020). Ce concept, appelé « effet Moran », pose l'hypothèse que le synchronisme des populations est corrélé aux synchronismes des paramètres environnementaux. Ce synchronisme environnemental jouant à large échelle, il serait à l'origine de synchronisation également à large échelle (voir section 1.5.2 de l'introduction générale pour plus de détails sur l'« effet Moran »). Si de nombreuses études se sont intéressées à la synchronisation des dynamiques de population, relativement peu d'études existent sur des espèces amphihalines autre que le saumon (*par ex.* Isaak *et al.*, 2003; Rogers and Schindler, 2008; Olmos *et al.*, 2020). De plus, très peu d'études se sont intéressées à la synchronisation des calendriers de migration chez ces espèces amphihalines (mais voir Kovach *et al.* 2015). Pour tester ces relations, notre jeu de données était constitué des deux jeux de données des chapitres 3 et 4 et portait sur 46 stations de comptage localisées dans 31 rivières.

Les résultats de synchronie des calendriers de migration étant assez proches entre les trois métriques phénologiques (*c.-à-d.* date de début, date médiane et date de fin de migration, voir Annexe de l'article 4 — section 5.2), nous ne présenterons ici que les résultats pour les dates médianes de migration.

Les résultats indiquent qu'à l'échelle nationale, toutes les synchronies sur les comptages sont significatives, sauf pour les anguilles jaunes, et varient entre 0.11 (civelle) et 0.24 (aloses). Le fait que le coefficient de corrélation de Spearman des aloses soit le plus élevé au niveau national est cohérent avec les résultats présentés dans le chapitre 3, montrant une homogénéisation de l'évolution des effectifs d'alose en France sur les 10 dernières années (*c.-à-d.* rétrécissement de l'intervalle de confiance autour de l'évolution moyenne des comptages). Pour les dates de migration, toutes les corrélations sont significatives quel que soit le taxon ou l'échelle spatiale considéré. À l'échelle nationale, les corrélations sont comprises entre 0.08 (saumon atlantique) et 0.30 (lamproie marine).

Le synchronisme est toujours plus élevé à l'échelle intra-bassin qu'aux deux autres échelles, que ce soit pour les comptages ou pour les dates de migration (sauf pour la date de migration de la lamproie marine). À cette échelle (*c.-à-d.* intra-bassin), tous les coefficients de corrélation sont significatifs (sauf pour les comptages d'anguille) et varient entre 0.21 (saumon) et 0.61 (civelle). Cela signifie que le synchronisme est plus fort entre stations d'un même bassin-versant et laisse penser que les facteurs synchronisants (ou au moins une partie d'entre eux) sont majoritairement présents à une échelle locale.

Les analyses sur la distance de synchronie mettent en évidence, que ce soit pour les comptages ou les dates de migration, une diminution de la synchronie avec l'augmentation de la distance entre stations. Cela est cohérent avec nos premières analyses indiquant un synchronisme plus fort entre stations d'un même bassin-versant. À partir des GAMs développés pour chaque taxon, nous avons pu identifier la distance à laquelle le synchronisme entre stations s'annule. Cette distance varie entre 17 km (civelle) et 2 000 km (truite de mer) pour les comptages et entre 165 km (civelle) et 1 800 km (lamproie marine) pour la date de migration. Le synchronisme ne s'annule jamais pour les aloses et le saumon atlantique sur la gamme de distance testée (1 380 km et 2 590 km, respectivement), indiquant que la synchronie est présente au moins à une échelle nationale, potentiellement européenne. Ces analyses sur l'étendue spatiale des synchronismes laissent ainsi penser qu'à l'exception des civelles, les facteurs synchronisant les comptages et les dates de migrations agissent à une échelle plus large que celle des bassins-versants. Ce résultat est contradictoire avec celui de l'analyse des coefficients de Spearman et pourrait indiquer que les facteurs synchronisants sont multiples et opèrent à différentes échelles. Néanmoins, bien que l'étendue spatiale des synchronismes dépasse l'échelle des bassins-versants, l'intensité du synchronisme (coefficient de corrélation de Spearman) est plus fort à l'échelle intra-bassin et diminue avec la distance.

Enfin, les modèles liant l'intensité du synchronisme (*c.-à-d.* moyennes des synchronies à l'échelle de chaque station pour chaque taxon) aux variables environnementales mettent en évidence l'influence des températures à la fois sur le synchronisme des comptages et des dates de migration, ainsi que l'influence des débits pour

les dates de migration. Ainsi, les stations avec des températures moyennes au printemps plus élevées, présentent une intensité de synchronisme plus fort. L'influence du débit est quant à lui inverse. Les stations ayant des débits plus faibles au printemps, présentent une synchronie plus élevée dans les dates de migration. L'effet des faibles débits sur le synchronisme des dates de migration semble contre-intuitif, puisque c'est un paramètre connu pour influencer les migrations voire même les déclencher (*par ex.* Jonsson, 1991; Quinn *et al.*, 1997; Milner *et al.*, 2012). Une hypothèse serait que ce paramètre sépare, dans notre jeu de données à l'échelle française, les stations entre grands et petits bassins-versants, avec une synchronie plus élevée dans les petits bassins-versant ayant des débits plus faibles que dans les grands bassins-versants (Loire, Rhin, Garonne-Dordogne).

Isaak *et al.* (2003) ont mis en évidence dans leur étude sur le saumon quinnat une augmentation de la synchronie des abondances avec le déclin des populations. La population déclinant, la probabilité d'observer des réponses variées des individus aux changements de l'environnement diminue (Elmqvist *et al.*, 2003; Moore *et al.*, 2010), conduisant à l'homogénéisation (*c.-à-d.* synchronisation) des dynamiques de population. Dans le chapitre 3, nous avons étudié l'évolution des comptages des poissons amphihalins en France. Parmi les taxons étudiés, les aloses étaient le taxon montrant le plus fort déclin, avec un rétrécissement de l'intervalle de confiance autour de la moyenne sur les 10 dernières années, témoignant d'une diminution de la variabilité des comptages entre stations sur cette période. Les aloses, sont également le taxon pour lequel nous avons mis en évidence le plus fort synchronisme à l'échelle nationale et intra-bassin. La figure 5.1a met en relation évolution des comptages et synchronisme des comptages. De façon générale, nous observons une tendance (non-significative) à l'augmentation de la synchronie avec la diminution de la taille des populations ($r^2=0.42$; $pvalue=0.2$), en adéquation avec les résultats d'Isaak *et al.* (2003). Ainsi, l'étude des synchronismes des dynamiques de population semble intéressante pour identifier des populations à risque qui seraient à la fois en déclin et avec un synchronisme élevé, rendant la population plus fragile encore. La figure 5.1b montre le lien entre synchronisme et évolution des dates médianes de migration ($r^2=0.38$; $pvalue=0.2$). Plus les taxons ont modifié leur calendrier de migration (pour des arrivées plus précoces), moins le niveau de synchronisme est élevé. On note cependant que les aloses qui ont le plus modifié leur calendrier de migration (parmi les taxons étudiés) ont également un fort niveau de synchronisme de leur calendrier de migration, et s'intègre donc assez mal dans cette relation linéaire.

La tendance à l'augmentation du synchronisme avec le déclin des populations que nos résultats semblent corroborer, incite à encourager la mise en place de mesures de gestion visant à limiter le synchronisme entre les populations (Isaak *et al.*, 2003) afin de réduire le risque d'extinction de ces taxons menacés et déjà soumis à de nombreuses pressions. Les mesures de gestion possibles incluent : (i) la diversification des habitats (Isaak *et al.*, 2003; Moore *et al.*, 2010), par exemple en ne concentrant pas tous les efforts de restauration d'une population sur une rivière donnée, mais en cherchant à diversifier, quand cela est possible, les efforts de restauration sur plusieurs rivières afin d'encourager l'émergence de réponses variées des individus, (ii) la préservation des processus naturels (par exemple, le débit naturel des rivières) qui contribuent à favoriser l'émergence de réponses variées (Moore *et al.*, 2010), et (iii) une vigilance particulière par rapport aux programmes de soutien des effectifs par empoissonnement de façon à ce que les géniteurs de retour sur frayère ne soient

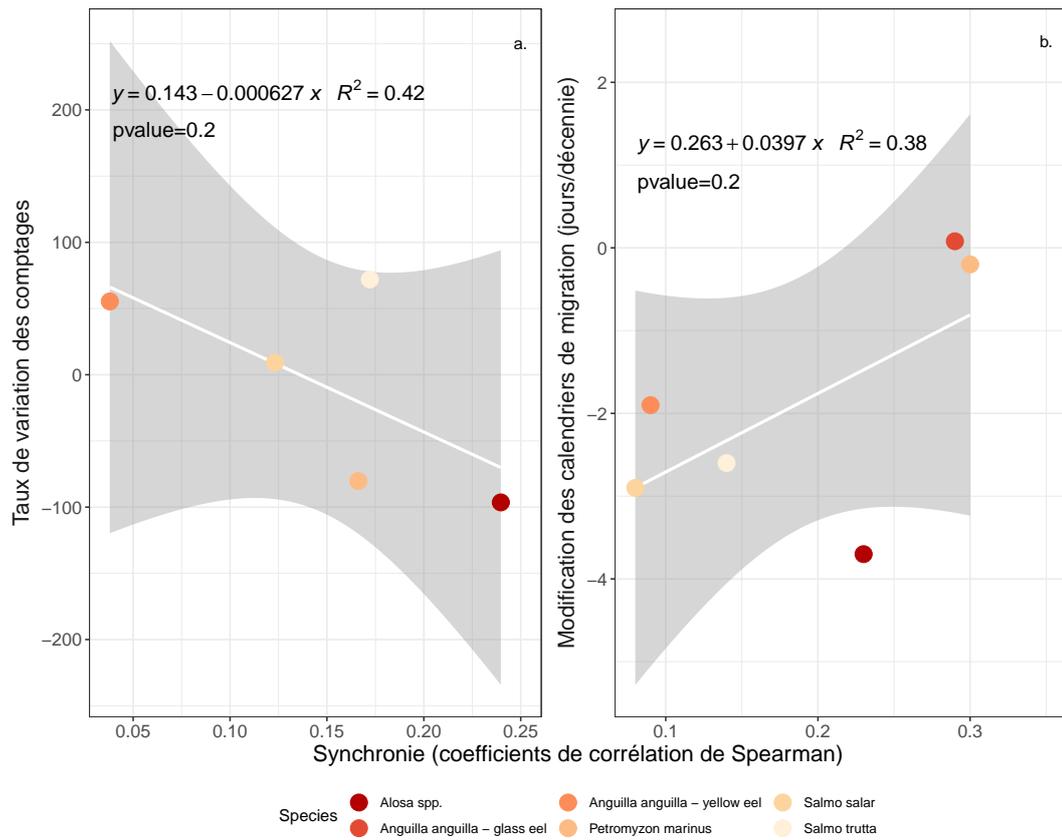


FIGURE 5.1 – Régression linéaire entre synchronisme et a) taux de variation des comptages calculé entre la 1^{ère} et la 3^{ème} décennie, b) l'évolution des dates médianes de migration en jours/décennie.

pas majoritairement d'origine d'élevage (Moore *et al.*, 2010). En effet, les poissons issus d'élevage présenteraient une diversité génétique moindre (Duong and Scribner, 2018; Pinter *et al.*, 2019), et pourraient donc diminuer la diversité de réponses des individus, participant ainsi à l'augmentation du synchronisme.

**5.2 Article 4 — Synchronisme des effectifs et de la phéno-
logie migratoire des poissons amphihalins plus élevé au
sein des bassins-versants qu'à l'échelle nationale**



Legrand et al. en préparation.

1 **Full title: Abundance and phenology of diadromous fish are more synchronous within**
2 **catchments than between catchments**

3 Authors: Marion Legrand^{1,2}, Cédric Briand³, Laëtitia Buisson², Mathieu Chevalier, Gwenaël
4 Artur⁴, Didier Azam⁵, Aurore Baisez¹, Nicolas Bourré⁶, Laurent Carry⁷, Anne-Laure Caudal⁸,
5 Fabien Charrier⁹, Eric Croguennec¹⁰, Benoît Dartau¹¹, Sophie Der Mikaélian¹², Sébastien
6 Grall¹³, Quentin Josset^{14,18}, Laëtitia Le Gurun¹⁵, Frédéric Schaeffer¹⁶, Romuald Toussaint¹⁷ and
7 Pascal Laffaille²

8

9 Authors' affiliations:

- 10 1- Loire Grands Migrateurs (LOGRAMI), 5, avenue Buffon, Orléans, France
11 2- Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, Université de Toulouse, CNRS,
12 INP, UPS, Toulouse, France
13 3- Etablissement Public Territorial du Bassin de la Vilaine (EPTB Vilaine), Boulevard de
14 Bretagne, La Roche-Bernard, France
15 4- Fédération de l' Ille-et-Vilaine pour la pêche et la protection du milieu aquatique,
16 Maison éclusière de la Pêchetière, Hédé-Bazouges, France
17 5- Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UE 1036 Ecologie et
18 Ecotoxicologie aquatique U3E, Pôle GEST'AQUA, 65 rue de Saint Briec, Rennes,
19 France
20 6- Fédération du Finistère pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 4 allée Loeiz
21 Herrieu, Quimper, France
22 7- Migrateurs Garonne Dordogne (MIGADO), 18 ter rue de la Garonne, Le Passage,
23 France
24 8- Fédération du Morbihan pour la pêche et la protection du milieu aquatique, 3 Rue
25 Marcel Dassault, Saint-Avé, France

- 26 9- Fish-Pass, 16 rue de la plaine, Laillé, Bretagne, France
- 27 10- Syndicat Mixte d'Aménagement Touristique de l'Aulne et de l'Hyères (SMATAH),
28 Maison éclusière de Bizernig, Chateauneuf du Faou, France
- 29 11- Migrateurs Adour, Nivelle et cours d'eau côtiers (MIGRADOUR), 74 route de la
30 chapelle de Rousse, Gan, France
- 31 12- Parc Naturel Régional du Marais Poitevin (PNR Marais Poitevin), 2 rue de l'Eglise,
32 Coulon, France
- 33 13- Seine-Normandie Grands Migrateurs (SEINORMIGR)
- 34 14- Office Français de la Biodiversité (OFB), pôle GEST'AQUA, Rennes, France
- 35 15- Bretagne Grands Migrateurs (BGM), Maison éclusière de la Pêchetière, Hédé-
36 Bazouges, France
- 37 16- Saumon Rhin (ASR), RD228 Lieu dit « la Musau », Oberschaeffolsheim, France
- 38 17- Lamballe Terre et Mer, 41 rue Saint Martin, Lamballe, France
- 39 18- Management of diadromous fish in their environment, OFB, INRA, Agrocampus Ouest,
40 Université de Pau et des Pays de l'Adour UPPA, Rennes, France

41

42 Corresponding author:

43 ML: tableau-salt-loire@logrami.fr, 5 avenue Buffon 45000 Orléans, +33236174296

44

45 Short title: Synchrony in abundance and phenology of diadromous fish

46

47 **Abstract**

48 Spatial synchrony in population dynamics has been observed for a wide range
49 of taxa. Studying the intensity and the spatial scale of synchrony is important since
50 higher synchrony in population dynamics may result in a higher risk of extinction of
51 metapopulation. Diadromous fish are generally declining in both abundance and
52 range, and usually considered to be structured in metapopulation. Besides, these
53 species are characterized by long migration between river and sea, and vice versa, to
54 fulfil their life cycle. In our study, we investigated the synchrony in the counts and the
55 timing of upstream migration for five diadromous taxa: *Alosa spp.*, *Anguilla anguilla*,
56 *Petromyzon marinus*, *Salmo salar* and *Salmo trutta*. We used data from 46 counting
57 stations in France, located on 31 rivers. First, we determined the spatial scale of
58 synchrony (from river to national scale). Then, we studied the link between synchrony
59 of counts and timing of migration, and synchrony of three environmental factors known
60 to influence population or migratory dynamics of diadromous fish: temperature, river
61 discharge and sea surface temperature. We found contrasting synchrony between
62 taxa and spatial scales. We highlighted that regional synchrony could be strong, but
63 weak to moderate at the national level. Except for glass eel, the synchrony distance
64 extended beyond catchment borders, suggesting that synchrony is driven by factors
65 acting at large scale. Models relating the synchrony of counts and migration to
66 environmental parameters highlighted a link with temperature and river discharge. In
67 particular, the warmest counting stations appeared to be the ones showing the
68 strongest synchrony. In a context of global change, these results are crucial for fish
69 population management as they indicated that measures that will limit this synchrony
70 should be favoured. For instance, the diversification of habitats, the natural
71 management of river discharge in the catchments and a cautious approach to stocking

72 programs (so that fish from hatcheries are not overly represented on the spawning
73 areas), are all recommendations to consider.

74

75 Keywords: counts, timing migration, temperature, river discharge, spatial scale, France

76 **Introduction**

77 Diadromous fish are species with complex life cycles in both marine and
78 freshwater environments (Myers, 1949). They are known to be declining in France
79 (Legrand *et al.*, 2020) and in many parts of the world (e.g. Limburg and Waldman,
80 2009; Waldman *et al.*, 2016; Gozlan *et al.*, 2019), and some are even classified as rare
81 or endangered in the red list of threatened species in France (i.e. *Anguilla anguilla*,
82 *Alosa alosa*, *Petromyzon marinus*) (Costa-Dias *et al.*, 2009; UICN Comité français *et*
83 *al.*, 2019). Indeed, they face a large number of pressures such as (i) habitat
84 fragmentation and river discharge regulation due to barriers and dams (Larinier, 2001;
85 Brown *et al.*, 2013; Wu *et al.*, 2015; Puijtenbroek *et al.*, 2019), (ii) fishing in the different
86 habitats used (i.e. sea, estuary, and freshwater) (Stratoudakis *et al.*, 2016; Nicola *et*
87 *al.*, 2018), (iii) pollution, mainly in estuaries (i.e. silt plugs) but also throughout their
88 migration path into freshwater (Maes *et al.*, 2008; Nilsen *et al.*, 2015) and (iv) predation
89 and competition with other species including invasive species (Boulêtreau *et al.*, 2018;
90 Guillerault *et al.*, 2019). Climate change adds to the previous pressures by modifying
91 the climatic conditions encountered both in freshwater and at sea. Climate change
92 includes increasing water temperatures, changes in precipitation, sea-level rise, and
93 increased frequency and intensity of some extreme climatic events leading to
94 increased climate variability (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018).
95 These modifications are likely to impact biodiversity in many ways (e.g. Parmesan,
96 2003; Urban, 2015; Cloern *et al.*, 2016) such as species range shifts (Lassalle and
97 Rochard, 2009; Jones and Cheung, 2015; Maire *et al.*, 2019), modifications in the
98 timing of key-life events (e.g. migration, reproduction) (e.g. Ahas and Aasa, 2006;
99 Brown *et al.*, 2016; Thackeray *et al.*, 2016) or changes in spatial synchrony in

100 population (i.e. Moran effect) (Moran, 1953; Chevalier *et al.*, 2015; Ong *et al.*, 2016;
101 Olmos *et al.*, 2020).

102 Spatial synchrony in population dynamics (i.e. where fluctuation of populations
103 in time are similar in different locations) has been observed for a wide range of taxa
104 including birds (Cattadori *et al.*, 1999; Paradis *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2003; Eberhart-
105 Phillips *et al.*, 2016), insects (Pollard, 1991; Peltonen *et al.*, 2002; Franzén *et al.*, 2013),
106 mammals (Grenfell *et al.*, 1998; Haydon *et al.*, 2001; Mallory *et al.*, 2018), fishes
107 (Cattanéo *et al.*, 2003; Cheal *et al.*, 2007; Chevalier *et al.*, 2014), and plants (Crawley
108 and Brown, 2004; Kiviniemi and Löfgren, 2009; Cavanaugh *et al.*, 2013). Studying the
109 extent of spatial synchrony as well as identifying its drivers is important to better
110 understand the fluctuations in the abundance of the populations studied (Koenig,
111 1999). This is particularly essential for diadromous fish (mainly for anadromous
112 species) because they are structured in metapopulations (Jones, 2006; Schtickzelle
113 and Quinn, 2007; Waldman *et al.*, 2016). Several authors have highlighted an increase
114 in the risk of extinction of metapopulations with synchrony (Heino *et al.*, 1997; Benton
115 *et al.*, 2001; Kiviniemi and Löfgren, 2009) as synchrony reduces the possibility that a
116 declining population is "rescued" by a geographically close one (Harrison and Quinn,
117 1989; Chevalier, 2014; Black *et al.*, 2018). Besides, if all populations respond similarly
118 to the change in the environment, the diversity of responses is thus reduced and the
119 vulnerability of the metapopulation is increased.

120 Four main drivers of populations synchrony have been suggested: (i) dispersal
121 of individuals, as movements allow the exchange of individuals between populations,
122 (ii) spatial correlation of environmental conditions, as spatially distant populations are
123 exposed to similar environmental conditions acting at large spatial scale and affect
124 them in the same way (i.e. the Moran effect), (iii) trophic interactions with populations

125 of other species that are themselves spatially synchronous or mobile, and (iv) in some
126 cases, commercial exploitation which can drastically reduce biomass on a large scale
127 (Ranta *et al.*, 1995; Haydon and Steen, 1997; Myers and Worm, 2003; Liebhold *et al.*,
128 2004; Frank *et al.*, 2016; Bergerot *et al.*, 2019; Hansen *et al.*, 2020). Among the drivers
129 influencing synchrony at large spatial scale, the “Moran effect” has been the most
130 studied (Moran, 1953; Koenig, 2002; Hansen *et al.*, 2020). This theory implies that
131 populations that are closer to each other in space should experience more similar
132 environmental fluctuations than those which are more distant, and therefore that the
133 synchrony decreases with geographical distance (Mueter *et al.*, 2002; Moore *et al.*,
134 2010; Rogers and Schindler, 2011; Hansen *et al.*, 2020).

135 Identifying drivers of spatial synchrony in populations can be complex because
136 these drivers are tangled (Liebhold *et al.*, 2004; Chevalier, 2014). Nevertheless,
137 identifying the spatial scale at which synchrony occurs may provide important
138 information for the management of species. Indeed, depending on the spatial scale of
139 the mechanisms involved in the synchrony of populations, the probability of extinction
140 can vary (Hanski and Woiwod, 1993; Heino *et al.*, 1997; Chevalier, 2014). For instance,
141 if population synchrony is high at large scale, this could suggest that global drivers,
142 likely related to large scale environmental factors (e.g., climate) may be important
143 ones. Persistence of metapopulation can be at risk as different populations respond in
144 a same way to the same cues. In contrast, if population synchrony is high at fine scale,
145 this could indicate that synchrony is more related to local factors such as management
146 (e.g. water management, local fisheries), and affects only spatially close populations.

147 Diadromous fish are characterized by seasonal migration to complete their life
148 cycle. Timing of migration is known to be related to environmental factors such as
149 temperature and water discharge (Jonsson and Ruud-Hansen, 1985; Keefer *et al.*,

150 2008; Crozier *et al.*, 2011), and affects survival (Orell *et al.*, 2007; Costa-Dias *et al.*,
151 2009). Despite the recognized importance of timing of migration, few studies have
152 examined its spatial synchrony between different populations (but see Orell *et al.*,
153 2007; Kovach *et al.*, 2015). Yet, it may help to understand population dynamics.
154 Indeed, migration must take place during an optimal period enabling to maximize
155 survival at all stages. If the migration between different populations is highly
156 synchronised due to environmental parameters acting on adults at sea for instance, it
157 is possible that this might cause a shift in the temporal window suitable for reproduction
158 or larvae growth, thus reducing the *fitness*.

159 The objectives of our study was first to test whether populations of diadromous
160 fish in France were synchronised, and then to identify at which spatial scale synchrony
161 occurs. Both potential synchrony in fish abundance and timing of upstream migration
162 were studied. Our last objective was to identify the main drivers of the highlighted
163 synchrony between populations of diadromous fish in France. Consequently, we
164 analysed the link between synchrony of counts and timing of migration, and synchrony
165 of three environmental factors known to influence population or migratory dynamics of
166 diadromous fish: temperature, river discharge and sea surface temperature.

167

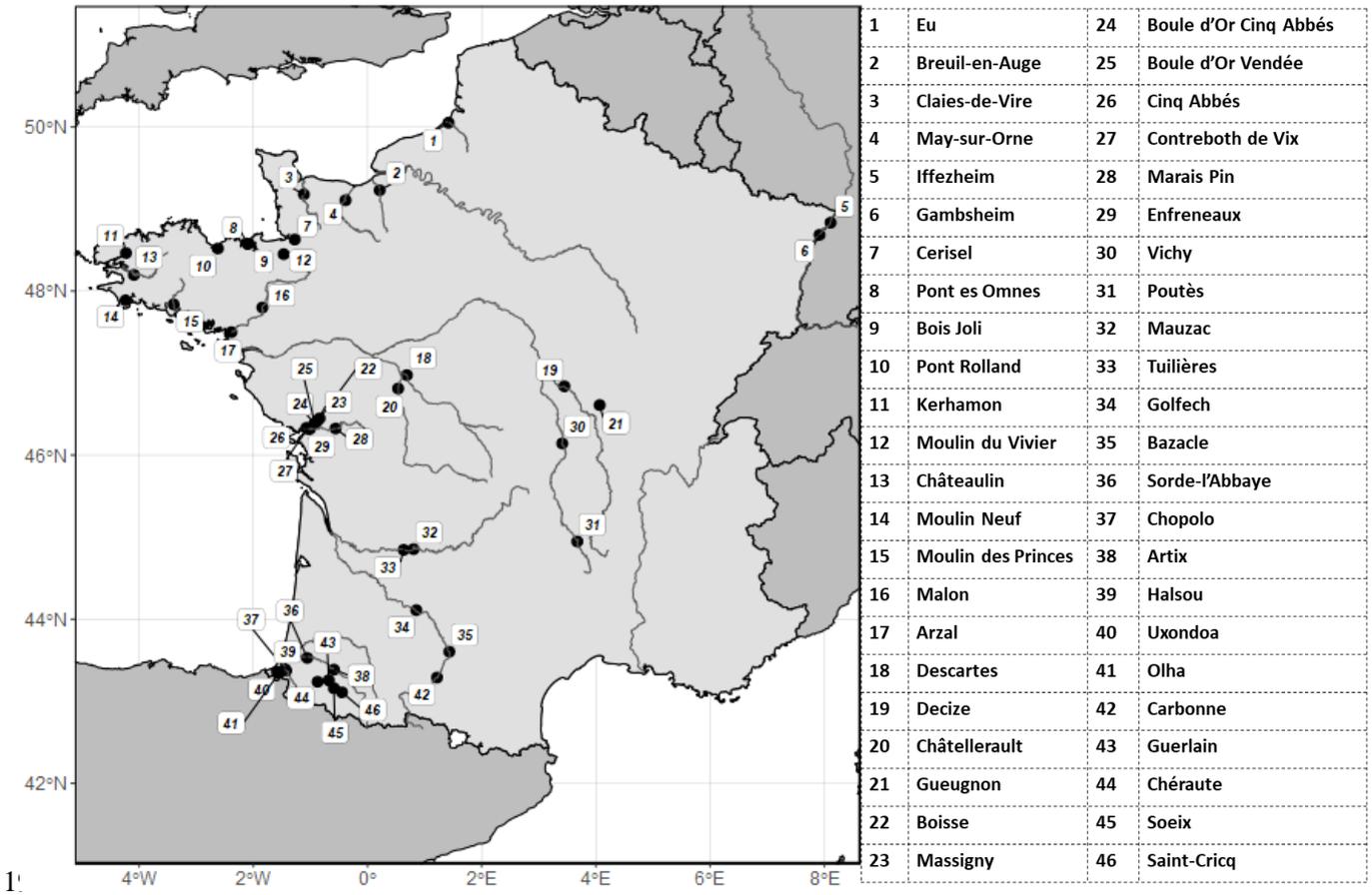
168 **Material and Methods**

169 *Fish dataset*

170 Diadromous fish are recorded in France at numerous counting stations. These
171 stations can be either video counters or fish traps combined with counting of all or a
172 substantial proportion of fishes that migrate upstream through fishways (Legrand *et*
173 *al.*, 2020). Stations with less than 10 years of monitoring have been excluded from the
174 analyses. We considered only the upstream migration of diadromous fish as monitoring

175 of downstream migration is mostly anecdotal in France. In addition, some diadromous
176 species are rarely observed, either because their freshwater habitats are located
177 mainly in the most downstream part of the rivers (*Platichthys flesus*) where few
178 counting stations are present, or because their abundance is small (*Lampetra*
179 *fluviatilis*). Consequently, we removed these species from our dataset. After data
180 filtering, our study included 46 counting stations located in 31 rivers (Fig. 1 and
181 Appendix – Table A1) and five diadromous taxa: *Alosa* spp. (because *Alosa alosa* and
182 *Alosa fallax* cannot be distinguished through video counting), *Petromyzon marinus*,
183 *Salmo salar*, *Salmo trutta* and *Anguilla anguilla* (with distinction between glass eel or
184 young yellow eel – i.e., eel with a size <150mm - and yellow eel). At some stations,
185 *Salmo salar* and *Salmo trutta* show a bimodal upstream migration pattern (i.e. spring
186 and fall migrations). For these stations, we only selected the data corresponding to the
187 spring migration as most of the migration occurs in springtime in France. We
188 computed, from this database, the daily number of upstream fish for each of these five
189 taxa, as well as their date of migration.

190



192 **Figure 1 : Location of the 46 long-term counting stations. Numbers identify each station and refer to the full name in the**
 193 **table (see details in Table A1). Stations are ordered by latitude from north to south.**

194

195 *Environmental data*

196 Among environmental variables known to influence the upstream migration of
 197 diadromous fish (both in timing and abundance), we selected three variables: (i) sea
 198 surface temperature (SST), (ii) freshwater discharge, and (iii) air temperature taken as
 199 a proxy of water temperature (Caissie, 2006; Arismendi *et al.*, 2014; Rabi *et al.*, 2015).

200 SST and air temperature data were downloaded from the National Climatic Data
 201 Center (NOAA) available at <https://www.ncdc.noaa.gov/>. For SST (grid of 0.25 x 0.25°),
 202 as areas used at sea by the five taxa studied are not the same (and for some species
 203 poorly identified), we considered sea temperature near the estuary which is the
 204 common pathway used by all migratory fishes. For air temperature, we selected for
 205 each fish counting station, the nearest air temperature station available.

206 Daily mean stream flow (in m³/s) was available from Directions Régionales de
207 l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) available at
208 <http://hydro.eaufrance.fr/>. For each counting station, we chose the hydrological
209 stations that best represented the discharge of the stream at the location of the
210 counting station.

211 For each counting station, and each year, we calculated the average SST, air
212 temperature and discharge in spring, because it is the main period of upstream
213 migration of diadromous fish in France (Kuczynski *et al.*, 2017).

214

215 *Data analyses*

216 To compute synchrony between fish populations recorded at the different
217 counting stations, we used the method developed in Chevalier *et al.* (2014) based on
218 the study of Buonaccorsi *et al.* (2001). We computed synchrony in both fish counts and
219 timing of migration. Synchrony in the timing of migration was based on the median date
220 of migration, that is the day when 50% of adults have migrated (e.g. Orell *et al.*, 2007;
221 Kovach *et al.*, 2015). Thus, our dataset consists of an abundance or migration date by
222 year, station and taxon. For both types of metrics, we first calculated for each taxon
223 the Spearman's cross-correlation coefficient (CCC) for all pairs of stations having at
224 least seven years in common. We then calculated a weighted mean of these CCCs
225 using the number of overlapping years between pairs of stations as weights. The level
226 of significance of these weighted mean CCCs (named synchrony thereafter) was
227 assessed by a bootstrap procedure of 1000 iterations with resampling of points.
228 Synchrony was considered significant if less than 5% of the simulated weighted mean
229 CCCs exceeded the observed mean.

230 For each analysis of synchrony (i.e. counts and timing of migration), we
231 investigated synchrony at three spatial scales: (i) within catchment (i.e. synchrony
232 between pairs of stations grouped in a same region, usually corresponding to
233 catchments – see Table A1 for details), (ii) between catchments (i.e. synchrony
234 between pairs of stations located in different catchments), and (iii) France (i.e.
235 synchrony between all pairs of stations regardless of their location).

236 Using the theoretical hydrographical network (RHT) (Pella *et al.*, 2008), we
237 calculated the distance along river between each pair of stations. When the pair of
238 stations was located in the same catchment, we used the cumulative length of the
239 stream segments linked from one station to another, obtained using a shortest path
240 algorithm, to calculate the total distance. When the pair of stations was located in two
241 different catchments, we summed the distance to the sea from each station and
242 calculated the distance between the two estuaries that we computed using an
243 algorithm of the shortest path between two points. Using Generalized Additive Models
244 (GAMs) with the number of pairs of stations included as weights, we related synchrony
245 to the distance along the river, to test the assumption that synchrony decreases with
246 distance. These models also allowed us to estimate the distance at which the
247 synchrony of the population of each taxon no longer occurs, and therefore the spatial
248 extent of the synchrony. The same type of models was applied to analyse the
249 synchrony of environmental parameters (i.e. air temperature, river discharge and sea
250 surface temperature) as a function of distance. For these latter models, we used the
251 Euclidean distance between the stations and not the distance along the river. Indeed,
252 we expected that two nearby stations in latitude/longitude had similar environmental
253 conditions regardless of the river on which these stations are located. Using distance
254 along rivers, two stations that are close in Euclidean distance can end up quite far

255 apart if we measure this distance along rivers, especially if these stations are not
256 located in the same catchments.

