



MASTER SML

SCIENCES DE LA MER ET DU LITTORAL

MENTION
BIOLOGIE

PARCOURS
SCIENCES BIOLOGIQUES MARINES
Spécialité
Populations

BOULAIRE Eliot
**Influence de la taille sur les
transitions démographiques de la
phase marine du saumon atlantique :**
Innovation par un modèle de population explicitement
structuré en taille dans un cadre statistique intégré

Mémoire de stage de Master 2

Année Universitaire **2023-2024**

Structure d'accueil : **UMR DECOD**

Tuteur universitaire : **CAM Emmanuelle**

Maîtres de stage : **NEVOUX Marie et RIVOT Etienne**



ENGAGEMENT DE NON PLAGIAT



L'Université est une chance



ENGAGEMENT DE NON PLAGIAT

Je soussigné-e Eliot Boulaire

Assure avoir pris connaissance de la charte anti-plagiat de l'université de Bretagne occidentale.

Je déclare être pleinement conscient-e que le plagiat total ou partiel de documents publiés sous différentes formes, y compris sur internet, constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée.

Je m'engage à citer toutes les sources que j'ai utilisées pour rédiger ce travail.

Signature

Eliot Boulaire

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Eliot Boulaire', written over a horizontal line.

REMERCIEMENTS

Les cinq derniers mois passés au sein de l'UMR DECOD de Rennes ont été une véritable aventure, ponctuée de découvertes, de rencontres, de défis stimulants et de rires. Malgré le temps qui m'a été imparti, toujours trop court, je ressens une profonde satisfaction à l'égard du travail accompli. C'est avec une immense gratitude que je souhaite exprimer mes remerciements à toutes les personnes qui ont contribué à cette réussite. Leur soutien, leur expertise et leur encouragement ont été des piliers essentiels dans la réalisation de ce projet, et j'espère qu'ils pourront appréhender toute l'étendue de ma reconnaissance.

Je tiens tout d'abord à exprimer ma reconnaissance envers les membres du jury qui ont consacré leur temps et leur expertise à l'évaluation de mon travail. À Emmanuelle Cam, Eric Pante, Laure Pecquerie, Grégory Charrier et Gauthier Schaal, je suis reconnaissant pour vos retours constructifs et vos suggestions qui seront d'une grande utilité dans la valorisation de mes recherches.

Mes plus sincères remerciements vont également à mes deux encadrants de stage, Marie Nevoux et Etienne Rivot. Leur choix de m'accueillir, leur confiance en mes compétences et leur écoute attentive tout au long de ce projet ont été des éléments essentiels de ma réussite. Le dialogue constant que nous avons entretenu m'a permis de m'interroger, de progresser et de me perfectionner grâce à leurs idées et remarques éclairées. Je tiens particulièrement à souligner leur soutien inestimable lors de la dernière ligne droite, qui a été déterminant pour maintenir le cap dans cette phase cruciale.

Je souhaite également exprimer ma gratitude envers toutes les personnes qui ont contribué par leurs retours et leurs échanges à l'enrichissement de mon travail. Que ce soit Matthieu Buoro et Etienne Prévost de l'INRAE de Saint Pée sur Nivelle, les participants à la 10ème journée du GdR Ecostat, de l'AméDECOD ou encore les membres de DECOD Rennes lors du Journal Club, chacune de vos contributions a été précieuse et a enrichi mon expérience.

Enfin, je ne saurais oublier de remercier chaleureusement mes collègues et camarades de bureau, Klervi Verbrugghe et Tristan Halna du Fretay, pour m'avoir supporté durant ces 5 mois tant dans les moments de rigolades que lors d'échanges plus sérieux. Je tiens finalement à adresser mes remerciements à l'ensemble des membres du pôle halieutique, qu'ils soient stagiaires, doctorants, contractuels ou titulaires. Votre bonne humeur et votre convivialité ont contribué à rendre ces moments passés dans nos bureaux aussi agréables que stimulants.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
MATERIEL ET METHODES.....	5
I. Le site d'étude.....	5
II. Données.....	5
III - Modèle intégré dans un cadre bayésien.....	8
III - 1. Résumé de la structure du modèle.....	8
III - 2. Équation de dynamique des populations (états latents).....	9
III - 3. Modélisation de la survie et de la maturation taille sélective.....	11
III - 4. Intégration des données.....	12
III - 5. Distributions a priori.....	13
IV - Sélection de modèles.....	13
V - Simulations MCMC et convergence.....	14
RÉSULTATS.....	14
I - Validation du code et exploration de la sensibilité des inférences aux distributions a priori et à la taille des échantillons de données.....	14
II - Analyses des données de la population du Scorff.....	15
II - 1. Sélection de modèles.....	15
II - 2. Ajustement du modèle aux différentes sources de données.....	16
II - 3. Survie et maturation sélective.....	19
DISCUSSION.....	22
I - Un modèle hiérarchique intégré pour révéler des processus latents dépendants de la taille.....	22
I - 1. Un premier pas vers un modèle explicitement structuré en taille.....	22
I - 2. Mise en évidence de transitions taille-dépendantes.....	23
II – Le rôle clé de la croissance dans les transitions démographiques de la phase marine du cycle de vie du saumon.....	24
II - Limites du modèle et perspectives de recherches.....	25
II - 1. Limites et perspectives issues des choix analytiques de modélisation.....	25
II - 2. Limites et perspectives issues de l'approche en structure de taille.....	26
RÉFÉRENCES.....	28
ANNEXES.....	32
Annexe I : Création de l'histogramme de taille.....	32
Annexe I. A) Proportion d'individus dans chaque classes de tailles d'écaillés I.....	32
Annexe I. B) Taille moyenne de chaque classes de taille d'écaillés I.....	32
Annexe II : Lien entre les états latent et les données de structure de taille.....	33
Annexe III - Validation du code et analyse des performances d'estimation du modèle sur données simulées.....	34
Annexe IV - Simulation MCMC.....	38
Annexe V - Taux de retour des smolts après la phase marine et composition des retours en 1HM (bleu clair) et 2HM (bleu foncé).....	39
RÉSUMÉ.....	40
ABSTRACT.....	40

INTRODUCTION

Au cours des dernières décennies, d'importantes transformations ont été observées dans les environnements terrestres et aquatiques (Vitousek 1994 ; Steffen et al. 2005). Ces changements globaux sont multifactoriels, en lien avec les pressions d'origine anthropique telle que la dégradation des habitats naturels (Halpern et al. 2008), la surexploitation des espèces sauvages (Christensen et al. 2003 ; Worm et al. 2006) ou le changement climatique (Hoegh-Guldberg et Bruno 2010). Ce contexte engendre des déclin significatifs dans l'abondance et la structure démographique des populations ainsi que dans les traits d'histoire de vie des individus (Weimerskirch et al. 2003 ; Butchart et al. 2010). Chez certaines espèces de poissons, les changements récents ont affecté la survie ainsi que des caractéristiques phénotypiques comme l'âge à maturité (saumon atlantique ; Todd et al. 2012), la taille corporelle (sole et plie commune ; Teal et al. 2008) ou la croissance (sardine ; Véron 2020). Ces modifications mènent à des changements de la dynamique des populations (Butchart et al. 2010), pouvant compromettre la résilience à de futurs changements (McLean et al. 2016). Une meilleure compréhension des mécanismes qui contrôlent la réponse des populations à de multiples facteurs de pression est donc essentielle afin de mieux anticiper cette réponse et de proposer des mesures de gestion adaptées.

La théorie des traits d'histoire de vie postule que les espèces évoluent pour maximiser leur succès reproductif, en allouant des ressources limitées à différentes fonctions biologiques, telles que la maintenance, la croissance ou la reproduction (Gimenez et Peyrard 2022). Ces compromis évolutifs pour l'allocation des ressources façonnent les caractéristiques phénotypiques des individus en réponse aux variations de facteurs intrinsèques (ex. : densité) et extrinsèques (ex. : environnement). La croissance des individus, en tant que trait intégrateur modelé par des compromis évolutifs, reflète la capacité des individus à acquérir des ressources dans un environnement donné, à les assimiler et à les allouer aux différentes fonctions biologiques. Chez les poissons, l'influence de l'environnement sur la croissance est d'autant plus marquée car ce sont des espèces poïkilothermes, dont la physiologie dépend directement de la température du milieu et qui ont une croissance indéterminée. La croissance et la longueur corporelle atteinte à certaines étapes clés du cycle de vie sont des facteurs déterminants des fonctions biologiques des individus entraînant une transition démographique de la population (Ahti, Kuparinen, et Uusi-Heikkilä 2020). Une croissance rapide permet généralement une maturation précoce tandis qu'une grande taille offre une fécondité élevée, surtout chez les femelles. Ainsi, tout changement dans l'environnement (exs. : température, ressources trophiques, mortalité) est susceptible d'influencer la

croissance des individus et d'avoir de profondes conséquences sur la structure et la dynamique des populations.

Les modèles de dynamique de population structurés en âge et en stade sont des outils très utilisés pour quantifier ces variations et explorer leur influence sur la dynamique et la résilience des populations. Ces modèles sont également le support d'outils pour l'évaluation de l'état des populations et l'aide à la décision pour la gestion (Clark et al. 2001), utilisés notamment pour l'évaluation de l'état des stocks halieutiques (Punt et al. 2020). L'extension à des modèles explicitement structurés en taille permet d'explorer l'influence des variations environnementales sur la démographie et la dynamique des populations (Coulson 2012 ; Merow et al. 2014). Cependant, la paramétrisation de ces modèles pose des problèmes méthodologiques, liés à la fois au manque de données disponibles (Gregory et al. 2019) et/ou à la difficulté méthodologique dû à l'intégration de sources de données multiples et hétérogènes (González, Martorell, et Bolker 2016). Une autre difficulté est que certaines étapes ou transitions démographiques du cycle de vie peuvent échapper à une observation directe. Les modèles statistiques hiérarchiques intégrés sont des outils puissants qui permettent d'intégrer de sources de données hétérogènes pour estimer des transitions démographiques non directement accessibles à l'observation (Schaub et Abadi 2011 ; Zipkin, Inouye, et Beissinger 2019). De plus, les méthodes bayésiennes offrent l'avantage d'intégrer de l'information a priori et fournissent des estimations sous une forme probabiliste adaptée pour communiquer et propager les incertitudes dans les prédictions. Ces méthodes ont été largement appliquées pour l'estimation de modèles de populations structurés, mais leur utilisation pour des modèles structurés en taille est encore assez peu développée (Ghosh, Gelfand, et Clark 2012 ; Metcalf et al. 2015 ; White et al. 2016).

Le saumon atlantique (*Salmo salar*, ci-après "saumon") est un poisson migrateur amphihalín emblématique de la famille des salmonidés, présent dans tout l'Atlantique Nord et la mer Baltique. Il partage son cycle de vie entre les écosystèmes continentaux, où il se reproduit, et marins, où il réalise l'essentiel de sa croissance. Sa dépendance à divers habitats le rend particulièrement vulnérable à de multiples pressions, dont les effets cumulatifs peuvent affecter l'ensemble de son cycle de vie. Il est ainsi considéré comme une espèce sentinelle des impacts du changement global sur les écosystèmes aquatiques et la biodiversité. Le taux de croissance du saumon est susceptible de fortement varier en fonction des conditions environnementales, faisant de lui un objet d'étude idéal pour étudier l'impact de ces variations sur son cycle de vie. Généralement, le saumon passe un à six ans en eau douce avant de migrer en mer au stade smolt (Gross 2019 ; Thorstad et al. 2021). Les post-smolts grandissent en mer pendant un à quatre ans dans des zones de nourrissage communes à plusieurs populations afin d'accumuler de l'énergie pour leur maturation et leur reproduction.

en rivière au stade adulte (Hansen et Quinn 1998 ; Dadswell et al. 2010). Dans les populations d'Europe du Sud, les juvéniles passent au maximum deux ans en rivière avant de migrer en mer, où ils restent principalement un (1HM) ou deux hivers (2HM) avant de revenir en rivière pour se reproduire. Parallèlement, depuis les années 1970, les populations sauvages de saumon sont de plus en plus fragilisées, leur abondance ayant chuté drastiquement de 9 millions à 3 millions de post-smolts en mer (ICES 2024). Ces bouleversements affectent également les traits d'histoire de vie des adultes retournant en rivière, notamment dans les populations les plus au sud de l'Europe, où l'on observe une baisse de la taille des individus à âge égal, entraînant une diminution de la fécondité des femelles (Hanson et al. 2020). En outre, la structure d'âge des saumons revenant en rivière a évolué : une hausse de la proportion des saumons atteignant la maturité dès leur premier hiver en mer (1HM) a été constatée à la fin des années 1990, suivie d'une diminution depuis le début des années 2000 (Jonsson, Jonsson, et Albretsen 2016 ; Olmos et al. 2019). Comme les saumons de 2HM, principalement des femelles, sont plus grands et plus gros que ceux de 1HM, ces changements dans la composition en âge ont un impact majeur sur la fécondité moyenne de la population, influençant directement la production de juvéniles (Rowe et Thorpe 1990 ; Mobley et al. 2020).

Les changements observés à une très large échelle dans la structure et le fonctionnement des populations suggèrent une réponse commune à des modifications de l'écosystème marin. La première année passée en mer serait une phase critique tant pour la survie (Friedland, Chaput, et MacLean 2005 ; Friedland et al. 2017) que pour la maturation (Rowe et Thorpe 1990 ; Mobley et al. 2020) fortement dépendante de la croissance. Durant cette phase précoce, les smolts seraient notamment soumis à une prédation très forte en estuaires et dans les zones côtières lors de la migration. Les smolts les plus grands auraient une probabilité plus importante de survie (hypothèse nommée "bigger is better") grâce à une capacité accrue à échapper aux prédateurs (meilleure capacité de nage et d'osmorégulation à mesure que l'individu grandit) et d'une limitation des prédateurs potentiels (en lien avec la taille de l'ouverture de la bouche) (Dieperink et al. 2002 ; Thorstad et al. 2012). Par ailleurs, la décision de maturation sexuelle s'effectuerait à la fin du premier été en mer, conditionnant le retour pour la reproduction au premier hiver (1HM) ou au deuxième hiver en mer (2HM) (Izzo et Zydlewski 2017). Cette décision de maturation serait aussi en partie liée à l'atteinte d'un seuil de taille au moment de la décision : les individus les plus grands à la fin du premier hiver en mer ont une probabilité accrue de déclencher la maturation (Mobley et al. 2021 ; Tréhin et al. 2023). De plus, il a été observé que le seuil de taille nécessaire à la maturation est plus élevé chez les femelles, qui ont une probabilité plus faible de maturer après un seul hiver en mer comparé aux mâles de taille similaire. Ces comportements résulteraient de

compromis évolutifs entre un retour en rivière en 1HM favorisant la survie et un retour en rivière en 2HM favorisant une grande taille et une fécondité élevée (Rowe et Thorpe 1990 ; Campbell, Dickey, et Swanson 2003 ; Tréhin et al. 2020). La différence entre les sexes étant liée à la nécessité d'acquérir plus d'énergie pour la fabrication des gamètes pour les femelles (Siegel, Adkison, et McPhee 2018 ; Mobley et al. 2021 ; Tréhin et al. 2020).

Plusieurs modèles de dynamique de population ont été développés pour représenter les transitions de survie et de maturation et leur influence sur la dynamique des populations de saumon atlantique. Ces modèles ont été construits à l'échelle d'une seule population (Rivot et al. 2004 ; Tréhin 2022) ou pour la dynamique de grands complexes de populations à l'échelle du bassin nord-atlantique (Olmos et al. 2019 ; 2020 ; ICES 2024). Cependant, ces approches restent phénoménologiques et intègrent peu de mécanismes, notamment en ce qui concerne la dépendance des paramètres démographiques à la croissance. Ils sont donc limités dans leur capacité à intégrer l'effet des variations environnementales sur la démographie et la dynamique de population. Pour surmonter ces limites, des modèles individu-centrés ont été utilisés pour explorer l'influence de la croissance sur les histoires de vie individuelles (Piou et Prévost 2013 ; Phang et al. 2016). Toutefois, en raison de leur complexité, ces modèles sont difficiles à intégrer dans une approche d'inférence statistique basée sur des données de terrain et sont mal adaptés pour l'évaluation des stocks.

Lors de ce travail de master, un modèle de population explicitement structuré en taille, centré sur la phase marine du cycle de vie du saumon (du smolt au retour comme géniteurs de 1HM ou 2HM) a été développé en s'appuyant sur le cadre conceptuel des Integral Projection Models (Coulson 2012). Ce type de modèles offre un niveau intermédiaire de complexité entre les modèles individu-centrés et les modèles de population structurés en stades (Plard et al. 2019). Il permet de prendre en compte l'influence des variations de croissance sur les taux de transition démographiques entre les stades de vie et leur propagation à l'ensemble du cycle. Ce modèle constitue une première étape pour développer à terme un modèle de cycle de vie du saumon atlantique complet structuré en âge, stade, sexe et en taille adapté au cycle de vie complexe du saumon atlantique.

Les saumons sont observés au stade juvénile dans la rivière, lors de leur migration vers la mer au stade smolt, et lors de leur migration de retour en rivière au stade adulte. Cependant, aucune information directe n'est disponible entre ces points d'audit. Un défi majeur consiste donc à tirer des conclusions sur les processus cachés qui se produisent entre ces points d'audit. Pour relever ce défi, le modèle est construit dans un cadre de modélisation statistique hiérarchique intégré. Ce type d'approche est adapté pour combiner diverses sources d'observations (Schaub et Abadi 2011 ; Zipkin, Inouye, et Beissinger 2019). Ce cadre permet d'intégrer des informations proximales (indirectes) sur la croissance des

individus au travers de la lecture des tissus archives comme les écailles. L'enjeu méthodologique est de déterminer s'il est possible de mettre en évidence l'influence de la taille sur les deux transitions clé de la phase marine, la survie la première année et la maturation en retours d'1HM dans une approche explicitement structurée en taille. La modélisation s'appuie en priorité sur des données issues de suivis à long terme de la population de saumon du Scorff. Il est attendu que la survie soit positivement corrélée à la taille (hypothèse "bigger is better") mais également très variable d'année en année sous l'influence de facteurs non explicitement représentés. De plus, la maturation pour un retour en 1HM devrait également être positivement corrélée à la taille (hypothèse des compromis évolutifs entre survie et fécondité) et un taux de maturation supérieur pour les mâles que pour les femelles (hypothèse d'allocation énergétique différentielle). Une forte variabilité interannuelle est aussi attendue sur cette transition sous l'influence de facteurs non explicitement représentés.

MATERIEL ET METHODES

I. Le site d'étude

L'étude porte sur la population de saumons du Scorff, un fleuve du Morbihan en Bretagne (47°42' N, 3°22'W) classé en très bon état par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne en 2013. Il draine un bassin de 483 km² sur une distance de 77 km jusqu'à un estuaire commun avec le Blavet au niveau de Lorient. Le Scorff est colonisé par plusieurs espèces de poissons migrateurs amphihalins (saumon atlantique, truite de mer, anguille européenne, alose feinte, lamproie marine...). Une station de contrôle des migrations, qui permet le piégeage des smolts lors de la dévalaison et des adultes lors de la montaison, est opérationnelle depuis 1994 sur le site du Moulin des Princes (MdP) au niveau de Pont-Scorff. Chaque saumon capturé est mesuré, pesé et un prélèvement d'écailles est effectué, puis le poisson est remis à l'eau. Les écailles sont archivées dans la collection ichthyologique COLISA (Marchand et al. 2021). Cette installation est dirigée par l'INRAE et l'OFB dans le cadre de l'Observatoire de Recherche en Environnement sur les Poissons Diadromes dans les Fleuves Côtiers (ORE DiaPFC). Elle permet de suivre la réponse des populations de poissons migrateurs sous l'effet des changements environnementaux.

II. Données

Estimation de l'abondance

Les données de comptage sont imparfaites car le piège du MdP est partiel. Des expériences de marquage-recapture sont réalisées pour permettre l'estimation i) de l'efficacité du

piégeage en fonction des conditions de débit, ii) de l'abondance de smolts migrants (ici toutes classes d'âge confondues) et iii) des retours d'adultes (1HM et 2HM différenciés). Ces estimations sont réalisées à partir du traitement de données de piégeage par des modèles hiérarchiques bayésiens tenant compte de la détection imparfaite (Buoro et al. 2019). Le modèle utilise les estimations d'abondance et leur incertitude disponibles pour 24 cohortes, correspondant aux années de dévalaison des smolts de 1996 à 2019.

Sexage moléculaire

Le dimorphisme sexuel des saumons au moment du piégeage (aussi bien au stade smolt qu'adulte) n'est pas suffisamment marqué pour permettre une reconnaissance fiable du sexe. Le sexe de certains individus échantillonnés a été déterminé à partir d'une technique de sexage moléculaire à partir de l'ADN extrait des écailles (Besnard et al. 2023). Pour chacune des 24 cohortes de smolts considérées et pour chaque stade (smolts, 1HM et 2HM) un échantillon de 30 écailles issus de 30 individus différents a été analysé (même échantillon que celui utilisé pour la structure de taille ci-après). Cependant, une identification fiable du sexe n'a été possible que pour une partie de cet échantillon car l'ADN extrait des écailles les plus anciennes est parfois trop dégradé. De plus, le sexage n'ayant pas été effectué après 2018, il y a donc peu d'information disponible pour les dernières cohortes.

Taille d'écailles

Le modèle utilise des données individuelles issues de la lecture des écailles pour estimer la structure en taille de la population. Pour chacune des 24 cohortes de smolts considérées et pour chaque stade (smolt, 1HM et 2HM), un échantillon de 30 écailles a été lu. Les écailles sont des structures calcifiées grandissant en même temps que l'individu, facile à récolter avec une influence faible sur la vie de l'individu. Sous l'hypothèse de croissance isométrique des écailles et de la longueur du corps, la croissance des écailles est considérée comme un proxy de la croissance corporelle des individus et permet d'accéder à l'histoire de croissance des individus pour des périodes où ils n'ont pas été observés (migration en mer). Les écailles sont prélevées dans une "zone standard" du corps du poisson à l'endroit où les écailles poussent en premier au stade alevin et dont la taille d'écaille est donc la plus fortement corrélées à la taille corporelle des saumons (Baglinière et al. 1985; Shearer 1992).

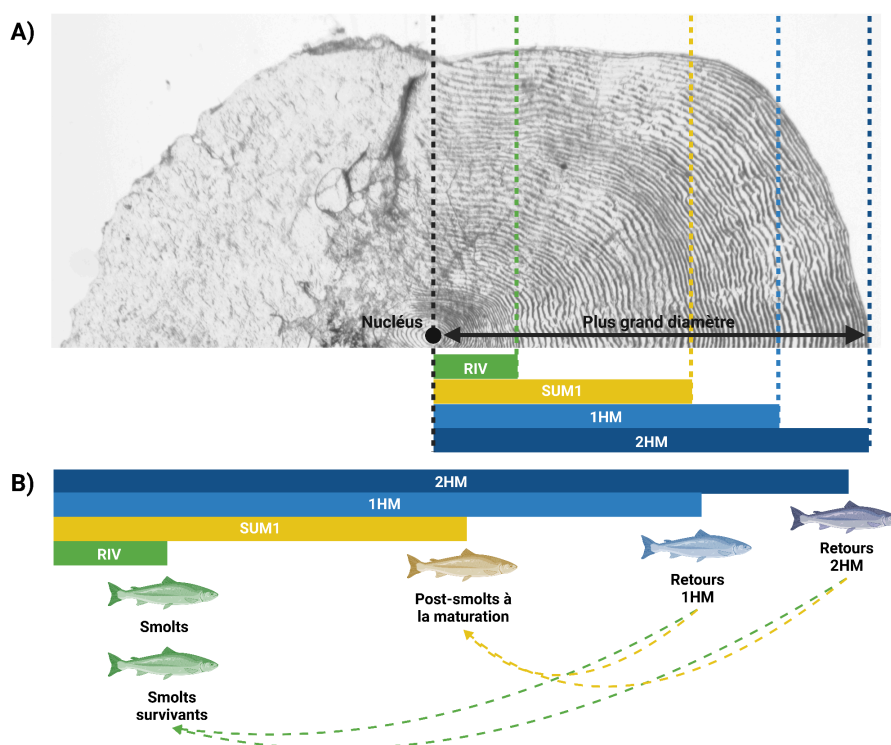


Figure 1 : A) Identification de la taille de l'incrément de croissance aux différents stades de vie sur une écaille adulte de saumon ayant passé deux hivers en mer (2HM). B) Représentation schématique des différents incréments de tailles identifiés sur les écailles. (RIV = taille des smolts à la migration en mer ; SUM1 = taille des post smolts à la décision de maturation ; 1HM = taille des adultes au retour après 1HM ; 2HM = taille des adultes au retour après 2HM)

Les différentes périodes de croissance de l'individu sont identifiées par des experts en sclérochronologie à partir des variations saisonnières dans l'espacement entre les crêtes calciques déposées lors que la croissance des écailles, appelées circulis. Plusieurs mesures de tailles d'écailles, réalisées le long du plus grand diamètre de l'écaille, sont utilisées dans ce travail (Figure 1) :

- La distance entre le nucléus (centre de l'écaille) et le circuli marquant la transition de la rivière à la mer est nommée RIV (Figure 1). C'est un proxy de la taille corporelle du smolt au moment de la migration en mer. Pour les écailles prélevées sur les smolts, RIV correspond à la taille totale de l'écaille (la marque n'est pas encore déposée). Pour les écailles prélevées sur les adultes, RIV correspond à la taille que les adultes avaient lorsqu'ils étaient smolt (voir "smolts survivants", Figure 1). A noter que la comparaison de cette mesure entre les écailles prélevées sur smolts migrant et les écailles prélevées sur les adultes sera interprétée pour estimer la survie taille sélective.
- La distance entre le nucléus et le circuli marquant la fin du premier été en mer est nommée SUM1 (Figure 1). C'est un proxy de la taille du poisson à l'issue du premier été en mer. En assumant que la décision de maturation est prise à la fin du premier été en mer, cette mesure sera utilisée rétrospectivement sur les écailles de poissons adultes (1HM et

2HM) pour estimer la taille qu'ils avaient au moment probable de cette décision (voir "post-smolts à la maturation", Figure 1) afin de mettre en évidence l'existence d'une maturation taille sélective.