257 To test the potential influence of the environmental variables on the
258 synchronies, we calculated the average synchrony (for counts and migration dates) for
259 each taxon and station (by averaging the absolute values of synchrony to all pairs of
260 stations including a given station for a same taxon). We assume that this average
261 synchrony represents a measure of the intensity of synchrony for a taxon at a station.
262 Using mixed linear models (LMMs), we related the intensity of synchrony (one model
263 for counts, one model for median date of migration) to the average over the time series
264 of (i) temperature or SST (because of strong correlation between these two variables
265 it was not possible to include both in a same model), (ii) river discharge (log-
266 transformed), and fish taxa. The station was included as a random intercept. For each
267 model, to account for spatial autocorrelation, we tested the addition in the random part
268 of the model of a Gaussian autocorrelation structure. We then selected the best model
269 using comparison based on Akaike Information Criterion (AIC) (Akaike, 1974).

270 All analyses were performed using R 3.5.3. For GAM, we used the ‘*mgcv*’
271 package (Wood, 2011) and for LMM, the ‘*nlme*’ package (Pinheiro *et al.*, 2018).

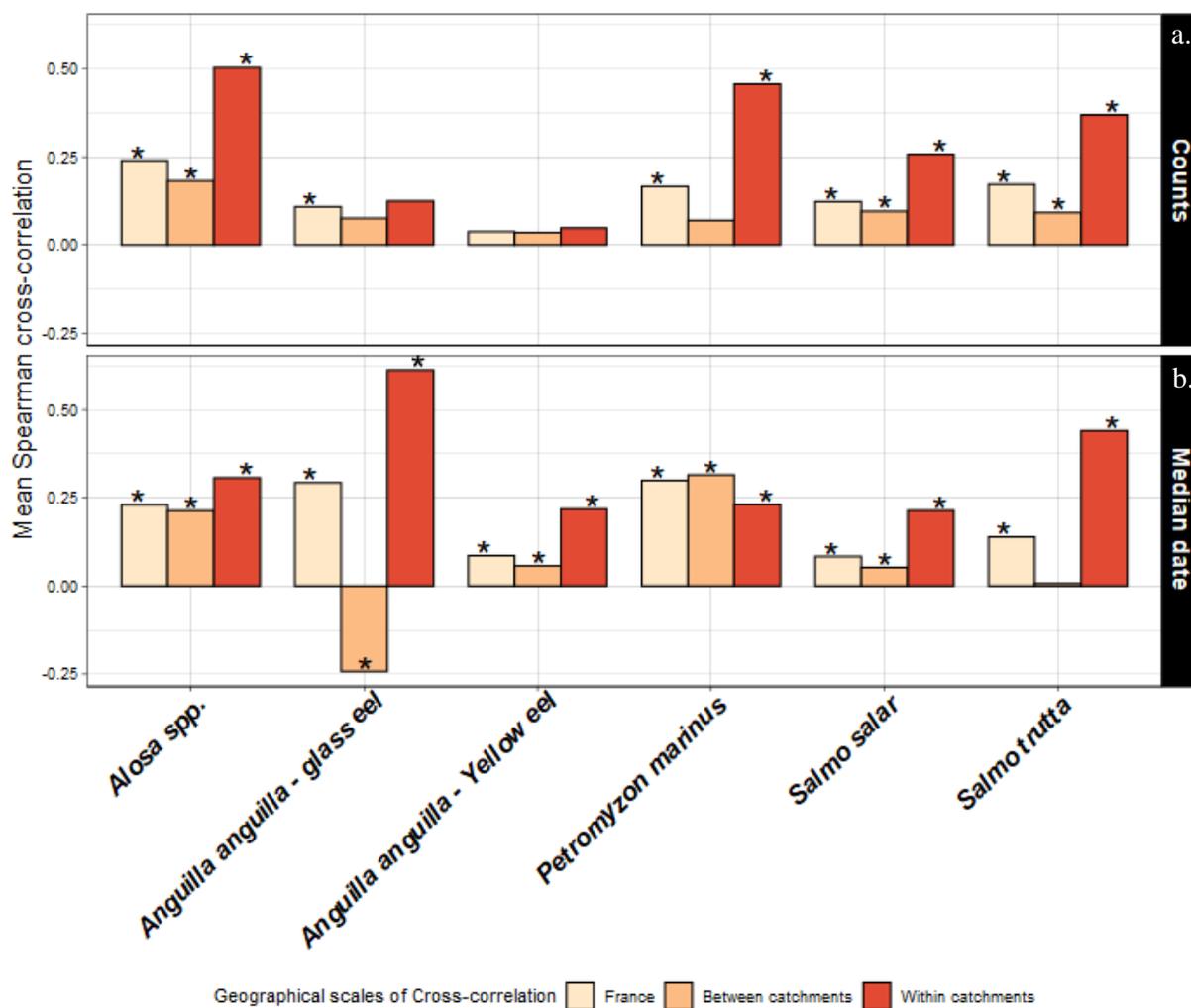
272

273 **Results**

274 *Synchrony in fish counts*

275 For all fish taxa, the weighted mean CCC was always higher within catchments,
276 indicating a larger fish population synchrony between the counting stations of the same
277 catchment than between stations located in different catchments or when taking all the
278 stations together (i.e. national scale) (Figure 2a and Table A2). Synchrony in fish
279 counts was never significant for the yellow eel whatever the spatial scale considered

280 while it was always significant for *Alosa spp.*, *Salmo salar* and *Salmo trutta*. Glass eel
 281 and *Petromyzon marinus* were in-between with a significant synchrony at the France
 282 scale for these both taxa, and also a significant synchrony for *Petromyzon marinus*
 283 within catchments. Whatever the spatial scale, the weighted mean of CCC for *Alosa*
 284 *spp.* was always higher than for the other taxa. Significant synchrony (mean Spearman
 285 cross-correlation) within catchments ranged between 0.26 for *Salmo salar* and 0.50 for
 286 *Alosa spp.* between 0.09 (*Salmo trutta*) and 0.18 (*Alosa spp.*) for between catchments
 287 synchrony, and between 0.11 (glass eel) and 0.24 (*Alosa spp.*) for synchrony in France
 288 (Figure 2a and Appendix - Table A2).



289

290 Figure 2: Synchrony in counts and in the median date of migration (Julian day for 50% of the migration) obtained for each
 291 taxon and according to three spatial scales: France (i.e. analysis between all stations), between catchments (i.e. analysis
 292 between stations located in different catchments), and within catchments (i.e. analysis between stations of the same
 293 catchment). * indicates significant correlations.

294

295 *Synchrony in the timing of fish migration*

296 Here, we presented the results for the median date of migration, but results are
297 very similar for the starting (i.e. the Julian day when 5% of all fishes have migrated)
298 and the ending (i.e. the Julian day when 95% of fishes have migrated) date of migration
299 (Appendix - Table A2). As in fish counts, synchrony in the timing of migration was
300 always higher within catchments than between catchments or at the scale of France,
301 except for *Petromyzon marinus* (i.e. higher between catchments) (Figure 2b, Appendix
302 - Table A2).

303 We found that, among taxa, *Petromyzon marinus* and glass eel had the highest
304 synchrony in median date at the scale of France (0.30 and 0.29, respectively) but while
305 *Petromyzon marinus* had also the highest synchrony between catchments (0.31),
306 glass eel had the highest synchrony within catchments (0.61). *Salmo salar* was the
307 taxon with the lowest synchrony in migration date at both France and within
308 catchments scales (0.08 and 0.21, respectively). Between catchments, the synchrony
309 in migration date of glass eel was significant but negative (Figure 2b, Appendix - Table
310 A2).

311

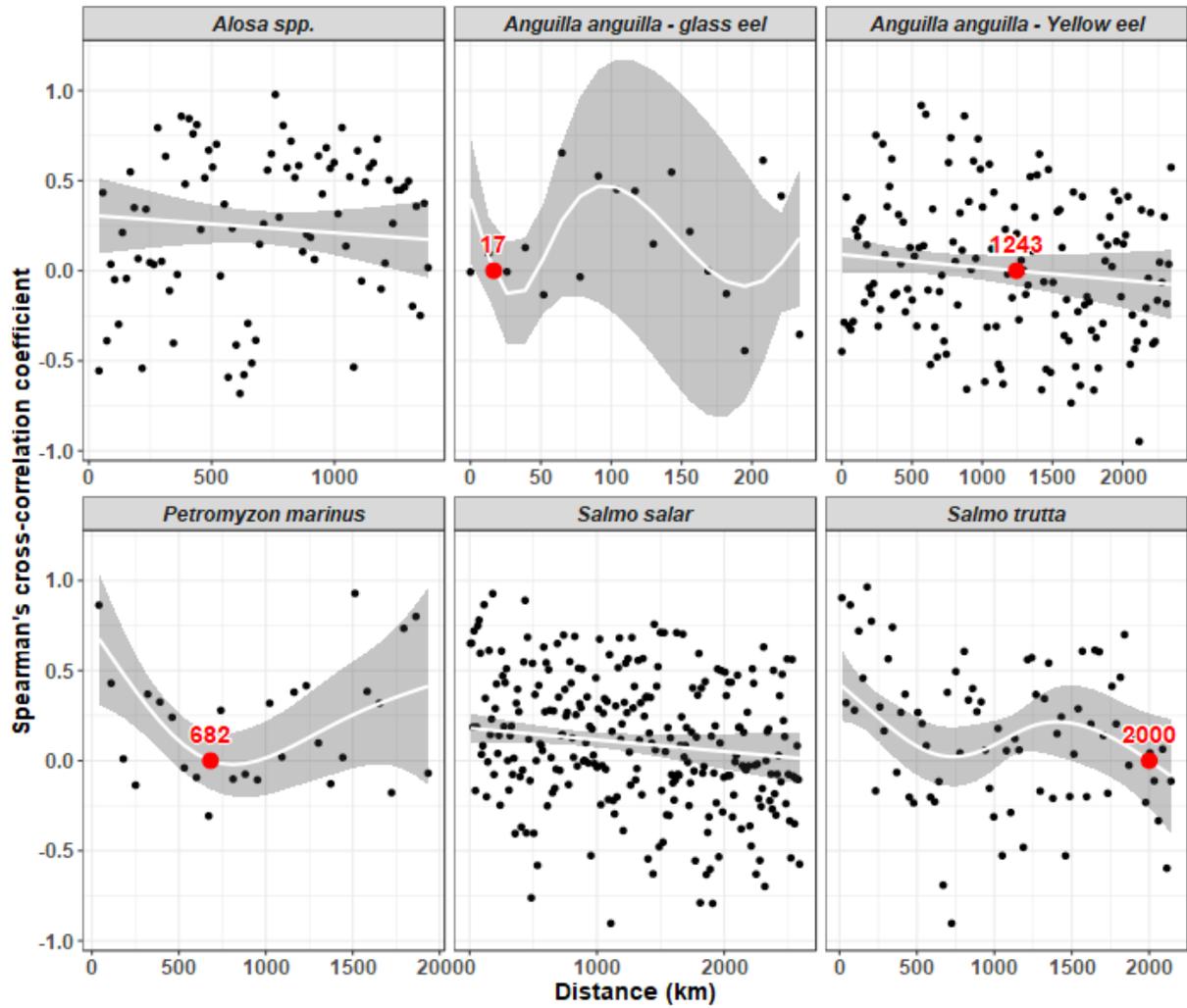
312 *Spatial distance of synchrony*

313 Using GAM, we related synchrony (either in fish counts or in timing of migration)
314 with distance between counting stations at national scale. For all taxa, we found a
315 decreasing trend between synchrony and distance indicating that variation in fish
316 counts and date of migration through time was more similar for close than further
317 stations. The distance at which the GAMs predicted that synchrony in fish counts
318 between pairs of stations falls to zero was very variable depending on the taxa (Figure

319 3). It ranged between 17 km (glass eel) and 2000 km (*Salmo trutta*). For *Alosa spp.*
320 and *Salmo salar*, synchrony was predicted to remain above zero over the range of
321 distance considered in our study (1380 km and 2590 km, respectively). For timing of
322 migration, distance of synchrony ranged between 170 km (glass eel) and 1800 km
323 (*Petromyzon marinus*). Again, we were not able to detect a distance at which
324 synchrony does not occur for *Alosa spp.* and *Salmo salar*, within the range of distance
325 considered in our study (Figure 4).

326 For the three environmental variables considered (i.e. air temperature, river
327 discharge and SST), we applied GAMs to assess the link between synchrony of these
328 parameters and Euclidean distance. We found that none reached the level zero of
329 synchrony within the range of Euclidean distance studied, suggesting that they are
330 synchronous on a large spatial scale (i.e. France or even larger scale). However,
331 synchrony decreased more strongly for river discharge (reduction by two of the
332 synchrony around 250 km), and to a lesser extent air temperature than SST (Figure
333 5).

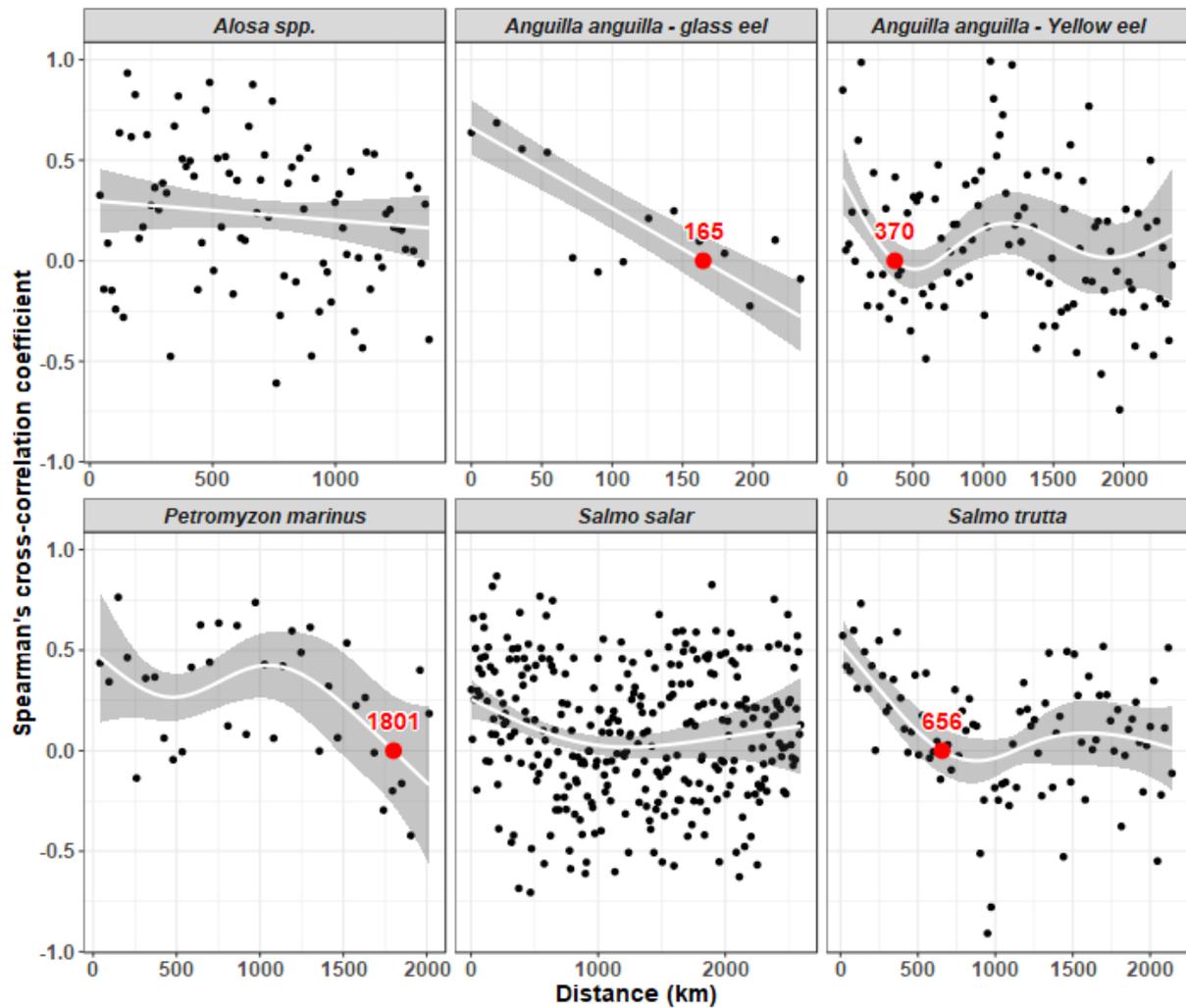
334



335

336 Figure 3: Synchrony in fish counts according to the distance along river (in kilometers). White curves are the mean change
 337 in cross-correlation coefficient and grey ribbons the 95% confidence intervals. Black points are residuals of the GAM and
 338 red points display the distance in kilometers at which the cross-correlation coefficient is no longer higher than zero. If no
 339 red dots are displayed, it implies that the cross-correlation coefficients never reach zero. Note that the distance on the x-
 340 axis is different between taxa.

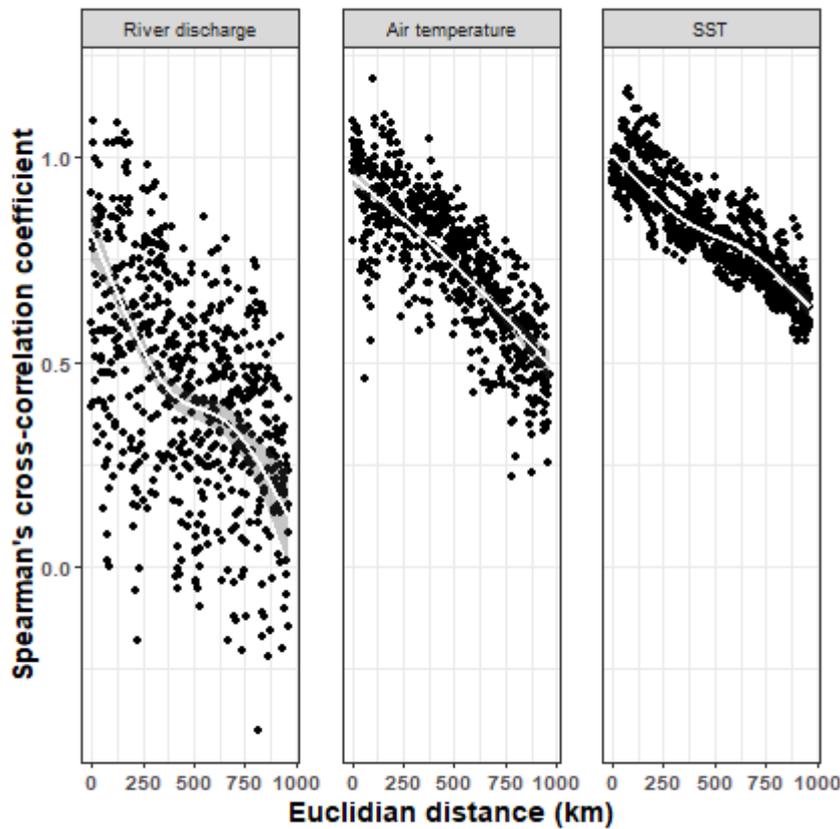
341



342

343 Figure 4: Synchrony in timing of migration (median date) according to the distance along river (in kilometers). White
 344 curves are the mean change in cross-correlation coefficient and grey ribbons the 95% confidence intervals. Black points
 345 are residuals and red points display the distance in kilometers at which the cross-correlation coefficient is no longer
 346 higher than zero. If no red dots are displayed, it implies that the cross-correlation coefficients never reach zero. Note
 347 that the distance on the x-axis is different between taxa.

348



349

350 **Figure 5: Synchrony in the three environmental variables according to the Euclidean distance in kilometers. White curves**
 351 **are the mean change in cross-correlation coefficient and grey ribbons the 95% confidence intervals. Black points are re-**
 352 **siduals. No red dots are displayed. This implies that the cross-correlation coefficients never reach zero.**

353

354 *Link between synchrony in fish counts and timing of migration and environment*

355 When modelling the intensity of synchrony in fish counts according to the three
 356 environmental variables, including a spatial correlation structure did not improve the model,
 357 while it was the reverse when modelling migration timing (even if the improvement was slight)
 358 (Table 1). In both models, mean spring temperature was significant and was a better predictive
 359 variable (i.e. lowest AIC) than mean spring SST. River discharge was only significant in the
 360 model explaining the intensity of synchrony in migration date. Whatever the models
 361 considered, the taxon was significant (Table 1, Table 2).

362 Overall, we found that the intensity of synchrony in fish counts was significantly higher
 363 for *Alosa spp.* than for the other taxa, except for glass eel (non-significant difference) (Table

364 2). This result is consistent with our findings when we analysed the Spearman cross-correlation
 365 coefficients. We also found that the intensity of synchrony in the counts increased when mean
 366 spring temperatures increased. Thus, stations with higher mean spring temperature
 367 experienced a higher intensity of synchrony in the counts. The intensity of synchrony in the
 368 migration timing was significantly higher for glass eel than for the other taxa and for stations
 369 with warmer spring temperatures, but lower for stations with higher spring river discharge
 370 (Table 2). Thus, stations with higher mean spring temperature and / or lower river discharge
 371 experienced a higher intensity of synchrony in the timing of migration.

372 **Table 1: Models comparison for intensity of synchrony (mean absolute value of correlation). croS = Gaussian spatial cor-**
 373 **relation random effect. T = mean spring temperature. Q = mean spring discharge (log-transformed). SST = mean spring**
 374 **sea surface temperature. Sp = taxa (*Alosa spp.*, glass eel, yellow eel, *Petromyzon marinus*, *Salmo salar* and *Salmo trutta*).**
 375 **DF = degree of freedom. AIC = Akaike information criterion. BIC = Bayesian Information Criterion. logLik= log-likelihood.**
 376 **Best models are shown in bold.**

Model	croS	T	Q	SST	Sp	DF	AIC	BIC	logLik
Fish counts		X			X	9	-190.00	-167.41	104.00
		X	X		X	10	-188.07	-162.96	104.04
				X	X	9	-187.01	-164.41	102.50
	X	X	X		X	11	-186.32	-158.70	104.16
			X	X	X	10	-185.34	-160.24	102.67
		X				4	-177.06	-167.02	92.53
Migration timing	X	X	X		X	11	-220.46	-192.25	121.23
		X	X		X	10	-220.02	-194.38	120.01
	X	X			X	10	-213.11	-187.46	116.55
	X		X	X	X	11	-211.66	-183.45	116.83
	X			X	X	10	-210.83	-185.19	115.41
	X	X					-177.81	-164.99	93.90

377
 378 **Table 2 : Parameter estimates for the best-supported model explaining intensity of synchrony in fish counts and in migra-**
 379 **tion timing. SE = standard error; DF = degree of freedom; T = mean spring temperature; Q = mean spring river discharge**
 380 **(log-transformed)**

Model	Parameter	Estimate	SE	DF	t-value	p-value
-------	-----------	----------	----	----	---------	---------

Fish counts	T	0.01	0.006	48	2.98	0.047
	Glass eel	-0.07	0.039	48	-1.89	0.065
	Yellow eel	-0.09	0.028	48	-3.10	0.003
	<i>Petromyzon marinus</i>	-0.10	0.033	48	-3.17	0.003
	<i>Salmo salar</i>	-0.13	0.026	48	-4.81	0.000
	<i>Salmo trutta</i>	-0.09	0.028	48	-3.14	0.003
Migration timing	T	0.026	0.007	49	3.90	0.000
	Q	-0.015	0.004	49	-3.27	0.002
	<i>Alosa spp.</i>	-0.135	0.037	49	-3.67	0.000
	Yellow eel	-0.185	0.035	49	-5.27	0.000
	<i>Petromyzon marinus</i>	-0.130	0.039	49	-3.31	0.002
	<i>Salmo salar</i>	-0.213	0.034	49	-6.32	0.000
	<i>Salmo trutta</i>	-0.220	0.035	49	-6.32	0.000

381

382

383 Discussion

384 In our study, we used an original dataset compiling millions of data of fish
385 passages at counting stations in metropolitan France, over the last 30 years (Legrand
386 *et al.*, 2019, 2020). This dataset allowed us to analyse the synchrony in counts and
387 timing of upstream migration of diadromous fish at three spatial scales (i.e. France,
388 between catchments and within catchments). Our results highlighted that the
389 synchrony is always higher between stations located in the same catchment than at
390 the two other scales, whether for counts or timing of migration (except for migration
391 timing of *Petromyzon marinus*). Therefore, there is more variability in the response of
392 the taxa between catchments than within them. Synchrony at the France scale remains
393 quite low. These results are consistent with the findings of Fahrner *et al.* (2009) which

394 showed higher synchrony in *Salmo trutta* at the finest spatial scales (i.e. stations
395 located on the same river).

396 Studying spatial synchrony of population dynamics has been carried out for
397 many taxa, in particular with the purpose of better understanding the impact of climate
398 change on populations and species (Chevalier, 2014). However, relatively few studies
399 have focused on diadromous fish. The rare existing studies have particularly focused
400 on salmon (especially Pacific salmon) to the detriment of other species (e.g. eel, shads
401 and lampreys). The synchrony in fish counts highlighted in our study depends on taxa
402 and the spatial scales considered. In France, the degree of synchrony in counts is
403 significant for all taxa except for yellow eel. Isaak *et al.* (2003) highlighted an increase
404 in the synchrony of abundances while populations are declining. As the population
405 declines, the probability of diverse responses to changes in the environment decreases
406 (Elmqvist *et al.*, 2003; Moore *et al.*, 2010), leading to homogenization (i.e.
407 synchronisation) of population dynamics. Legrand *et al.* (2020) studied the evolution
408 of fish counts of diadromous taxa in France over the past 30 years. Among the taxa
409 studied, *Alosa spp.* was the one showing the largest decline in counts, with a narrowing
410 of the confidence interval around the trend, indicating a decrease in the variability of
411 counts between the different stations, in the last 10 years. *Alosa spp.* is also the taxon
412 with the highest synchrony in fish counts in this study, which is consistent with the work
413 of Isaak *et al.* (2003) and Legrand *et al.* (2020).

414 Very few studies have investigated the synchrony of diadromous fish in the
415 timing of migration (but see Kovach *et al.*, (2015) on Pacific salmon). To our
416 knowledge, these results are among the first at a regional or national scale for *Alosa*
417 *spp.*, *Anguilla anguilla* and *Petromyzon marinus*. The synchrony in the timing of
418 migration highlighted in our study also varies between taxa and spatial scales. In

419 France, the synchrony was significant for all taxa. Within catchment, while we found
420 no significant synchrony in fish counts for both stages of *Anguilla anguilla*, we
421 highlighted a strong synchrony in the timing of migration, in particular for glass eel.
422 This strong synchrony in glass eel within catchment could result from the opening and
423 closing period of the fisheries (which is linked to the achievement of quotas according
424 to European legislation - Council Regulation (EC) 1100/2007). Indeed, Briand *et al.*
425 (2003) showed that the exploitation rate on glass eel in estuary could be such that
426 almost no passage was recorded in the fish pass as long as the fishery was open. Yet,
427 the opening date for the glass eel fishery differs between catchments in France
428 according to their location. There is one month delay between catchments located in
429 the North (English Channel and North Sea) and those located in the South (south of
430 the mouth of the Sèvre Niortaise) (Decree n ° 94-157 of February 16, 1994).
431 Consequently, we thus assume that fisheries could partly explain the synchrony of
432 glass eel migration timing within catchments, while it could explain the asynchrony
433 observed between catchments.

434 In our study, we assessed the maximum distance at which synchrony occurs in
435 order to infer parameters potentially acting on synchrony. In our dataset, the mean
436 distance between stations within one catchment was 200 km (min = 1 km, max = 793
437 km). Except for glass eel, we found that synchrony (in counts and timing of migration)
438 occurs up to a distance exceeding the one of the catchments, although we observed
439 for all taxa a decrease in synchrony with the distance. For glass eel, these results
440 suggest that synchrony could result from parameters acting locally, such as the above-
441 mentioned dates of opening and closing of the fisheries. Whether fish counts or
442 migration timing, synchrony for *Alosa spp.* and *Salmo salar* never reached zero,
443 indicating that these two taxa are synchronous on a larger scale than French borders

444 (likely at European level). We noted that for *Salmo salar*, synchrony could be very
445 close to zero at some distances (e.g. around 2000 km for the counts and 1000 km for
446 the timing of migration). However, distance at which synchrony reaches zero is
447 somewhat arbitrary, and other measures could have been chosen. For instance,
448 Mueter *et al.* (2002) used the distance at which synchrony is halved. By applying this
449 threshold, we arrive at the same conclusion for *Alosa spp.*, but obtain a distance for
450 *Salmo salar* of 1390 km and 440 km (for fish counts and timing of migration,
451 respectively). These distances nevertheless exceed those of the catchment (200 km),
452 and we can, therefore, confirm that the parameters influencing the synchrony of *Salmo*
453 *salar* act at least at the France scale. Thus, except for glass eel, the distance at which
454 synchrony occurs exceed the scale of catchment in our study. This result seems
455 consistent for diadromous fish, which are species that can travel great distances both
456 at sea and in rivers (Keith *et al.*, 2011; Daverat and Morais, 2016). Besides, despite
457 recognized homing in most of these taxa (at least for salmon, sea trout and to a lesser
458 extent shad), they also exhibit "straying" behaviour (i.e., migration to sites where fishes
459 are not born to reproduce) (Pess *et al.*, 2002). This behaviour allows to colonize new
460 habitats and maintain exchanges between populations, increasing genetic diversity
461 and persistence of the metapopulation (Keefer and Caudill, 2014).

462 In our study, we sought to identify the environmental factors likely to influence
463 the synchrony in fish counts and in migration timing. Many studies have used Mantel's
464 simple or partial tests to address this issue (e.g. Cattaneo *et al.*, 2003; Batchelder *et*
465 *al.*, 2012; Haynes *et al.*, 2013; Bret *et al.*, 2015; Bergerot *et al.*, 2019; Larios-López *et*
466 *al.*, 2020). Several concerns about the use of these tests have however been
467 expressed, such as the inflated type I error rate induced by spatial autocorrelation in
468 the two distance matrices as well as their low power (Harmon and Glor, 2010; Perez

469 et al., 2010; Guillot and Rousset, 2013; Legendre et al., 2015; Crabot et al., 2019). Our
470 analyses, have shown that the synchrony of both counts and timing of migration was
471 correlated with the distance between stations, and that similarly, the environmental
472 variables (i.e., air temperature, river discharge and SST) were correlated with
473 Euclidean distance. In this context, the use of Mantel tests did not seem appropriate.
474 This is the reason why we analysed synchrony at the scale of each station (by
475 calculating an average “station synchrony” hereby loosing the information from the
476 initial dataset which corresponded then to all pairs of stations), allowing us to study the
477 effect of environmental variables, but without accounting for inter-annual variability (as
478 we have somehow lost the temporal dimension that Mantel test could have tested).
479 Despite this limitation, we highlighted an effect of temperature both on the synchrony
480 in fish counts and in migration timing, which is consistent with numerous previous
481 studies, mainly for abundances (e.g. Dembkowski *et al.*, 2016; Koenig and Liebhold,
482 2016; Weber *et al.*, 2017; Lopes *et al.*, 2018; Dallas *et al.*, 2020). Stations with warmer
483 spring temperature and lower spring river discharge are, on average, the ones where
484 fish migration timing are the most synchronous. The effect of low discharge on
485 synchrony is counter intuitive. We think that this is related to the lesser synchrony
486 between stations that are located in different large catchments (e.g. Loire, Adour,
487 Garonne-Dordogne, Rhine), which share the same order of magnitude of large flows
488 and are located at large distance one from the other (mean = 196 km, min = 2.7 km,
489 max = 792 km). Those are in contrast with a set of small catchments (e.g. the stations
490 in Brittany and Normandy) often including a single station, but sharing regional
491 dynamics. Consequently, we think that the significant river discharge parameter in the
492 model, separates the stations between large and small catchments, with, on average,
493 greater synchrony in small catchments.