III - Modèle intégré dans un cadre bayésien

III - 1. Résumé de la structure du modèle

Le modèle est formulé dans le cadre d'un modèle de population intégré à espace d'état (modèle hiérarchique) bayésien qui permet d'intégrer différentes sources de données (l'abondance, le rapport des sexes et la structure de taille) et les erreurs d'observation associées, afin d'estimer la dynamique de population représentée par des stades et des transitions démographiques latentes, non-directement observables (Figure 2). Ce modèle est composé de 3 stades observés (smolts, 1HM et 2HM) et 4 stades latents (smolts survivants, post-smolts à la maturation, post-smolts maturant et post-smolts non-maturant) (Figure 1 et 2). Ce modèle est également sexé, les abondances dans chaque stade sont représentées séparément pour les mâles et les femelles (indice s). La structure en taille est représentée à chaque stade par $k = 52$ classes (indice l). Ce niveau de discrétisation offre un bon compromis entre la modélisation des transitions taille-dépendantes sous la forme de taux de transition (taux de survie, taux de maturation) dépendant explicitement de la classe de taille et l'efficacité computationnelle. Le modèle est également structuré en fonction du temps, représenté par l'année de dévalaison des smolts, soit 24 cohortes (indices t). L'abondance et les transitions sont représentées indépendamment pour chaque cohorte. A noter cependant que la croissance entre les stades n'est pas représentée dans ce modèle.

Pour chaque cohorte t , le premier stade représenté est le stade de smolt migrant (au printemps de l'année t) (Figure 2). Les smolts passent alors un premier été en mer jusqu'à la fin de l'été de l'année t (novembre) durant lequel ils sont soumis à une première transition démographique de survie jusqu'au stade de smolt survivants (Figure 2). Après le premier été en mer, les smolts survivants intègrent tous le stade post-smolts à la maturation, c'est-à-dire des smolts qui réalisent la transition démographique avec une décision de maturation ou non. Ces post-smolts ont des structures de taille différentes du stade précédent, cependant l'étape de croissance entre les smolts survivants et les post-smolts à la maturation n'est pas modélisée. Les post-smolts maturants retourneront dans leur rivière natale comme adultes au stade de retour après 1HM (juillet de l'année $t+1$), conditionnellement à une survie post-maturation fixe. Les post-smolts non-maturants retourneront au stade adulte de retour après 2HM (mai de l'année $t+2$) (Figure 2), conditionnellement à une survie post-maturation fixe. Afin de limiter la confusion dans l'estimation statistique des deux taux de transition précédents, la survie post-maturation est considérée connue et ne varie ni en fonction de la

taille, ni en fonction du sexe, ni en fonction de la cohorte. Conditionnellement aux taux de transitions précédents, les transitions sont modélisées comme déterministes. Les taux de survie et de maturation sont appliqués de façon multiplicative sur les abondances pour les différents stades (observé ou latent), sexes (s), classes de taille (l) et cohorte (t). Ces deux transitions sont potentiellement dépendantes de la classe de taille, potentiellement différentes entre les mâles et les femelles et différentes entre les cohortes de smolts. L'étape de croissance entre les post-smolts maturants ou non-maturants et les adultes de retour en 1HM ou 2HM n'est pas modélisée.

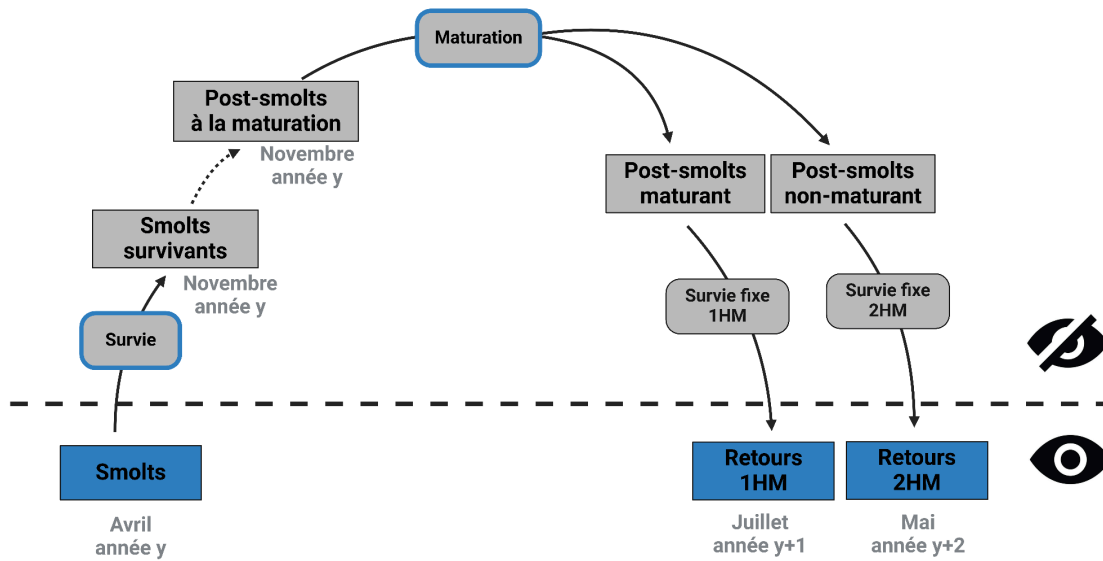


Figure 2 : Représentation schématique du modèle de cycle de vie du saumon (boîtes carrées = stades ; boîtes ovales = transitions démographiques ; boîtes bleues = stades observables ; boîtes grises = stades latent ; boîtes avec un contour bleu = inférence)

III - 2. Équation de dynamique des populations (états latents)

Pour chaque cohorte t , on note $NBSmolt_t$ l'abondance des smolts dévalant par convention le 1^{er} avril de l'année t . Cette abondance est catégorisée entre les mâles et les femelles en fonction du rapport des sexes au stade smolt noté $psexSmolt_{t,s}$:

$$(1) NBSmolt_{t,s} = NBSmolt_t \times psexSmolt_{t,s}$$

Le modèle fait l'hypothèse d'une structure de taille continue représentée pour chaque cohorte de smolts par une loi normale de moyenne $\mu_{EcaSmolt_t}$ et de variance $\sigma_{EcaSmolt_t}$ indépendante du sexe. L'abondance pour chaque sexes est ensuite répartie en k classes de taille l , en fonction de la proportion de l'abondance par classe de taille directement calculée à partir de la loi normale (Annexe I.A), notée $propSmolt_{t,l}$:

$$(2) NSmolt_{t,l,s} = NBSmolt_{t,s} \times propSmolt_{t,l}$$

Les smolts de chaque sexe et classe de taille survivent alors avec un taux de survie dépendant de la taille et du sexe ($Psurv_{t,l,s}$) jusqu'au stade latent de smolts survivants $NSurv_{t,l,s}$, considéré par convention au 1^{er} novembre de l'année t :

$$(3) NSurv_{t,l,s} = NSmolt_{t,l,s} \times Psurv_{t,l,s}$$

La différence entre la structure de taille considérée au stade smolt avant ($NSmolt_{t,l,s}$) la survie sélective et au stade smolts survivants (structure de taille des adultes lorsqu'ils étaient smolt ($NSurv_{t,l,s}$) après la survie sélective représente l'information sur laquelle on s'appuie pour inférer la différence de survie entre les classes de taille. La structure de taille qu'avaient les adultes lorsqu'ils étaient smolts (smolts survivants) est approximée par une loi normale (Annexe II).

Pour chaque cohorte et chaque sexe, le nombre total de smolts survivants par sexe est défini comme la somme des smolts survivants sur toutes les classes de taille :

$$(4) NbSurv_{t,s} = \sum_{cl=1}^{52} NSurv_{t,l,s}$$

Comme pour les smolts, la structure de taille des individus au stade de post-smolts à la maturation (au 1^{er} novembre de l'année t) est modélisée pour chaque cohorte par une loi normale de moyenne $\mu_{EcaPSmolt_t}$ et de variance $\sigma_{EcaPSmolt_t}$. Cette structure de taille est indépendante et différente de la structure de taille des smolts survivants obtenue directement après la survie sélective (eq. 3).

Le nombre de post-smolts à la maturation par classes de taille à la fin du premier été en mer, noté $NPSmolt_{t,l,s}$ est obtenu en catégorisant le nombre total de smolts survivants $NbSurv_{t,s}$ selon les proportions de l'abondance par classes de taille et indépendantes du sexe, notées $propPSmolt_{t,l}$ (Annexe I.A) :

$$(5) NPSmolt_{t,l,s} = NbSurv_{t,s} \times propPSmolt_{t,l}$$

La maturation est modélisée comme un processus dépendant de la taille et du sexe. Pour chaque sexe et chaque classe de taille, le nombre de post-smolts maturants $Nm_{t,l,s}$ (resp. non maturants, $Nnm_{t,l,s}$) est obtenu en multipliant le nombre de post-smolts à la maturation $NPSmolt_{t,l,s}$ par un taux de maturation noté $Pmat_{t,l,s}$ (resp. un taux de non-maturation ($1 - Pmat_{t,l,s}$)) :

$$(6) Nm_{t,l,s} = NPSmolt_{t,l,s} \times Pmat_{t,l,s}$$

$$Nnm_{t,l,s} = NPSmolt_{t,l,s} \times (1 - Pmat_{t,l,s})$$

Le nombre d'adultes de retour après 1HM ($N1HM_{t,l,s}$) et 2HM ($N2HM_{t,l,s}$) pour chaque sexe et pour chaque classe de taille (issu de la taille des adultes au stade post-smolts à la maturation) est alors obtenu en appliquant un taux de survie fixe considéré comme constant entre cohortes et sexes :

$$(7) \quad N1HM_{t,l,s} = Nm_{t,l,s} \times S1HM$$

$$N2HM_{t,l,s} = Nnm_{t,l,s} \times S2HM$$

Ces taux de survie sont calculé grâce à un taux de mortalité M valant 0.03/mois ainsi qu'un nombre de mois passé en mer Δ :

$$(8) \quad S1HM = e^{-M \times \Delta 1HM}$$

$$S2HM = e^{-M \times \Delta 2HM}$$

La décision de maturation étant fixée au mois de novembre de l'année t , $\Delta 1HM$ est fixé à 9 mois (retour en juillet de l'année $t+1$) et $\Delta 2HM$ est fixé à 17 mois (retour en mai de l'année $t+2$) conduisant à des survies fixes $S1HM = 0.76$ et $S2HM = 0.6$.

Puisque la croissance n'est pas explicitement modélisée dans notre modèle, les classes de taille aux stades $N1HM_{t,l,s}$ et $N2HM_{t,l,s}$ ne représentent pas les tailles des saumons au retour en rivière, mais les tailles qu'ils avaient quand ils étaient post-smolts. La structure de taille qu'avaient des adultes lorsqu'ils étaient post-smolts (retours 1HM et 2HM) est approximée par une loi normale (Annexe II). La différence entre la structure de taille des post-smolts à la maturation $NPSmolt_{t,l,s}$ et les structures de tailles des adultes de retour ($N1HM_{t,l,s}$ et $N2HM_{t,l,s}$) lorsqu'ils étaient post-smolts est utilisée pour inférer les différences de maturation entre les classes de taille.

III - 3. Modélisation de la survie et de la maturation taille sélective

Les taux de survie et de maturation sont modélisés par des relations logistiques dépendantes de la classe de taille :

$$(9) \quad \text{logit}(P_{\text{surv}}_{t,l,s}) = \alpha'_{t,s} + \beta \times (\text{midSmolt}_{t,l} - \bar{l}_{\text{Smolt}})$$

$$(10) \quad \text{logit}(P_{\text{mat}}_{t,l,s}) = \gamma'_{t,s} + \Psi \times (\text{midPSmolt}_{t,l} - \bar{l}_{\text{PSmolt}})$$

Où $\text{midSmolt}_{t,l}$ et $\text{midPSmolt}_{t,l}$ correspondent à la taille moyenne de chaque classes de tailles d'écaillés de smolts et de post-smolts à la maturation (Annexe I.B). \bar{l}_{Smolt} et \bar{l}_{PSmolt} correspondent à la taille moyenne de toutes les écaillés de smolts et de post-smolts à la fin du premier été en mer pour toutes les cohortes et les deux sexes.

Les paramètres $\alpha'_{t,s}$ et $\gamma'_{t,s}$ sont dépendant du temps et du sexe et modélisés comme des effets aléatoires dont la moyenne dépend du sexe, mais dont la variance est indépendante du sexe :

$$(11) \alpha'_{t,s} \sim N(\mu_{\alpha'_s}, \sigma_{\alpha'})$$

$$\gamma'_{t,s} \sim N(\mu_{\gamma'_s}, \sigma_{\gamma'})$$

Les paramètres de pentes β et ψ sont considérés comme constants et indépendant du sexe.

La standardisation par les tailles moyennes \bar{l}_{Smolt} ou \bar{l}_{PSmolt} permet de dé-corréler les paramètres de pente des paramètres d'ordonnées à l'origine $\alpha'_{t,s}$ et $\gamma'_{t,s}$ offrant ainsi une meilleure efficacité de l'algorithme MCMC utilisé pour l'estimation et ainsi une meilleure estimation des paramètres des relations logistiques.

III - 4. Intégration des données

Le modèle intègre trois sources de données ainsi que les erreurs d'observation associées : les estimations d'abondance aux stades smolts et retours 1HM et 2HM, le rapport des sexes au stade smolt et retours 1HM, 2HM et les structures de taille lors de la migration des smolts et à la fin du premier été en mer pour les post-smolts à la maturation. Chaque source de données est intégrée dans le modèle indépendamment.

Abondance

Une approche séquentielle plug-in (Michielsens et al. 2008; Olmos et al. 2019) est utilisée pour intégrer les informations disponibles sur l'abondance. Les estimations d'abondance sont disponibles sous la forme de l'espérance $EIndivs_t$ et de l'écart-type $SDIndivs_t$ de la distribution de probabilité bayésienne a posteriori de l'abondance (pour les deux sexes confondus) de chacun des trois stades observés, pour chaque cohorte.

Ces pseudos-observations sont intégrées dans le modèle sous l'hypothèse d'une équation de pseudo-vraisemblance lognormale en considérant une indépendance entre les cohortes :

$$(12) EIndivs_t \sim Lognormal(\log(NbIndivs_t), \sigma_{NbIndivs_t})$$

où $NbIndivs_t$ est la variable d'état du modèle représentant l'abondance toutes classes de taille et de sexe confondues et $\sigma_{NbIndivs_t}$ l'écart type dans l'échelle log, obtenu par la relation:

$$(13) \sigma_{NbIndivs_t} = \sqrt{\log(1 + (\frac{SDIndivs_t^2}{EIndivs_t^2}))}$$

Rapport de sexes

Pour le rapport des sexes, on utilise le nombre d'individus des chaque sexes estimés à partir de l'ADN des écailles ($nSexIndivs_{t,s}$) ainsi que le nombre total d'individus ($nTotIndivs_t$) qui ont été sexés (entre 0 et 30 individus) pour chacun des trois stades observés, pour chaque cohorte.

Ces données sont intégrées dans le modèle selon une équation de vraisemblance multinomiale en considérant une indépendance entre les cohortes :

$$(14) nSexIndivs_{t,s} \sim Multi(nTotIndivs_t, (pSexIndivs_{t,femelles}, pSexIndivs_{t,mâles}))$$

ou $pSexIndivs_{t,femelles}$ et $pSexIndivs_{t,mâles}$ sont des variables d'état qui représentent la proportion de femelles et de mâles.

Structure de taille

Les structures de tailles considérées lors des deux stades latents (smolts survivants et post-smolts à la maturation) sont estimées de manière rétrospective (mesure RIV et SUM1, respectivement ; figure 1) à partir des structures de tailles des adultes (1HM et 2HM confondus).

Pour chaque stade, des données de mesures d'écailles individuelles (30 individus pour chaque stade) sont intégrées dans le modèle selon une équation de vraisemblance normale sur toutes les écailles en considérant une indépendance entre les individus et les cohortes :

$$(15) EcaIndivs_{t,i} \sim Norm(\mu_{EcaIndivs_t}, \sigma_{EcaIndivs_t})$$

III - 5. Distributions a priori

Des lois a priori peu informatives ont été utilisées pour tous les paramètres (Tableau 1). Pour les paramètres des transitions démographiques, les priors ont été sélectionnés suites aux résultats de l'analyse de performance (Annexe III).

Tableau 1 : Distribution à priori des paramètres du modèle avec détail des paramètres utilisés, de la variabilité de ces paramètres et de l'échelle utilisée. N et U correspondent respectivement aux distributions normales et uniformes.

Détail des paramètres	Nom	Variable en fonction	Echelle	Distribution à priori
Abondance total de smolt	Nb_smolt	Années (t)	Naturelle	$\sim U(0, 50000)$
Moyenne de la structure en taille d'écaille des smolts	μ_{smolt}	Années (t)	Naturelle	$\sim U(0, 10)$
Ecart-type de la structure en taille d'écaille des smolts	σ_{smolt}	Années (t)	Naturelle	$\sim U(0, 10)$
Moyenne de la proportion de femelle dans les smolts	$\mu_{\text{pF_smolt}}$	/	Logit	$\sim N(0, 0, 1)$
Ecart-type de la proportion de femelle dans les smolts	$\sigma_{\text{pF_smolt}}$	/	Logit	$\sim U(0, 5)$
Moyenne du décalage de la pente de la probabilité de survie	$\mu_{\alpha'}$ (alpha)	Années (t) Sexes (s)	Logit	$\sim N(0, 10)$
Ecart-type du décalage de la pente de la probabilité de survie	$\sigma_{\alpha'}$ (alpha)	/	Logit	$\sim U(0, 10)$
Pente de la relation entre la taille et la probabilité de survie	β (beta)	/	Logit	$\sim N(0, 10)$
Moyenne de la structure en taille d'écaille des post-smolts	μ_{psmolt}	Années (t)	Naturelle	$\sim U(0, 10)$
Ecart-type de la structure en taille d'écaille des post-smolts	σ_{psmolt}	Années (t)	Naturelle	$\sim U(0, 10)$
Moyenne du décalage de la pente de la probabilité de maturation	$\mu_{\gamma'}$ (gamma)	Années (t) Sexes (s)	Logit	$\sim N(0, 10)$
Ecart-type du décalage de la pente de la probabilité de maturation	$\sigma_{\gamma'}$ (gamma)	/	Logit	$\sim U(0, 10)$
Pente de la relation entre la taille et la probabilité de maturation	ψ (psi)	/	Logit	$\sim N(0, 10)$

IV - Sélection de modèles

Une sélection de modèle a été effectuée afin de vérifier l'importance de la taille et du sexe dans les transitions démographiques. Cette sélection se passe en deux étapes. La première étape consiste à tester l'importance de la taille en utilisant un modèle simplifié structuré seulement en stade, en âge et en taille M1 auquel on retire la dépendance de la taille dans l'une des deux transitions démographiques selon un plan d'analyse (Tableau 4). Une vérification de l'importance du sexe est ensuite effectuée en sélectionnant le modèle le plus pertinent lors de l'étape précédente auquel on implémente la structure en sexe donnant le modèle M5. Ici encore, on retire la dépendance du sexe dans la survie ou la maturation selon le plan d'analyse (Tableau 2).

La sélection du modèle se fait grâce au Watanabe-Akaike Information Criterion (WAIC) qui est une version généralisée de l'Akaike Information Criterion (AIC) utilisé dans le cadre de modèles bayésiens (Watanabe 2010; Vehtari et al. 2017). Ce critère quantifie le compromis entre la complexité et la précision du modèle. La structure de modèle la plus pertinente est celle ayant une WAIC la plus faible, deux modèles sont considérés similaires quand la différence de WAIC (ΔWAIC) est inférieure à 5. Le code nimble du modèle sélectionné est disponible sur GitHub via ce lien : <https://github.com/Elgoruz/MODESTA-M2>.

V - Simulations MCMC et convergence

Les distributions de probabilités à postériori sont estimées en utilisant la Méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC) fourni par le package R "Nimble" (<https://r-nimble.org> ; de Valpine et al. 2017 ; version 1.1.0). Les détails des simulations MCMC et des diagnostics de convergence sont donnés en annexe IV. Sur le modèle

finalement sélectionné lors de l'étape IV une analyse de l'ajustement aux différentes sources de données est réalisée pour tous les stades en traçant la distribution des erreurs d'observation ainsi que les distributions a posteriori des variables correspondantes.

RÉSULTATS

I - Validation du code et exploration de la sensibilité des inférences aux distributions a priori et à la taille des échantillons de données

Avant l'analyse des données empiriques, une première évaluation du modèle sur données simulées a été réalisée (Annexe III). L'objectif de cette approche est d'évaluer dans quelle mesure la méthode permet d'obtenir des inférences statistiques fiables (précises et non biaisées) sur les principaux paramètres (notamment ceux liés à la survie et à la maturation taille sélective) en fonction de différentes configurations de données et de lois a priori. Les résultats de cette analyse montrent que lorsque des lois a priori peu informatives sont utilisées pour les principaux paramètres (Annexe III ; Tableau A3.2), un échantillon de 30 écailles (correspondant à la taille moyenne des jeux de données analysées) permet de ré-estimer correctement les paramètres du modèle. En particulier, les intervalles de crédibilité bayésien a posteriori à 50% (ICB 50%) des paramètres des logistiques de survie et de maturation contiennent la vraie valeur utilisée pour simuler les données (Annexe III ; Tableau A3.1 ; Figure A3.1).

II - Analyses des données de la population du Scorff

II - 1. Sélection de modèles

Effet taille-sélectif

Le modèle retenu pour la première étape de sélection est le modèle M1 incluant l'effet de la taille à la fois sur la survie et sur la maturation (Tableau 2). Le modèle le plus proche est le modèle M2 sans effet de la taille sur la survie mais une maturation taille sélective, avec une différence de WAIC de 60 par rapport au modèle M1. Supprimer l'influence de la taille sur le taux de maturation (M3) induit une augmentation plus importante du WAIC par rapport au modèle de référence (M1), ce qui indique un effet fort de la taille sur la maturation, et moindre sur la survie. Enfin le modèle M4 sans aucun effet de la taille sur la survie et la maturation est le plus fortement rejeté.

Effet sexe-spécifique

Sur la base du modèle retenu à l'étape 1 (effets taille sélectifs sur la survie et la maturation), on teste l'effet du sexe pour les deux transitions démographiques. Le modèle retenu est alors

le modèle M6 qui n'intègre l'effet du sexe que sur la maturation, mais pas sur la survie (Tableau 2). La différence de critère WAIC entre ce modèle M6 et le modèle complet (M5) incluant l'effet du sexe sur la survie et la maturation est relativement faible. En revanche, les modèles sans effet du sexe sur la maturation (M7 et M8) sont largement rejetés, l'augmentation drastique du WAIC indiquant un effet fort du sexe sur le taux de maturation.