494 Numerous studies have reported a link between increased synchrony in
495 population dynamics and increased risk of species extinction (e.g. Heino *et al.*, 1997;
496 Isaak *et al.*, 2003; Kahilainen *et al.*, 2018; Kovach *et al.*, 2018; Stowe *et al.*, 2020). In
497 our study, we highlighted a weak to moderate synchrony of fish counts and migration
498 timing in France. Synchrony was found to be much stronger within catchments. The
499 taxon with the strongest synchrony in fish counts (i.e. *Alosa spp.*) is also the one that
500 currently declines the most in France (Legrand *et al.*, 2020). In addition, we highlighted
501 that the counting stations where temperature is the warmest are also the one where
502 synchrony in fish counts is the highest, on average. All these findings encourage the
503 implementation of management measures aiming at limiting synchrony between
504 populations to reduce the extinction risk of these endangered taxa that face many
505 pressures yet (Isaak *et al.*, 2003). Possible management measures include (i)
506 diversifying habitats (Isaak *et al.*, 2003; Moore *et al.*, 2010), for instance by not relying
507 on a single river for the entire restoration of a population (i.e. the one hosting the most
508 important counts of fishes), (ii) preserving natural processes which maintain the
509 diversity of responses (e.g. favoring natural discharge in rivers) (Moore *et al.*, 2010),
510 and (iii) giving particular attention to restocking programs so that spawners originated
511 from hatchery are not over-numbered on spawning grounds compared to wild
512 spawners (Moore *et al.*, 2010). Indeed, fishes from hatchery may have less genetic
513 diversity (Duong and Scribner, 2018; Pinter *et al.*, 2019) and, therefore, may reduce
514 the diversity of response, potentially increasing the synchrony.

515 **Acknowledgments**

516 We thank the following organizations for conducting or funding long term monitoring (in
517 alphabetic order): Agence de l'eau Adour Garonne (AEAG), Agence de l'eau Loire-Bretagne
518 (AELB), Agence de l'eau Rhin-Meuse (AERM), Office français de la biodiversité (OFB-AFB-
519 ONEMA-CSP), Conseil départemental du Bas-Rhin (CD67), Conseil départemental des Côtes
520 d'Armor (CD22), Conseil départemental du Finistère (CD29), Conseil départemental d'Ille-et-
521 Vilaine (CD35), Conseil départemental du Morbihan (CD56), Direction Régionale de
522 l'Environnement Alsace (DREAL-DIREN), Direction Régionale de l'Environnement Bretagne
523 (DREAL-DIREN), Electricité de France (EDF), European Regional Development Fund
524 (FEDER), Fédération pour la pêche et la protection des milieux aquatiques des Côtes d'Armor
525 (FD22), Fédération départementale pour la pêche et la protection des milieux aquatiques du
526 Bas-Rhin (FD67), Fédération départementale pour la pêche et la protection des milieux
527 aquatiques du Haut-Rhin (FD68), Fédération Nationale de la pêche en France (FNPF), Loire
528 grands Migrateurs (LOGRAMI), Région Bretagne, Région Centre-Val de Loire, Région Grand
529 Est, Région Nouvelle-Aquitaine, Région Pays de la Loire, Saumon-Rhin, Services et Conseils en
530 Environnement Aquatique (SCEA).

531 **References**

- 532 Ahas R, Aasa A. 2006. The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird
533 and fish populations. *Int. J. Biometeorol.* 51: 17–26.
- 534 Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Autom. Control* 19:
535 716–23.
- 536 Arismendi I, Safeeq M, Dunham JB, Johnson SL. 2014. Can air temperature be used to project influ-
537 ences of climate change on stream temperature? *Environ. Res. Lett.* 9: 1–12.
- 538 Batchelder HP, Mackas DL, O'Brien TD. 2012. Spatial–temporal scales of synchrony in marine zoo-
539 plankton biomass and abundance patterns: A world-wide comparison. *Prog. Oceanogr.* 97–
540 100: 15–30.
- 541 Benton TG, Lapsley CT, Beckerman AP. 2001. Population synchrony and environmental variation: an
542 experimental demonstration. *Ecol. Lett.* 4: 236–43.

- 543 Bergerot B, Bret V, Cattaneo F. 2019. Similarity in seasonal flow regimes, not regional environmental
544 classifications explain synchrony in brown trout population dynamics in France. *Freshw.*
545 *Biol.*: 1–13.
- 546 Black BA, Sleen P van der, Lorenzo ED, Griffin D, Sydeman WJ, Dunham JB, Rykaczewski RR, Gar-
547 cía-Reyes M, Safeeq M, Arismendi I, Bograd SJ. 2018. Rising synchrony controls western
548 North American ecosystems. *Glob. Change Biol.* 24: 2305–14.
- 549 Boulêtreau S, Gaillagot A, Carry L, Tétard S, Oliveira ED, Santoul F. 2018. Adult Atlantic salmon
550 have a new freshwater predator. *PLOS ONE* 13: 1–12.
- 551 Bret V, Bergerot B, Capra H, Gouraud V, Lamouroux N. 2015. Influence of discharge, hydraulics, wa-
552 ter temperature, and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*).
553 *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73: 319–29.
- 554 Briand C, Fatin D, Fontenelle G, Feunteun E. 2003. Estuarine and fluvial recruitment of the European
555 glass eel, *Anguilla anguilla*, in an exploited Atlantic estuary. *Fish. Manag. Ecol.* 10: 377–84.
- 556 Brown JJ, Limburg KE, Waldman JR, Stephenson K, Glenn EP, Juanes F, Jordaan A. 2013. Fish and
557 hydropower on the U.S. Atlantic coast: failed fisheries policies from half-way technologies.
558 *Conserv. Lett.* 6: 280–6.
- 559 Brown CJ, O'Connor MI, Poloczanska ES, Schoeman DS, Buckley LB, Burrows MT, Duarte CM,
560 Halpern BS, Pandolfi JM, Parmesan C, Richardson AJ. 2016. Ecological and methodological
561 drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. *Glob. Change*
562 *Biol.* 22: 1548–60.
- 563 Buonaccorsi JP, Elkinton JS, Evans SR, Liebhold AM. 2001. Measuring and Testing for Spatial Syn-
564 chrony. *Ecology* 82: 1668–79.
- 565 Caissie D. 2006. The thermal regime of rivers: a review. *Freshw. Biol.* 51: 1389–406.
- 566 Cattadori IM, Hudson PJ, Merler S, Rizzoli A. 1999. Synchrony, scale and temporal dynamics of rock
567 partridge (*Alectoris graeca saxatilis*) populations in the Dolomites. *J. Anim. Ecol.* 68: 540–9.
- 568 Cattaneo F, Hugueny B, Lamouroux N. 2003. Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dy-
569 namics: a 'Moran effect' on early-life stages. *Oikos* 100: 43–54.
- 570 Cavanaugh KC, Kendall BE, Siegel DA, Reed DC, Alberto F, Assis J. 2013. Synchrony in dynamics
571 of giant kelp forests is driven by both local recruitment and regional environmental controls.
572 *Ecology* 94: 499–509.
- 573 Cheal AJ, Delean S, Sweatman H, Thompson AA. 2007. Spatial Synchrony in Coral Reef Fish Popu-
574 lations and the Influence of Climate. *Ecology* 88: 158–69.
- 575 Chevalier M. 2014. *Changements globaux et poissons d'eau douce : déterminants et implications de*
576 *variations démographiques*. phd, Université de Toulouse, Université Toulouse III - Paul Saba-
577 tier Available from: <http://thesesups.ups-tlse.fr/2629/>
- 578 Chevalier M, Laffaille P, Ferdy J-B, Grenouillet G. 2015. Measurements of spatial population syn-
579 chrony: influence of time series transformations. *Oecologia* 179: 15–28.
- 580 Chevalier M, Laffaille P, Grenouillet G. 2014. Spatial synchrony in stream fish populations: influence
581 of species traits. *Ecography* 37: 960–8.

- 582 Cloern JE, Abreu PC, Carstensen J, Chauvaud L, Elmgren R, Grall J, Greening H, Johansson JOR,
583 Kahru M, Sherwood ET, Xu J, Yin K. 2016. Human activities and climate variability drive
584 fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Glob. Change Biol.* 22:
585 513–29.
- 586 Costa-Dias S, Sousa R, Lobón-Cerviá J, Laffaille P. 2009. The decline of diadromous fish in Western
587 Europe inland waters: main causes and consequence. In: Fisheries : Management, economics
588 and perspectives. pp 67–92. Available from: [https://oatao.univ-toulouse.fr/6222/1/Laf-
589 faille_6222.pdf](https://oatao.univ-toulouse.fr/6222/1/Laffaille_6222.pdf)
- 590 Crabot J, Clappe S, Dray S, Datry T. 2019. Testing the Mantel statistic with a spatially-constrained
591 permutation procedure. *Methods Ecol. Evol.* 10: 532–40.
- 592 Crawley MJ, Brown SL. 2004. Spatially structured population dynamics in feral oilseed rape. *Proc. R.*
593 *Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271: 1909–16.
- 594 Crozier LG, Scheuerell MD, Zabel RW. 2011. Using Time Series Analysis to Characterize Evolution-
595 ary and Plastic Responses to Environmental Change: A Case Study of a Shift toward Earlier
596 Migration Date in Sockeye Salmon. *Am. Nat.* 178: 755–73.
- 597 Dallas TA, Antão LH, Pöyry J, Leinonen R, Ovaskainen O. 2020. Spatial synchrony is related to envi-
598 ronmental change in Finnish moth communities. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 287: 20200684.
- 599 Daverat F, Morais P (Eds). 2016. *An Introduction to Fish Migration*, CRC Press, Taylor&Francis
600 Group. Morais & Daverat. Available from: [https://www.crcpress.com/An-Introduction-to-
601 Fish-Migration/Morais-Daverat/p/book/9781498718738](https://www.crcpress.com/An-Introduction-to-Fish-Migration/Morais-Daverat/p/book/9781498718738)
- 602 Dembkowski DJ, Willis DW, Wuellner MR. 2016. Synchrony in larval yellow perch abundance: the
603 influence of the Moran Effect during early life history. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73: 1567–74.
- 604 Duong T-Y, Scribner KT. 2018. Regional variation in genetic diversity between wild and cultured
605 populations of bighead catfish (*Clarias macrocephalus*) in the Mekong Delta. *Fish. Res.* 207:
606 118–25.
- 607 Eberhart-Phillips LJ, Hudgens BR, Colwell MA. 2016. Spatial synchrony of a threatened shorebird:
608 Regional roles of climate, dispersal and management. *Bird Conserv. Int.* 26: 119–35.
- 609 Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Norberg J. 2003. Response di-
610 versity, ecosystem change, and resilience. *Front. Ecol. Environ.* 1: 488–94.
- 611 Fahrner G, Villeneuve B, Gauraud V, Capra H, Souchon Y. 2009. Spatial scale and degree of syn-
612 chrony in brown trout (*salmo trutta*) population dynamics. In: The 7th International Sympo-
613 sium on Ecohydraulics. Concepcion, Chile, p 10 p. Available from: [https://hal.archives-ouver-
614 tes.fr/hal-00468733](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00468733)
- 615 Frank KT, Petrie B, Leggett WC, Boyce DG. 2016. Large scale, synchronous variability of marine fish
616 populations driven by commercial exploitation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113: 8248–53.
- 617 Franzén M, Nilsson SG, Johansson V, Ranius T. 2013. Population Fluctuations and Synchrony of
618 Grassland Butterflies in Relation to Species Traits. *PLOS ONE* 8: e78233.
- 619 Gozlan R, Karimov B, Zadereev E, Kuznetsova D, Brucet S. 2019. Status, trends, and future dynamics
620 of freshwater ecosystems in Europe and Central Asia. *Inland Waters*: 1–17.

- 621 Grenfell BT, Wilson K, Finkenstädt BF, Coulson TN, Murray S, Albon SD, Pemberton JM, Clutton-
622 Brock TH, Crawley MJ. 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394: 674–7.
623
- 624 Guillerault N, Boulêtreau S, Santoul F. 2019. Predation of European catfish on anadromous fish spe-
625 cies in an anthropised area. *Mar. Freshw. Res.* 70: 682–6.
- 626 Guillot G, Rousset F. 2013. Dismantling the Mantel tests. *Methods Ecol. Evol.* 4: 336–44.
- 627 Hansen BB, Grøtan V, Herfindal I, Lee AM. 2020. The Moran effect revisited: spatial population syn-
628 chrony under global warming. *Ecography* 43: 1–12.
- 629 Hanski I, Woiwod IP. 1993. Spatial Synchrony in the Dynamics of Moth and Aphid Populations. *J.*
630 *Anim. Ecol.* 62: 656–68.
- 631 Harmon LJ, Glor RE. 2010. Poor Statistical Performance of the Man^{TEL} Test in Phylogenetic Compar-
632 ative Analyses. *Evolution* 64: 2173–8.
- 633 Harrison S, Quinn JF. 1989. Correlated Environments and the Persistence of Metapopulations. *Oikos*
634 56: 293–8.
- 635 Haydon D, Steen H. 1997. The effects of large– and small–scale random events on the synchrony of
636 metapopulation dynamics: a theoretical analysis. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 264: 1375–
637 81.
- 638 Haydon DT, Stenseth NC, Boyce MS, Greenwood PE. 2001. Phase coupling and synchrony in the
639 spatiotemporal dynamics of muskrat and mink populations across Canada. *Proc. Natl. Acad.*
640 *Sci.* 98: 13149–54.
- 641 Haynes KJ, Bjørnstad ON, Allstadt AJ, Liebhold AM. 2013. Geographical variation in the spatial syn-
642 chrony of a forest-defoliating insect: isolation of environmental and spatial drivers. *Proc. R.*
643 *Soc. B Biol. Sci.* 280: 20122373.
- 644 Heino M, Kaitala V, Ranta E, Lindström J. 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in
645 spatially structured populations. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 264: 481–6.
- 646 Intergovernmental Panel on Climate Change. 2018. *Global warming of 1.5°C*. Available from:
647 <http://www.ipcc.ch/report/sr15/>
- 648 Isaak DJ, Thurow RF, Rieman BE, Dunham JB. 2003. Temporal variation in synchrony among chi-
649 nook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) redd counts from a wilderness area in central
650 Idaho. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60: 840–8.
- 651 Jones CM. 2006. CHAPTER 4 - Estuarine and Diadromous Fish Metapopulations. In: Kritzer JP, Sale
652 PF (eds) *Marine Metapopulations*. Academic Press, Burlington, pp 119–54. Available from:
653 <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780120887811500078>
- 654 Jones MC, Cheung WWL. 2015. Multi-model ensemble projections of climate change effects on
655 global marine biodiversity. *ICES J. Mar. Sci.* 72: 741–52.
- 656 Jones J, Doran PJ, Holmes RT. 2003. Climate and Food Synchronize Regional Forest Bird Abun-
657 dances. *Ecology* 84: 3024–32.
- 658 Jonsson B, Ruud-Hansen J. 1985. Water Temperature as the Primary Influence on Timing of Seaward
659 Migrations of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 593–5.

- 660 Kahilainen A, Nouhuys S van, Schulz T, Saastamoinen M. 2018. Metapopulation dynamics in a
661 changing climate: Increasing spatial synchrony in weather conditions drives metapopulation
662 synchrony of a butterfly inhabiting a fragmented landscape. *Glob. Change Biol.* 24: 4316–29.
- 663 Keefer ML, Caudill CC. 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mecha-
664 nisms and rates. *Rev. Fish Biol. Fish.* 24: 333–68.
- 665 Keefer ML, Peery CA, Caudill CC. 2008. Migration Timing of Columbia River Spring Chinook
666 Salmon: Effects of Temperature, River Discharge, and Ocean Environment. *Trans. Am. Fish.*
667 *Soc.* 137: 1120–33.
- 668 Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J. 2011. *Les poissons d'eau douce de France.*
- 669 Kiviniemi K, Löfgren A. 2009. Spatial (a)synchrony in population fluctuations of five plant species in
670 fragmented habitats. *Basic Appl. Ecol.* 10: 70–8.
- 671 Koenig WD. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends Ecol. Evol.* 14: 22–6.
- 672 Koenig WD. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 25:
673 283–8.
- 674 Koenig WD, Liebhold AM. 2016. Temporally increasing spatial synchrony of North American tem-
675 perature and bird populations. *Nat. Clim. Change* 6: 614–7.
- 676 Kovach RP, Armstrong JB, Schmetterling DA, Al-Chokhachy R, Muhlfeld CC. 2018. Long-term pop-
677 ulation dynamics and conservation risk of migratory bull trout in the upper Columbia River
678 basin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 75: 1960–8.
- 679 Kovach RP, Ellison SC, Pyare S, Tallmon DA. 2015. Temporal patterns in adult salmon migration
680 timing across southeast Alaska. *Glob. Change Biol.* 21: 1821–33.
- 681 Kuczynski L, Chevalier M, Laffaille P, Legrand M, Grenouillet G. 2017. Indirect effect of temperature
682 on fish population abundances through phenological changes (J.C. Molinero, Ed.). *PLOS ONE*
683 12: 1–13.
- 684 Larinier M. 2001. Environmental issues, dams and fish migration. In: Dams, Fish and Fisheries: Op-
685 portunities, Challenges and Conflict Resolution. Food & Agriculture Org., pp 45–90.
- 686 Larios-López JE, González CA, Galiana-García M, Figueroa JMT de. 2020. Driving factors of syn-
687 chronous dynamics in brown trout populations at the rear edge of their native distribution.
688 *Ecol. Freshw. Fish* n/a Available from: [https://onlineli-](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/eff.12554)
689 [brary.wiley.com/doi/abs/10.1111/eff.12554](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/eff.12554)
- 690 Lassalle G, Rochard E. 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread
691 over Europe, North Africa and the Middle East. *Glob. Change Biol.* 15: 1072–89.
- 692 Legendre P, Fortin M-J, Borcard D. 2015. Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods*
693 *Ecol. Evol.* 6: 1239–47.
- 694 Legrand M, Briand C, Besse T. 2019. stacomIR : a common tool for monitoring fish migration. *J.*
695 *Open Source Softw.* 4: 1–3.
- 696 Legrand M, Briand C, Buisson L, Artur G, Azam D, Baisez A, Barracou D, Bourré N, Carry L, Caudal
697 A-L, Charrier F, Corre J, Croguennec E, Mikaélian SD, Josset Q, Le Gurun L, Schaeffer F,
698 Laffaille P. 2020. Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish
699 counts over the last 30 years in France. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 421: 1–23.

- 700 Liebhold A, Koenig WD, Bjørnstad ON. 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. *Annu. Rev.*
701 *Ecol. Evol. Syst.* 35: 467–90.
- 702 Limburg KE, Waldman JR. 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioSci-*
703 *ence* 59: 955–65.
- 704 Lopes VG, Branco CWC, Kozlowsky-Suzuki B, Sousa-Filho IF, Souza LC e, Bini LM. 2018. Envi-
705 ronmental distances are more important than geographic distances when predicting spatial
706 synchrony of zooplankton populations in a tropical reservoir. *Freshw. Biol.* 63: 1592–601.
- 707 Maes J, Stevens M, Breine J. 2008. Poor water quality constrains the distribution and movements of
708 twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in the watershed of river Scheldt. In: Fish
709 and Diadromy in Europe (ecology, management, conservation). Springer, pp 129–143. Availa-
710 ble from: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-8548-2_10
- 711 Maire A, Thierry E, Viechtbauer W, Daufresne M. 2019. Poleward shift in large-river fish communi-
712 ties detected with a novel meta-analysis framework. *Freshw. Biol.* Available from:
713 <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/fwb.13291>
- 714 Mallory CD, Campbell MW, Boyce MS. 2018. Climate influences body condition and synchrony of
715 barren-ground caribou abundance in Northern Canada. *Polar Biol.* 41: 855–64.
- 716 Moore JW, McClure M, Rogers LA, Schindler DE. 2010. Synchronization and portfolio performance
717 of threatened salmon. *Conserv. Lett.* 3: 340–8.
- 718 Moran P a. P. 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Aust. J. Zool.* 1: 291–8.
- 719 Mueter FJ, Ware DM, Peterman RM. 2002. Spatial correlation patterns in coastal environmental varia-
720 bles and survival rates of salmon in the north-east Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* 11: 205–18.
- 721 Myers GS. 1949. Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes. *Copeia*
722 1949: 89–97.
- 723 Myers BJE, Lynch AJ, Bunnell DB, Chu C, Falke JA, Kovach RP, Krabbenhoft TJ, Kwak TJ, Paukert
724 CP. 2017. Global synthesis of the documented and projected effects of climate change on in-
725 land fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 27: 339–61.
- 726 Myers RA, Worm B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423:
727 280.
- 728 Nicola GG, Elvira B, Jonsson B, Ayllón D, Almodóvar A. 2018. Local and global climatic drivers of
729 Atlantic salmon decline in southern Europe. *Fish. Res.* 198: 78–85.
- 730 Nilsen EB, Hapke WB, McIlraith B, Markovchick D. 2015. Reconnaissance of contaminants in larval
731 Pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*) tissues and habitats in the Columbia River Basin,
732 Oregon and Washington, USA. *Environ. Pollut.* 201: 121–30.
- 733 Olmos M, Payne MR, Nevoux M, Prévost E, Chaput G, Du HP, Guitton J, Sheehan T, Mills K, Rivot
734 E. 2020. Spatial synchrony in the response of a long range migratory species (*Salmo salar*) to
735 climate change in the North Atlantic Ocean. *Glob. Change Biol.* 26: 1319–1337.
- 736 Ong JLL, Rountrey AN, Zinke J, Meeuwig JJ, Grierson PF, O'Donnell AJ, Newman SJ, Lough JM,
737 Trougan M, Meekan MG. 2016. Evidence for climate-driven synchrony of marine and terres-
738 trial ecosystems in northwest Australia. *Glob. Change Biol.* 22: 2776–86.

- 739 Orell P, Erkinaro J, Svenning MA, Davidsen JG, Niemelä E. 2007. Synchrony in the downstream mi-
740 gration of smolts and upstream migration of adult Atlantic salmon in the subarctic River
741 Utsjoki. *J. Fish Biol.* 71: 1735–50.
- 742 Paradis E, Baillie SR, Sutherland WJ, Gregory RD. 2000. Spatial Synchrony in Populations of Birds:
743 Effects of Habitat, Population Trend, and Spatial Scale. *Ecology* 81: 2112–25.
- 744 Parmesan C Gary. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural sys-
745 tems. *Nature* 421: 37.
- 746 Pella H, Snelder T, Lamouroux N, Vanderbecq A, Shankar U, Rogers C. 2008. Réseau hy-
747 drographique naturel étendu (RHE) construit à partir de la BD Carthage. *Ingénieries-EAT*
748 Available from: <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00602836/>
- 749 Peltonen M, Liebhold AM, Bjørnstad ON, Williams DW. 2002. Spatial Synchrony in Forest Insect
750 Outbreaks: Roles of Regional Stochasticity and Dispersal. *Ecology* 83: 3120–9.
- 751 Perez SI, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN. 2010. Alternatives to the partial Mantel test in the
752 study of environmental factors shaping human morphological variation. *J. Hum. Evol.* 59:
753 698–703.
- 754 Pess GR, Montgomery DR, Steel EA, Bilby RE, Feist BE, Greenberg HM. 2002. Landscape character-
755 istics, land use, and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) abundance, Snohomish River,
756 Wash., U.S.A. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 613–23.
- 757 Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D. 2018. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*.
758 Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- 759 Pinter K, Epifanio J, Unfer G. 2019. Release of hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) as a threat
760 to wild populations? A case study from Austria. *Fish. Res.* 219: 105296.
- 761 Pollard E. 1991. Synchrony of Population Fluctuations: The Dominant Influence of Widespread Fac-
762 tors on Local Butterfly Populations. *Oikos* 60: 7–10.
- 763 Puijtenbroek PJTM van, Buijse AD, Kraak MHS, Verdonschot PFM. 2019. Species and river specific
764 effects of river fragmentation on European anadromous fish species. *River Res. Appl.* 35: 68–
765 77.
- 766 Rabi A, Hadzima-Nyarko M, Šperac M. 2015. Modelling river temperature from air temperature: case
767 of the River Drava (Croatia). *Hydrol. Sci. J.* 60: 1490–507.
- 768 Ranta E, Kaitala V, Lindström J, Lindén H. 1995. Synchrony in population dynamics. *Proc R Soc*
769 *Lond B* 262: 113–8.
- 770 Rogers LA, Schindler DE. 2011. Scale and the detection of climatic influences on the productivity of
771 salmon populations. *Glob. Change Biol.* 17: 2546–58.
- 772 Schtickzelle N, Quinn TP. 2007. A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish.
773 *Fish Fish.* 8: 297–314.
- 774 Stowe ES, Wenger SJ, Freeman MC, Freeman BJ. 2020. Incorporating spatial synchrony in the status
775 assessment of a threatened species with multivariate analysis. *Biol. Conserv.* 248: 108612.
- 776 Stratoudakis Y, Mateus CS, Quintella BR, Antunes C, Raposo de Almeida P. 2016. Exploited anadro-
777 mous fish in Portugal: Suggested direction for conservation and management. *Mar. Policy* 73:
778 92–9.

- 779 Thackeray SJ, Henrys PA, Hemming D, Bell JR, Botham MS, Burthe S, Helaouet P, Johns DG, Jones
780 ID, Leech DI, Mackay EB, Massimino D, Atkinson S, Bacon PJ, Brereton TM, Carvalho L,
781 Clutton-Brock TH, Duck C, Edwards M, Elliott JM, Hall SJG, Harrington R, Pearce-Higgins
782 JW, Høye TT, Kruuk LEB, Pemberton JM, Sparks TH, Thompson PM, White I, Winfield IJ,
783 Wanless S. 2016. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*
784 535: 241–5.
- 785 UICN Comité français, MNHN, SFI, AFB. 2019. *La Liste rouge des espèces menacées en France –*
786 *Chapitre Poissons d’eau douce de France métropolitaine*. Paris, France.
- 787 Urban MC. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348: 571–3.
- 788 Waldman J, Wilson KA, Mather M, Snyder NP. 2016. A Resilience Approach Can Improve Anadro-
789 mous Fish Restoration. *Fisheries* 41: 116–26.
- 790 Weber MJ, Brown ML, Wahl DH, Shoup DE. 2017. Quantifying the spatial scale of common carp
791 (*Cyprinus carpio*) recruitment synchrony. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74: 1682–91.
- 792 Wood SN. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of
793 semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* 73: 3–36.
- 794 Wu JM, Wang CY, Zhang H, Du H, Liu ZG, Shen L, Wei QW, Rosenthal H. 2015. Drastic decline in
795 spawning activity of Chinese sturgeon *Acipenser sinensis* Gray 1835 in the remaining spawn-
796 ing ground of the Yangtze River since the construction of hydrodams. *J. Appl. Ichthyol.* 31:
797 839–42.
- 798
- 799

801 **Table A1 : Characteristics of the 46 monitoring stations. Num: the station identification number (see Fig. 1). Latitude is in**
802 **°N. Year: fish counting period.**

Num	Station name	River	Catchment	Latitude	Year
1	Eu	Bresle	Seine-Normandie	50.05	1984-2016
2	Breuil-en-Auge	Touques	Seine-Normandie	49.23	2005-2015
3	Claies-de-Vire	Vire	Seine-Normandie	49.18	2002-2015
4	May-sur-Orne	Orne	Seine-Normandie	49.11	2004-2016
5	Iffezheim	Rhin	Rhin	48.83	2003-2015
6	Gamsheim	Rhin	Rhin	48.68	2006-2015
7	Cerisel	Oir	Seine-Normandie	48.63	1983-2016
8	Pont es Omnes	Frémur	Bretagne	48.58	1996-2016
9	Bois Joli	Frémur	Bretagne	48.57	1996-2016
10	Pont Rolland	Gouessant	Bretagne	48.52	2004-2013
11	Kerhamon	Elorn	Bretagne	48.46	2007-2016
12	Moulin du Vivier	Loysance	Bretagne	48.45	1996-2010
13	Châteaulin	Aulne	Bretagne	48.20	1999-2015
14	Moulin Neuf	Pont l'Abbé	Bretagne	47.89	2002-2016
15	Moulin des Princes	Scorff	Bretagne	47.84	1993-2016
16	Malon	Vilaine	Bretagne	47.80	1998-2008
17	Arzal	Vilaine	Bretagne	47.50	1995-2016
18	Descartes	Creuse	Loire	46.97	2007-2017
19	Decize	Loire	Loire	46.85	1998-2017
20	Châtelleraut	Vienne	Loire	46.81	2004-2017
21	Gueugnon	Arroux	Loire	46.61	2006-2017
22	Boisse	Vendée	Sèvre niortaise	46.45	1994-2013
23	Massigny	Vendée	Sèvre niortaise	46.42	1994-2007
24	Boule d'Or Cinq Abbés	5 abbés	Sèvre niortaise	46.39	1994-2013
25	Boule d'Or Vendée	Vendée	Sèvre niortaise	46.39	1994-2013
26	Cinq Abbés	5 abbés	Sèvre niortaise	46.33	1996-2017
27	Contreboth de Vix	tidal barrier	Sèvre niortaise	46.32	1996-2011
28	Marais Pin	Sèvre niortaise	Sèvre niortaise	46.32	2008-2017

29	Enfreneaux	Sèvre niortaise	Sèvre niortaise	46.32	1994-2017
30	Vichy	Allier	Loire	46.14	1997-2017
31	Poutès	Allier	Loire	44.95	1986-2016
32	Mauzac	Dordogne	Garonne-Dordogne	44.85	2004-2015
33	Tuilières	Dordogne	Garonne-Dordogne	44.84	1993-2015
34	Golfech	Garonne	Garonne-Dordogne	44.11	1993-2015
35	Bazacle	Garonne	Garonne-Dordogne	43.60	1993-2015
36	Sorde-l'Abbaye	Gave d'Oloron	Adour	43.53	1996-2012
37	Chopolo	Nive	Adour	43.39	1999-2015
38	Artix	Gave de Pau	Adour	43.38	2005-2016
39	Halsou	Nive	Adour	43.38	2000-2016
40	Uxondoa	Nivelle	Adour	43.36	1996-2017
41	Olha	Nivelle	Adour	43.34	1996-2017
42	Carbonne	Garonne	Garonne-Dordogne	43.29	2000-2015
43	Guerlain	Gave d'Oloron	Adour	43.26	1996-2012
44	Chéraute	Saison	Adour	43.24	1996-2014
45	Soeix	Gave d'Aspe	Adour	43.16	1996-2017
46	Saint-Cricq	Gave d'Ossau	Adour	43.11	2002-2011

803

804

805 Table A3: Synchrony for each taxon each spatial scale (Fr= France, Bc=Between catchments, Wc=Within-catchments), and
 806 each metric : phenological metrics and fish counts. Starting date is the Julian day when 5% of fishes have migrated, me-
 807 dian date is the Julian day when 50% of fishes have migrated, and ending date is the Julian date when 95% of fishes have
 808 migrated. Results shown in the main text are those for the median date of migration. * indicates significant correlations
 809 between stations.

Metric Spatial scale	Starting date			Median date			Ending date			Counts		
	Fr	Bc	Wc	Fr	Bc	Wc	Fr	Bc	Wc	Fr	Bc	Wc
Alosa spp.	0.26* (85)	0.24* (70)	0.39* (15)	0.23* (85)	0.21* (70)	0.31* (15)	0.23* (85)	0.22* (70)	0.27* (15)	0.24* (85)	0.18* (70)	0.50* (15)
Anguilla anguilla – Glass eel	0.27* (14)	-0.18 (5)	0.55* (9)	0.29* (14)	- (5)	0.61* (9)	0.50* (14)	0.24* (5)	0.66* (9)	0.11* (19)	0.08 (6)	0.12 (13)
Anguilla anguilla – Yellow eel	0.18* (108)	0.13* (89)	0.41* (19)	0.09* (108)	0.06* (89)	0.22* (19)	0.12* (108)	0.07* (89)	0.32* (19)	0.04 (146)	0.03 (117)	0.05 (29)
Petromyzon marinus	0.17* (37)	0.16* (31)	0.24* (6)	0.30* (37)	0.31* (31)	0.23* (6)	0.16* (37)	0.13* (31)	0.31* (6)	0.17* (28)	0.07 (22)	0.46* (6)
Salmo salar	0.09* (313)	0.07* (255)	0.17* (58)	0.08* (313)	0.05* (255)	0.21* (58)	0.07* (313)	0.05* (255)	0.18* (58)	0.12* (266)	0.1* (223)	0.26* (43)
Salmo trutta	0.10* (92)	0.07* (65)	0.17* (27)	0.14* (92)	0.007 (65)	0.44* (27)	0.11* (92)	0.01 (65)	0.33* (27)	0.17* (79)	0.09* (57)	0.37* (22)

810

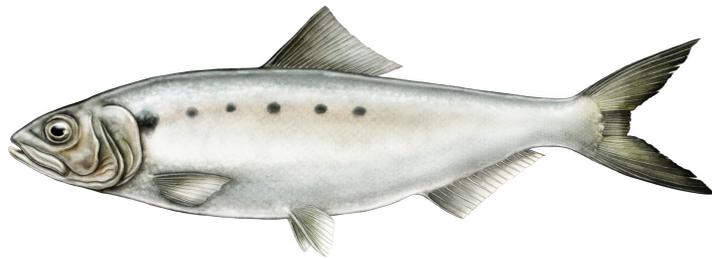
5.3 Bibliographie

- Buonaccorsi, J. P., Elkinton, J. S., Evans, S. R., and Liebhold, A. M. (2001). Measuring and Testing for Spatial Synchrony. *Ecology*, 82(6) :1668–1679.
- Chevalier, M., Laffaille, P., and Grenouillet, G. (2014). Spatial synchrony in stream fish populations : influence of species traits. *Ecography*, 37(10) :960–968.
- Cloern, J. E., Abreu, P. C., Carstensen, J., Chauvaud, L., Elmgren, R., Grall, J., Greening, H., Johansson, J. O. R., Kahru, M., Sherwood, E. T., Xu, J., and Yin, K. (2016). Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Global Change Biology*, 22(2) :513–529.
- Crabot, J., Clappe, S., Dray, S., and Datry, T. (2019). Testing the Mantel statistic with a spatially-constrained permutation procedure. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(4) :532–540.
- Duong, T.-Y. and Scribner, K. T. (2018). Regional variation in genetic diversity between wild and cultured populations of bighead catfish (*Clarias macrocephalus*) in the Mekong Delta. *Fisheries Research*, 207 :118–125.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., and Norberg, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9) :488–494.
- Guillot, G. and Rousset, F. (2013). Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4) :336–344.
- Hansen, B. B., Grøtan, V., Herfindal, I., and Lee, A. M. (2020). The Moran effect revisited : spatial population synchrony under global warming. *Ecography*, 43 :1–12.
- Harmon, L. J. and Glor, R. E. (2010). Poor Statistical Performance of the Mantel Test in Phylogenetic Comparative Analyses. *Evolution*, 64(7) :2173–2178.
- Hilborn, R., Quinn, T. P., Schindler, D. E., and Rogers, D. E. (2003). Biocomplexity and fisheries sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(11) :6564–6568.
- Hudson, P. J. and Cattadori, I. M. (1999). The Moran effect : a cause of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1) :1–2.
- Isaak, D. J., Thurow, R. F., Rieman, B. E., and Dunham, J. B. (2003). Temporal variation in synchrony among chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) redd counts from a wilderness area in central Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(7) :840–848.
- Jonsson, N. (1991). Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research (Sweden)*, 66.
- Kovach, R. P., Ellison, S. C., Pyare, S., and Tallmon, D. A. (2015). Temporal patterns in adult salmon migration timing across southeast Alaska. *Global Change Biology*, 21(5) :1821–1833.
- Legendre, P., Fortin, M.-J., and Borcard, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11) :1239–1247.

- Milner, N. J., Solomon, D. J., and Smith, G. W. (2012). The role of river flow in the migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar*, through estuaries and rivers. *Fisheries Management & Ecology*, 19(6) :537–547.
- Moore, J. W., McClure, M., Rogers, L. A., and Schindler, D. E. (2010). Synchronization and portfolio performance of threatened salmon. *Conservation Letters*, 3(5) :340–348.
- Moran, P. a. P. (1953). The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Australian Journal of Zoology*, 1(3) :291–298.
- Moritz, C. and Agudo, R. (2013). The Future of Species Under Climate Change : Resilience or Decline? *Science*, 341(6145) :504–508.
- Olmos, M., Payne, M. R., Nevoux, M., Prévost, E., Chaput, G., Du, H. P., 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. *Global change biology*, 26(3) :1319–1337.
- Ong, J. J. L., Rountrey, A. N., Zinke, J., Meeuwig, J. J., Grierson, P. F., O'Donnell, A. J., Newman, S. J., Lough, J. M., Trougan, M., and Meekan, M. G. (2016). Evidence for climate-driven synchrony of marine and terrestrial ecosystems in northwest Australia. *Global Change Biology*, 22(8) :2776–2786.
- Parmesan, C. and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 :37–42.
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Bernal, V., and Gonzalez, P. N. (2010). Alternatives to the partial Mantel test in the study of environmental factors shaping human morphological variation. *Journal of Human Evolution*, 59(6) :698–703.
- Pinter, K., Epifanio, J., and Unfer, G. (2019). Release of hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) as a threat to wild populations? A case study from Austria. *Fisheries Research*, 219.
- Quinn, T. P., Hodgson, S., and Peven, C. (1997). Temperature, flow, and the migration of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Columbia River (English). *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 54(6) :1349–1360.
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindström, J., and Helle, E. (1997). The Moran Effect and Synchrony in Population Dynamics. *Oikos*, 78(1) :136–142.
- Rogers, L. A. and Schindler, D. E. (2008). Asynchrony in population dynamics of sockeye salmon in southwest Alaska. *Oikos*, 117(10) :1578–1586.
- 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(3) :609–612.
- Sgrò, C. M., Lowe, A. J., and Hoffmann, A. A. (2011). Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, 4(2) :326–337.
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234) :571–573.
- Waldman, J., Wilson, K. A., Mather, M., and Snyder, N. P. (2016). A Resilience Approach Can Improve Anadromous Fish Restoration. *Fisheries*, 41(3) :116–126.

Chapitre 6

Conclusions et Perspectives



L'Alose feinte

Sommaire

6.1	Principales conclusions	211
6.2	Implications des résultats pour la gestion	215
6.2.1	Les données pour le suivi de l'état des populations	215
6.2.2	Identifier et prioriser les actions de gestion sur les populations les plus fragiles	215
6.2.3	Limiter par tous les moyens les sélections anthropiques	218
6.3	Perspectives de recherches	222
6.3.1	La collecte et l'analyse des données liées à la gestion des bassins-versants	222
6.3.2	La collecte et l'analyse des informations à l'échelle de l'aire de répartition des espèces	224
6.3.3	Le développement d'analyses statistiques plus robustes pour étudier le lien entre synchronisme et paramètres environnementaux	226
6.3.4	La prise en compte dans les analyses des phénotypes et traits d'histoire de vie des poissons	228
6.3.5	Jetons un œil vers le futur	229
6.4	Bibliographie	231

6.1 Principales conclusions

Le changement climatique peut influencer la biodiversité de multiples manières (Parmesan and Yohe, 2003; Knouft and Ficklin, 2017; Martay *et al.*, 2017; Turner, 2018). Il peut, en particulier, entraîner des modifications phénologiques ou le déclin de populations ou d'espèces. L'objectif de ce travail de thèse était d'analyser l'influence du changement climatique sur les populations de poissons amphihalins en France, en recherchant si ces populations présentaient une modification dans leur calendrier de migration anadrome (*c.-à-d.* migration de la mer vers les rivières) et/ou une synchronie que ce soit dans les fluctuations d'effectifs ou au niveau des calendriers de migration. Nous avons également analysé les fluctuations d'effectifs afin de déterminer si certaines populations étaient en déclin à l'échelle nationale (Figure 6.1).

Les causes du déclin des espèces sont cependant très nombreuses et peuvent à la fois être liées à des paramètres locaux (*par ex.* choix de gestion dans les bassins-versants) et à des paramètres agissant à larges échelles, comme le changement climatique. Il est d'ailleurs souvent difficile de déterminer une cause précise car il y a, la plupart du temps, de multiples facteurs à l'œuvre (*par ex.* Lotze and Milewski, 2004; Limburg and Waldman, 2009; Mota *et al.*, 2016).

Les données utilisées dans ce travail de doctorat sont celles collectées aux stations de comptage des poissons de différents ouvrages hydrauliques en France, et ce depuis plus de 30 ans pour certaines d'entre elles. Ces données n'avaient encore jamais été rassemblées dans une même base de données afin de permettre leur valorisation à large l'échelle (*par ex.* nationale).

Dans le chapitre 3, l'analyse des comptages des poissons amphihalins en France a permis de mettre en évidence des situations contrastées entre les bassins-versants et les taxons étudiés. À l'échelle nationale, certains taxons présentaient néanmoins une tendance claire vers un déclin des populations, c'est le cas des aloses (grande alose et alose feinte) et de la lamproie marine, tandis que les fluctuations d'effectifs du saumon atlantique ne montraient pas de tendance et que celles de l'anguille européenne et de la truite de mer présentaient une légère tendance à l'augmentation sur la période considérée (*c.-à-d.* 30 ans). Les intervalles de confiance autour de la reconstitution de ces fluctuations étaient cependant larges indiquant des variations importantes entre les stations et les bassins-versants sauf pour le déclin marqué des aloses durant les dix dernières années, indiquant une homogénéisation des réponses pour ces dernières.

Dans les méta-analyses réalisées pour chacun des taxons à l'échelles des bassins-versants et des stations, nous avons constaté que la variable « bassin-versant » était toujours significative sauf pour l'anguille. Ce résultat peut être expliqué par une structuration en méta-population des taxons anadromes à l'inverse de la structure en population unique de l'anguille (*par ex.* Dannewitz *et al.*, 2005; Palm *et al.*, 2009). La latitude, de son côté, n'était jamais significative, ce qui implique que nous n'avons pas pu confirmer l'hypothèse selon laquelle les populations situées au sud connaissent un déclin plus marqué que les populations situées au nord (Lassalle and Rochard, 2009; Lennox *et al.*, 2019; Amano *et al.*, 2020). De même, les facteurs explicatifs liés aux modalités de gestion dans les bassins-versants (*c.-à-d.* dans notre cas, présence/absence d'une pêcherie commerciale, amélioration notable de la continuité écologique et/ou présence d'un programme de soutien des effectifs par empoissonnement pour le saumon) n'étaient pas significatifs dans nos analyses

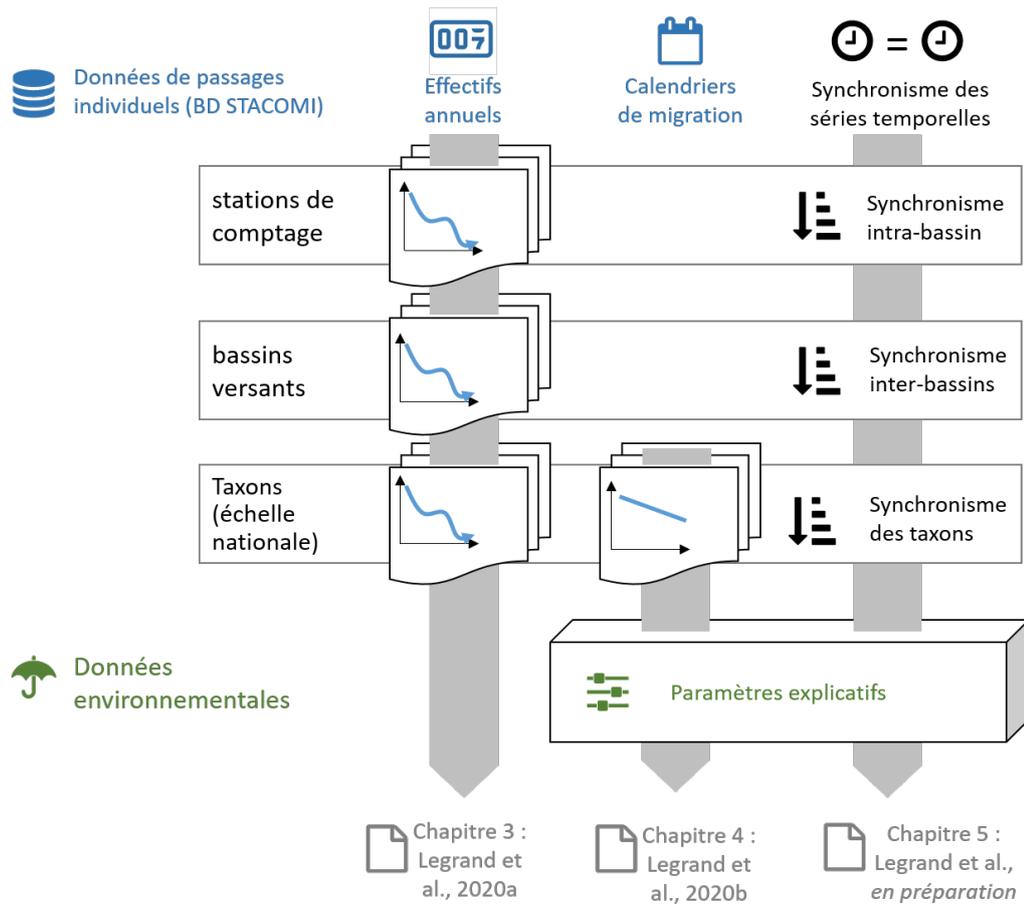


FIGURE 6.1 – Schéma conceptuel des données utilisées (données environnementales et données de passages des individus provenant de la base de données STACOMI) et des analyses réalisées dans le cadre de ce travail.

(Tableau 6.1). Il est cependant possible que cela soit dû au fait que nous n'étions pas en mesure de proposer des variables plus fines car les données n'étaient pas disponibles à notre échelle de travail ou demandaient trop de temps pour les rassembler (*par ex.* volumes pêchés annuellement, réduction de la hauteur de chute cumulées des ouvrages sur un axe, quantité et/ou stade des poissons déversés dans le cadre des programmes de soutiens d'effectifs).

Dans le chapitre , nous avons mis en évidence une modification des dates de migration anadrome des poissons amphihalins en France dans le sens d'une avancée des dates, excepté pour la civelle (-2,3 jours/décennie en moyenne sur les taxons considérés, hors civelle). Ce résultat est en cohérence avec de nombreux travaux rapportant une avancée des dates des moments-clés des cycles de vie des animaux, et ce pour une large gamme de taxons (*par ex.* Parmesan and Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Ahas and Aasa, 2006). Bien que la tendance générale soit à l'avancée des dates de migration des poissons amphihalins en France, les résultats sont contrastés entre les taxons avec d'une part les aloses, le saumon atlantique, la truite de mer et l'anguille jaune montrant des avancées marquées de leur date médiane de migration anadrome (-3,7, -2,9, -2,6 et -1,9 jours/décennie respectivement), et d'autre part la lamproie marine et la civelle qui ne montrent que peu voire pas de modification dans leur calendrier de migration (-0,2 et +0,08 jour/décennie respectivement). Parmi ces taxons, seules les aloses présentent des avancées contrastées entre la date de début et la date de fin de migration, avec la date de début avançant plus que la date de fin (-6,3 contre -1,4 jours/décennie), induisant ainsi un allongement de la période de migration de ce taxon. Les paramètres explicatifs testés (*c.-à-d.* température de l'air, débit des rivières, température de surface de la mer et indice d'oscillation Nord-Atlantique) sont tous significatifs (excepté les débits pour l'anguille jaune), indiquant que les migrations de ces taxons sont influencées par des paramètres environnementaux agissant à de multiples échelles (Tableau 6.1).

Enfin, le chapitre 5 a permis d'analyser les synchronismes existants entre stations et bassins-versants à la fois au niveau de la fluctuation des effectifs et des dates d'arrivées des poissons aux stations de comptage. À l'échelle nationale, les analyses mettent en évidence des synchronismes faibles à modérés que ce soit pour les effectifs (coefficient de corrélation entre 0,04 et 0,24 selon les taxons) ou pour les dates de migration (entre 0,08 et 0,3 selon les taxons). Les analyses mettent en évidence un synchronisme toujours plus fort à l'échelle intra-bassin-versant qu'aux deux autres échelles testées (*c.-à-d.* inter-bassins et France), cohérent avec l'effet « bassin-versant » mis en évidence dans le chapitre 3 concernant les effectifs. Quelle que soit l'échelle spatiale considérée, le synchronisme des effectifs est plus fort pour les aloses que pour les autres taxons considérés (compris entre 0,18 et 0,5 pour l'échelle inter-bassins et l'échelle intra-bassin respectivement). Concernant les dates de migration, la lamproie marine présente le plus fort synchronisme à l'échelle nationale (0,3) et inter-bassins (0,31), tandis qu'à l'échelle intra-bassin il s'agit de la civelle (0,61). Les analyses croisant synchronisme et distance entre les stations de comptage mettent en évidence une diminution du synchronisme avec l'augmentation de la distance entre les stations, ce qui semble indiquer qu'au moins une partie des facteurs synchronisants agissent à une échelle relativement localisée. Les analyses des paramètres explicatifs font ressortir l'influence de la température pour expliquer le synchronisme des effectifs, et l'influence de la température et du débit pour le synchronisme des calendriers de migration (Tableau 6.1).

TABLE 6.1 – Récapitulatif des objectifs, matériels, méthodes et résultats pour chaque chapitre « analyse » de la thèse. ALA=les aloses (grande alose et alose feinte), ANG=anguille européenne en séparant 2 stades (anguille jaune et civelle), ANGc=civelle, ANGj=anguille jaune, LPM=lamproie marine, SAT=saumon atlantique et TRM=truite de mer, T°C=température de l'air (°C), Q=débit des rivières (m³/s), SST=température de surface de la mer (°C), NAOI=indice d'oscillation Nord-Atlantique, IC=intervalle de confiance, GAMs=modèles additifs généralisés, GAMMs=modèles mixtes additifs généralisés, LMMs=modèles linéaires mixtes.

	CHAPITRE 3	CHAPITRE 4	CHAPITRE 5
OBJECTIFS	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Évolution des effectifs à l'échelle nationale ➤ Évolution des effectifs à l'échelle des bassins-versants et des stations ➤ Recherche des paramètres explicatifs de gestion des bassins-versants 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Évolution de la phénologie migratoire à l'échelle nationale ➤ Analyse des paramètres environnementaux explicatifs 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Analyse du synchronisme (intensité et étendue) des effectifs à différentes échelles (station, bassin, nationale) ➤ Analyse du synchronisme (intensité et étendue) des calendriers de migration anadromes à différentes échelles (station, bassin, nationale) ➤ Analyse des paramètres environnementaux explicatifs
MATÉRIELS	<ul style="list-style-type: none"> ➤ 5 taxons étudiés : ALA-ANGj-LPM-SAT-TRM ➤ 43 stations dans 29 rivières et fleuves et 18 bassins-versants ➤ Période : 1983 - 2017 ➤ Paramètres explicatifs : présence/absence (i) d'une pêche commerciale, (ii) d'une amélioration de la continuité écologique, et (iii) d'un programme de soutien d'effectifs par empoissonnement, (iv) latitude, et (v) bassin-versant 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ 5 taxons étudiés : ALA-ANG-LPM-SAT-TRM ➤ 40 stations dans 28 rivières et fleuves ➤ Période : 1983-2017 ➤ Paramètres explicatifs : (i) T°C de l'air (proxy T°C de l'eau), (ii) SST, (iii) Q, (iv) NAOI, (v) année, et (vi) type de métriques phénologiques. 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ 5 espèces étudiées : ALA-ANG-LPM-SAT-TRM ➤ 46 stations dans 31 rivières et fleuves ➤ Période : 1983-2017 ➤ Paramètres explicatifs : (i) T°C de l'air (proxy T°C de l'eau), (ii) SST and (iii) Q
MÉTHODES	<ul style="list-style-type: none"> ➤ À l'échelle nationale : 5 GAMMs (1 par taxon) ➤ À l'échelle des bassins-versants et des stations : méta-analyses de Mann-Kendall (1 par taxon) 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ 3 métriques phénologiques : (i) date de début, (ii) date médiane et (iii) date de fin de migration ➤ LMMs (1 par taxon) pour expliquer la date de migration en fonction des paramètres explicatifs 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Corrélation de Spearman pour déterminer le synchronisme ➤ LMMs (1 par taxon) pour expliquer le synchronisme par les paramètres explicatifs ➤ GAMs (1 par taxon) pour expliquer le synchronisme par la distance entre les stations
RÉSULTATS	<p><u>À l'échelle nationale :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Tendance contrastée entre les bassins-versants et les taxons ➤ Les ALA et la LPM sont en déclin ➤ L'ANGj et la TRM sont en légère augmentation ➤ Aucune tendance significative pour le SAT ➤ Large IC autour des estimations indiquant des réponses variables entre bassins-versants et stations SAUF pour le déclin important des ALA depuis 10 ans <p><u>À l'échelle des bassins-versants et des stations :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Seul le bassin-versant était significatif dans les paramètres testés SAUF pour l'ANGj ➤ L'absence d'effet bassins-versants pour l'ANGj est cohérent avec le caractère panmictique de l'espèce ➤ Aucun effet de la latitude ne permettant pas de confirmer que les populations du nord se portent mieux que les populations du sud 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Avancées significatives des dates médianes de migration de l'ALA (-3,7 jours/décennie), du SAT (-2,9 jours/décennie), de la TRM (-2,6 jours/décennie), et de l'ANGj (-1.9 jours/décennie) ➤ ANGc et LPM présentent peu voire pas de modification ➤ ALA est le seul taxon montrant des avancées contrastées entre date de début et date de fin de migration, avec pour conséquence un allongement de la période de migration ➤ Ensemble des paramètres testés étaient significatifs (sauf Q pour ANGj), indiquant que les migrations sont influencées par des paramètres environnementaux agissant à multiples échelles 	<p><u>Échelle intra-bassin :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Synchronisme toujours plus fort à cette échelle qu'aux deux autres ➤ ANGc a le synchronisme le plus fort pour les migrations (0.61) et ALA pour les effectifs (0.5) <p><u>Échelle nationale :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Ensemble des synchronismes significatifs, sauf pour ANGj pour les comptages ➤ ALA montre le plus fort synchronisme pour les comptages (0.24) et LPM pour les migrations (0.30) ➤ Diminution du synchronisme avec la distance ➤ Sauf pour ANGc, les facteurs synchronisant semblent agir à plus large échelle que celle du bassin ➤ La T°C est le facteur explicatif semblant expliquer le synchronisme des comptages ➤ La T°C et Q expliquent le synchronisme des calendriers de migration.

6.2 Implications des résultats pour la gestion

Les espèces amphihalines sont des poissons à forte valeur économique et patrimoniale (voir chapitre 1 — section 1.2) faisant l'objet de plans de gestion internationaux (*par ex.* anguille européenne), nationaux (*par ex.* esturgeon) ou de bassins-versants (*par ex.* saumon atlantique) depuis de nombreuses années. Rappelons que le premier plan saumon a été adopté en France en 1976 et qu'il est élargi à d'autres espèces amphihalines (*c.-à-d.* aloses, lamproie marine et anguille) dès 1981 (Thomas and Germaine, 2018).

Dans ce contexte de gestion des espèces amphihalines en France, les résultats de cette thèse contribuent à l'apport de connaissances nécessaires à la prise de décisions pour gérer le plus efficacement possible ces populations, sur la base des connaissances les plus à jour possible.

6.2.1 Les données pour le suivi de l'état des populations

Les analyses réalisées au chapitre 3 ont mis en évidence l'intérêt de suivre l'état des populations à l'aide de jeux de données diversifiés et à très large échelle, afin d'être le plus complet possible. En effet, les analyses des données aux stations de comptage en France ont mis en évidence un déclin de certains taxons (notamment les aloses et la lamproie marine) plusieurs années avant que ces tendances ne soient identifiées dans les jeux de données provenant des suivis des captures des pêcheries commerciales. Il est toutefois à noter que ces deux suivis ne sont pas localisés aux mêmes endroits : les captures de poissons amphihalins les plus importantes sont en effet réalisées en mer et/ou en estuaire, tandis que les stations de comptage sont implantées dans les rivières (parfois à plus de 800 km de la mer). De ce fait, les données obtenues au niveau des stations de comptage sont affectées par des pressions supplémentaires par rapport aux données provenant des pêcheries (*par ex.* prédation dans les bassins-versants, problèmes de continuité écologique, pollution des eaux, facteurs environnementaux). Or, plusieurs auteurs ont mis en évidence des « pertes en ligne » importantes sur le parcours migratoire entre l'estuaire et les zones de reproduction pour les espèces potamotoques (*par ex.* Lundqvist *et al.*, 2008; Baisez *et al.*, 2011; Hinch *et al.*, 2012; Martins *et al.*, 2012; Westley, 2020), pouvant conduire à des abondances bien plus élevées en estuaire que sur les zones de reproduction. Ceci pourrait expliquer le décalage temporel entre l'« alerte » sur l'état des populations pouvant être observée par le suivi des stations de comptage et celle donnée par le suivi des pêcheries (en particulier marines ou estuariennes). Ces deux jeux de données semblent donc complémentaires pour dresser un bilan général de l'état des populations de poissons amphihalins.

6.2.2 Identifier et prioriser les actions de gestion sur les populations les plus fragiles

Jusque-là, les données de comptage n'avaient été utilisées en France que pour suivre l'état d'une population à l'échelle d'une station ou d'un bassin-versant. Grâce au travail réalisé dans le cadre de cette thèse, nous avons pu déterminer à la fois la tendance nationale pour chacun des taxons étudiés, et les stations dont les populations se portent mieux ou moins bien par rapport à cette tendance nationale (Figure 6.2). Ces résultats permettent ainsi d'identifier et de hiérarchiser les stations nécessitant, en priorité, de mettre en place des actions de gestion. Par exemple, pour les aloses, nos résultats mettent en évidence l'« urgence à agir » pour les populations se

présentant aux stations de Bazacle, Mauzac, Golfech et Tuillières (correspondant au bassin Gardonne-Dordogne) puisque celles-ci connaissent un déclin supérieur à la tendance nationale et également pour les stations de Kerhamon (bassin de l'Elorn), Châtellerault, Decize et Vichy (correspondant au bassin de la Loire), puisque celles-ci sont en déclin significatif sur la période étudiée (*c.-à-d.* 30 ans). Les mesures de gestion à mettre en place pour ces populations visent à limiter par tous les moyens les mortalités dues aux pressions anthropiques afin de conserver les tailles de populations les plus grandes possibles, ce qui favorise l'expression de traits de vie différents entre les individus et améliorent leur chance de résilience (Hansen and Biringer, 2003; Lawler, 2009; Waldman *et al.*, 2016).

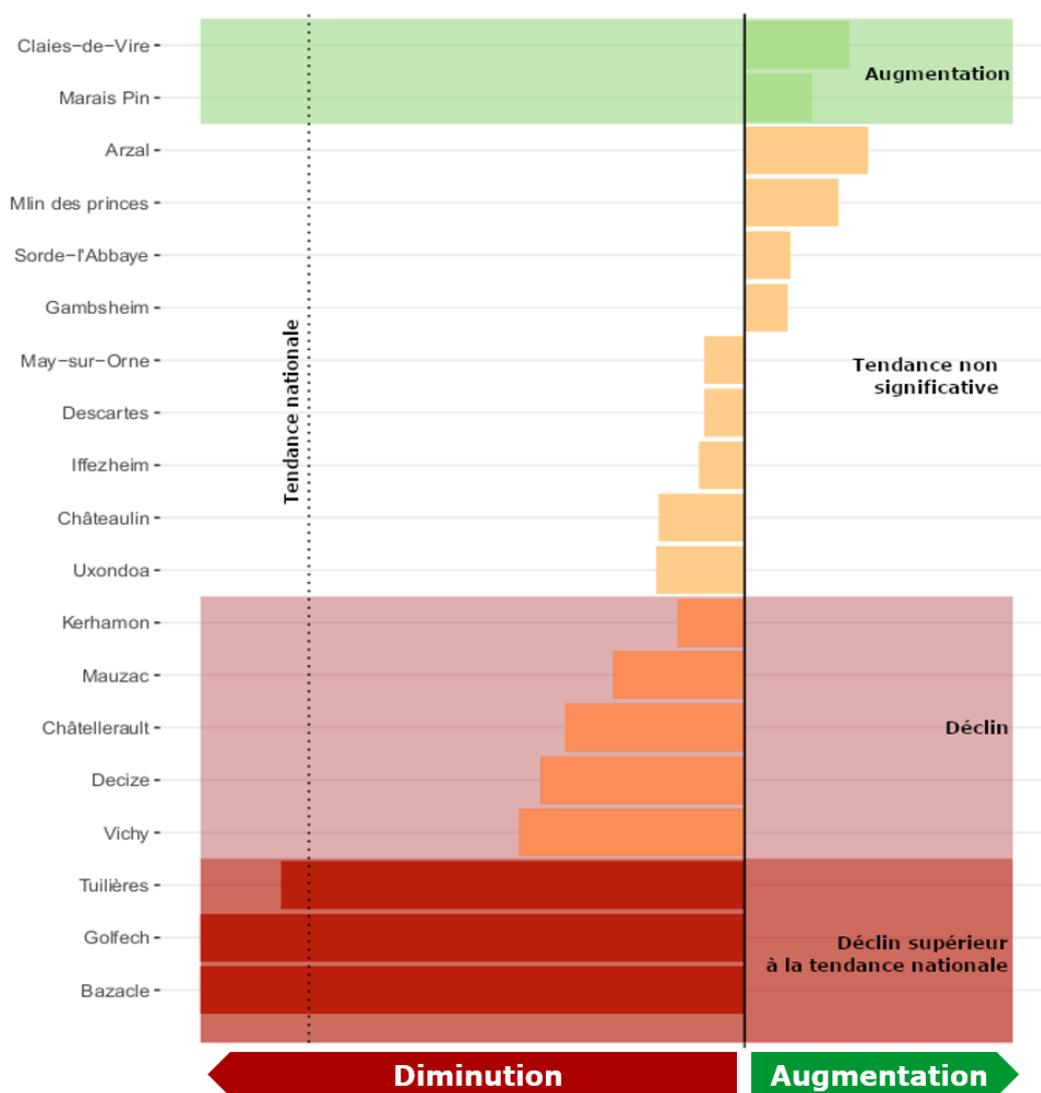


FIGURE 6.2 – Évolution des effectifs des aloses aux stations de comptage de France et comparaison avec la tendance nationale tenant compte du poids de chaque station relativement aux effectifs comptés. Barres rouges : tendance significative au déclin et supérieure à la tendance nationale. Barres oranges : tendance significative au déclin mais inférieure à la tendance nationale. Barres jaunes : pas de tendance significative. Barres vertes : tendance significative à l'augmentation des effectifs.

6.2.3 Limiter par tous les moyens les sélections anthropiques

Nous avons mis en avant dans ce travail un décalage des dates de migration anadrome des poissons amphihalins en France pour des arrivées, en moyenne, plus précoces. Or, les dates de migration sont des éléments clés dans les cycles de vie des espèces (voir chapitre 1 — section 1.4) et peuvent avoir des répercussions importantes sur les dynamiques de population (Morais and Daverat, 2016). Dans le contexte de changement climatique, une des adaptations possibles des espèces est un décalage des moments-clés de leur cycle de vie (*par ex.* Parmesan and Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Ahas and Aasa, 2006). Or, le maintien de ces espèces dans ce contexte, pourrait dépendre de leur capacités d'adaptation et de résilience (Lawler, 2009). Il est donc essentiel que les gestionnaires de ces espèces limitent au maximum les sélections anthropiques qui pourraient contraindre, retarder, voire fausser les adaptations des espèces aux modifications du climat.

Une attention particulière devrait être portée aux domaines suivants qui pourraient aisément induire des sélections anthropiques non-intentionnelles : la continuité écologique, la pêche, les programmes de soutien d'effectif et le choix des rivières pour la restauration des populations.

Les multiples ouvrages et obstacles à l'écoulement érigés dans les bassins-versants sont autant de frein à la migration des poissons (Ovidio and Philippart, 2002; Thorstad *et al.*, 2007; Rodeles *et al.*, 2017; Merg *et al.*, 2020). Ces obstacles peuvent retarder, voire bloquer la migration des poissons pouvant conduire à des sélections non-intentionnelles (Figure 6.3) (Caudill *et al.*, 2007; Marschall *et al.*, 2011). Ainsi, un ouvrage rendu franchissable qu'une partie de l'année, peut induire des sélections sur les individus en fonction de leur date de migration (c.-à-d. date d'arrivée au pied de l'ouvrage à franchir) en favorisant par exemple les poissons à migration précoce ou tardive au détriment des autres. Or, cette sélection non-intentionnelle peut entraîner des effets importants sur les dynamiques de population en favorisant un trait de vie (par exemple poissons à migration tardive) qui n'aurait pas été favorisé naturellement en l'absence de l'obstacle et qui n'est donc pas le mieux adapté à son environnement, réduisant ainsi les chances de survie de la population.

Pour limiter ces effets de sélection artificielle, l'action de gestion la plus efficace consiste à supprimer le seuil ou le barrage, là où l'obstacle n'est pas essentiel (c.-à-d. obstacle sans usage connu, usage non-essentiel comme le maintien d'un plan d'eau pour l'aspect esthétique). Dans le bassin Loire-Sèvre niortaise-côtiers vendéens, par exemple, 63% des ouvrages n'ont pas d'usage connu (Référentiel des obstacles à l'écoulement - OFB, 2020).

Lorsque le maintien de l'ouvrage est essentiel et ne peut être supprimé, il est alors impératif de s'assurer de sa bonne franchissabilité durant toute la période de migration des espèces amphihalines. Ceci implique un effort particulier de surveillance, de restauration et d'entretien des dispositifs de franchissement. Boucault (2007) estime, par exemple, dans le bassin de la Loire que 60% des dispositifs de franchissement sont rendus inopérants ou moins efficaces par manque d'entretien.