Tableau 2 : Hypothèses sur la survie à la migration des smolts en mer et la maturation pour un retour après 1HM pour chaque scénario de modèle testant l'effet taille et l'effet du sexe sur les processus de survie et de maturation. Les valeurs du critère WAIC ainsi que le Δ WAIC par rapport à un modèle de référence sont indiquées pour chaque modèle.

Modèles	Structure		Survie		Maturation		WAIC	Δ WAIC
	Taille	Sexe	Taille	Sexe	Taille	Sexe		
M1 (référence)	x		x		x		702	0
M2	x				x		762	60
M3	x		x				1012	310
M4	x						1164	462
M5 (référence)	x	x	x	x	x	x	1018	0
M6	x	x	x		x	x	1014	-4
M7	x	x	x	x	x		1164	145
M8	x	x	x		x		1194	175

Le modèle retenu à l'issue de ces deux étapes (M6) comporte une variabilité inter-cohortes, un effet taille sélectif sur les transitions de survie et de maturation, et un effet du sexe uniquement sur la maturation.

II - 2. Ajustement du modèle aux différentes sources de données

Abondance

Les estimations de l'abondance de saumon au stade smolt et adultes (1HM et 2HM) sont très variables entre les cohortes (Figure 3). L'abondance des smolts semble augmenter pendant la période considérée (passant d'environ 5000 individus à 8000 individus par cohorte de dévalaison). L'abondance des 1HM semble être stable (autour de 600 individus par cohorte). L'abondance des retours de 2HM semble augmenter depuis le début des années 2000 (passant d'environ 75 individus par an à 150 individus par cohorte). Le taux de retour médian des smolts à la dévalaison en tant qu'adultes reproducteur pour chaque cohorte estimé à partir des données est d'environ 7,5% dont environ 84% sont des 1HM et 16% sont des 2HM (Annexe V).

Les distributions a posteriori des abondances au stade smolt et retour montrent que le modèle s'ajuste très bien à cette source d'information. L'ajustement aux valeurs médianes de l'abondance est très bon, et l'incertitude des estimations correspond bien à l'incertitude d'observation estimée par les méthodes de marquage-recapture (Figure 3).

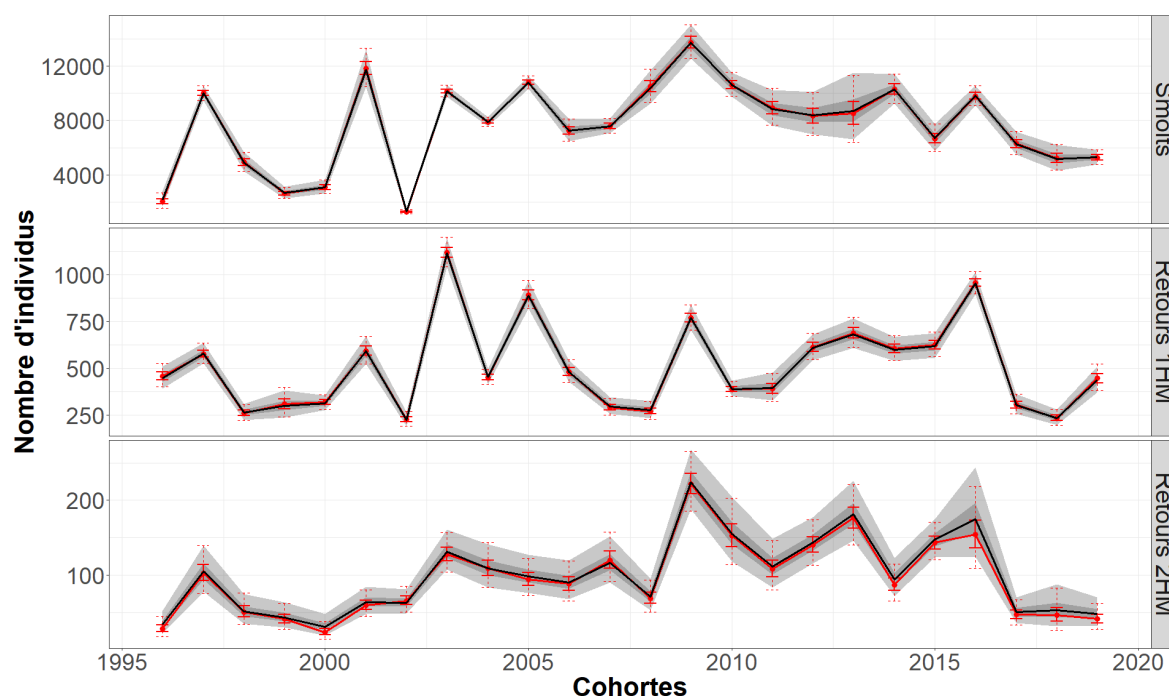


Figure 3 : Distribution marginale a posteriori de l'abondance du modèle M6 (noir) et ajustement sur les pseudo-observations (rouge) pour chaque stade observable en fonction des cohortes. Les barres d'erreurs en pointillés et en trait plein représentent respectivement les IC 95% et 50% de la distribution de probabilité des pseudo-observations. Les bandeaux gris et noirs indiquent respectivement les ICB 95% et 50% des estimations. Les traits pleins rouges et noirs représentent les médianes des distributions des erreurs d'observations et de l'abondance a posteriori, respectivement.

Rapport des sexes

Les proportions de femelles au stade smolt et adultes varie relativement peu dans le temps et ne présente pas de tendance temporelle apparente (Figure 4). Les variations les plus fortes sont observées pour les retours 2HM, mais sont aussi à mettre en relation avec les faibles tailles d'échantillon d'individus sexés pour ce stade de vie. La proportion moyenne de femelles chez les smolts montre un léger déséquilibre en faveur des femelles (moyenne 56%). La proportion de femelles est équilibrée chez les 1HM (49% en moyenne). Enfin, la proportion moyenne de femelles les retours 2HM est fortement déséquilibrée en faveur des femelles avec en moyenne 88% de femelles.

Le rapport des sexes dans le modèle semble s'ajuster correctement sur la valeur moyenne inter-cohorte, et ceci pour les trois stades observables : smolts, retours 1HM et 2HM (Figure 4). Cependant, le modèle montre des difficultés à capturer toute la variabilité inter-cohorte de la proportion de femelles dans les échantillons de données (Figure 4). Cela est partiellement due à la faible taille des échantillons disponibles pour certaines années. A noter que la proportion de femelles de retours après 1HM en 2019 est uniquement ré-estimée sur la tendance globale car aucune donnée n'était disponible.

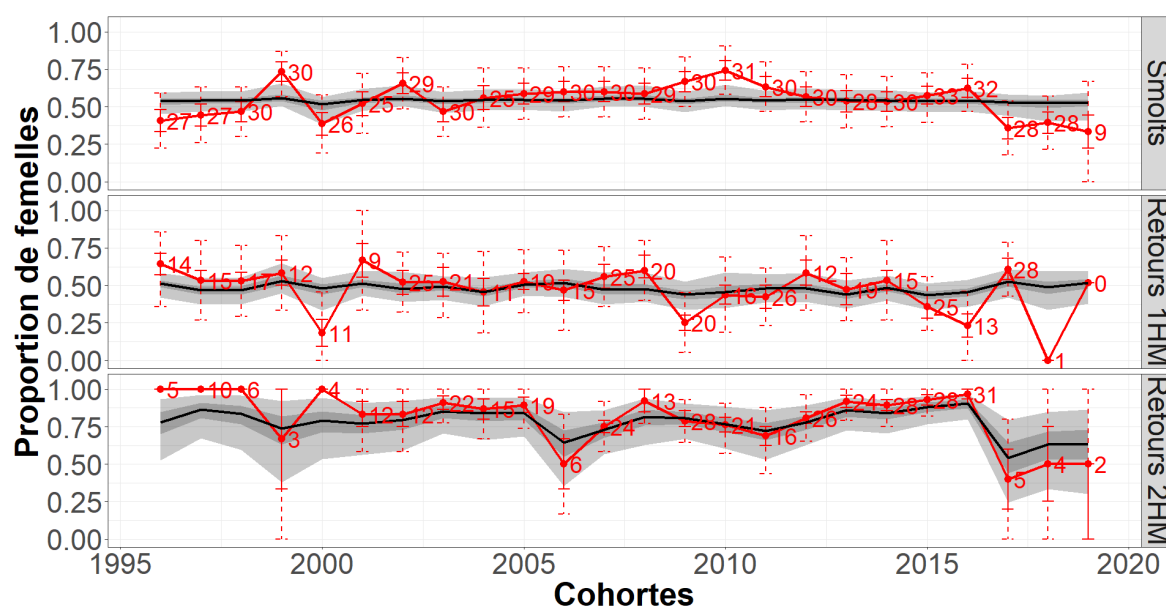


Figure 4 : Distribution marginales a posteriori de la proportion de femelles du modèle M6 (noir) et ajustement sur les observations pour chaque stade observable en fonction des cohortes. Les barres d'erreurs en pointillés et en trait plein représentent respectivement les IC 95% et 50% des données, obtenues en resimulant la variabilité du rapport des sexe dans une loi multinomiale. Les bandeaux gris et noirs indiquent respectivement les ICB 95% et 50% des lois a posteriori du rapport des sexe. Les traits pleins rouges et noirs représentent les médianes des distributions des erreurs d'observations et de l'abondance à posteriori, respectivement. Les labels rouges représentent le nombre d'individus ayant été sexés, utilisés par le modèle pour calculer cette proportion de femelles.

Structure de taille

Les données de lecture de taille des écailles indiquent une tendance à la diminution de la taille pour tous les stades (observables ou latents) (Figure 5). Cette tendance est légère pour les stades smolt et smolts survivants. En effet, la taille médiane des écailles baisse de 0.1 mm entre 1996 et 2019 (de 1.15 mm à 1.05 mm pour les smolts migrants et de 1.2 mm à 1.1 mm pour les smolts survivants). Cette tendance est beaucoup plus marquée pour les post-smolts à la maturation avec une baisse brutale de la structure en taille d'écaille depuis 2005 passant de 3 mm de médiane à 2.7 mm (Figure 5). Cette baisse est également plus prononcée pour les retours 1HM (de 3.1 mm à 2.7 mm), qui correspondent aux individus dont les écailles sont les plus grandes, que pour les retours 2HM, dont les écailles à la fin du 1er été en mer sont généralement les plus petites.

Le modèle semble capturer relativement bien la variabilité des données de structure de tailles des écailles (Figure 5). La dispersion intra-cohorte est bien représentée. Cependant la variabilité inter-cohorte de la distribution en taille estimée par le modèle est plus lissée que la variabilité observée.

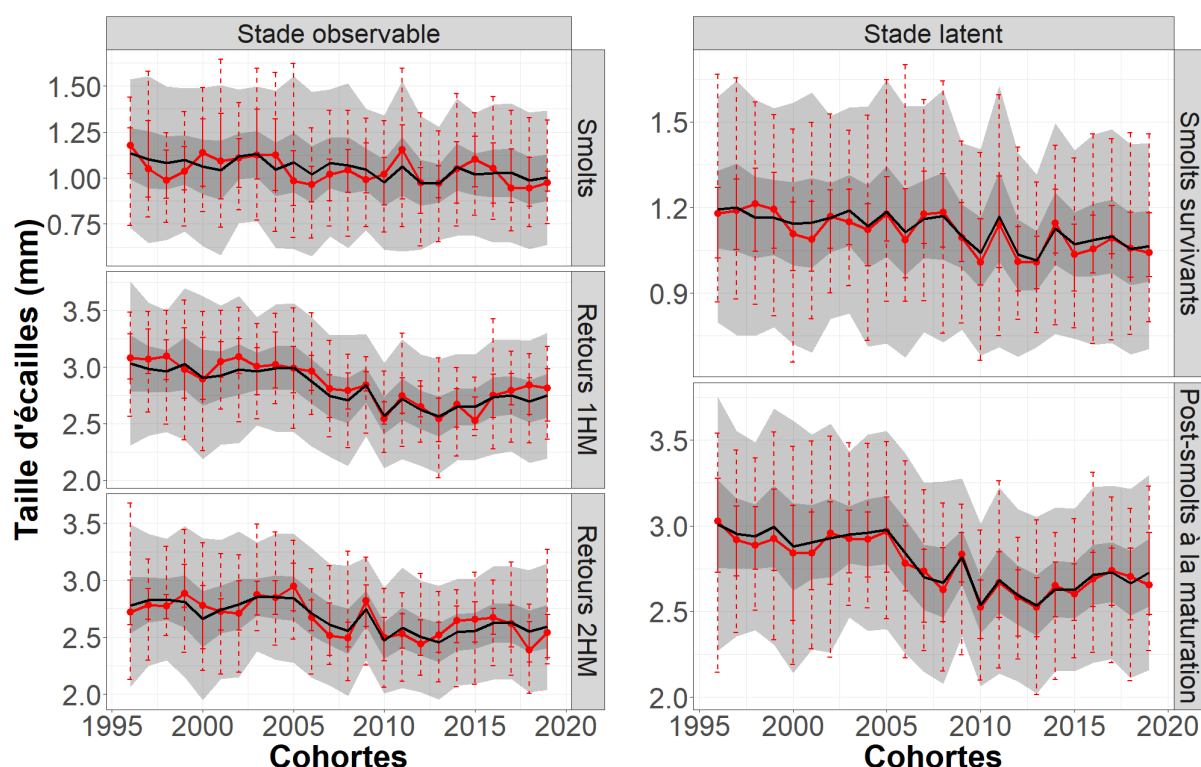


Figure 5 : Distribution marginales a posteriori de la proportion de la structure de taille d'écaille du modèle M6 (noir) et ajustement sur les observations pour chaque stade observable ou latent en fonction des cohortes. Les barres d'erreurs en pointillés et en trait plein représentent respectivement les IC 95% et 50% de la distribution de probabilité des observations. Les bandeaux gris et noirs indiquent respectivement les ICB 95% et 50% des lois a posteriori du rapport des sexes. Les traits pleins rouges et noirs représentent les médianes des distributions des erreurs d'observations et de l'abondance à posteriori, respectivement.