Enfin, pour les ouvrages dont la transparence migratoire est assurée par des manœuvres d'ouvrage (*par ex.* ouverture des vannes), il est essentiel que ces dates de manœuvre soient assez larges pour ne pas sélectionner une fraction de la migration au détriment des autres, et flexibles pour s'adapter aux modifications de calendriers de migration des poissons amphihalins, et ce dans les deux sens de migration. En effet, de nombreuses études ont également rapportées des avancées dans les dates de

migration catadromes (*c.-à-d.* vers la mer) de ces espèces (Boisneau *et al.*, 2008; Kennedy and Crozier, 2010; Otero *et al.*, 2014; Manhard *et al.*, 2017). Otero *et al.* (2014) mettent, par exemple, en évidence une avancée moyenne de 2,5 jours par décennie pour les dates de migration catadromes des smolts de 67 rivières de l'Atlantique-Nord au cours des 50 dernières années.

De la même manière, les pêcheries peuvent entraîner des sélections de certains phénotypes ou de certains caractères comme la date de migration des individus (Tillotson and Quinn, 2017; Morita, 2018; Tamario *et al.*, 2019). Tillotson and Quinn (2017) montrent ainsi que la mise en place de mesures de régulation de la pêche dans le but de protéger les espèces, peut conduire à des sélections non-intentionnelles. Par exemple, la mise en place de période d'ouverture et de fermeture de la pêche va focaliser la pression de pêche sur une fraction particulière de la population (qu'il s'agisse des premiers individus, du pic de migration ou des derniers individus).

Lorsqu'un moratoire complet sur l'espèce n'est pas économiquement envisageable, les mesures de régulation de la pêche sont susceptibles d'entraîner des sélections au sein de la population, et ce malgré les précautions prises par les gestionnaires (Tillotson and Quinn, 2017). Néanmoins, lorsque des mesures de limitation sont prises, il est essentiel de limiter au maximum ces sélections soit, lorsque cela est possible et vérifiable (*c.-à-d.* mise en place de moyen de contrôle pour vérifier le bon respect de la mesure), en proposant des quotas journaliers qui ont l'avantage d'exercer une pression de pêche à peu près constante durant la migration (Tillotson and Quinn, 2017), soit en dimensionnant les périodes de fermeture sur la fenêtre la plus large possible et centrée sur le pic de migration en veillant à ce que ces périodes s'ajustent en fonction du décalage des calendriers des populations dans le temps.

Lorsque les effectifs sont trop faibles, certaines populations (notamment de salmonidés) sont soutenues via des programmes de déversement de juvéniles produits en captivité. Ces programmes visent à limiter les risques d'extinction pesant sur une population dans l'attente du traitement des causes à l'origine du déclin de cette population (*par ex.* problèmes de continuité écologique ou de qualité des eaux). Cependant, plusieurs auteurs ont attiré l'attention de la communauté scientifique sur le possible impact des poissons déversés sur les populations sauvages (*par ex.* perte de diversité génétique par hybridation, diminution de la *fitness*, augmentation de la mortalité densité-dépendante, compétition avec les individus nés naturellement) (*par ex.* Einum and Fleming, 2001; Fraser, 2008; Araki and Schmid, 2010; Laffaille, 2011; Perrier *et al.*, 2013; Harrison *et al.*, 2019; Almodóvar *et al.*, 2020) (Figure 6.4).

Des études indiquent ainsi qu'il existe un risque de diminution de la résilience des populations sauvages lorsque des programmes de déversement sont mis en place (Schindler *et al.*, 2010; Herbold *et al.*, 2018; Pinter *et al.*, 2019). En effet, les poissons produits en pisciculture et relâchés dans le milieu naturel pourraient être à l'origine d'une homogénéisation génétique de la population sauvage qui réduirait les possibilités d'adaptation et de résilience des populations (Vasemägi *et al.*, 2005; Williamson and May, 2005; Naish *et al.*, 2007; Perrier *et al.*, 2013). Dans ce contexte, il semble important de veiller à ce que les programmes de déversements, lorsqu'il y en a, ne conduisent pas (i) à un remplacement progressif de la souche sauvage par des poissons issus de pisciculture (*c.-à-d.* qu'il est nécessaire de veiller à ce que les poissons d'élevage ne dépassent pas en nombre les poissons sauvages et qu'ils n'entrent pas en compétition avec eux), et (ii) à des sélections artificielles qui pourraient être évitées (en sachant que malgré tous les efforts consentis, le passage par la pisciculture entraîne de toutes les façons des sélections artificielles au minimum

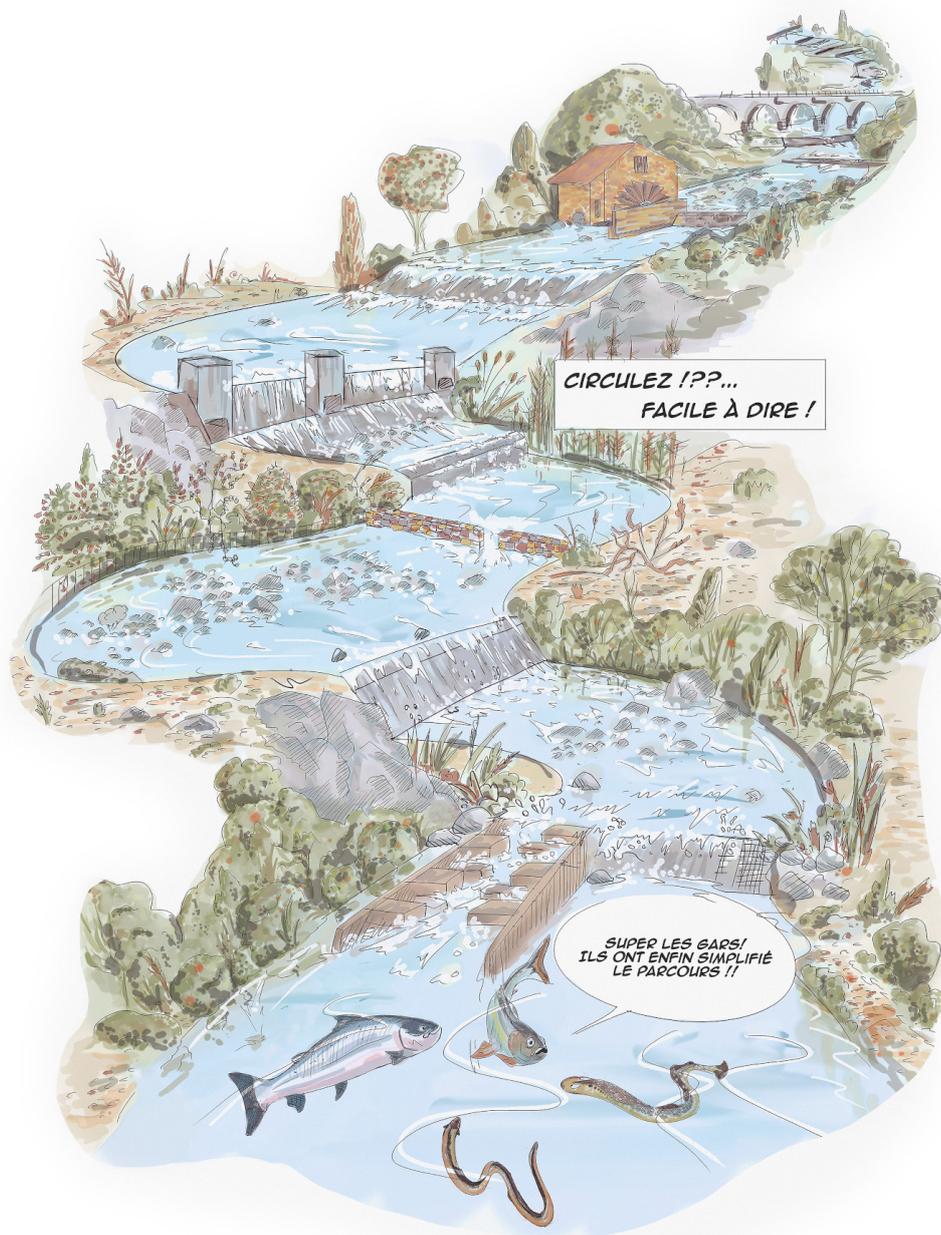


FIGURE 6.3 – Circulez?! Facile à dire! La continuité écologique du point de vue des poissons amphihalins. Affiche du colloque « Les Rencontres Migrateurs du bassin de la Loire » organisé par LOGRAMI les 29 et 30 octobre 2012 (source : LOGRAMI - illustration : Antoine Desforge)

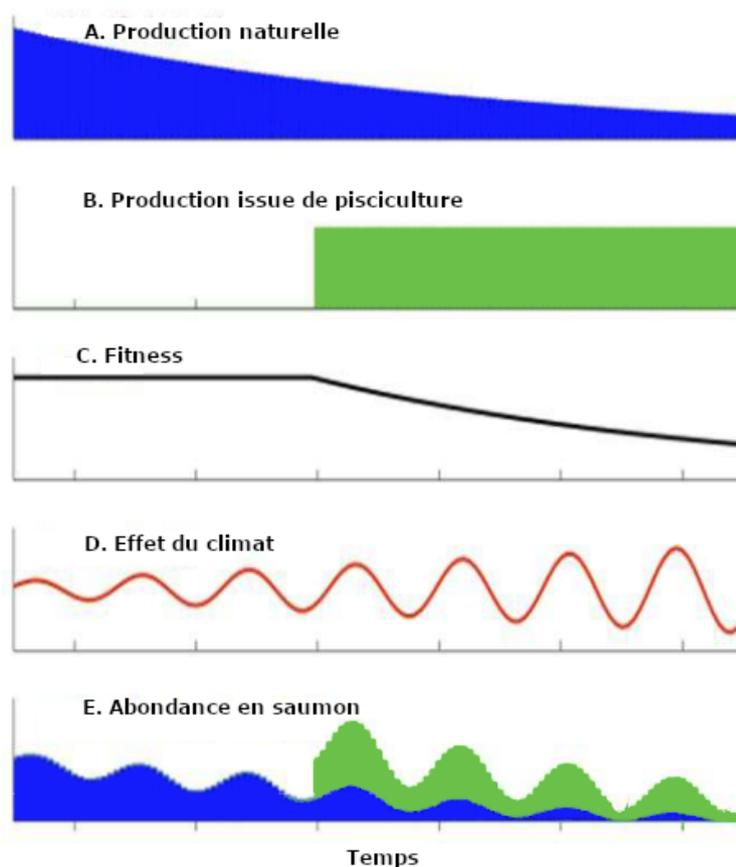


FIGURE 6.4 – L’effet conjoint d’une production naturelle réduite de saumon (A.) avec une production stable de poissons issus de pisciculture et ayant une moindre *fitness* (B.) abaissent la *fitness* globale (C.). En l’absence de variabilité dans la réponse de la population, les tendances climatiques (D.) font baisser toutes les abondances, mais la proportion de poissons issus de pisciculture augmente (source : Traduit en français d’après Herbold *et al.* 2018)

non-intentionnelles (Waples, 1991), et ce sur l’ensemble de la filière allant de la capture des géniteurs aux déversements des juvéniles (*par ex.* capture des individus les plus tardifs ou les plus précoces pour composer le *pool* de géniteurs de la pisciculture, choix dans l’appariement des géniteurs, thermorégulation de l’eau pendant le développement des juvéniles).

Enfin, parce qu’au sein d’un même bassin-versant, certaines rivières peuvent être plus favorables à l’accueil d’individus ayant des traits de vie particuliers, il est recommandé de ne pas miser la restauration d’une population sur un faible nombre de cours d’eau, encore moins sur une seule rivière. Pour le saumon atlantique, Baisez *et al.* (2020) observent dans le bassin de la Loire (France), que les individus d’un an de mer sont comptés quasi-exclusivement dans le sous-bassin de la Creuse-Gartempe. Le sous-bassin de l’Allier n’accueillant, quant à lui, quasi-exclusivement que des poissons de plusieurs hivers de mer (Figure 6.5). Les auteurs expliquent ce phénomène par des proximités à la mer plus grandes pour les zones de frayères de la Gartempe comparativement à celles de l’Allier (400 km contre 750 km respectivement). Ainsi, concentrer les efforts de restauration sur le seul sous-bassin de l’Allier pourrait entraîner la perte des individus d’un an de mer pour la population de saumon

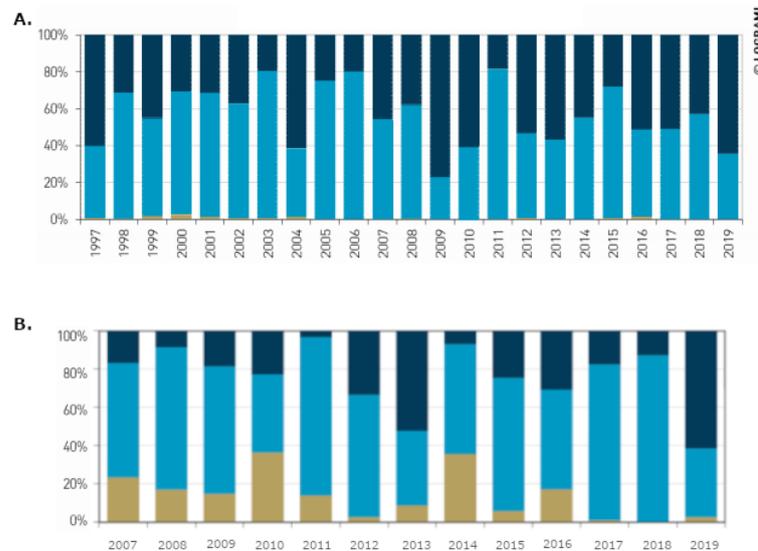


FIGURE 6.5 – Répartition des âges de mer des saumons comptabilisés dans deux sous-bassins du bassin de la Loire : A. à Vichy dans l'Allier et B. à Descartes dans la Creuse. ■ 1 hiver de mer, ■ 2 hivers de mer, et ■ 3 hivers de mer (source : D'après Baisez *et al.* 2020)

atlantique de Loire, ce qui réduirait la diversité des traits de vie de ses individus. Or, face aux changements climatiques, plusieurs auteurs ont justement montré que favoriser la diversification des traits de vie des poissons pouvait permettre d'augmenter les chances de résilience de ces populations (*par ex.* Isaak *et al.*, 2003; Moore *et al.*, 2010; Schindler *et al.*, 2010; Sturrock *et al.*, 2019). Cela encourage donc à intégrer dans les plans de gestion des mesures visant à maintenir, voire reconquérir, des rivières aujourd'hui peu ou plus colonisées par les espèces du fait des nombreuses pressions anthropiques (*par ex.* problème de continuité écologique et de pollution).

6.3 Perspectives de recherches

Dans cette thèse, je me suis focalisée sur deux aspects potentiellement induits par le changement climatique, à savoir (i) la modification des calendriers de migration anadrome au cours des 30 dernières années et (ii) la synchronisation entre les populations. J'ai de plus étudié l'évolution des effectifs des espèces amphihalines en France, afin d'identifier les espèces aujourd'hui en déclin à cette échelle spatiale du fait de l'effet conjoint des multiples pressions anthropiques intervenant tout au long des cycles de vie complexes de ces animaux et de l'effet additionnel du changement climatique. À la suite de ce travail, plusieurs perspectives émergent qui pourraient permettre d'approfondir et/ou de préciser nos connaissances sur les réponses des poissons amphihalins en France, voire à une échelle plus globale, face au changement climatique.

6.3.1 La collecte et l'analyse des données liées à la gestion des bassins-versants

Durant ce travail, j'ai réalisé un effort important pour bancaiser les données de comptage des poissons en France, ainsi que les données sur l'évolution de certains paramètres environnementaux (*c.-à-d.* température de l'air et de surface de la

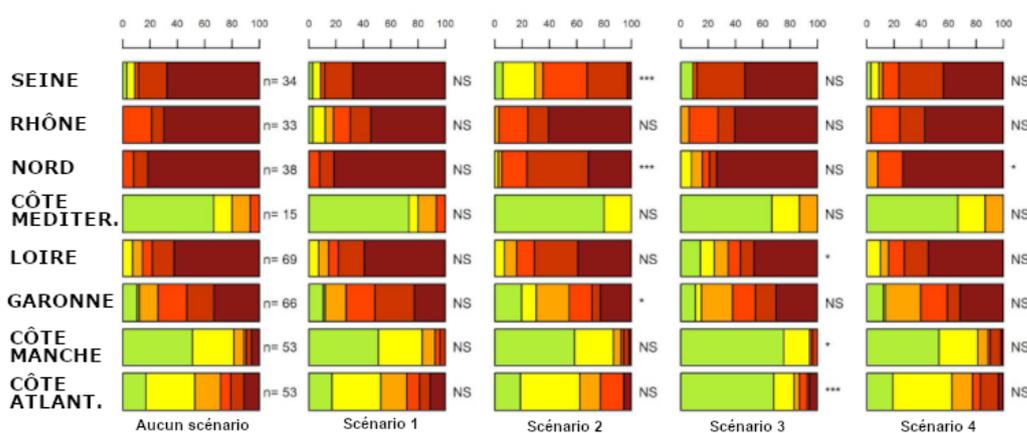


FIGURE 6.6 – Proportion de classes de perte de taxons amphihalins par bassin-versant selon différents scénarii de gestion. Scénario 1 : suppression des obstacles de plus de 10 m de haut, Scénario 2 : suppression des obstacles entre 2 m et 10 m de hauteur, Scénario 3 : suppression des obstacles inférieurs à 2 m de haut, et Scénario 4 : après réduction des altérations locales liées à l’hydrologie, la morphologie et la qualité de l’eau. ■ $\leq 0,05$, ■ $]0,05 - 0,2]$, ■ $]0,2 - 0,4]$, ■ $]0,4 - 0,6]$, ■ $]0,6 - 0,8]$, et ■ $> 0,8$. Les p-values significatives à un niveau de 5% (*), 1% (**), 0,1% (***) et non significatives (NS) sont fournies. « n » correspond au nombre de sites dans chaque bassin-versant (source : Traduit en français d’après Merg *et al.* 2020)

mer, débit et indice d’oscillation Nord-Atlantique). Cependant, les paramètres précis concernant les choix de gestion réalisés dans les bassins-versants n’ont pu être bancarisés soit parce que les données étaient inexistantes, soit par faute de temps pour les collecter à l’échelle nationale. C’est le cas, en particulier, des données (i) sur l’évolution de la continuité écologique en France (*par ex.* dates de construction/suppression des obstacles, évolution de la franchissabilité des obstacles pour chaque espèce), (ii) des pêcheries commerciales dans les bassins-versants mais également en estuaire, voire dans le milieu marin (*par ex.* évolution de l’effort de pêche, quantités capturées), et (iii) des programmes de soutien des effectifs par empoissonnement (quantités et stades déversés, notamment). Ces informations seraient pourtant très intéressantes à croiser avec les données de comptage et d’évolution des paramètres environnementaux afin de préciser l’influence du changement climatique comparativement à l’influence des choix de gestion opérés dans les bassins-versants (Costa-Dias *et al.*, 2009; Limburg and Waldman, 2009; Merg *et al.*, 2020). Dans leur étude sur l’évolution de la richesse spécifique des espèces amphihalines en France, Merg *et al.* (2020) proposent un travail intéressant sur l’impact des ouvrages. À l’aide de divers descripteurs créés d’après les données du Référentiel des Obstacles à l’Écoulement (ROE - *par ex.* nombre et densité d’obstacles en aval, hauteur de chute cumulée et maximale des obstacles, ratio d’équipement des obstacles en passe à poisson), ils montrent que restaurer la continuité écologique à l’échelle d’un axe est plus efficace que traiter localement le problème lié à un ouvrage. Ainsi d’après leur étude, la concentration des efforts pour atténuer l’impact des grands barrages n’est pas la stratégie la plus bénéfique comparativement à celle visant à atténuer les impacts sur l’ensemble des obstacles d’un même axe, même si la hauteur de chute individuelle de chaque obstacle est faible à modérée (Figure 6.6).

La difficulté de croiser ces données avec la fluctuation des effectifs réside dans

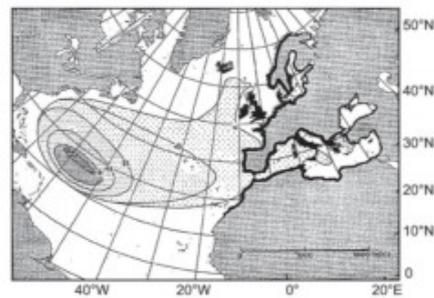
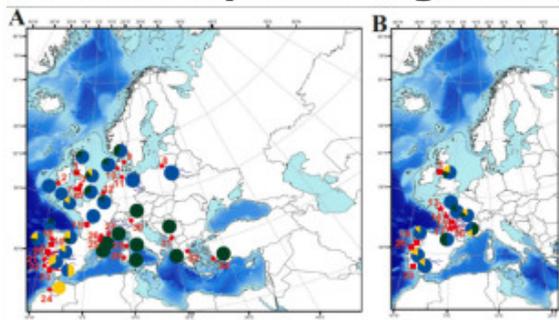
l'absence de datation des données relatives à l'évolution de la continuité écologique. Le ROE nous donne, en effet, une vision de l'impact des obstacles à l'instant t . Pour contourner ce problème, Merg *et al.* (2020) propose de créer un indice de perte de la richesse spécifique qui permet de graduer cette perte entre la situation actuelle et passée pour chacun des sites. De la même manière nous pourrions envisager à l'aide des données de comptage des stations, de créer un indice d'évolution des effectifs et de le comparer à des descripteurs de continuité écologique basés sur le ROE. Si l'objectif est de hiérarchiser les influences entre l'impact plus global du changement climatique et l'anthropisation plus local des bassins-versants, il pourrait alors être envisagé de construire de la même manière des descripteurs pour les paramètres environnementaux (*par ex.* indice d'augmentation des températures entre la date de début et de fin de l'étude). Ce type d'analyse pourrait permettre d'aider à hiérarchiser les causes du déclin des populations amphihalines. En effet, si les causes probables des déclins de ces espèces sont souvent identifiées, la hiérarchisation des impacts est beaucoup moins claire (Merg *et al.*, 2020). Cette précision pourrait permettre de mieux orienter les mesures de gestion à prendre, afin de réaliser les actions les plus efficaces possibles pour enrayer le risque d'extinction de plus en plus fort pour la majorité de ces espèces.

6.3.2 La collecte et l'analyse des informations à l'échelle de l'aire de répartition des espèces

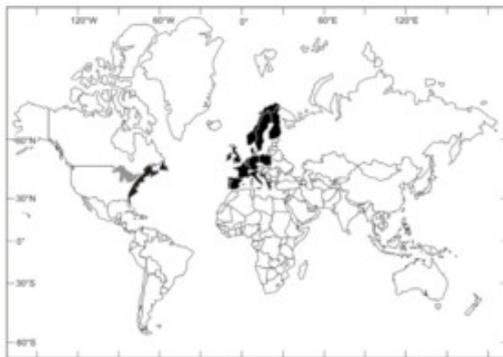
Pour ce travail, l'échelle nationale a été choisie, notamment car les analyses sur les espèces amphihalines en France manquaient à cette échelle spatiale. Néanmoins, soit parce qu'elles sont structurées en une seule et même population (cas de l'anguille européenne), soit parce qu'elles sont structurées en méta-populations (cas des salmonidés voire des aloses), il pourrait être intéressant de conduire des analyses sur l'évolution des effectifs et sur l'empreinte du changement climatique à l'échelle de l'aire de répartition de ces espèces (Figure 6.7).

Les données aux stations de comptage étant des informations facilement comparables, les analyses à ces échelles spatiales permettraient à la fois un meilleur suivi de l'état de santé de chaque espèce à large échelle et la possibilité de comparer les analyses à l'échelle des pays avec cette vision globale. Pour les espèces structurées en méta-population, cela permettrait d'identifier les populations se portant bien et pouvant potentiellement « venir en aide » aux populations dont l'état est plus dégradé. Cela permettrait également d'obtenir un ratio entre le nombre de populations se portant bien et celles se portant moins bien. Le suivi de ce ratio permettrait d'aider à caractériser le risque d'extinction au niveau de l'espèce à l'échelle de son aire de répartition, par exemple lorsque la part de populations se portant bien diminue ou passe sous un certain seuil restant à déterminer.

Les aloses (feinte & grande) L'anguille européenne



La lamproie marine



Le saumon atlantique



FIGURE 6.7 – Aire de répartition de cinq espèces amphihalines en Europe. En haut à gauche : les aloses avec le panneau A. pour l'aloise feinte et le panneau B. pour la grande alose. En haut à droite : l'anguille européenne. En bas à gauche : la lamproie marine et en bas à droite : le saumon atlantique (source : d'après Faria *et al.* (2012) (aloses), Miller *et al.* (2015) (anguille), Almeida and Quintella (2013) (lamproie) et Renkawitz *et al.* (2015) (saumon)).

6.3.3 Le développement d'analyses statistiques plus robustes pour étudier le lien entre synchronisme et paramètres environnementaux

Dans le chapitre 5, nous avons essayé de lier le synchronisme observé aux stations de comptage (*c.-à-d.* matrice de corrélation entre deux stations) avec les paramètres environnementaux considérés. Plusieurs auteurs ont utilisé pour cela des tests de Mantel ou des tests partiels de Mantel (*par ex.* Cattaneo *et al.*, 2003; Batchelder *et al.*, 2012; Haynes *et al.*, 2013; Bret *et al.*, 2015; Bergerot *et al.*, 2019; Larios-López *et al.*, 2020). Cependant, des études récentes ont alerté à la fois sur la faible puissance de ces tests et sur l'augmentation du taux d'erreur de type I (*c.-à-d.* test qui rejette l'hypothèse nulle d'indépendance beaucoup trop souvent conduisant à un nombre important de faux-positifs) (Harmon and Glor, 2010; Perez *et al.*, 2010; Guillot and Rousset, 2013; Legendre *et al.*, 2015; Crabot *et al.*, 2019). Ainsi, tant qu'il n'y a pas d'autocorrélation spatiale dans les données (*c.-à-d.* paramètre d'échelle = 0), les tests de Mantel simples ou partiels ne sont pas biaisés (Figure 6.8 - 1^{ère} ligne). En revanche, dès que de l'autocorrélation est présente dans les données (*c.-à-d.* paramètre d'échelle > 0), les tests simples et partiels de Mantel sont biaisés et conduisent beaucoup trop souvent à rejeter l'hypothèse nulle (Figure 6.8 - 2^{ème} et 3^{ème} ligne).

Pour contourner ce problème, j'ai analysé la synchronie à l'échelle de chaque station en calculant une synchronie moyenne basée sur l'ensemble des synchronies deux à deux incluant chaque station. De la même manière, j'ai ramené les paramètres environnementaux à l'échelle de chaque station en calculant la moyenne sur la série chronologique de ces paramètres pour chaque station et taxon. Ce faisant, j'ai perdu la composante temporelle des données ce qui réduit les possibilités d'analyses et d'interprétation. Il faut, en effet, reconnaître qu'aujourd'hui peu de méthodes existent pour analyser la similitude entre différentes séries de données (*par ex.* comptage des poissons et température), malgré l'intérêt que ce type d'analyses représentent en terme de compréhension des processus et d'identification des paramètres explicatifs des phénomènes observés (Benito and Birks, 2020).

Il est, cependant, intéressant de noter quelques innovations dans ce domaine, avec le développement récent du package R *distantia* (Benito, 2019) qui permet de faciliter l'exploration des structures de dissimilarité entre séries de données chronologiques et aide à tester de nouvelles hypothèses sur les raisons pour lesquelles la dynamique temporelle des systèmes complexes change dans l'espace et le temps (Benito and Birks, 2020). À noter également la méthode ingénieuse utilisée par Tejedor *et al.* (2020), consistant à calculer le synchronisme entre stations non pas sur l'ensemble des années communes entre deux stations mais sur une fenêtre glissante, permettant d'obtenir un descripteur intéressant pour étudier l'évolution du synchronisme entre stations, et qui permet de conserver une composante temporelle. Nous n'avons malheureusement pas pu mettre en œuvre cette analyse car il aurait fallu disposer pour cela de séries chronologiques ininterrompues et de même longueur sur une période de temps commune. Peut-être en réduisant le jeu de données sur les stations qui remplissent ces deux critères, cette analyse pourrait être développée. Mais le jeu de données risque cependant d'être fortement réduit.

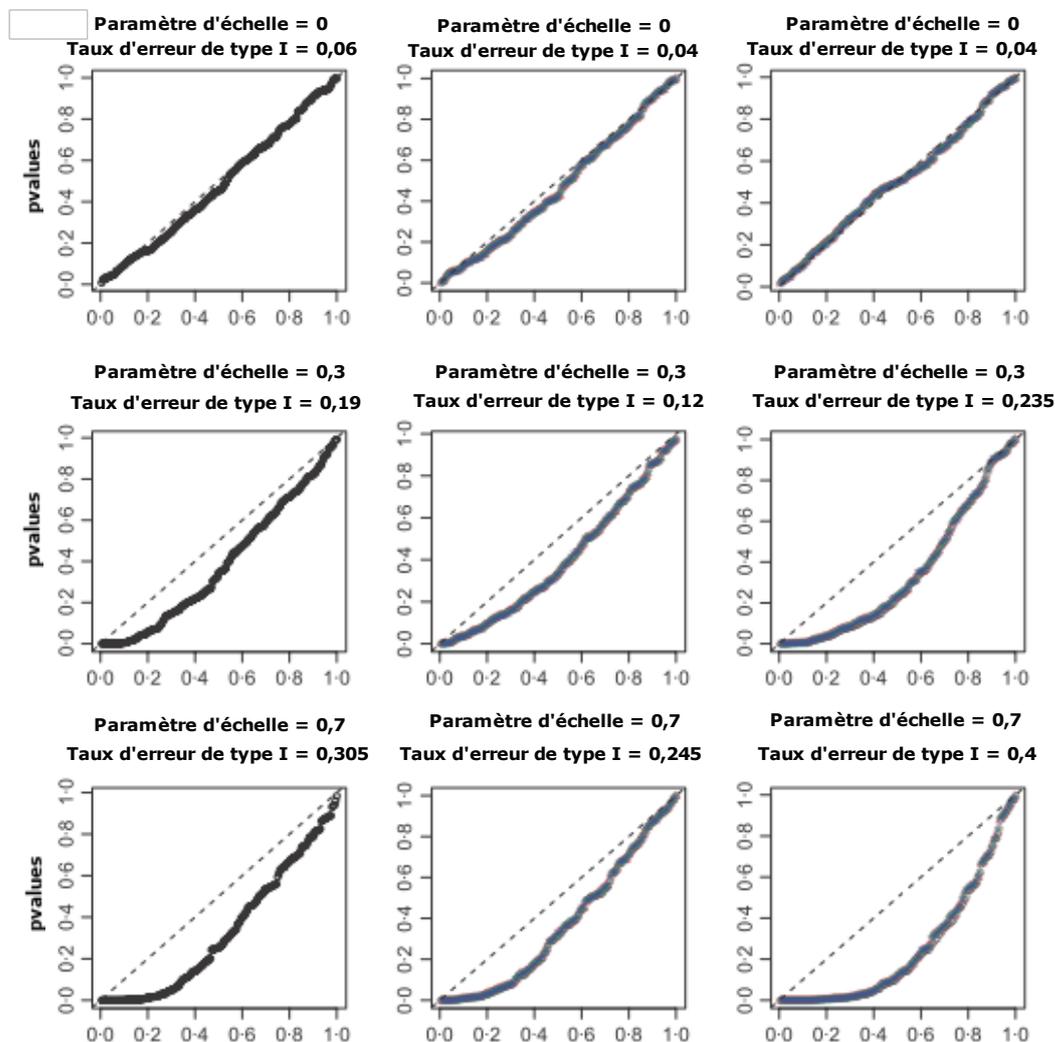


FIGURE 6.8 – Augmentation du risque d’erreur de type I des tests de Mantel avec la présence d’auto-corrélation spatiale dans les données. Graphique des quantiles des *pvalues* obtenues à l’aide de données simulées avec $n=50$ sites d’échantillonnage. Chaque point correspond à un ensemble de données simulées. L’axe des Y est la *pvalue* renvoyée par le test de Mantel et l’axe des X indique le quantile correspondant à une distribution uniforme $[0,1]$. L’hypothèse nulle testée est l’indépendance entre X et Y. Colonne de gauche = test de Mantel simple. Colonne du milieu = test partiel de Mantel (pas de tendance spatiale déterministe). Colonne de droite = test partiel de Mantel avec une tendance spatiale linéaire déterministe. Les *pvalues* doivent être alignées le long de la diagonale. Le taux d’erreur de type I est donné pour le seuil $\alpha=0,05$ (source : adapté et traduit en français d’après Guillot and Rousset 2013)

6.3.4 La prise en compte dans les analyses des phénotypes et traits d'histoire de vie des poissons

Plusieurs études ont montré l'importance des traits d'histoire de vie des poissons dans les analyses à la fois des migrations des espèces mais également des synchronismes (*par ex.* Thorstad *et al.*, 2007; Chevalier *et al.*, 2014; Bal *et al.*, 2017). Chez le saumon atlantique, par exemple, l'arrivée échelonnée des adultes de retour dans les rivières pour aller se reproduire en fonction du temps passé en mer est très bien connue (Jonsson *et al.*, 1990; Tamario *et al.*, 2019). Ainsi, les individus ayant passé le plus de temps en mer arrivent plus tôt que ceux n'y ayant passé qu'un seul hiver. Or, dans leur étude sur les saumons du Pacifique (Alaska), Oke *et al.* (2020) mettent en évidence une diminution, pour plusieurs espèces de (i) l'âge moyen de mer des saumons, (ii) la taille des individus, et (iii) dans une moindre mesure et selon les espèces du temps passé en rivière avant de dévaler vers la mer (*c.-à-d.* âge de rivière) (Figure 6.9). Ainsi, une piste d'amélioration possible serait la prise en compte des âges de mer des saumons dans les analyses de modification de la phénologie migratoire. Cela permettrait notamment de vérifier pour les salmonidés si les décalages observés dans les dates de migration des individus sont uniformes entre les âges de mer. Il pourrait également être envisagé d'ajouter un descripteur de structure en âge dans les modèles (*par ex.* ratio entre les un hiver et plusieurs hivers de mer), afin de déterminer si la structure en âge explique les dates de migration observées.