II - 3. Survie et maturation sélective

Survie

L'estimation des paramètres de la relation logistique de survie en fonction de la taille d'écaille des smolts montre un paramètre β (pente influencée par la taille) nettement positif (Figure 6). La variation temporelle du paramètre α' (ordonnée à l'origine) montre également une grande variabilité interannuelle, marquée notamment par deux estimations très hautes pour les cohortes de smolts 1996 et 2002 et une estimation plus basse en 2008. Aucune tendance temporelle n'est remarquable sur le paramètre α' .

La survie taille-dépendante montre une augmentation de la survie en fonction de la taille, en lien avec l'estimation positive du paramètre β (Figure 7). La survie moyenne varie entre 5% pour la taille minimale d'écaille de smolt (0.45 mm) jusqu'à 45% pour la taille maximale d'écaille de smolt (1.75 mm) avec une survie moyenne aux environs de 13% à taille moyenne (1.05 mm). Cette survie est très variable en fonction des cohortes. En effet, à taille moyenne, cette survie varie entre 25% pour les années 1996 et 2002 et 5% pour l'année 2008.

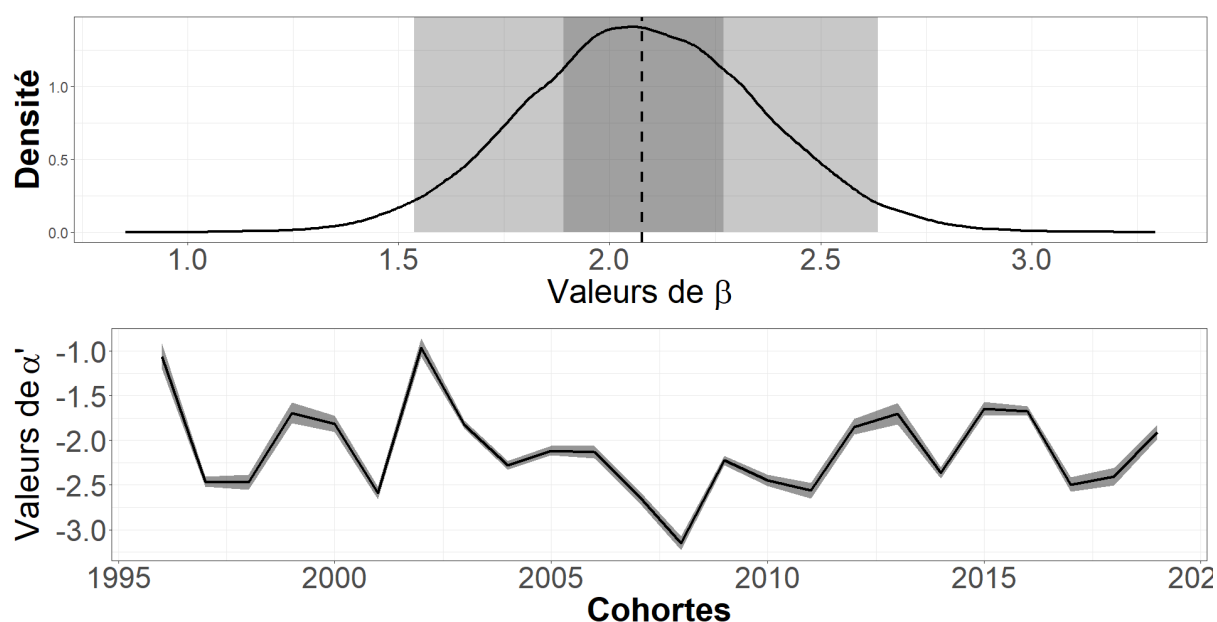


Figure 6 : A) Distribution marginale a posteriori du paramètre de relation logistique β : B) Variation interannuelle du paramètre de relation logistique α' .

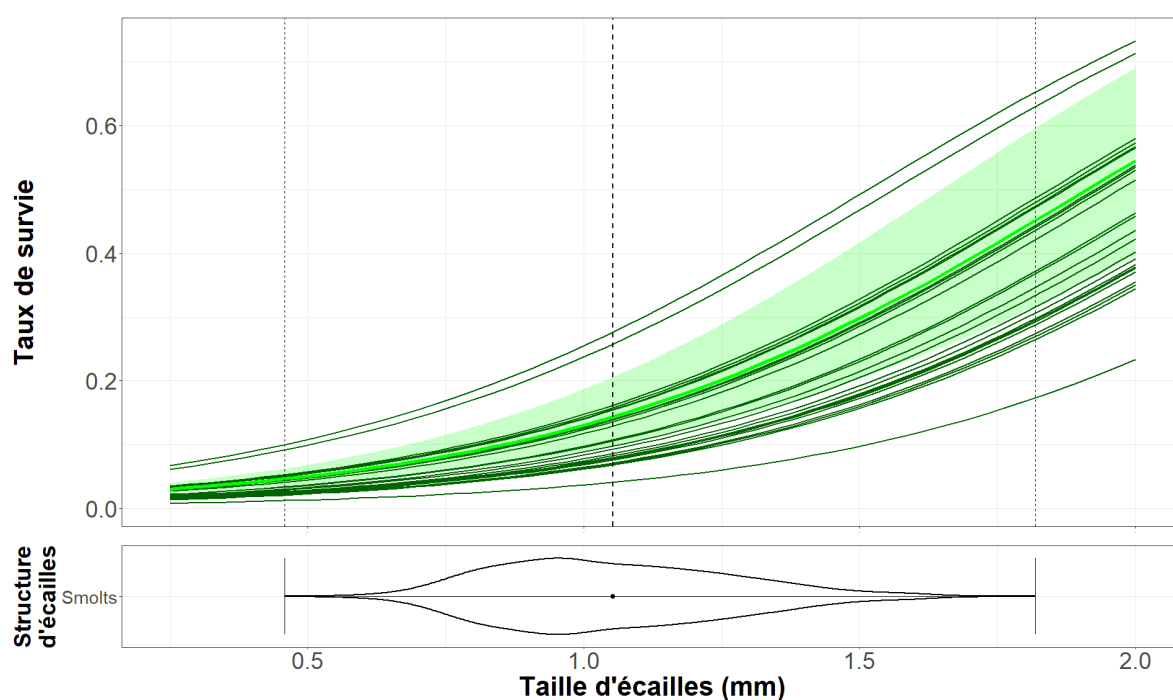


Figure 7 : A) Taux de survie en fonction de la taille d'écaïlle. Vert clair : Médiane et ICB 50% de la distribution de la survie obtenue à partir de la distribution jointe des paramètres $\mu_{\alpha'}$ (moyenne des effets aléatoires) et β . Vert foncé : Médiane de la distribution a posteriori de la survie obtenue pour chaque taille et chaque cohorte en intégrant l'incertitude issue de la distribution a posteriori jointe des paramètres α'_t et β . B) Structure de taille d'écaïilles des smolts avec les valeurs minimales, maximales et moyennes de taille (toutes cohortes confondues).

Maturation

L'estimation des paramètres de la relation logistique de maturation en 1HM en fonction de la taille d'écaïlle des post-smolts à la maturation montre un paramètre Ψ (pente influencée par la taille) nettement positif (Figure 8). La variation temporelle des paramètres γ' (ordonnée à

l'origine) montre également une grande variabilité interannuelle avec un effet du sexe marqué, produisant des estimations plus faibles pour les femelles que pour les mâles. Une tendance à l'augmentation dans le temps est aussi observable pour les deux sexes et de façon plus importante pour les mâles hormis pour les trois dernières années (2017-2019).

Les relations entre la maturation et la taille montrent une augmentation du taux de maturation en fonction de la taille de l'écaille atteinte à la fin du premier été de croissance en mer (Figure 9). L'effet du sexe est également très important, les mâles ayant une probabilité plus forte de maturer que les femelles pour une même taille. En effet, à taille moyenne (2.75 mm) la maturation moyenne varie entre 85% pour les mâles et 68% pour les femelles. La variabilité des tailles de l'écaille induit une très forte variation du taux de maturation, le taux de maturation variant entre 50% à taille minimale (1.7 mm) jusqu'à 99% à taille maximale (3.8 mm). Pour les femelles, le taux de maturation varie entre 25% à taille minimale et 95 % à taille maximale. Cette maturation est également fortement variable en fonction des cohortes comme le montre les ICB 50% de la maturation moyenne pour chaque sexes étant du même ordre que la différence entre les sexes. En effet, à taille moyenne, cette maturation varie entre 50% et 75% pour les femelles et entre 62% et 90% pour les mâles.

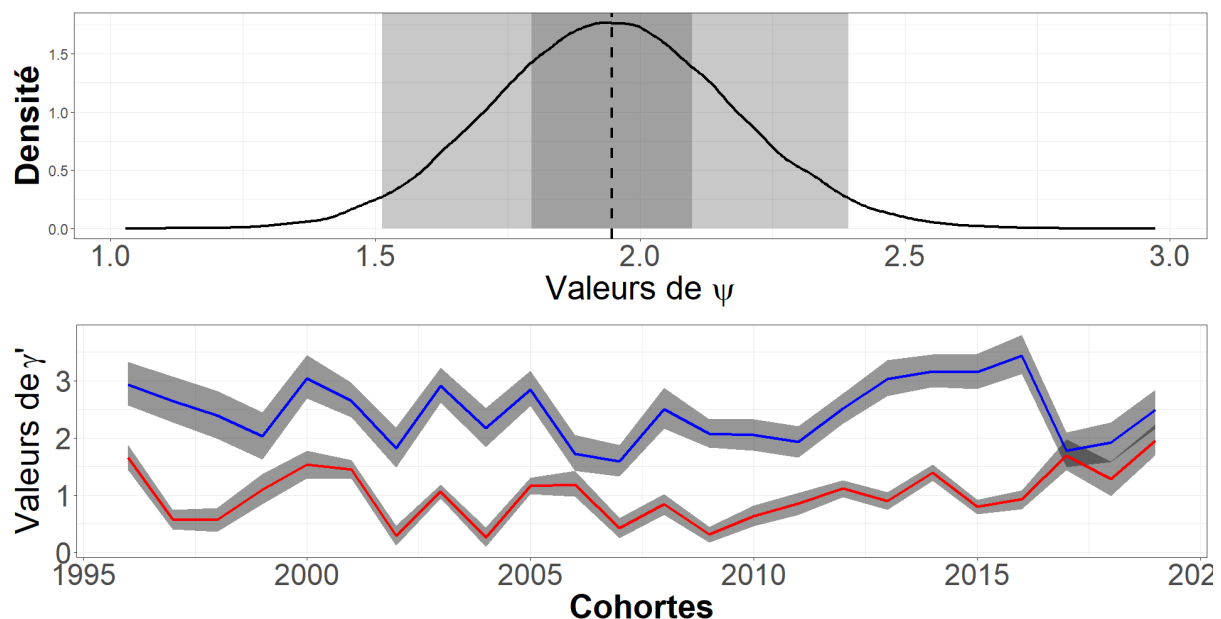


Figure 8 : A) Distribution marginale à posteriori du paramètre de relation logistique Ψ : B) Variation interannuelle des paramètres de relation logistique γ' pour les femelles (rouge) et les mâles (bleu).

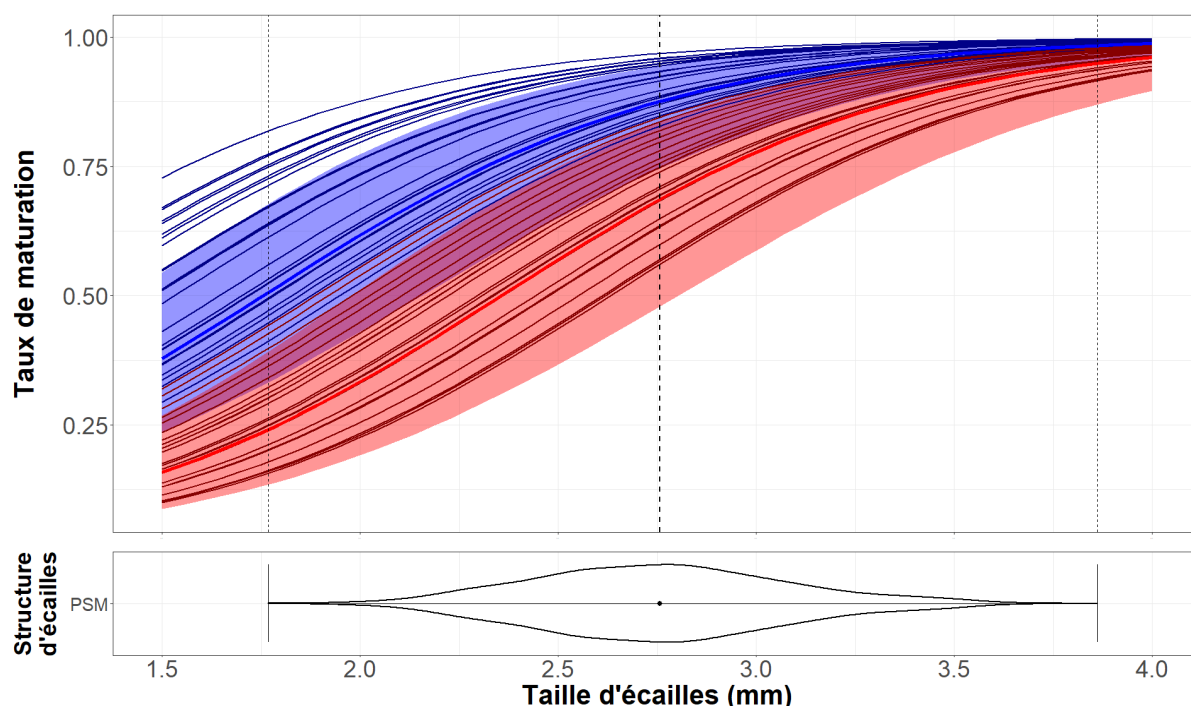


Figure 9 : A) Taux de maturation an 1HM en fonction de la taille d'écaïlle à la fin du 1er été en mer. Courbes bleues représentent les taux de maturation des mâles. Courbes rouges représentent les taux de maturation des femelles. Couleurs claires : Médiane et ICB 50% de la distribution de la survie obtenue à partir de la distribution jointe des paramètres μ_{γ} (moyenne des effets aléatoires) et Ψ . Couleurs foncées : Médiane de la distribution a posteriori de la survie obtenue pour chaque taille et chaque cohorte en intégrant l'incertitude issue de la distribution a posteriori jointe des paramètres γ_t et Ψ . B) Structure de taille d'écaïlle des post-smolts à la maturation (PSM) avec les valeurs minimales, maximales et moyennes de taille (toutes cohortes confondues).

DISCUSSION

I - Un modèle hiérarchique intégré pour révéler des processus latents dépendants de la taille

I - 1. Un premier pas vers un modèle explicitement structuré en taille

Lors de ce travail un modèle de population structuré par âge, par stade, par sexe et par taille, à été développé. Il offre un cadre d'exploration pertinent pour estimer les taux de transition démographiques clés et évaluer l'influence de la croissance sur ces taux de transition. Sa structure hiérarchique s'appuie sur des variables latentes qui permettent de représenter des transitions démographiques qui ont lieu pendant des phases du cycle de vie où les individus ne sont pas directement observables. Ce modèle permet de décomposer explicitement les taux de retour des smolts par la séquence d'une étape de survie et d'un processus de maturation comme déjà proposé dans d'autres études (Chaput 2012 ; Olmos et al. 2019 ; Tréhin 2022). L'aspect novateur réside dans la représentation explicite de la structure de taille de la population à des étapes clés du cycle de vie, ainsi que dans la dépendance des

taux de transition à cette taille modélisée explicitement dans le modèle. Cette approche marque une avancée significative vers un modèle de cycle de vie explicitement structuré en taille de type Integral Projection Model (Coulson 2012 ; Merow et al. 2014).

Une autre contribution majeure de ce travail réside dans l'intégration de cette modélisation démographique dans un cadre statistique intégré, afin de combiner de multiples sources de données pour inférer des processus démographiques latents. L'inférence des paramètres de modèles explicitement structurés en taille à partir de multiples sources de données est une démarche peu développée et encore identifiée comme un défi dans la littérature (Ghosh, Gelfand, et Clark 2012 ; Metcalf et al. 2015 ; White et al. 2016 ; Zipkin, Inouye, et Beissinger 2019). L'approche intègre des pseudo-données d'estimations d'abondance, des données de sexage moléculaire pour la structure en sexe, ainsi que des données de mesures d'écaillés permettant d'informer la structure de taille à différents stades. C'est l'intégration de ces données qui permet *in fine* d'estimer les paramètres contrôlant la façon dont les taux de transitions dépendent de la taille.

I - 2. Mise en évidence de transitions taille-dépendantes

La survie des post-smolts dépend de la taille des smolts à la migration en mer

Sous l'hypothèse que la taille des écaillés est un proxy isométrique de la taille corporelle des poissons, les résultats montrent que la survie des post-smolts dépend de la taille des smolts lors de leur migration en mer. Aucune influence du sexe sur la survie n'a été détectée. En moyenne, le taux de survie des post-smolts lors des premiers mois en mer est estimé à 13 %. La survie varie positivement avec la taille des smolts. Ce taux varie entre 5 % à la taille minimale et atteint 45 % à la taille maximale observée. Les résultats montrent aussi une forte variabilité interannuelle de la survie, indépendante de la taille des smolts.

La maturation dépend de la taille des post-smolts au premier hiver en mer ainsi que du sexe

La maturation en 1HM dépend à la fois de la taille atteinte par les post-smolts à la fin du premier été en mer ainsi que du sexe. Les résultats confirment une influence positive de la taille sur la maturation, le taux de maturation est d'autant plus grand que la taille atteinte par les post-smolts à la fin du premier été en mer est grande. En effet, ce taux varie entre 50 et 99% pour les mâles et entre 25 et 95% pour les femelles, respectivement pour les tailles minimales et maximales des post-smolts à la maturation. Le taux de maturation en 1HM montre une différence notable entre les sexes, avec un taux de maturation moyen à taille moyenne plus faible chez les femelles (75%) que chez les mâles (90%). De plus, il existe

une grande variabilité interannuelle du taux de maturation pour les deux sexes, indépendamment de la taille.

II – Le rôle clé de la croissance dans les transitions démographiques de la phase marine du cycle de vie du saumon

La survie marine moyenne (à taille moyenne) estimée par le modèle est cohérente avec les estimations disponibles dans la littérature montrant des taux de retours des 1HM inférieurs à 10% en Angleterre (Gregory et al. 2019 ; Simmons et al. 2021) et en Norvège (Friedland et al. 2009). De même, des taux de survie marine de moins de 10% ont été mis en évidence en Norvège (Thorstad et al. 2012 ; Bøhn et al. 2020). L'effet de la taille des smolts à la migration la survie marine est cohérent avec les analyses sur l'importance de la taille comparée à d'autres variables extrinsèques et l'hypothèse "bigger is better" formulée initialement à partir des taux de retour (Armstrong et al. 2018 ; Gregory, Armstrong, et Britton 2018 ; Gregory et al. 2019). L'absence de différence de survie entre les mâles et les femelles est également cohérente avec la littérature existante (Tréhin 2022). Une étude récente menée sur des populations de saumons en Écosse (Phillips 2023) a tenté de mettre en évidence une mortalité des smolts biaisée en fonction du sexe durant leur migration en eau douce et en estuaire. Aucune différence significative de mortalité n'a été observée, et les variations constatées seraient principalement dues à des différences de taille entre les sexes lors de la migration.

La variabilité interannuelle de la survie est importante, mais sans tendance temporelle marquée. Comme discuté dans la littérature, ces variations sont la cause de multiples facteurs agissant à une échelle très locale et d'autres agissant à des échelles plus globales (Olmos et al. 2020 ; Simmons et al. 2021). Les résultats suggèrent que la survie pourrait être négativement corrélée à l'abondance des smolts, les années de forte (1996 et 2002) et de faible (2008) survie étant respectivement corrélées à des abondances faibles et fortes. Une interprétation pourrait être liée à un processus de croissance densité-dépendante en rivière, une forte densité de juvéniles pouvant conduire à une faible taille moyenne des smolts à la migration (Jonsson, Jonsson, et Hansen 1998), et donc *in fine* à une faible survie (Grossman et Simon 2020). Cependant, les données montrent que la taille des smolts lors de leur migration en mer n'était pas particulièrement différente au cours de ces années. Aussi, les données suggèrent une tendance à la baisse de la taille des smolts à la migration depuis 1996. Cependant, cela ne semble pas se répercuter par une tendance à la baisse de la survie, ce qui suggère que l'essentiel de la variabilité de la survie serait dominé par des processus non représentés.

La maturation moyenne (à taille moyenne) estimée par le modèle est cohérente avec les estimations disponibles dans la littérature montrant une majorité (environ 80%) de retours en 1HM (Izzo et Zydlewski 2017). L'effet de la taille sur la maturation est cohérent avec l'hypothèse d'un mécanisme proximal impliquant l'atteinte d'un seuil de taille pour la maturation (Hutchings et Jones 1998 ; Thorpe 2007; Tréhin 2022). La différence entre les sexes est cohérente avec les compromis évolutifs différents pour les mâles et les femelles, les mâles favorisant plutôt la survie (et donc une maturation précoce pour minimiser le temps passé en mer) et les femelles maximisant plutôt la fécondité (et donc une maturation plus tardive pour maximiser leur croissance) (Siegel, Adkison, et McPhee 2018 ; Mobley et al. 2021 ; Tréhin 2022).

Le changement des communautés planctoniques causés par les changements globaux, et la baisse de la qualité et de la quantité des ressources trophiques pour le saumon qui peut en résulter (Mills et al. 2013 ; Olmos et al. 2019) pourrait entraîner une baisse de la croissance pendant le premier été en mer et ainsi une augmentation de l'âge moyen à maturation. Cette réponse pourrait néanmoins être pondérée par une réponse évolutive. En effet, il est maintenant établi que l'âge à maturation est largement sous contrôle génétique (Reznick, Bryga, et Endler 1990). Une étude récente a identifié un gène, *vgl3*, qui explique jusqu'à 40% de cette variabilité (Barson et al. 2015). Les mécanismes de ce contrôle génétique varient en fonction du sexe (Barson et al. 2015 ; Mobley et al. 2021) et leurs effets dépendent des populations (Czorlich et al. 2018). Ainsi, les variations de l'environnement marin pourraient modifier les pressions de sélection et entraîner une évolution adaptative de ce trait d'histoire de vie clé pour le fonctionnement des populations.

II - Limites du modèle et perspectives de recherches

II - 1. Limites et perspectives issues des choix analytiques de modélisation

Certaines limites sont liées aux choix analytiques et de paramétrisation de la structure en taille et de la dépendance des taux de transitions à la taille. Une hypothèse forte est que la structure en taille latente de la population à chaque stade est représentée par une loi normale, ce qui simplifie l'analyse mais peut ne pas être appropriée pour des distributions de taille asymétriques. Des analyses plus approfondies pourraient explorer l'utilisation d'autres distributions pour mieux représenter la structure réelle des tailles et son évolution.