De plus, de nombreuses études ont mis en évidence une diminution de la taille des individus liée au changement climatique, avec de multiples implications sur la fécondité et les dynamiques de population, et donc potentiellement sur le risque d'extinction de ces espèces (*par ex.* Atkinson, 1994; Gardner *et al.*, 2011; Dubos *et al.*, 2019; Oke *et al.*, 2020; Weiskopf *et al.*, 2020). En effet, le lien entre taille des individus et succès reproducteur a été rapporté pour plusieurs espèces amphihalines comme par exemple chez les salmonidés (Dickerson *et al.*, 2002) ou le gaspareau (Marjadi *et al.*, 2018). Ainsi chez les salmonidés, les femelles plus grosses (i) produisent des œufs plus gros et en plus grande quantité, et (ii) enfouissent leurs œufs plus profondément lors de la construction des nids, augmentant de ce fait la survie des embryons. De leur côté, les mâles plus gros ont plus de chance de s'apparier avec une femelle. Que ce soit pour les mâles ou pour les femelles, les plus gros individus ont ainsi un succès reproducteur plus élevé que les individus de tailles inférieures (Dickerson *et al.*, 2002; Tentelier *et al.*, 2016; Glover *et al.*, 2018). De façon complémentaire aux analyses que j'ai pu réaliser dans ma thèse, l'analyse de l'évolution de la taille des poissons amphihalins en France serait un complément intéressant sur l'impact du changement climatique sur ces espèces. En cela, les données collectées aux stations de comptage de France, pourraient être précieuses pour mener cette analyse sur les 30 années passées.

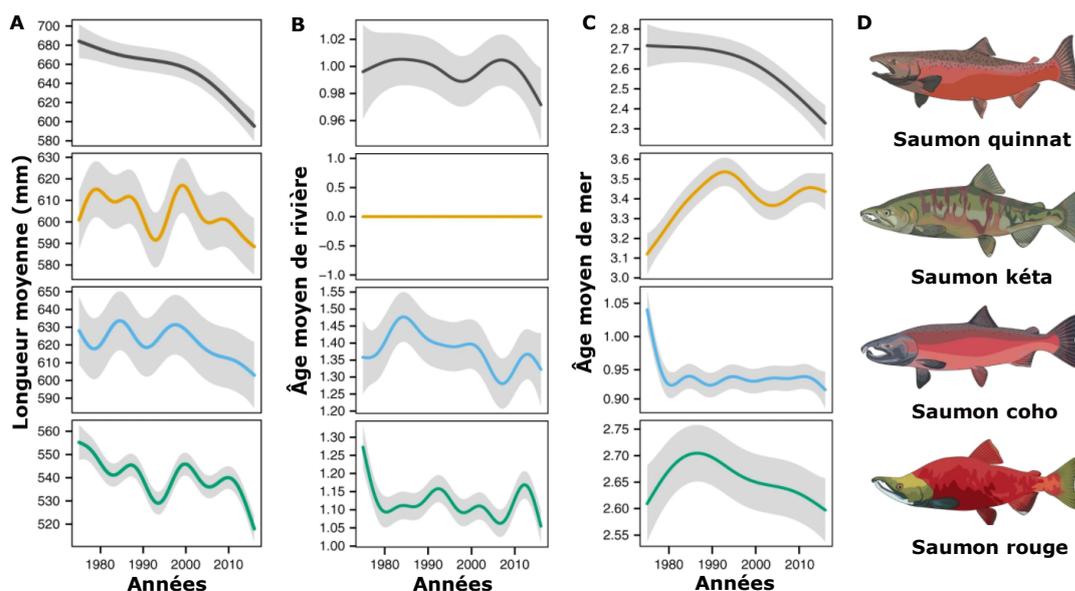


FIGURE 6.9 – A. Évolution des tailles, B. des âges de rivière en année et C. des âges de mer en année de quatre espèces de saumons du Pacifique (D) durant les 40 dernières années (source : traduit en français d'après Oke *et al.* 2020).

6.3.5 Jetons un œil vers le futur

Les analyses réalisées dans cette thèse grâce à la valorisation des données collectées aux stations de comptage de France, ont permis de dresser un état des lieux partiel de l'impact du changement climatique sur les espèces amphihalines de France depuis les 30 dernières années. Dans la prolongation de ce travail, il pourrait être intéressant de développer des modèles prédictifs basés sur les scénarii envisagés de réchauffement de la température du globe développés par le GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat - IPCC en anglais) (Figure 6.10). En effet, mes analyses à la fois sur la modification des calendriers de migration des espèces amphihalines et sur le synchronisme mettent en évidence un effet de la température. En simulant l'évolution de la température sur les différents scénarii développés par le GIEC il serait ainsi possible d'estimer l'ampleur des décalages dans les calendriers de migration anadrome de ces espèces à l'horizon de la fin du siècle ainsi que l'évolution attendu des synchronismes. Ces analyses permettraient une évaluation de la fourchette de changement possible.

De même, en caractérisant mieux et en quantifiant au préalable les mesures de gestion dans les bassins-versants influençant les calendriers de migration et/ou les synchronismes (voir section 6.3.1), il serait possible de développer des simulations visant à évaluer l'effet d'une mesure de gestion (*par ex.* amélioration de la continuité écologique à hauteur de 50% par rapport à la situation actuelle). L'objectif pourrait être alors de hiérarchiser les mesures de gestion les plus efficaces. En parallèle, un chiffrage du coût des mesures évaluées pourrait également être proposé permettant d'établir un rapport coût/efficacité afin de guider les gestionnaires dans le choix des mesures à mettre en place (Langhans *et al.*, 2014; Maire, 2014).

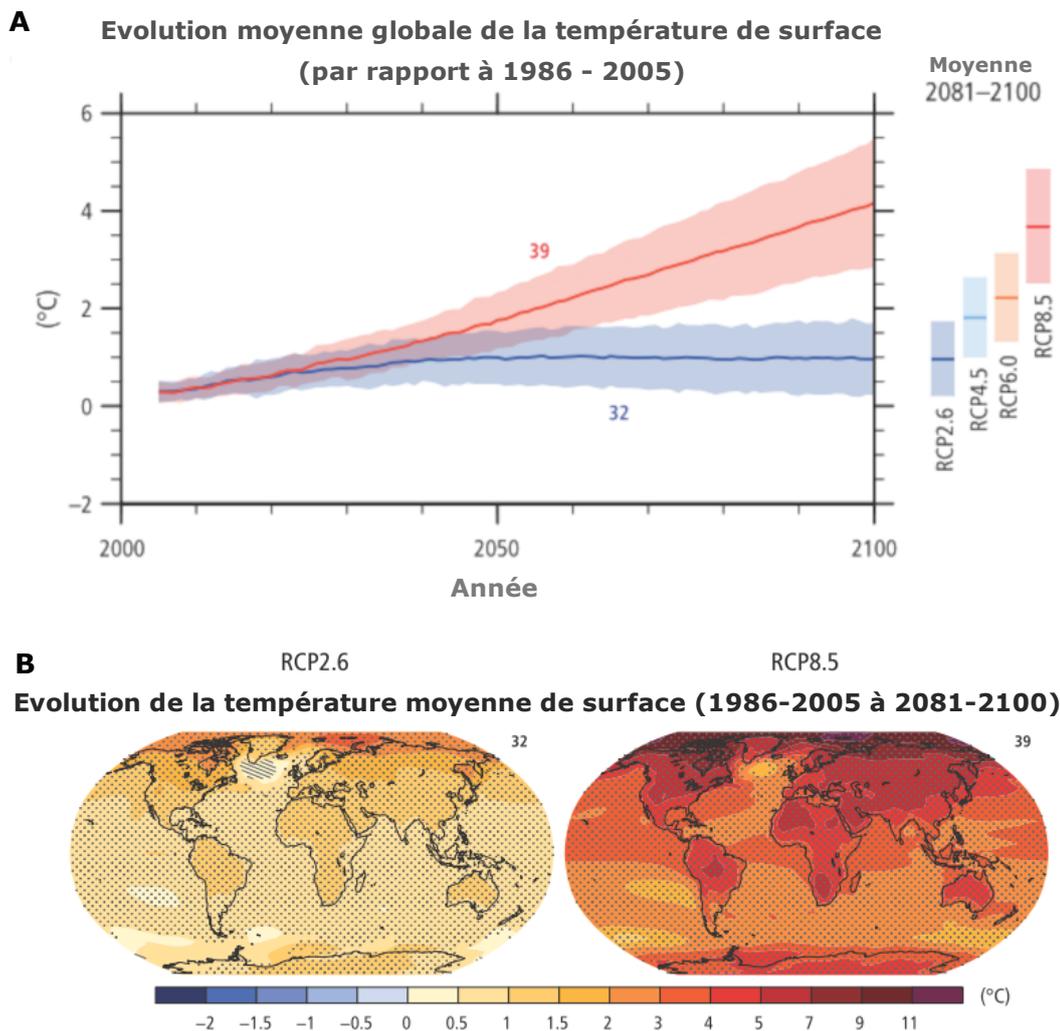


FIGURE 6.10 – A. Évolution des températures mondiales de surface d’après des simulations multi-modèles. Toutes les évolutions sont relatives à la situation 1986-2005. Les projections et incertitudes sont indiquées pour les scénarii RCP2.6 (bleu) et RCP8.5 (rouge). La moyenne et les incertitudes moyennées sur la période 2081-2100 sont données pour tous les scénarii RCP sous forme de boîtes à moustaches sur le côté droit. Le nombre de modèles utilisés pour calculer la moyenne multi-modèles est indiqué sous chaque courbe. B. Évolution de la température moyenne de surface sur la base de projections moyennes multi-modèles pour 2081-2100 par rapport à 1986-2005 selon les scénarios RCP2.6 (à gauche) et RCP8.5 (à droite). Le nombre de modèles utilisés pour calculer la moyenne multimodèle est indiqué dans le coin supérieur droit. Les pointillés montrent les régions où le changement projeté est important par rapport à la variabilité interne naturelle et où au moins 90% des modèles sont d’accord sur le signe du changement. Les hachures montrent les régions où le changement projeté est inférieur à un écart-type de la variabilité interne naturelle (source : traduit en français d’après IPCC 2014).

6.4 Bibliographie

- Ahas, R. and Aasa, A. (2006). The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations. *International Journal of Biometeorology*, 51(1) :17–26.
- Almeida, P. R. and Quintella, B. (2013). Sea lamprey migration : A millennial journey. In Ueda, H. and Tsukamoto, K., editors, *Physiology and Ecology of Fish Migration*. CRC Press.
- Almodóvar, A., Leal, S., Nicola, G., Hórreo, J., García-Vázquez, E., and Elvira, B. (2020). Long-term stocking practices threaten the original genetic diversity of the southernmost European populations of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Endangered Species Research*, 41 :303–317.
- Amano, T., Székely, T., Wauchope, H. S., Sandel, B., Nagy, S., Mundkur, T., Langendoen, T., Blanco, D., Michel, N. L., and Sutherland, W. J. (2020). Responses of global waterbird populations to climate change vary with latitude. *Nature Climate Change*, 10(10) :959–964. Publisher : Nature Publishing Group.
- Araki, H. and Schmid, C. (2010). Is hatchery stocking a help or harm? : Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture*, 308.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and Organism Size-A Biological Law for Ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25 :1–58.
- Baisez, A., Bach, J., Léon, C., Parouty, T., Terrade, R., Hoffmann, M., and Laffaille, P. (2011). Migration delays and mortality of adult Atlantic salmon *Salmo salar* en route to spawning grounds on the River Allier, France. *Endangered Species Research*, 15(3) :265–270.
- Baisez, A., Deglinière, O., Léon, C., Marcon, Q., Parouty, T., Portafaix, P., Pradeilles, C., René, A., Sénécal, A., and Séné-Lacombe, P. (2020). Programme de recherches appliquées en faveur des poissons migrateurs 2019. Technical report, LOGRAMI.
- 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*. *Journal of Fish Biology*, 90(6) :1–19.
- Batchelder, H. P., Mackas, D. L., and O'Brien, T. D. (2012). Spatial-temporal scales of synchrony in marine zooplankton biomass and abundance patterns : A world-wide comparison. *Progress in Oceanography*, 97-100 :15–30.
- Benito, B. M. (2019). *distantia : Assessing Dissimilarity Between Multivariate Time Series*. R package version 1.0.2.
- Benito, B. M. and Birks, H. J. B. (2020). *distantia : an open-source toolset to quantify dissimilarity between multivariate ecological time-series*. *Ecography*, 43(5) :660–667.
- Bergerot, B., Bret, V., and Cattaneo, F. (2019). Similarity in seasonal flow regimes, not regional environmental classifications explain synchrony in brown trout population dynamics in France. *Freshwater Biology*, pages 1–13.

- Boisneau, C., Moatar, F., Bodin, M., and Boisneau, P. (2008). Does global warming impact on migration patterns and recruitment of Allis shad (*Alosa alosa* L.) young of the year in the Loire River, France? *Fish and Diadromy in Europe (ecology, management, conservation)*, 200 :179–186.
- Boucault, J. (2007). Etat des lieux de l'entretien des passes à poissons sur le bassin versant de la Loire. Technical report, LOGRAMI.
- Bret, V., Bergerot, B., Capra, H., Gouraud, V., and Lamouroux, N. (2015). Influence of discharge, hydraulics, water temperature, and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(3) :319–329. Publisher : NRC Research Press.
- Cattanéo, F., Hugueny, B., and Lamouroux, N. (2003). Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics : a 'Moran effect' on early-life stages. *Oikos*, 100(1) :43–54.
- Caudill, C. C., Daigle, W. R., Keefer, M. L., Boggs, C. T., Jepson, M. A., Burke, B. J., Zabel, R. W., Bjornn, T. C., and Peery, C. A. (2007). Slow dam passage in adult Columbia River salmonids associated with unsuccessful migration : delayed negative effects of passage obstacles or condition-dependent mortality? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(7). Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Chevalier, M., Laffaille, P., and Grenouillet, G. (2014). Spatial synchrony in stream fish populations : influence of species traits. *Ecography*, 37(10) :960–968.
- Costa-Dias, S., Sousa, R., Lobón-Cerviá, J., and Laffaille, P. (2009). The decline of diadromous fish in Western Europe inland waters : mains causes and consequence. In Nelson, F. M. and Bellinghouse, D. S., editors, *Fisheries : Management, economics and perspectives*, pages 67–92. Nova Science Publishers, New York.
- Crabot, J., Clappe, S., Dray, S., and Datry, T. (2019). Testing the Mantel statistic with a spatially-constrained permutation procedure. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(4) :532–540.
- Dannewitz, J., Maes, G. E., Johansson, L., Wickström, H., Volckaert, F. A., and Järvi, T. (2005). Panmixia in the European eel : a matter of time... *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1568) :1129–1137.
- Dickerson, B. R., Quinn, T. P., and Willson, M. F. (2002). Body size, arrival date, and reproductive success of pink salmon, *Oncorhynchus gorbusha*. *Ethology Ecology & Evolution*, 14(1) :29–44.
- Dubos, N., Dehorter, O., Henry, P.-Y., and Viol, I. L. (2019). Thermal constraints on body size depend on the population's position within the species' thermal range in temperate songbirds. *Global Ecology and Biogeography*, 28(2) :96–106.
- Einum, S. and Fleming, I. A. (2001). Implications of Stocking : Ecological Interactions Between Wild and Released Salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 75 :56–70.
- Faria, R., Weiss, S., and Alexandrino, P. (2012). Comparative phylogeography and demographic history of European shads (*Alosa alosa* and *A. fallax*) inferred from mitochondrial DNA. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1) :194.

- Fraser, D. J. (2008). How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids. *Evolutionary Applications*, 1(4) :535–586.
- Gardner, J. L., Peters, A., Kearney, M. R., Joseph, L., and Heinsohn, R. (2011). Declining body size : a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution*, 26(6) :285–291.
- Glover, R. S., Fryer, R. J., Bacon, P. J., Soulsby, C., and Malcolm, I. A. (2018). Do trends in the size of wild female Atlantic salmon have a substantial effect on egg deposition? *Fisheries Management and Ecology*, 25(2) :158–161.
- Guillot, G. and Rousset, F. (2013). Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4) :336–344.
- Hansen, L. and Biringer, J. (2003). *Buying Time : A User’s Manual for Building Resistance and Resilience to Climate Change*. Technical report, World Wildlife Fund.
- Harmon, L. J. and Glor, R. E. (2010). Poor Statistical Performance of the Mantel Test in Phylogenetic Comparative Analyses. *Evolution*, 64(7) :2173–2178.
- Harrison, H., Hauer, J., Nielsen, J., and Aas, Ø. (2019). Disputing nature in the Anthropocene : technology as friend and foe in the struggle to conserve wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Ecology and Society*, 24(3).
- Haynes, K. J., Bjørnstad, O. N., Allstadt, A. J., and Liebhold, A. M. (2013). Geographical variation in the spatial synchrony of a forest-defoliating insect : isolation of environmental and spatial drivers. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280 :1–8. Publisher : Royal Society.
- Herbold, B., Carlson, S. M., Henery, R., Johnson, R. C., Mantua, N., McClure, M., Moyle, P. B., and Sommer, T. (2018). Managing for Salmon Resilience in California’s Variable and Changing Climate. *San Francisco Estuary and Watershed Science*, 16(2).
- Hinch, S. G., Cooke, S. J., Farrell, A. P., Miller, K. M., Lapointe, M., and Patterson, D. A. (2012). Dead fish swimming : a review of research on the early migration and high premature mortality in adult Fraser River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Journal of Fish Biology*, 81(2) :576–599.
- IPCC (2014). *Climate Change 2014 : Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Technical report, Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland.
- Isaak, D. J., Thurow, R. F., Rieman, B. E., and Dunham, J. B. (2003). Temporal variation in synchrony among chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) redd counts from a wilderness area in central Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(7) :840–848.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L. P. (1990). Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour*, 40(2) :313–321.
- Kennedy, R. J. and Crozier, W. W. (2010). Evidence of changing migratory patterns of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in the River Bush, Northern Ireland, and possible associations with climate change. *Journal of Fish Biology*, 76(7) :1786–1805.

- Knouft, J. H. and Ficklin, D. L. (2017). The Potential Impacts of Climate Change on Biodiversity in Flowing Freshwater Systems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1) :111–133.
- Laffaille, P. (2011). Impact of stocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on habitat use by the wild population. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(1) :67–73.
- Langhans, S. D., Hermoso, V., Linke, S., Bunn, S. E., and Possingham, H. P. (2014). Cost-effective river rehabilitation planning : Optimizing for morphological benefits at large spatial scales. *Journal of Environmental Management*, 132 :296–303.
- Larios-López, J. E., González, C. A., Galiana-García, M., and de Figueroa, J. M. T. (2020). Driving factors of synchronous dynamics in brown trout populations at the rear edge of their native distribution. *Ecology of Freshwater Fish*, 0 :1–14.
- Lassalle, G. and Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15(5) :1072–1089.
- Lawler, J. J. (2009). Climate Change Adaptation Strategies for Resource Management and Conservation Planning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162(1) :79–98.
- Legendre, P., Fortin, M.-J., and Borcard, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11) :1239–1247.
- Lennox, R. J., Paukert, C. P., Aarestrup, K., Auger-Méthé, M., Baumgartner, L., Birnie-Gauvin, K., Bøe, K., Brink, K., Brownscombe, J. W., Chen, Y., Davidsen, J. G., Eliason, E. J., Filous, A., Gillanders, B. M., Helland, I. P., Horodysky, A. Z., Januchowski-Hartley, S. R., Lowerre-Barbieri, S. K., Lucas, M. C., Martins, E. G., Murchie, K. J., Pompeu, P. S., Power, M., Raghavan, R., Rahel, F. J., Secor, D., Thiem, J. D., Thorstad, E. B., Ueda, H., Whoriskey, F. G., and Cooke, S. J. (2019). One Hundred Pressing Questions on the Future of Global Fish Migration Science, Conservation, and Policy. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. Publisher : Frontiers.
- Limburg, K. E. and Waldman, J. R. (2009). Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience*, 59(11) :955–965.
- Lotze, H. K. and Milewski, I. (2004). Two Centuries of Multiple Human Impacts and Successive Changes in a North Atlantic Food Web. *Ecological Applications*, 14(5) :1428–1447.
- Lundqvist, H., Rivinoja, P., Leonardsson, K., and McKinnell, S. (2008). Upstream passage problems for wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a regulated river and its effect on the population. In Dufour, S., Prévost, E., Rochard, E., and Williot, P., editors, *Fish and Diadromy in Europe (ecology, management, conservation) : Proceedings of the symposium held 29 March - 1 April 2005, Bordeaux, France*, Developments in Hydrobiology, pages 111–127. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Maire, A. (2014). *Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des communautés de poissons de rivière ? Applications aux échelles de la France et du Pas-de-Calais*. Theses, INP de Toulouse.

- Manhard, C. V., Joyce, J. E., and Gharrett, A. J. (2017). Evolution of phenology in a salmonid population : a potential adaptive response to climate change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(10) :1519–1527.
- Marjadi, M. N., Roy, A. H., Jordaan, A., Gahagan, B. I., Armstrong, M. P., and Whitley, A. R. (2018). Larger body size and earlier run timing increase alewife reproductive success in a whole lake experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(7). Publisher : NRC Research Press.
- 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.
- Martay, B., Brewer, M. J., Elston, D. A., Bell, J. R., Harrington, R., Brereton, T. M., Barlow, K. E., Botham, M. S., and Pearce-Higgins, J. W. (2017). Impacts of climate change on national biodiversity population trends. *Ecography*, 40(10) :1139–1151.
- Martins, E. G., Hinch, S. G., Patterson, D. A., Hague, M. J., Cooke, S. J., Miller, K. M., Robichaud, D., English, K. K., and Farrell, A. P. (2012). High river temperature reduces survival of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) approaching spawning grounds and exacerbates female mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(2) :330–342.
- 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). Publisher : Public Library of Science.
- Miller, M. J., Bonhommeau, S., Munk, P., Castonguay, M., Hanel, R., and McCleave, J. D. (2015). A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels : a re-examination of the data. *Biological Reviews*, 90(4) :1035–1064.
- Moore, J. W., McClure, M., Rogers, L. A., and Schindler, D. E. (2010). Synchronization and portfolio performance of threatened salmon. *Conservation Letters*, 3(5) :340–348.
- Morais, P. and Daverat, F. (2016). *An Introduction to Fish Migration*. CRC Press.
- Morita, K. (2018). Earlier migration timing of salmonids : an adaptation to climate change or maladaptation to the fishery? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(3) :475–479. Publisher : NRC Research Press.
- Mota, M., Rochard, E., and Antunes, C. A. (2016). Status of the Diadromous fish of the Iberian Peninsula : Past, present and trends. *Limnetica*, 35(1) :1–18.
- Naish, K. A., Taylor, J. E., Levin, P. S., Quinn, T. P., Winton, J. R., Huppert, D., and Hilborn, R. (2007). An Evaluation of the Effects of Conservation and Fishery Enhancement Hatcheries on Wild Populations of Salmon. In *Advances in Marine Biology*, volume 53, pages 61–194. Academic Press.
- Oke, K. B., Cunningham, C. J., Westley, P. a. H., Baskett, M. L., Carlson, S. M., Clark, J., Hendry, A. P., Karatayev, V. A., Kendall, N. W., Kibele, J., Kindsvater, H. K., Kobayashi, K. M., Lewis, B., Munch, S., Reynolds, J. D., Vick, G. K., and Palkovacs, E. P. (2020). Recent declines in salmon body size impact ecosystems and fisheries. *Nature Communications*, 11(1) :1–13. Publisher : Nature Publishing Group.

- 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., and MacLean, J. C. (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.
- Ovidio, M. and Philippart, J.-C. (2002). The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. In Thorstad, E. B., Fleming, I. A., and Næsje, T. F., editors, *Aquatic Telemetry : Proceedings of the Fourth Conference on Fish Telemetry in Europe*, Developments in Hydrobiology, pages 55–69. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegard, T., and Wickström, H. (2009). Panmixia in European eel revisited : no genetic difference between maturing adults from southern and northern Europe. *Heredity*, 103(1) :82–89.
- Parmesan, C. and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 :37–42.
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Bernal, V., and Gonzalez, P. N. (2010). Alternatives to the partial Mantel test in the study of environmental factors shaping human morphological variation. *Journal of Human Evolution*, 59(6) :698–703.
- Perrier, C., Guyomard, R., Bagliniere, J.-L., Nikolic, N., and Evanno, G. (2013). Changes in the genetic structure of Atlantic salmon populations over four decades reveal substantial impacts of stocking and potential resiliency. *Ecology and Evolution*, 3(7) :2334–2349.
- Pinter, K., Epifanio, J., and Unfer, G. (2019). Release of hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) as a threat to wild populations? A case study from Austria. *Fisheries Research*, 219.
- 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. *Marine Ecology Progress Series*, 538.
- Rodeles, A. A., Galicia, D., and Miranda, R. (2017). Recommendations for monitoring freshwater fishes in river restoration plans : A wasted opportunity for assessing impact. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(4) :880–885.
- Root, T., Jeff, T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., and Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421 :57–60.
- 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(3) :609–612.
- Sturrock, A. M., Satterthwaite, W. H., Cervantes-Yoshida, K. M., Huber, E. R., Sturrock, H. J. W., Nusslé, S., and Carlson, S. M. (2019). Eight Decades of Hatchery Salmon Releases in the California Central Valley : Factors Influencing Straying and Resilience. *Fisheries*, 44(9) :433–444.

- Tamario, C., Sunde, J., Petersson, E., Tibblin, P., and Forsman, A. (2019). Ecological and Evolutionary Consequences of Environmental Change and Management Actions for Migrating Fish. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7.
- Tejedor, E., Serrano-Notivoli, R., de Luis, M., Saz, M. A., Hartl, C., St. George, S., Bëntgen, U., Liebhold, A. M., Vuille, M., and Esper, J. (2020). A global perspective on the climate-driven growth synchrony of neighbouring trees. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7) :1114–1125. Publisher : John Wiley & Sons, Ltd.
- Tentelier, C., Lepais, O., Larranaga, N., Manicki, A., Lange, F., and Rives, J. (2016). Sexual selection leads to a tenfold difference in reproductive success of alternative reproductive tactics in male Atlantic salmon. *The Science of Nature*, 103(5) :47.
- Thomas, O. and Germaine, M.-A. (2018). De l'enjeu de conservation au projet de territoire : Le saumon atlantique au cœur des débats. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, 18(2).
- Thorstad, E. B., F., Aarestrup, K., and Heggberget, T. G. (2007). Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4) :345–371.
- Tillotson, M. D. and Quinn, T. P. (2017). Selection on the timing of migration and breeding : A neglected aspect of fishing-induced evolution and trait change. *Fish and Fisheries*, 19(1) :170–181.
- Turner, C. (2018). *Climate Change and Biodiversity*. Scientific e-Resources.
- Vasemägi, A., Gross, R., Paaver, T., Koljonen, M.-L., and Nilsson, J. (2005). Extensive immigration from compensatory hatchery releases into wild Atlantic salmon population in the Baltic sea : spatio-temporal analysis over 18 years. *Heredity*, 95(1) :76–83.
- Waldman, J., Wilson, K. A., Mather, M., and Snyder, N. P. (2016). A Resilience Approach Can Improve Anadromous Fish Restoration. *Fisheries*, 41(3) :116–126.
- Waples, R. S. (1991). Genetic interactions Between Hatchery and Wild Salmonids : Lessons from the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48. Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Weiskopf, S. R., Rubenstein, M. A., Crozier, L. G., Gaichas, S., Griffis, R., Halofsky, J. E., Hyde, K. J. W., Morelli, T. L., Morisette, J. T., Muñoz, R. C., Pershing, A. J., Peterson, D. L., Poudel, R., Staudinger, M. D., Sutton-Grier, A. E., Thompson, L., Vose, J., Weltzin, J. F., and Whyte, K. P. (2020). Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. *Science of The Total Environment*, 733.
- Westley, P. A. H. (2020). Documentation of en route mortality of summer chum salmon in the Koyukuk River, Alaska and its potential linkage to the heatwave of 2019. *Ecology and Evolution*, 10(19) :10296–10304.
- Williamson, K. S. and May, B. (2005). Homogenization of Fall-Run Chinook Salmon Gene Pools in the Central Valley of California, USA. *North American Journal of Fisheries Management*, 25(3) :993–1009.

Bibliographie générale

- Abdul-Aziz, O., Mantua, N., and Myers, K. (2011). Potential climate change impacts on thermal habitats of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and adjacent seas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(9). Publisher : NRC Research Press.
- Acolas, M., Veron, V., Jourdan, H., Begout, M., Sabatié, M., and Baglinière, J. (2006). Upstream migration and reproductive patterns of a population of allis shad in a small river l'Aulne (Brittany, France). *ICES Journal of Marine Science*, 63(3) :476–484.
- Ahas, R. and Aasa, A. (2006). The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations. *International Journal of Biometeorology*, 51(1) :17–26.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., and Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation : climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1) :95–111.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6) :716–723.
- Aldvén, D., Degerman, E., and Höjesjö, J. (2015). Environmental cues and downstream migration of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Boreal environment research*, 20 :35–44.
- Almeida, P. R. and Quintella, B. (2013). Sea lamprey migration : A millennial journey. In Ueda, H. and Tsukamoto, K., editors, *Physiology and Ecology of Fish Migration*. CRC Press.
- Almodóvar, A., Leal, S., Nicola, G., Hórreo, J., García-Vázquez, E., and Elvira, B. (2020). Long-term stocking practices threaten the original genetic diversity of the southernmost European populations of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Endangered Species Research*, 41 :303–317.
- Amano, T., Székely, T., Wauchope, H. S., Sandel, B., Nagy, S., Mundkur, T., Langendoen, T., Blanco, D., Michel, N. L., and Sutherland, W. J. (2020). Responses of global waterbird populations to climate change vary with latitude. *Nature Climate Change*, 10(10) :959–964. Publisher : Nature Publishing Group.
- Araki, H. and Schmid, C. (2010). Is hatchery stocking a help or harm? : Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture*, 308.
- Asch, R. G. (2015). Climate change and decadal shifts in the phenology of larval fishes in the California Current ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(30) :4065–4074. Publisher : National Academy of Sciences Section : PNAS Plus.

- Atkinson, D. (1994). Temperature and Organism Size-A Biological Law for Ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25 :1–58.
- Bach, J. M., Baisez, A., Léon, C., and Parouty, T. (2011). Suivi de la migration du saumon sur l'Allier par radiopistage entre Vichy et les zones de frayères en 2009. Technical report, LOGRAMI.
- Bach, J. M., Bruyère, F., Poupard, P., and Rançon, J. (2000). Etude du franchissement (dévalaison - montaison) du complexe hydroélectrique de Poutès-Monistrol par les saumons en 1999. Technical report, LOGRAMI.
- Bach, J.-M., Lelièvre, M., and Trotet, M. (2008). Evaluation de la libre circulation sur l'axe Loire-Allier : Suivi par radiopistage de la migration anadrome du saumon atlantique en 2006. Technical report, LOGRAMI.
- Bachelier, R. (1963). L'histoire du saumon en Loire. *Bulletin Français de Pisciculture*, 211.
- Baisez, A., Bach, J., Léon, C., Parouty, T., Terrade, R., Hoffmann, M., and Laffaille, P. (2011). Migration delays and mortality of adult Atlantic salmon *Salmo salar* en route to spawning grounds on the River Allier, France. *Endangered Species Research*, 15(3) :265–270.
- Baisez, A., Deglinière, O., Léon, C., Marcon, Q., Parouty, T., Portafaix, P., Pradeilles, C., René, A., Sénécal, A., and Séné-Lacombe, P. (2020). Programme de recherches appliquées en faveur des poissons migrateurs 2019. Technical report, LOGRAMI.
- 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*. *Journal of Fish Biology*, 90(6) :1–19.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., and Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336) :51–57.
- Batchelder, H. P., Mackas, D. L., and O'Brien, T. D. (2012). Spatial-temporal scales of synchrony in marine zooplankton biomass and abundance patterns : A world-wide comparison. *Progress in Oceanography*, 97-100 :15–30.
- Baudrillart, J.-J. (1827). *Traité général des eaux et forêts, chasses et pêches : composé d'un recueil chronologique des réglemens forestiers, d'un dictionnaire des eaux et forêts, et d'un dictionnaire des chasses et pêches ; avec un atlas contenant un grand nombre de tableaux et de figures*. Huzard.
- Beaugrand, G. and Reid, P. C. (2012). Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science / Journal du Conseil*, 69(9) :1549–1562.
- Beckman, B. R., Larsen, D. A., Lee-Pawlak, B., and Dickhoff, W. W. (1998). Relation of Fish Size and Growth Rate to Migration of Spring Chinook Salmon Smolts. *North American Journal of Fisheries Management*, 18(3) :537–546. Publisher : Taylor & Francis.

- Beever, E. A., Hall, L. E., Varner, J., Loosen, A. E., Dunham, J. B., Gahl, M. K., Smith, F. A., and Lawler, J. J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(6) :299–308.
- Belliard, J., Gorges, G., Pichon, C. L., Talès, E., and Talès, E. (2009). *Le peuplement de poissons du bassin de la Seine. Comprendre son évolution sous l'impact des changements générés par l'homme ou la nature*. Agence de l'eau Seine-Normandie.
- Benito, B. M. (2019). *distantia : Assessing Dissimilarity Between Multivariate Time Series*. R package version 1.0.2.
- Benito, B. M. and Birks, H. J. B. (2020). distantia : an open-source toolset to quantify dissimilarity between multivariate ecological time-series. *Ecography*, 43(5) :660–667.
- Benton, T. G., Lapsley, C. T., and Beckerman, A. P. (2001). Population synchrony and environmental variation : an experimental demonstration. *Ecology Letters*, 4(3) :236–243.
- Bergerot, B., Bret, V., and Cattaneo, F. (2019). Similarity in seasonal flow regimes, not regional environmental classifications explain synchrony in brown trout population dynamics in France. *Freshwater Biology*, pages 1–13.
- Bernatchez, L. and Dodson, J. J. (1987). Relationship between Bioenergetics and Behavior in Anadromous Fish Migrations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 :399–407. Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Blomqvist, M. M., Vos, P., Klinkhamer, P. G. L., and ter Keurs, W. J. (2003). Declining plant species richness of grassland ditch banks - a problem of colonisation or extinction? *Biological Conservation*, 109(3) :391–406.
- Bloom, D. D. and Lovejoy, N. R. (2014). The evolutionary origins of diadromy inferred from a time-calibrated phylogeny for Clupeiformes (herring and allies). *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1778). Publisher : Royal Society.
- Boisneau, C., Moatar, F., Bodin, M., and Boisneau, P. (2008). Does global warming impact on migration patterns and recruitment of Allis shad (*Alosa alosa* L.) young of the year in the Loire River, France? *Hydrobiologia*, 602 :179–186.
- Boucault, J. (2007). Etat des lieux de l'entretien des passes à poissons sur le bassin versant de la Loire. Technical report, LOGRAMI.
- Bowlby, H. D. and Gibson, A. J. F. (2019). Evaluating whether metapopulation structure benefits endangered diadromous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(2) :388–400. Publisher : NRC Research Press.
- Branton, M. A. and Richardson, J. S. (2014). A test of the umbrella species approach in restored floodplain ponds. *Journal of Applied Ecology*, 51(3) :776–785.
- Bret, V., Bergerot, B., Capra, H., Gouraud, V., and Lamouroux, N. (2015). Influence of discharge, hydraulics, water temperature, and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(3) :319–329. Publisher : NRC Research Press.

- Briand, C., Legrand, M., Chapon, P. M., Beaulaton, L., Germis, G., Arago, M., Besse, T., De Canet, L., and Steinbach, P. (2015). Mortalité cumulée des saumons et des anguilles dans les turbines du bassin Loire-Bretagne. Technical report, EPTB Villedaine, LOGRAMI, ONEMA, Bretagne Grands Migrateurs.
- Buonaccorsi, J. P., Elkinton, J. S., Evans, S. R., and Liebhold, A. M. (2001). Measuring and Testing for Spatial Synchrony. *Ecology*, 82(6) :1668–1679.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Strien, A. v., 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., Vié, J.-C., and Watson, R. (2010). Global Biodiversity : Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982) :1164–1168.
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers : a review. *Freshwater Biology*, 51(8) :1389–1406.
- Carlson, S. M. and Seamons, T. R. (2008). A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids : implications for adaptation to future change. *Evolutionary Applications*, 1(2) :222–238.
- Caro, T. (2008). Decline of large mammals in the Katavi-Rukwa ecosystem of western Tanzania. *African Zoology*, 43(1) :99–116.
- Carr Harris, C. N., Moore, J. W., Gottesfeld, A. S., Gordon, J. A., Shepert, W. M., Henry, J. D. J., Russell, H. J., Helin, W. N. B., Doolan, D. J., and Beacham, T. D. (2018). Phenological Diversity of Salmon Smolt Migration Timing within a Large Watershed. *Transactions of the American Fisheries Society*, 147(5) :775–790.
- Cattanéo, F., Hugueny, B., and Lamouroux, N. (2003). Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics : a 'Moran effect' on early-life stages. *Oikos*, 100(1) :43–54.
- Caudill, C. C., Daigle, W. R., Keefer, M. L., Boggs, C. T., Jepson, M. A., Burke, B. J., Zabel, R. W., Bjornn, T. C., and Peery, C. A. (2007). Slow dam passage in adult Columbia River salmonids associated with unsuccessful migration : delayed negative effects of passage obstacles or condition-dependent mortality? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(7). Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., and Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30).
- Cederholm, C. J., Kunze, M. D., Murota, T., and Sibatani, A. (1999). Pacific Salmon Carcasses : Essential Contributions of Nutrients and Energy for Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Fisheries*, 24(10) :6–15.
- Chalant, A., Jézéquel, C., Keith, P., and Hugueny, B. (2019). The global geography of fish diadromy modes. *Global Ecology and Biogeography*, 28(9) :1272–1282.

- Chevalier, M., Laffaille, P., Ferdy, J.-B., and Grenouillet, G. (2015). Measurements of spatial population synchrony : influence of time series transformations. *Oecologia*, 179(1) :15–28.
- Chevalier, M., Laffaille, P., and Grenouillet, G. (2014). Spatial synchrony in stream fish populations : influence of species traits. *Ecography*, 37(10) :960–968.
- Chu, C., Mandrak, N. E., and Minns, C. K. (2005). Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions*, 11(4) :299–310.
- Chuanwu, C., Yanfu, Q., Xianfeng, Z., and Yanping, W. (2019). Human overexploitation and extinction risk correlates of Chinese snakes. *Ecography*, 42(10) :1777–1788.
- Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., and Sol, D. (2009). Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biological Conservation*, 142(10) :2043–2049.
- Cloern, J. E., Abreu, P. C., Carstensen, J., Chauvaud, L., Elmgren, R., Grall, J., Greening, H., Johansson, J. O. R., Kahru, M., Sherwood, E. T., Xu, J., and Yin, K. (2016). Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Global Change Biology*, 22(2) :513–529.
- Cobb, C. (2020). The Impact of Climate Change on the Migration Phenology of New England's Anadromous River Herring and American Shad. *Honors Theses*.
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E. E., Baillie, J. E. M., Cumberlidge, N., Darwall, W. R. T., Pollock, C., Richman, N. I., Soulsby, A.-M., and Böhm, M. (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 23(1) :40–51.
- Comte, L. (2013). *Changements globaux et distribution spatiale des espèces de poisson d'eau douce : observations récentes et prédictions futures*. phd, Université de Toulouse III - Paul Sabatier. Pages : 269.
- Comte, L., Buisson, L., Daufresne, M., and Grenouillet, G. (2013). Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish : observed and predicted trends. *Freshwater Biology*, 58(4) :625–639.
- Comte, L. and Grenouillet, G. (2013). Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography*, 36(11) :1236–1246.
- Comte, L. and Grenouillet, G. (2015). Distribution shifts of freshwater fish under a variable climate : comparing climatic, bioclimatic and biotic velocities. *Diversity and Distributions*, 21(9) :1014–1026.
- Costa-Dias, S., Sousa, R., Lobón-Cerviá, J., and Laffaille, P. (2009). The decline of diadromous fish in Western Europe inland waters : mains causes and consequence. In Nelson, F. M. and Bellinghouse, D. S., editors, *Fisheries : Management, economics and perspectives*, pages 67–92. Nova Science Publishers, New York. Num Pages : 25.
- Crabot, J., Clappe, S., Dray, S., and Datry, T. (2019). Testing the Mantel statistic with a spatially-constrained permutation procedure. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(4) :532–540.

- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Löf, A., and Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration : implications of environmental variation, life history, and sex. *Canadian Journal of Zoology*, 82(12) :1864–1870.
- Dakos, V., van Nes, E. H., Donangelo, R., Fort, H., and Scheffer, M. (2010). Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. *Theoretical Ecology*, 3(3) :163–174.
- Dannewitz, J., Maes, G. E., Johansson, L., Wickström, H., Volckaert, F. A., and Järvi, T. (2005). Panmixia in the European eel : a matter of time... *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1568) :1129–1137.
- Daroux, A., Martignac, F., and Guillard, J. (2014). Utilisation de la caméra acoustique DIDSON pour le suivi en rivière des poissons migrateurs. *Le Cahier des Techniques de l'INRA*, 83(3) :8.
- Daufresne, M. and Boët, P. (2007). Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, 13(12) :2467–2478.
- de Leániz, C. G. and Martinez, J. J. (1988). The Atlantic Salmon in the Rivers of Spain with Particular Reference to Cantabria. In Mills, D. and Piggins, D., editors, *Atlantic Salmon : Planning for the Future The Proceedings of the Third International Atlantic Salmon Symposium â held in Biarritz, France, 21-23 October, 1986*, pages 179–209. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Dekker, W. (2003). Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla*? *Fisheries Management and Ecology*, 10(6) :365–376.
- Dekker, W. (2019). The history of commercial fisheries for European eel commenced only a century ago. *Fisheries Management and Ecology*, 26(1) :6–19.
- Dempson, B., Schwarz, C. J., Bradbury, I. R., Robertson, M. J., Veinott, G., Poole, R., and Colbourne, E. (2016). Influence of climate and abundance on migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) among rivers in Newfoundland and Labrador. *Ecology of Freshwater Fish*, 26 :247–259.
- DeVries, P., Goetz, F., Fresh, K., and Seiler, D. (2004). Evidence of a Lunar Gravitation Cue on Timing of Estuarine Entry by Pacific Salmon Smolts. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133(6) :1379–1395. Publisher : Taylor & Francis.
- Dickerson, B. R., Quinn, T. P., and Willson, M. F. (2002). Body size, arrival date, and reproductive success of pink salmon, *Oncorhynchus gorbusha*. *Ethology Ecology & Evolution*, 14(1) :29–44.
- Dijkstra, E. W. (1959). A note on two problems in connexion with graphs. *Numerische Mathematik*, 1(1) :269–271.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., and Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195) :401–406.
- Drinkwater, K. F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C. H., Ottersen, G., Pershing, A. J., and Walker, H. (2013). The Response of Marine Ecosystems to Climate Variability Associated with the North Atlantic Oscillation. In *The North Atlantic Oscillation : Climatic Significance and Environmental Impact*, pages 211–234. American Geophysical Union (AGU).

- Drouineau, H., Carter, C., Rambonilaza, M., Beaufaron, G., Bouleau, G., Gassiat, A., Lambert, P., le Floch, S., Tétard, S., and de Oliveira, E. (2018a). River Continuity Restoration and Diadromous Fishes : Much More than an Ecological Issue. *Environmental Management*, 61(4) :671–686.
- Drouineau, H., Rochard, E., Castonguay, M., Yokouchi, K., Mateo, M., Verreault, G., Durif, C., and Lambert, P. (2018b). Freshwater eels : A symbol of the effects of global change. *Fish and Fisheries*, 00 :1–28.
- Dubos, N., Dehorter, O., Henry, P.-Y., and Viol, I. L. (2019). Thermal constraints on body size depend on the population's position within the species' thermal range in temperate songbirds. *Global Ecology and Biogeography*, 28(2) :96–106.
- Dueñas, M.-A., Ruffhead, H. J., Wakefield, N. H., Roberts, P. D., Hemming, D. J., and Diaz-Soltero, H. (2018). The role played by invasive species in interactions with endangered and threatened species in the United States : a systematic review. *Biodiversity and Conservation*, 27(12) :3171–3183.
- Dufour, F., Arrizabalaga, H., Irigoien, X., and Santiago, J. (2010). Climate impacts on albacore and bluefin tunas migrations phenology and spatial distribution. *Progress in Oceanography*, 86 :283–290.
- Dulvy, N. K., Rogers, S. I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S. R., and Skjoldal, H. R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage : a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, 45(4) :1029–1039.
- Dunn, P. O. and Møller, A. P. (2014). Changes in breeding phenology and population size of birds. *Journal of Animal Ecology*, 83(3) :729–739.
- Duong, T.-Y. and Scribner, K. T. (2018). Regional variation in genetic diversity between wild and cultured populations of bighead catfish (*Clarias macrocephalus*) in the Mekong Delta. *Fisheries Research*, 207 :118–125.
- Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C., and Elie, P. (2006). Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 331(2) :217–225.
- Einum, S. and Fleming, I. A. (2001). Implications of Stocking : Ecological Interactions Between Wild and Released Salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 75 :56–70.
- Ellis, D. and Vokoun, J. C. (2009). Earlier Spring Warming of Coastal Streams and Implications for Alewife Migration Timing. *North American Journal of Fisheries Management*, 29(6) :1584–1589.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., and Norberg, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9) :488–494.
- Faria, R., Weiss, S., and Alexandrino, P. (2012). Comparative phylogeography and demographic history of European shads (*Alosa alosa* and *A. fallax*) inferred from mitochondrial DNA. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1) :194.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J. M., and Acou, A. (2003). A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels : Toward a general theory. In Aida, K., Tsukamoto, K., and Yamauchi, K., editors, *Eel biology*, pages 181–190. Springer, Tokyo.

- Ficetola, G. F. and Maiorano, L. (2016). Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia*, 181(3) :683–693.
- Flitcroft, R. L., Lewis, S. L., Arismendi, I., LovellFord, R., Santelmann, M. V., Safeeq, M., and Grant, G. (2016). Linking Hydroclimate to Fish Phenology and Habitat Use with Ichthyographs. *PLOS ONE*, 11(12).
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., and Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309(5734) :570–574. Publisher : American Association for the Advancement of Science Section : Review.
- Fraser, D. J. (2008). How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids. *Evolutionary Applications*, 1(4) :535–586.
- Freyhof, J. and Brooks, E. (2011). *European red list of freshwater fishes*. Publications Office of the European Union; IUCN, Luxembourg; [Gland, Switzerland, publications office of the european union edition. OCLC : 769455557.
- Gahagan, B. I., Gherard, K. E., and Schultz, E. T. (2010). Environmental and Endogenous Factors Influencing Emigration in Juvenile Anadromous Alewives. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139(4) :1069–1082.
- Gardner, J. L., Peters, A., Kearney, M. R., Joseph, L., and Heinsohn, R. (2011). Declining body size : a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution*, 26(6) :285–291.
- Glover, R. S., Fryer, R. J., Bacon, P. J., Soulsby, C., and Malcolm, I. A. (2018). Do trends in the size of wild female Atlantic salmon have a substantial effect on egg deposition? *Fisheries Management and Ecology*, 25(2) :158–161.
- Gozlan, R., Karimov, B., Zadereev, E., Kuznetsova, D., and Brucet, S. (2019). Status, trends, and future dynamics of freshwater ecosystems in Europe and Central Asia. *Inland Waters*, 9(1) :79–94.
- Gray, D. P., Harding, J. S., and Lindsay, P. (2016). Remediation of a major acid mine drainage point source discharge restores headwater connectivity for a diadromous native fish. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 50(4) :566–580. Publisher : Taylor & Francis.
- Gresh, T., Lichatowich, J., and Schoonmaker, P. (2000). An Estimation of Historic and Current Levels of Salmon Production in the Northeast Pacific Ecosystem : Evidence of a Nutrient Deficit in the Freshwater Systems of the Pacific Northwest. *Fisheries*, 25(1) :15–21.
- Grime, J. P. (2002). Declining plant diversity : empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science*, 13(4) :457–460.
- Gross, M. R. (1987). Evolution of diadromy in fishes. *American fisheries society symposium*, 1 :14–25.

- Gross, M. R., Coleman, R. M., and McDowall, R. M. (1988). Aquatic Productivity and the Evolution of Diadromous Fish Migration. *Science*, 239(4845) :1291–1293. Publisher : American Association for the Advancement of Science Section : Reports.
- Guillot, G. and Rousset, F. (2013). Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4) :336–344.
- Hagelin, A., Calles, O., Greenberg, L., Nyqvist, D., and Bergman, E. (2016). The Migratory Behaviour and Fallback Rate of Landlocked Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in a Regulated River : does Timing Matter? *River Research and Applications*, 32(6) :1402–1409.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., and Kroon, H. d. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12(10) :1–21.
- Hamed, K. H. and Ramachandra Rao, A. (1998). A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, 204(1-4) :182–196.
- Hansen, B. B., Grøtan, V., Herfindal, I., and Lee, A. M. (2020). The Moran effect revisited : spatial population synchrony under global warming. *Ecography*, 43 :1–12.
- Hansen, G. J. A., Read, J. S., Hansen, J. F., and Winslow, L. A. (2017). Projected shifts in fish species dominance in Wisconsin lakes under climate change. *Global Change Biology*, 23(4) :1463–1476.
- Hansen, L. and Biringer, J. (2003). Buying Time : A User's Manual for Building Resistance and Resilience to Climate Change. Technical report, World Wildlife Fund.
- Hansen, L. P. and Jonsson, B. (1989). Salmon ranching experiments in the River Imsa : Effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults. *Aquaculture*, 82(1) :367–373.
- Hansen, L. P. and Jonsson, B. (1991). Evidence of a genetic component in the seasonal return pattern of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. (English). *J. fish biol.*, 38(2) :251–258.
- Hanski, I. and Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2) :3–16.
- Harmon, L. J. and Glor, R. E. (2010). Poor Statistical Performance of the Mantel Test in Phylogenetic Comparative Analyses. *Evolution*, 64(7) :2173–2178.
- Harris, G., Thirgood, S., Hopcraft, J. G. C., Cromsigt, J. P. G. M., and Berger, J. (2009). Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endangered Species Research*, 7(1) :55–76.
- Harrison, H., Hauer, J., Nielsen, J., and Aas, Ø. (2019). Disputing nature in the Anthropocene : technology as friend and foe in the struggle to conserve wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Ecology and Society*, 24(3).
- Harrison, S. (1991). Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2) :73–88. Publisher : Oxford Academic.

- Hasegawa, E. I. (2012). Chum salmon *Oncorhynchus keta* respond to moonlight during homeward migrations. *Journal of Fish Biology*, 81(2) :632–641.
- Hasselman, D. J. H. J., Bradford, R. G. B. G., and Bentzen, P. B. (2010). Taking stock : defining populations of American shad (*Alosa sapidissima*) in Canada using neutral genetic markers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67 :1021–1039.
- Haynes, K. J., Bjørnstad, O. N., Allstadt, A. J., and Liebhold, A. M. (2013). Geographical variation in the spatial synchrony of a forest-defoliating insect : isolation of environmental and spatial drivers. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280 :1–8. Publisher : Royal Society.
- Healey, M. (2011). The cumulative impacts of climate change on Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and implications for management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(4). Publisher : NRC Research Press.
- Hedger, R., Sundt-Hansen, L., Forseth, T., Ugedal, O., Diserud, O., Kvambekk Anund, S., and Finstad, A. (2013). Predicting climate change effects on subarctic-Arctic populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(2). Publisher : NRC Research Press.
- Heino, M., Kaitala, V., Ranta, E., and Lindström, J. (1997). Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 264(1381) :481–486.
- Helfield, J. M. and Naiman, R. J. (2006). Keystone Interactions : Salmon and Bear in Riparian Forests of Alaska. *Ecosystems*, 9(2) :167–180.
- Herbold, B., Carlson, S. M., Henery, R., Johnson, R. C., Mantua, N., McClure, M., Moyle, P. B., and Sommer, T. (2018). Managing for Salmon Resilience in California's Variable and Changing Climate. *San Francisco Estuary and Watershed Science*, 16(2).
- Hilborn, R., Quinn, T. P., Schindler, D. E., and Rogers, D. E. (2003). Biocomplexity and fisheries sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(11) :6564–6568.
- Hinch, S. G., Cooke, S. J., Farrell, A. P., Miller, K. M., Lapointe, M., and Patterson, D. A. (2012). Dead fish swimming : a review of research on the early migration and high premature mortality in adult Fraser River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Journal of Fish Biology*, 81(2) :576–599.
- Hodgson, S. and Quinn, T. P. (2002). The timing of adult sockeye salmon migration into fresh water : adaptations by populations to prevailing thermal regimes. *Canadian Journal of Zoology*, 80(3) :542.
- Hodgson, S., Quinn, T. P., Hilborn, R., Francis, R. C., and Rogers, D. E. (2006). Marine and freshwater climatic factors affecting interannual variation in the timing of return migration to fresh water of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography*, 15(1) :1–24.
- Holtby, L. B., McMahon, T. E., and Scrivener, J. C. (1989). Stream Temperatures and Inter-Annual Variability in the Emigration Timing of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Smolts and fry and Chum Salmon (*O. keta*) Fry from Carnation

- Creek, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Horreo, J. L., Griffiths, A., Machado-Schiaffino, G., Stevens, J., and Garcia-Vazquez, E. (2018). Northern areas as refugia for temperate species under current climate warming : Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) as a model in Northern Europe. *Journal of Fish Biology*, 0.
- Hovel, R. A., Fresh, K. L., Schroder, S. L., Litt, A. H., and Quinn, T. P. (2019). A wide window of migration phenology captures inter-annual variability of favourable conditions : Results of a whole-lake experiment with juvenile Pacific salmon. *Freshwater Biology*, 64(1) :46–55.
- Hudson, P. J. and Cattadori, I. M. (1999). The Moran effect : a cause of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1) :1–2.
- Hume, J. B., Almeida, P. R., Buckley, C. M., Criger, L. A., Madenjian, C. P., Robinson, K. F., Wang, C. J., and Muir, A. M. (2020). Managing native and non-native sea lamprey (*Petromyzon marinus*) through anthropogenic change : A prospective assessment of key threats and uncertainties. *Journal of Great Lakes Research*.
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation : Regional Temperatures and Precipitation. *Science*, 269(5224) :676–679.
- Hvas, M., Folkedal, O., Imsland, A., and Oppedal, F. (2017). The effect of thermal acclimation on aerobic scope and critical swimming speed in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Experimental Biology*, 220(15) :2757–2764. Publisher : The Company of Biologists Ltd Section : Research Article.
- ICES (2002). Report of the ICES/EIFAC Working Group on Eels. ICES C.M. 2002/ACFM :03. Technical report, International Council for the Exploration of the Sea.
- ICES (2016). Report of the Working Group on Eels (WGEEL). Technical report, International Council for the Exploration of the Sea.
- ICES (2017). Report of the Joint EIFAAC / ICES / GFCM Working Group on Eels (WGEEL). Technical Report ICES CM 2017/ACOM :15, ICES / EIFAAC / GFCM, Kavala, Greece.
- ICES (2019). Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eels. Technical report, International Council for the Exploration of the Sea. Publisher : ICES.
- IPBES (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science- Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Technical report, Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Version Number : summary for policy makers.
- IPCC (2014). Climate Change 2014 : Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Technical report, Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland. OCLC : 914851124.
- IPCC (2018). Global warming of 1.5. Technical report, Intergovernmental Panel on Climate Change. OCLC : 1056192590.

- Isaak, D. J., Luce, C. H., Horan, D. L., Chandler, G. L., Wollrab, S. P., and Nagel, D. E. (2018). Global Warming of Salmon and Trout Rivers in the Northwestern U.S. : Road to Ruin or Path Through Purgatory? *Transactions of the American Fisheries Society*, 147(3) :566–587.
- Isaak, D. J., Thurow, R. F., Rieman, B. E., and Dunham, J. B. (2003). Temporal variation in synchrony among chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) redd counts from a wilderness area in central Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(7) :840–848.
- Jellyman, D. J. and Briand, C. (2016). Early Life History and Recruitment. *Biology and Ecology of Anguillid Eels*.
- Jensen, A. J., Finstad, B., and Fiske, P. (2019). The cost of anadromy : marine and freshwater mortality rates in anadromous Arctic char and brown trout in the Arctic region of Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76 :2408–2417. Publisher : NRC Research Press.
- Jones, C. M. (2006). CHAPTER 4 - Estuarine and Diadromous Fish Metapopulations. In Kritzer, J. P. and Sale, P. F., editors, *Marine Metapopulations*, pages 119–154. Academic Press, Burlington.
- Jones, K. K., Cornwell, T. J., Bottom, D. L., Stein, S., and Anlauf-Dunn, K. J. (2018). Population Viability Improves Following Termination of Coho Salmon Hatchery Releases. *North American Journal of Fisheries Management*, 38(1) :39–55.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2003). Migratory Atlantic salmon as vectors for the transfer of energy and nutrients between freshwater and marine environments. *Freshwater Biology*, 48(1) :21–27.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2009a). Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology*, 74(3) :621–638.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2009b). 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.
- Jonsson, B. and Jonsson, N. (2018). Egg incubation temperature affects the timing of the Atlantic salmon *Salmo salar* homing migration. *Journal of Fish Biology*, 93(5) :1016–1020.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Hansen, L. P. (1990a). Does Juvenile Experience Affect Migration and Spawning of Adult Atlantic Salmon? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26 :225–230.
- Jonsson, N. (1991). Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research (Sweden)*.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L. P. (1990b). Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour*, 40(2) :313–321.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L. P. (1997). Changes in Proximate Composition and Estimates of Energetic Costs During Upstream Migration and Spawning in Atlantic Salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*, 66(3) :425–436. Publisher : Wiley, British Ecological Society.

- 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. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(12) :2392–2400.
- Kaeriyama, M., Seo, H., and Qin, Y.-x. (2014). Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon. *Fisheries Science*, 80(2) :251–260.
- Keefer, M. L. and Caudill, C. C. (2014). Homing and straying by anadromous salmonids : a review of mechanisms and rates. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(1) :333–368.
- Keefer, M. L., Clabough, T. S., Jepson, M. A., Johnson, E. L., Peery, C. A., and Caudill, C. C. (2018). Thermal exposure of adult Chinook salmon and steelhead : Diverse behavioral strategies in a large and warming river system. *PLOS ONE*, 13(9) :1–29. Publisher : Public Library of Science.
- Keefer, M. L., Peery, C. A., and Caudill, C. C. (2008). Migration Timing of Columbia River Spring Chinook Salmon : Effects of Temperature, River Discharge, and Ocean Environment. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(4) :1120–1133.
- Kelhart, M. D. (2007). Declining Amphibian Populations : What Is the Next Step? *BioScience*, 57(2) :112–112.
- Kennedy, R. J. and Crozier, W. W. (2010). Evidence of changing migratory patterns of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in the River Bush, Northern Ireland, and possible associations with climate change. *Journal of Fish Biology*, 76(7) :1786–1805.
- Kettle, A. J., Heinrich, D., Barrett, J. H., Benecke, N., and Locker, A. (2008). Past distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quaternary Science Reviews*, 27(13) :1309–1334.
- Kiviniemi, K. and Löfgren, A. (2009). Spatial (a)synchrony in population fluctuations of five plant species in fragmented habitats. *Basic and Applied Ecology*, 10(1) :70–78.
- Knouft, J. H. and Ficklin, D. L. (2017). The Potential Impacts of Climate Change on Biodiversity in Flowing Freshwater Systems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1) :111–133.
- Koch, I. J. and Narum, S. R. (2020). Validation and association of candidate markers for adult migration timing and fitness in Chinook Salmon. *Evolutionary Applications*, 13(9) :2316–2332.
- Korzow Richter, K., McGrath, K., Masson-MacLean, E., Hickinbotham, S., Tedder, A., Britton, K., Bottomley, Z., Dobney, K., Hulme-Beaman, A., Zona, M., Fischer, R., Collins, M. J., and Speller, C. F. (2020). What's the catch? Archaeological application of rapid collagen-based species identification for Pacific Salmon. *Journal of Archaeological Science*, 116.
- Kovach, R. P., Ellison, S. C., Pyare, S., and Tallmon, D. A. (2015). Temporal patterns in adult salmon migration timing across southeast Alaska. *Global Change Biology*, 21(5) :1821–1833.

- Kovach, R. P., Gharrett, A. J., and Tallmon, D. A. (2012). Genetic change for earlier migration timing in a pink salmon population. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279(1743) :3870–3878.
- Kovach, R. P., Muhlfeld, C. C., Al-Chokhachy, R., Dunham, J. B., Letcher, B. H., and Kershner, J. L. (2016). Impacts of climatic variation on trout : a global synthesis and path forward. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 26(2) :135–151.
- Krokhin, E. M. (1975). Transport of nutrients by salmon migration from the sea to lake. In Hasler, A. D., editor, *Coupling of Land and Water Systems*, Ecological Studies, pages 153–156. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kuczynski, L., Chevalier, M., Laffaille, P., Legrand, M., and Grenouillet, G. (2017). Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. *PLOS ONE*, 12(4) :1–13.
- Kuparinen, A., O'hara, R. B., and Merilä, J. (2009). Lunar periodicity and the timing of river entry in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology*, 74(10) :2401–2408.
- Lackey, R. T. (2009). Challenges to Sustaining Diadromous Fishes Through 2100 : Lessons Learned from Western North America. In Haro, A., Smith, K., Rulifson, R., Moffitt, C., Klauda, R., Dadswell, M., Cunjak, R., Cooper, J., Beal, K., and Avery, T., editors, *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environmen*. American Fisheries Society.
- Laffaille, P. (2011). Impact of stocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on habitat use by the wild population. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(1) :67–73.
- Laffaille, P., Baisez, A., Rigaud, C., and Feunteun, E. (2004). Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh : A contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands*, 24(3) :642–651.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Acou, A., and Lefeuvre, J. C. (2000). Role of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the transfer of organic matter between marine and freshwater systems. *SIL Proceedings, 1922-2010*, 27(1) :616–619. Publisher : Taylor & Francis.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Baisez, A., Robinet, T., Acou, A., Legault, A., and Lek, S. (2003). Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish*, 12(4) :254–264.
- Lamarins, A. (2019). Consequences of dispersal on Atlantic salmon metapopulation persistence and dynamics of local populations. other, France. Université de Pau et des Pays de l'Adour (UPPA), FRA.; University of California (Berkeley), USA. Pages : 49 p.
- Lambert, P., Jatteau, P., Paumier, A., Carry, L., and Drouineau, H. (2018). Allis shad adopts an efficient spawning tactic to optimise offspring survival. *Environmental Biology of Fishes*, 101(2) :315–326.
- Langhans, S. D., Hermoso, V., Linke, S., Bunn, S. E., and Possingham, H. P. (2014). Cost-effective river rehabilitation planning : Optimizing for morphological benefits at large spatial scales. *Journal of Environmental Management*, 132 :296–303.

- Larinier, M. (2002). Environnemental issues, dams and fish migration. In *Dams, fish and fisheries. Opportunities, challenges and conflict resolution*, volume 419 of *FAO Fisheries Technical Paper*, page 46. Fishery Resources Officer Inland Water Resources and Aquaculture Service Fishery Resources Division FAO Fisheries Department, Rome, fishery resources officer inland water resources and aquaculture service fishery resources division fao fisheries department edition.
- Larios-López, J. E., González, C. A., Galiana-García, M., and de Figueroa, J. M. T. (2020). Driving factors of synchronous dynamics in brown trout populations at the rear edge of their native distribution. *Ecology of Freshwater Fish*, 0 :1–14.
- Lassalle, G. (2008). *Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins : une approche par modélisation à l'échelle continentale*. PhD thesis, Bordeaux 1.
- Lassalle, G. and Rochard, E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, 15(5) :1072–1089.
- Lawler, J. J. (2009). Climate Change Adaptation Strategies for Resource Management and Conservation Planning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162(1) :79–98.
- Legendre, P., Fortin, M.-J., and Borcard, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11) :1239–1247.
- Legrand, M., Briand, C., and Besse, T. (2019). stacomIR : a common tool for monitoring fish migration. *Journal of Open Source Software*, 4(40) :1–3.
- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Charrier, F., Corre, J., Croguennec, E., Mikaélian, S. D., Josset, Q., Le Gurun, L., Schaeffer, F., and Laffaille, P. (2020a). Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 421(7) :1–23.
- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Besse, T., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Corre, J., Croguennec, E., Mikaélian, S. D., Josset, Q., Le Gurun, L., Schaeffer, F., Toussaint, R., and Laffaille, P. (2020b). Diadromous fish modified timing of upstream migration over the last 30 years in France. *Freshwater Biology*, 0.
- Lennox, R. J., Paukert, C. P., Aarestrup, K., Auger-Méthé, M., Baumgartner, L., Birnie-Gauvin, K., Bøe, K., Brink, K., Brownscombe, J. W., Chen, Y., Davidsen, J. G., Eliason, E. J., Filous, A., Gillanders, B. M., Helland, I. P., Horodysky, A. Z., Januchowski-Hartley, S. R., Lowerre-Barbieri, S. K., Lucas, M. C., Martins, E. G., Murchie, K. J., Pompeu, P. S., Power, M., Raghavan, R., Rahel, F. J., Secor, D., Thiem, J. D., Thorstad, E. B., Ueda, H., Whoriskey, F. G., and Cooke, S. J. (2019). One Hundred Pressing Questions on the Future of Global Fish Migration Science, Conservation, and Policy. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. Publisher : Frontiers.
- Levins, R. (1970). Extinction. In Gerstenhaber, M., editor, *Some mathematical questions in biology : Lectures on mathematics in the life sciences*, volume 2, pages 75–107. RI : The Mathematical Society. Publisher : American Mathematical Society.

- Limburg, K. E. and Waldman, J. R. (2009). Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience*, 59(11) :955–965.
- Lin, H.-Y., Bush, A., Linke, S., Possingham, H. P., and Brown, C. J. (2017). Climate change decouples marine and freshwater habitats of a threatened migratory fish. *Diversity and Distributions*, 23(7) :751–760.
- Lobón-Cerviá, J. (2009). Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (north-western Spain). *Freshwater Biology*, 54(6) :1149–1162.
- Lotze, H. K. and Milewski, I. (2004). Two Centuries of Multiple Human Impacts and Successive Changes in a North Atlantic Food Web. *Ecological Applications*, 14(5) :1428–1447.
- Lucas, M. and Baras, E. (2008). *Migration of Freshwater Fishes*. John Wiley & Sons.
- Lundqvist, H., Rivinoja, P., Leonardsson, K., and McKinnell, S. (2008). Upstream passage problems for wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a regulated river and its effect on the population. In Dufour, S., Prévost, E., Rochard, E., and Williot, P., editors, *Fish and Diadromy in Europe (ecology, management, conservation) : Proceedings of the symposium held 29 March - 1 April 2005, Bordeaux, France*, Developments in Hydrobiology, pages 111–127. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Lynch, A. J., Myers, B. J. E., Chu, C., Eby, L. A., Falke, J. A., Kovach, R. P., Krabbenhoft, T. J., Kwak, T. J., Lyons, J., Paukert, C. P., and Whitney, J. E. (2016). Climate Change Effects on North American Inland Fish Populations and Assemblages. *Fisheries*, 41(7) :346–361.
- Maes, J., Stevens, M., and Breine, J. (2008). Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in the watershed of river Scheldt. In Dufour, S., Prévost, E., Rochard, E., and Williot, P., editors, *Fish and Diadromy in Europe (ecology, management, conservation) : Proceedings of the symposium held 29 March - 1 April 2005, Bordeaux, France*, Developments in Hydrobiology, pages 129–143. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Maire, A. (2014). *Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des communautés de poissons de rivière ? Applications aux échelles de la France et du Pas-de-Calais*. Theses, INP de Toulouse.
- Maire, A., Thierry, E., Viechtbauer, W., and Daufresne, M. (2019). Poleward shift in large-river fish communities detected with a novel meta-analysis framework. *Freshwater Biology*, 64(6).
- Maitland, P. S., Renaud, C. B., Quintella, B. R., Close, D. A., and Docker, M. F. (2015). Conservation of Native Lampreys. In Docker, M. F., editor, *Lampreys : Biology, Conservation and Control : Volume 1*, Fish & Fisheries Series, pages 375–428. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Manhard, C. V. (2016). *Environmental, biological, and genetic factors influencing local adaptation of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Auke Creek, Alaska*. PhD thesis, Alaska Fairbanks.
- Manhard, C. V., Adkison, M. D., Hard, J. J., Smoker, W. W., and Gharrett, A. J. (2018). Local adaptation of phenology revealed in outcrosses between spawning segments of a salmonid population. *Molecular Ecology*, 27(23) :4698–4710.

- Manhard, C. V., Joyce, J. E., and Gharrett, A. J. (2017). Evolution of phenology in a salmonid population : a potential adaptive response to climate change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(10) :1519–1527.
- Marjadi, M. N., Roy, A. H., Jordaan, A., Gahagan, B. I., Armstrong, M. P., and Whitley, A. R. (2018). Larger body size and earlier run timing increase alewife reproductive success in a whole lake experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(7). Publisher : NRC Research Press.
- 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.
- Martay, B., Brewer, M. J., Elston, D. A., Bell, J. R., Harrington, R., Brereton, T. M., Barlow, K. E., Botham, M. S., and Pearce-Higgins, J. W. (2017). Impacts of climate change on national biodiversity population trends. *Ecography*, 40(10) :1139–1151.
- Martins, E. G., Hinch, S. G., Cooke, S. J., and Patterson, D. A. (2012a). Climate effects on growth, phenology, and survival of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) : a synthesis of the current state of knowledge and future research directions. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(4) :887–914.
- Martins, E. G., Hinch, S. G., Patterson, D. A., Hague, M. J., Cooke, S. J., Miller, K. M., Robichaud, D., English, K. K., and Farrell, A. P. (2012b). High river temperature reduces survival of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) approaching spawning grounds and exacerbates female mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(2) :330–342.
- McDowall, R. M. (1988). *Diadromy in fishes : migrations between freshwater and marine environments*. Croom Helm.
- McDowall, R. M. (2008). Why are so many boreal freshwater fishes anadromous? Confronting « conventional wisdom ». *Fish and Fisheries*, 9(2) :208–213.
- 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). Publisher : Public Library of Science.
- Miller, M. J., Bonhommeau, S., Munk, P., Castonguay, M., Hanel, R., and McCleave, J. D. (2015). A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels : a re-examination of the data. *Biological Reviews*, 90(4) :1035–1064.
- Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W., and Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 365(1555) :3177–3186.
- Miller-Rushing, A. J., Inouye, D. W., and Primack, R. B. (2008). How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency. *Journal of Ecology*, 96(6) :1289–1296.
- Milner, A. M. (1987). Colonization and ecological development of new streams in Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology*, 18(1) :53–70.

- Milner, N. J., Solomon, D. J., and Smith, G. W. (2012). The role of river flow in the migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar*, through estuaries and rivers. *Fisheries Management & Ecology*, 19(6) :537–547.
- Minakawa, N. and Gara, R. I. (2003). Effects of Chum Salmon Redd Excavation on Benthic Communities in a Stream in the Pacific Northwest. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132(3) :598–604. Publisher : Taylor & Francis.
- Møller, A. P., Rubolini, D., and Lehikoinen, E. (2008). Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42) :16195–16200.
- Moore, A., Bendall, B., Barry, J., Waring, C., Crooks, N., and Crooks, L. (2012). River temperature and adult anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Fisheries Management & Ecology*, 19(6) :518–526.
- Moore, A., Lower, N., Mayer, I., and Greenwood, L. (2007). The impact of a pesticide on migratory activity and olfactory function in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts. *Aquaculture*, 273(2) :350–359.
- Moore, J. W. (2006). Animal Ecosystem Engineers in Streams. *BioScience*, 56(3) :237–246. Publisher : Oxford Academic.
- Moore, J. W., McClure, M., Rogers, L. A., and Schindler, D. E. (2010). Synchronization and portfolio performance of threatened salmon. *Conservation Letters*, 3(5) :340–348.
- Moore, J. W., Schindler, D. E., and Scheuerell, M. D. (2004). Disturbance of freshwater habitats by anadromous salmon in Alaska. *Oecologia*, 139(2) :298–308.
- Morais, P. and Daverat, F. (2016). *An Introduction to Fish Migration*. CRC Press.
- Moran, P. a. P. (1953). The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Australian Journal of Zoology*, 1(3) :291–298.
- Moriarty, C. and Dekker, W. (1997). Management of the European Eel. Technical Report, Marine Institute. Fisheries Bulletin - ISSN : 0332-4338.
- Morita, K. (2018). Earlier migration timing of salmonids : an adaptation to climate change or maladaptation to the fishery? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(3) :475–479. Publisher : NRC Research Press.
- Moritz, C. and Agudo, R. (2013). The Future of Species Under Climate Change : Resilience or Decline? *Science*, 341(6145) :504–508.
- Mota, M., Rochard, E., and Antunes, C. A. (2016). Status of the Diadromous fish of the Iberian Peninsula : Past, present and trends. *Limnetica*, 35(1) :1–18.
- Murphy, G. E. P. and Romanuk, T. N. (2014). A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, 4(1) :91–103.
- Naish, K. A., Taylor, J. E., Levin, P. S., Quinn, T. P., Winton, J. R., Huppert, D., and Hilborn, R. (2007). An Evaluation of the Effects of Conservation and Fishery Enhancement Hatcheries on Wild Populations of Salmon. In *Advances in Marine Biology*, volume 53, pages 61–194. Academic Press.

- Ndakidemi, B., Mtei, K., and Ndakidemi, P. A. (2016). Impacts of Synthetic and Botanical Pesticides on Beneficial Insects. *Agricultural Sciences*, 07(06) :364. Publisher : Scientific Research Publishing.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., and Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons.
- Nielsen, J. L., Ruggerone, G. T., and Zimmerman, C. E. (2013). Adaptive strategies and life history characteristics in a warming climate : Salmon in the Arctic? *Environmental Biology of Fishes*, 96(10) :1187–1226.
- Nieto, A., Ralph, G.M., Comeros-Raynal, M.T., Kemp, J., García Criado, M., Allen, D.J., Dulvy, N.K., Walls, R.H.L., Russell, B., Pollard, D., García, S., Craig, M., Collette, B.B., Pollom, R., Biscoito, M., Labbish Chao, N., Abella, A., Afonso, P., Álvarez, H., Carpenter, K.E., Clò, S., Cook, R., Costa, M.J., Delgado, J., Dureuil, M., Ellis, J.R., Farrell, E.D., Fernandes, P., Florin, A-B., Fordham, S., Fowler, S., Gil de Sola, L., Gil Herrera J., Goodpaster, A., Harvey, M., Heessen, H., Herler, J., Jung, A., Karmovskaya, E., Keskin, C., Knudsen, S.W., Kobylansky, S., Kovačić, M., Lawson, J.M., Lorange, P., McCully Phillips, S., Munroe, T., Nedreaas, K., Nielsen, J., Papaconstantinou, C., Polidoro, B., Pollock, C.M., Rijnsdorp, A.D., Sayer, C., Scott, J., Serena, F., Smith-Vaniz, W.F., Soldo, A., Stump, E., and Williams, J.T. (2015). European Red List of marine fishes. Technical report, IUCN European Regional Office.
- Oke, K. B., Cunningham, C. J., Westley, P. a. H., Baskett, M. L., Carlson, S. M., Clark, J., Hendry, A. P., Karatayev, V. A., Kendall, N. W., Kibele, J., Kindsvater, H. K., Kobayashi, K. M., Lewis, B., Munch, S., Reynolds, J. D., Vick, G. K., and Palkovacs, E. P. (2020). Recent declines in salmon body size impact ecosystems and fisheries. *Nature Communications*, 11(1) :1–13. Publisher : Nature Publishing Group.
- Olmos, M., Payne, M. R., Nevoux, M., Prévost, E., Chaput, G., Du, H. P., 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. *Global change biology*, 26(3) :1319–1337.
- Ong, J. J. L., Rountrey, A. N., Zinke, J., Meeuwig, J. J., Grierson, P. F., O'Donnell, A. J., Newman, S. J., Lough, J. M., Trougan, M., and Meekan, M. G. (2016). Evidence for climate-driven synchrony of marine and terrestrial ecosystems in northwest Australia. *Global Change Biology*, 22(8) :2776–2786.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J. H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G. O., Jonsen, 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., and MacLean, J. C. (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.
- Ovidio, M. and Philippart, J.-C. (2002). The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. In Thorstad, E. B., Fleming, I. A., and Næsje, T. F., editors, *Aquatic Telemetry : Proceedings of the Fourth Conference on Fish Telemetry in Europe*, Developments in Hydrobiology, pages 55–69. Springer Netherlands, Dordrecht.

- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegard, T., and Wickström, H. (2009). Panmixia in European eel revisited : no genetic difference between maturing adults from southern and northern Europe. *Heredity*, 103(1) :82–89.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9) :1860–1872.
- Parmesan, C. and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 :37–42.
- Pella, H., Lejot, J., Lamouroux, N., and Snelder, T. (2012). Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux (The theoretical hydrographical network (RHT) for France and its environmental attributes). *Géomorphologie*, 3 :317–336.
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Bernal, V., and Gonzalez, P. N. (2010). Alternatives to the partial Mantel test in the study of environmental factors shaping human morphological variation. *Journal of Human Evolution*, 59(6) :698–703.
- Perrier, C., Evanno, G., Belliard, J. B., Guyomard, R. G., and Baglinière, J.-L. (2009). Natural recolonization of the Seine River by Atlantic salmon (*Salmo salar*) of multiple origins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(1).
- Perrier, C., Guyomard, R., Bagliniere, J.-L., Nikolic, N., and Evanno, G. (2013). Changes in the genetic structure of Atlantic salmon populations over four decades reveal substantial impacts of stocking and potential resiliency. *Ecology and Evolution*, 3(7) :2334–2349.
- Petticrew, E. L., Rex, J. F., and Albers, S. J. (2011). Bidirectional delivery of organic matter between freshwater and marine systems : the role of flocculation in Pacific salmon streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(3) :779–786. Publisher : The University of Chicago Press.
- Pimm, S. L. and Raven, P. (2000). Extinction by numbers. *Nature*, 403(6772) :843–845.
- Pinter, K., Epifanio, J., and Unfer, G. (2019). Release of hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) as a threat to wild populations? A case study from Austria. *Fisheries Research*, 219.
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., Burrows, M. T., Duarte, C. M., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S. A., and Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10) :919–925.
- Pont, D., Bady, P., Logez, M., and Veslot, J. (2009). EFI+ Project. Improvement and spatial extension of the European Fish Index Deliverable 4.1 : Report on the modelling of reference conditions and on the sensitivity of candidate metrics to anthropogenic pressures. Deliverable 4.2 : Report on the final development and validation of the new European Fish Index and method, including a complete technical description of the new method. 6th Framework Programme Priority FP6-2005-SSP-5-A. Rapport final. Technical report, IRSTEA.

- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines : trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6) :345–353.
- Quinn, T. P. and Adams, D. J. (1996). Environmental Changes Affecting the Migratory Timing of American Shad and Sockeye Salmon. *Ecology*, 77(4) :1151–1162.
- Quinn, T. P., Hodgson, S., Flynn, L., Hilborn, R., and Rogers, D. E. (2007). Directional Selection by Fisheries and the Timing of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus Nerka*) Migrations. *Ecological Applications*, 17(3) :731–739.
- Quinn, T. P., Hodgson, S., and Peven, C. (1997). Temperature, flow, and the migration of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Columbia River (English). *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 54(6) :1349–1360.
- Quinn, T. P., Peterson, J. A., Gallucci, V. F., Hershberger, W. K., and Brannon, E. L. (2002). Artificial Selection and Environmental Change : Countervailing Factors Affecting the Timing of Spawning by Coho and Chinook Salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131(4) :591–598.
- Quinn, T. P., Unwin, M. J., and Kinnison, M. T. (2000). Evolution of Temporal Isolation in the Wild : Genetic Divergence in Timing of Migration and Breeding by Introduced Chinook Salmon Populations. *Evolution*, 54(4).
- R Core Team (2017). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabi, A., Hadzima-Nyarko, M., and Šperac, M. (2015). Modelling river temperature from air temperature : case of the River Drava (Croatia). *Hydrological Sciences Journal*, 60(9) :1490–1507.
- Randon, M. (2016). Using otolith microchemistry within Bayesian reallocation models to explore the Allis shad (*Alosa alosa*) metapopulation functioning. Technical report, Mémoire de fin d'études, spécialité ressources et écosystèmes aquatiques, Agrocampus ouest, Rennes. Pages : 75.
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindström, J., and Helle, E. (1997). The Moran Effect and Synchrony in Population Dynamics. *Oikos*, 78(1) :136–142.
- Réale, D., McAdam, A. G., Boutin, S., and Berteaux, D. (2003). Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 270(1515) :591–596.
- Reed, T. E., Schindler, D. E., Hague, M. J., Patterson, D. A., Meir, E., Waples, R. S., and Hinch, S. G. (2011). Time to Evolve? Potential Evolutionary Responses of Fraser River Sockeye Salmon to Climate Change and Effects on Persistence. *PLoS ONE*, 6(6) :1–13.
- Reist, J. D., Wrona, F. J., Prowse, T. D., Power, M., Dempson, J. B., King, J. R., and Beamish, R. J. (2006). An Overview of Effects of Climate Change on Selected Arctic Freshwater and Anadromous Fishes. *AMBIO : A Journal of the Human Environment*, 35(7) :381–388.
- 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. *Marine Ecology Progress Series*, 538.

- Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M. I., and Laurance, W. F. (2017). World Scientists' Warning to Humanity : A Second Notice. *BioScience*, 67(12) :1026–1028.
- Roberge, J.-M. and Angelstam, P. (2004). Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, 18(1) :76–85.
- Robinson, R. A., Crick, H. Q. P., Learmonth, J. A., Maclean, I. M. D., Thomas, C. D., Bairlein, F., Forchhammer, M. C., Francis, C. M., Gill, J. A., Godley, B. J., Harwood, J., Hays, G. C., Huntley, B., Hutson, A. M., Pierce, G. J., Rehfish, M. M., Sims, D. W., Santos, M. B., Sparks, T. H., Stroud, D. A., and Visser, M. E. (2009). Travelling through a warming world : climate change and migratory species. *Endangered species research*, 7(2) :87–99.
- Rochard, E., Marchal, J., Pellegrini, P., Béguyer, M., Ombredane, D., Gazeau, C., Baglinière, J. L., Croze, O., Menvielle, E., and Lassalle, G. (2007). Identification éco-anthropologique d'espèces migratrices emblématiques de la reconquête d'un milieu fortement anthropisé, la Seine. report, irstea.
- Rodeles, A. A., Galicia, D., and Miranda, R. (2017). Recommendations for monitoring freshwater fishes in river restoration plans : A wasted opportunity for assessing impact. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(4) :880–885.
- Rogers, L. A. and Schindler, D. E. (2008). Asynchrony in population dynamics of sockeye salmon in southwest Alaska. *Oikos*, 117(10) :1578–1586.
- Root, T., Jeff, T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., and Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421 :57–60.
- Rougier, T. (2014). *Repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens dans un contexte de changement climatique : une approche exploratoire par modélisation dynamique mécaniste*. thesis, Bordeaux.
- Rougier, T., Lambert, P., Drouineau, H., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., Aprahamian, M., Rivot, E., and Rochard, E. (2012). Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France) : environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES Journal of Marine Science / Journal du Conseil*, 69(10) :1802–1811.
- Sabal, M. C., Hazen, E. L., Bograd, S. J., MacFarlane, R. B., Schroeder, I. D., Hayes, S. A., Harding, J. A., Scales, K. L., Miller, P. I., Ammann, A. J., and Wells, B. K. (2020). California Current seascape influences juvenile salmon foraging ecology at multiple scales. *Marine Ecology Progress Series*, 634 :159–173.
- Salinger, D. and Anderson, J. (2006). Effects of Water Temperature and Flow on Adult Salmon Migration Swim Speed and Delay. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135 :188–199.
- Samways, K. M., Soto, D. X., and Cunjak, R. A. (2018). Aquatic food-web dynamics following incorporation of nutrients derived from Atlantic anadromous fishes. *Journal of Fish Biology*, 92(2) :399–419.
- Satterthwaite, W. H. and Carlson, S. M. (2015). Weakening portfolio effect strength in a hatchery-supplemented Chinook salmon population complex. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72(12) :1860–1875. Publisher : NRC Research Press.

- Schaeffer, F. and Clair, B. (2010). Suivis des migrations et opérations de communication réalisés sur les passes à poissons d'Iffezheim et de Gamsheim. Bilan 2009. Technical report, Saumon Rhin.
- 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. Number : 7298 Publisher : Nature Publishing Group.
- Schindler, D. E., Scheuerell, M. D., Moore, J. W., Gende, S. M., Francis, T. B., and Palen, W. J. (2003). Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(1) :31–37.
- Schtickzelle, N. and Quinn, T. P. (2007). A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries*, 8(4) :297–314.
- Sgrò, C. M., Lowe, A. J., and Hoffmann, A. A. (2011). Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, 4(2) :326–337.
- Sohnle, J. (2002). *Le droit international des ressources en eau douce : solidarité contre souveraineté*. Monde européen et international. Marseille : Marseille : CERIC ; Paris : la Documentation française, Marseille, France.
- Springborn, M. R., Faig, A., Dedrick, A., and Baskett, M. L. (2020). Beyond Biomass : Valuing Genetic Diversity in Natural Resource Management. *American Journal of Agricultural Economics*, 102(2) :607–624.
- Staudinger, M. D., Mills, K. E., Stamieszkin, K., Record, N. R., Hudak, C. A., Allyn, A., Diamond, A., Friedland, K. D., Golet, W., Henderson, M. E., Hernandez, C. M., Huntington, T. G., Ji, R., Johnson, C. L., Johnson, D. S., Jordaan, A., Kocik, J., Li, Y., Liebman, M., Nichols, O. C., Pendleton, D., Richards, R. A., Robben, T., Thomas, A. C., Walsh, H. J., and Yakola, K. (2019). It's about time : A synthesis of changing phenology in the Gulf of Maine ecosystem. *Fisheries Oceanography*, 28(5) :532–566.
- Stewart, D. C., Smith, G. W., and Youngson, A. F. (2002). Tributary-specific variation in timing of return of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) to fresh water has a genetic component. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(2) :276–281.
- Sturrock, A. M., Carlson, S. M., Wikert, J. D., Heyne, T., Nusslé, S., Merz, J. E., Sturrock, H. J. W., and Johnson, R. C. (2020). Unnatural selection of salmon life histories in a modified riverscape. *Global Change Biology*, 26(3) :1235–1247.
- Sturrock, A. M., Satterthwaite, W. H., Cervantes-Yoshida, K. M., Huber, E. R., Sturrock, H. J. W., Nusslé, S., and Carlson, S. M. (2019). Eight Decades of Hatchery Salmon Releases in the California Central Valley : Factors Influencing Straying and Resilience. *Fisheries*, 44(9) :433–444.
- Sykes, G. E., Johnson, C. J., and Shrimpton, J. M. (2009). Temperature and Flow Effects on Migration Timing of Chinook Salmon Smolts. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(6) :1252–1265.
- Tamario, C., Sunde, J., Petersson, E., Tibblin, P., and Forsman, A. (2019). Ecological and Evolutionary Consequences of Environmental Change and Management Actions for Migrating Fish. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7.

- Taverny, C., Belaud, A., Elie, P., and Sabatié, M. R. (2000). Influence des activités humaines. In Baglinière, J. L. and Elie, P., editors, *Les Aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*. INRA; Cemagref Editions. Pages : 227-248.
- Tejedor, E., Serrano-Notivoli, R., de Luis, M., Saz, M. A., Hartl, C., St. George, S., Büntgen, U., Liebhold, A. M., Vuille, M., and Esper, J. (2020). A global perspective on the climate-driven growth synchrony of neighbouring trees. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7) :1114–1125. Publisher : John Wiley & Sons, Ltd.
- Tentelier, C., Lepais, O., Larranaga, N., Manicki, A., Lange, F., and Rives, J. (2016). Sexual selection leads to a tenfold difference in reproductive success of alternative reproductive tactics in male Atlantic salmon. *The Science of Nature*, 103(5) :47.
- Tétard, S., Feunteun, E., Bultel, E., Gadais, R., Bégout, M.-L., Trancart, T., and Lasne, E. (2016). Poor oxic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169 :216–226.
- Thackeray, S. J., Henrys, P. A., Hemming, D., Bell, J. R., Botham, M. S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D. G., Jones, I. D., Leech, D. I., Mackay, E. B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P. J., Brereton, T. M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T. H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J. M., Hall, S. J. G., Harrington, R., Pearce-Higgins, J. W., Høye, T. T., Kruuk, L. E. B., Pemberton, J. M., Sparks, T. H., Thompson, P. M., White, I., Winfield, I. J., and Wanless, S. (2016). Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535(7611) :241–245.
- Thomas, O. and Germaine, M.-A. (2018). De l'enjeu de conservation au projet de territoire : Le saumon atlantique au cœur des débats. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, 18(2).
- Thompson, S. A., Sydeman, W. J., Santora, J. A., Black, B. A., Suryan, R. M., Calambokidis, J., Peterson, W. T., and Bograd, S. J. (2012). Linking predators to seasonality of upwelling : Using food web indicators and path analysis to infer trophic connections. *Progress in Oceanography*, 101(1) :106–120.
- Thomson, R. E. and Hourston, R. a. S. (2011). A matter of timing : the role of ocean conditions in the initiation of spawning migration by late-run Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography*, 20(1) :47–65.
- Thorstad, E. B., F., Aarestrup, K., and Heggberget, T. G. (2007). Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4) :345–371.
- 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.
- Tillotson, M. D., Barnett, H. K., Bhuthimethee, M., Koehler, M. E., and Quinn, T. P. (2019). Artificial selection on reproductive timing in hatchery salmon drives a phenological shift and potential maladaptation to climate change. *Evolutionary Applications*, 12(7) :1344–1359.
- Tillotson, M. D. and Quinn, T. P. (2017). Selection on the timing of migration and breeding : A neglected aspect of fishing-induced evolution and trait change. *Fish and Fisheries*, 19(1) :170–181.

- Todd, C. D., Friedland, K. D., MacLean, J. C., Whyte, B. D., Russell, I. C., Lonergan, M. E., and Morrissey, M. B. (2012). Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *ICES Journal of Marine Science / Journal du Conseil*, 69(9) :1686–1698.
- Travade, F. and Larinier, M. (1992). Les techniques de contrôle des passes à poissons. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 326-327 :151–164.
- Trisos, C. H., Merow, C., and Pigot, A. L. (2020). The projected timing of abrupt ecological disruption from climate change. *Nature*, 580(7804) :496–501. Publisher : Nature Publishing Group.
- Turner, C. (2018). *Climate Change and Biodiversity*. Scientific e-Resources.
- UICN (2000). Catégories et critères de la liste rouge de l'UICN. Technical report, UICN.
- UICN Comité français, MNHN, SFI, and AFB (2010). La Liste rouge des espèces menacées en France - Poissons d'eau douce de France métropolitaine. Technical report, UICN, MNHN, SFI, AFB.
- UICN Comité français, MNHN, SFI, and AFB (2019). La Liste rouge des espèces menacées en France - Poissons d'eau douce de France métropolitaine. Technical report, UICN, MNHN, SFI, AFB, Paris, France.
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234) :571–573.
- Vähä, J.-P., Erkinaro, J., Niemelä, E., Primmer, C. R., Saloniemi, I., Johansen, M., Svenning, M., and Brørs, S. (2011). Temporally stable population-specific differences in run timing of one-sea-winter Atlantic salmon returning to a large river system. *Evolutionary Applications*, 4(1) :39–53.
- Valiente, A. G., Juanes, F., and Garcia-Vazquez, E. (2011). Increasing Regional Temperatures Associated with Delays in Atlantic Salmon Sea-Run Timing at the Southern Edge of the European Distribution. *Transactions of the American Fisheries Society*, 140(2) :367–373.
- Vasemägi, A., Gross, R., Paaver, T., Koljonen, M.-L., and Nilsson, J. (2005). Extensive immigration from compensatory hatchery releases into wild Atlantic salmon population in the Baltic sea : spatio-temporal analysis over 18 years. *Heredity*, 95(1) :76–83.
- Viers, J. H. (2008). Objective classification of Navarro River salmon habitat : a watershed-based critical habitat case study. *Aquatic conservation marine and freshwater ecosystems*, 18 :147–162. Publisher : John Wiley & Sons, Ltd.
- Visser, M. E. and Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change : the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1581) :2561–2569.
- Vuilleumier, S., Wilcox, C., Cairns, B. J., and Possingham, H. P. (2007). How patch configuration affects the impact of disturbances on metapopulation persistence. *Theoretical Population Biology*, 72(1) :77–85.
- Wake, D. B. (1991). Declining amphibian populations. *Science*, 253 :860.

- Waldman, J., Wilson, K. A., Mather, M., and Snyder, N. P. (2016). A Resilience Approach Can Improve Anadromous Fish Restoration. *Fisheries*, 41(3) :116–126.
- Walker, L. and Wu, S. (2017). Pollinators and Pesticides. In Steier, G. and Patel, K. K., editors, *International Farm Animal, Wildlife and Food Safety Law*, pages 495–513. Springer International Publishing, Cham.
- Waples, R. S. (1991). Genetic interactions Between Hatchery and Wild Salmonids : Lessons from the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48. Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Weiskopf, S. R., Rubenstein, M. A., Crozier, L. G., Gaichas, S., Griffis, R., Halofsky, J. E., Hyde, K. J. W., Morelli, T. L., Morissette, J. T., Muñoz, R. C., Pershing, A. J., Peterson, D. L., Poudel, R., Staudinger, M. D., Sutton-Grier, A. E., Thompson, L., Vose, J., Weltzin, J. F., and Whyte, K. P. (2020). Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. *Science of The Total Environment*, 733.
- Wells, B. K., Grimes, C. B., and Waldvogel, J. B. (2007). Quantifying the effects of wind, upwelling, curl, sea surface temperature and sea level height on growth and maturation of a California Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) population. *Fisheries Oceanography*, 16(4) :363–382.
- Wells, B. K., Santora, J. A., Field, J. C., MacFarlane, R. B., Marinovic, B. B., and Sydeman, W. J. (2012). Population dynamics of Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* relative to prey availability in the central California coastal region. *Marine Ecology Progress Series*, 457 :125–137.
- Wells, B. K., Santora, J. A., Schroeder, I. D., Mantua, N., Sydeman, W. J., Huff, D. D., and Field, J. C. (2016). Marine ecosystem perspectives on Chinook salmon recruitment : a synthesis of empirical and modeling studies from a California upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 552 :271–284.
- Westley, P. A. H. (2020). Documentation of en route mortality of summer chum salmon in the Koyukuk River, Alaska and its potential linkage to the heatwave of 2019. *Ecology and Evolution*, 10(19) :10296–10304.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., and Losos, E. (1998). Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. *BioScience*, 48(8) :607–615. Publisher : American Institute of Biological Sciences, Oxford University Press.
- Wilcox, C., Cairns, B. J., and Possingham, H. P. (2006). The Role of Habitat Disturbance and Recovery in Metapopulation Persistence. *Ecology*, 87(4) :855–863.
- Williamson, K. S. and May, B. (2005). Homogenization of Fall-Run Chinook Salmon Gene Pools in the Central Valley of California, USA. *North American Journal of Fisheries Management*, 25(3) :993–1009.
- Williot, P., Arlati, G., Chebanov, M., Gulyas, T., Kasimov, R., Kirschbaum, F., Patriche, N., Pavlovskaya, L. P., Poliakova, L., Pourkazemi, M., Kim, Y., Zhuang, P., and Zholdasova, I. M. (2002). Status and Management of Eurasian Sturgeon : An Overview. *International Review of Hydrobiology*, 87(5-6) :483–506.
- Willson, M. F. and Halupka, K. C. (1995). Anadromous Fish as Keystone Species in Vertebrate Communities. *Conservation Biology*, 9(3) :489–497.

- Wolter, C. (2015). Historic catches, abundance, and decline of Atlantic salmon *Salmo salar* in the River Elbe. *Aquatic Sciences*, 77(3) :367–380.
- Wong, B. B. M. and Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology*, 26(3) :665–673. Publisher : Oxford Academic.
- WWF (2020). Living Planet Report 2020 : bending the curve of biodiversity loss. Technical report, Fonds mondial pour la nature WWF.
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., and Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1) :333–358.
- Ytrestøyl, T., Finstad, B., and McKinley, R. S. (2001). Swimming performance and blood chemistry in Atlantic salmon spawners exposed to acid river water with elevated aluminium concentrations. *Journal of Fish Biology*, 58(4) :1025–1038.
- Zuiden, T. M. V., Chen, M. M., Stefanoff, S., Lopez, L., and Sharma, S. (2016). Projected impacts of climate change on three freshwater fishes and potential novel competitive interactions. *Diversity and Distributions*, 22(5) :603–614.