Le modèle repose aussi sur des hypothèses fortes concernant la paramétrisation logistique des transitions. Nous supposons que toute la variabilité temporelle et entre sexe est capturée par le paramètre d'ordonnée à l'origine des régressions logistiques de la survie et de la maturation. Cette simplification restrictive n'autorise pas de variations de la dépendance des

transitions démographiques à la taille selon les années ou les sexes. La thèse de C. Tréhin (Tréhin 2022) montre que le paramètre de pente de la régression pour la maturation ne semble pas dépendre du sexe, bien que cela n'ait pas été formellement testé dans le cas de notre modèle. De plus, la variabilité interannuelle des paramètres d'ordonnées à l'origine est modélisée par une loi normale, avec une variance égale entre mâles et femelles, une hypothèse qui peut être discutable. Par exemple, des années comme 1996, 2002 et 2008 montrent des taux de survie extrêmes qui sortent de la variabilité autorisée par une loi normale.

Une autre hypothèse forte est que la survie des post-smolts après la transition de maturation est fixée arbitrairement, sans variation selon l'année, la taille ou le sexe. Ce choix répond à une contrainte d'identifiabilité entre la survie pré-maturation et post-maturation. L'introduction de la structure en sexe et en taille amené par ce travail pourrait permettre de relâcher cette hypothèse pour estimer la variabilité de la survie en mer post-maturation.

II - 2. Limites et perspectives issues de l'approche en structure de taille

Notre approche s'appuie sur la structure en taille des écailles prélevées sur des individus à deux points d'audit du cycle de vie, les smolts migrants et les adultes au retour. Cette approche est originale et permet de valoriser les informations disponibles. Elle a aussi l'avantage d'être transférable à d'autres populations de saumons, voire à d'autres espèces comme les truites de mer par exemple. Cependant elle revêt néanmoins de nombreuses limites détaillées ci-après.

Une première limite réside dans la sélection des échantillons d'écailles. Pour des raisons pratiques, 30 écailles (provenant de 30 individus différents) ont été choisies par stade (smolts, retours 1HM et 2HM) parmi un grand nombre d'individus disponibles. Cependant, ces 30 individus ne constituent pas un échantillon aléatoire, car ils ont été sélectionnés pour limiter la variabilité autour de la moyenne de taille, ne capturant pas toute la variabilité des données. En augmentant la taille de l'échantillon grâce à la collection COLISA, nous pourrions mieux représenter les extrêmes des distributions de taille.

Le modèle s'appuie sur la mesure d'écailles prélevées sur des adultes survivants observés au stade retour interprétées de façon rétrospective. La comparaison avec les écailles d'autres individus observés au stade smolt migrant est le seul point de comparaison disponible sur le quel on s'appuie pour tester l'existence d'une survie taille sélective. Le modèle suppose également que la structure des écailles des adultes ayant survécu jusqu'au stade retour est représentative de la structure des tailles des post-smolts à la maturation. Après ces transitions, la survie est considérée comme indépendante de la taille. Cependant, cette hypothèse peut introduire un biais, car les adultes de retour représentent un échantillon

non aléatoire (biais des “gagnants”), ne comprenant que les individus ayant survécu à toute la phase marine (Izzo et Zydlewski 2017 ; Todd et al. 2021). Si une survie taille-sélective existe après la maturation, cela pourrait conduire à une structure de taille des adultes au retour non-représentatif de la structure de taille réelle de la population pendant les stades latent, influençant l'estimation de l'impact de la taille sur la survie et sur la maturation. Certains auteurs ont montré que la collecte d'otolithes de poissons marins de différents âges, à partir de campagnes ou de pêches commerciales, permet d'inférer la survie sélective à plusieurs étapes d'une cohorte (Boëns et al. 2021). Cependant, cela pourrait influencer la population car les otolithes sont un procédé provoquant une mort sélective des poissons. La collecte de données sur des saumons capturés en mer à des stades intermédiaires entre le stade de smolt migrant et le stade de retour pourrait fournir des informations supplémentaires et permettre de quantifier plus précisément la sélection par la taille tout au long de la phase marine.

Une autre limite de la méthodologie est l'utilisation de l'incrément de transition rivière-mer (RIV) visible sur les écailles d'adultes comme proxy de la taille à la migration des smolts. Cet incrément se forme avec un retard par rapport à l'arrivée des smolts en mer. Ainsi, la taille des écailles prélevées sur les smolts est systématiquement plus petite que celle mesurée jusqu'à la marque de transition visible sur les écailles des adultes. Une partie du signal utilisé pour inférer la survie taille sélective pourrait être expliquée par ce décalage. Une perspective consisterait à s'appuyer sur des marques stables visibles à la fois sur les écailles des smolts migrants et des adultes (par exemple, la marque du premier hiver en rivière). L'utilisation des otolithes, sur lesquels les marques se déposent sans retard, pourrait être une autre solution. Intégrer d'autres sources de données, comme les données de marquage-recapture individuels permettant de retracer des trajectoires de croissance et de survie individuelles, pourrait aussi fournir des informations complémentaires pour estimer la survie taille sélective sans devoir interpréter les écailles de façon rétrospective.

Enfin, la croissance n'est pas explicitement représentée dans le modèle. Représenter explicitement la croissance permettrait de relier les structures de taille entre les différents stades de vie, ce qui est crucial pour construire un modèle de projection intégral (Integral Projection Model). Les perspectives de cette approche sont multiples. D'une part, intégrer explicitement la croissance permettrait de mieux comprendre les liens entre les conditions environnementales, la croissance individuelle, et les taux de survie et de maturation. En représentant ces relations de manière plus détaillée, il serait possible de prédire comment les populations de saumons réagissent aux changements environnementaux, en s'appuyant sur des variables décrivant les fluctuations de la disponibilité alimentaire ou les variations de température. Cela pourrait également aider à identifier les stades de vie les plus critiques

pour la survie et la croissance, permettant ainsi de cibler les efforts de conservation de manière plus efficace.

RÉFÉRENCES

- Ahti, Pauliina A., Anna Kuparinen, et Silva Uusi-Heikkilä. 2020. « Size does matter — the eco-evolutionary effects of changing body size in fish ». *Environmental Reviews* 28 (3): 311-24. <https://doi.org/10.1139/er-2019-0076>.
- Armstrong, J. D., S. McKelvey, G. W. Smith, P. Rycroft, et R. J. Fryer. 2018. « Effects of Individual Variation in Length, Condition and Run-Time on Return Rates of Wild-Reared Atlantic Salmon *Salmo Salar* Smolts ». *Journal of Fish Biology* 92 (3): 569-78. <https://doi.org/10.1111/jfb.13548>.
- Baglinière, J. L., P. Bomassi, B. Bousquet, F. Chancerel, H. De Pontual, J. Dumas, G. Euzenat, et al. 1985. « La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale : utilisation pratique et difficultés de la méthode ». *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, n° 298, 69-105. <https://doi.org/10.1051/kmae:1985002>.
- Barson, Nicola J., Tutku Aykanat, Kjetil Hindar, Matthew Baranski, Geir H. Bolstad, Peder Fiske, Céleste Jacq, et al. 2015. « Sex-Dependent Dominance at a Single Locus Maintains Variation in Age at Maturity in Salmon ». *Nature* 528 (7582): 405-8. <https://doi.org/10.1038/nature16062>.
- Besnard, Anne-Laure, Lisa Meslier, Thibaut Jousseau, Marie Nevoux, Frédéric Marchand, et Sophie Launey. 2023. « Fast, Safe and High-Throughput Real-Time PCR Protocol for Molecular Sex Identification in *Salmo Salar*, Applicable to Historic Scale Collections ». *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2023.09.05.556299>.
- Boëns, Andy, Patrick Grellier, Christophe Lebigre, et Pierre Petitgas. 2021. « Determinants of growth and selective mortality in anchovy and sardine in the Bay of Biscay ». *Fisheries Research* 239 (juillet): 105947. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.105947>.
- Bøhn, Thomas, Karl Øystein Gjelland, Rosa M. Serra-Llinares, Bengt Finstad, Raul Primicerio, Rune Nilsen, Ørjan Karlsen, et al. 2020. « Timing Is Everything: Survival of Atlantic Salmon *Salmo Salar* Postsmolts during Events of High Salmon Lice Densities ». *Journal of Applied Ecology* 57 (6): 1149-60. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13612>.
- Buoro, Servanty, Beaulaton, et Prévost. 2019. « Estimation and standardisation of Atlantic salmon abundance time series on DiaPFC ORE rivers (v1.0) », Zenodo, . <https://doi.org/10.5281/zenodo.3275147>.
- Butchart, Stuart H. M., Matt Walpole, Ben Collen, Arco van Strien, Jörn P. W. Scharlemann, Rosamunde E. A. Almond, Jonathan E. M. Baillie, et al. 2010. « Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines ». *Science (New York, N.Y.)* 328 (5982): 1164-68. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>.
- Campbell, B., J.T. Dickey, et P. Swanson. 2003. « Endocrine Changes During Onset of Puberty in Male Spring Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* ». *Biology of Reproduction* 69 (6): 2109-17. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.103.020560>.
- Chaput, Gérald. 2012. « Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9): 1538-48. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss013>.
- Christensen, Villy, Sylvie Guenette, Johanna Heymans, Carl Walters, Reg Watson, Dirk Zeller, et Daniel Pauly. 2003. « Hundred-year decline of North Atlantic predatory fish ». *Fish and Fisheries* 4 (mars): 1-24. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00103.x>.
- Clark, James S., Steven R. Carpenter, Mary Barber, Scott Collins, Andy Dobson, Jonathan A. Foley, David M. Lodge, et al. 2001. « Ecological Forecasts: An Emerging Imperative ». *Science* 293 (5530): 657-60. <https://doi.org/10.1126/science.293.5530.657>.
- Coulson, Tim. 2012. « Integral Projections Models, Their Construction and Use in Posing Hypotheses in Ecology ». *Oikos* 121 (9): 1337-50. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00035.x>.
- Czorlich, Yann, Tutku Aykanat, Jaakko Erkinaro, Panu Orell, et Craig Robert Primmer. 2018. « Rapid Sex-Specific Evolution of Age at Maturity Is Shaped by Genetic Architecture in Atlantic Salmon ». *Nature Ecology & Evolution* 2 (11): 1800-1807. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0681-5>.
- Dadswell, M. J., A. D. Spares, J. M. Reader, et M. J. W. Stokesbury. 2010. « The North Atlantic Subpolar Gyre and the Marine Migration of Atlantic Salmon *Salmo Salar*: The

- 'Merry-Go-Round' Hypothesis ». *Journal of Fish Biology* 77 (3): 435-67.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02673.x>.
- Dieperink, C., B. D. Bak, L.-F. Pedersen, M. I. Pedersen, et S. Pedersen. 2002. « Predation on Atlantic Salmon and Sea Trout during Their First Days as Postsmolts ». *Journal of Fish Biology* 61 (3): 848-52. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb00917.x>.
- Friedland, Kevin D., Gerald Chaput, et Julian C. MacLean. 2005. « The emerging role of climate in post-smolt growth of Atlantic salmon ». *ICES Journal of Marine Science* 62 (7): 1338-49.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.013>.
- Friedland, Kevin D., Johan Dannewitz, Atso Romakkaniemi, Stefan Palm, Henni Pulkkinen, Tapani Pakarinen, et Rainer Oeberst. 2017. « Post-smolt survival of Baltic salmon in context to changing environmental conditions and predators ». *ICES Journal of Marine Science* 74 (5): 1344-55. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw178>.
- Friedland, Kevin D., Julian C. MacLean, Lars P. Hansen, Arnaud J. Peyronnet, Lars Karlsson, David G. Reddin, Niall Ó Maoiléidigh, et Jennifer L. McCarthy. 2009. « The recruitment of Atlantic salmon in Europe ». *ICES Journal of Marine Science* 66 (2): 289-304.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn210>.
- Ghosh, Souparno, Alan E. Gelfand, et James S. Clark. 2012. « Inference for Size Demography From Point Pattern Data Using Integral Projection Models ». *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 17 (4): 641-77. <https://doi.org/10.1007/s13253-012-0123-9>.
- Gimenez, Olivier, et Nathalie Peyrard. 2022. *Statistical Approaches for Hidden Variables in Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119902799>.
- González, Edgar J., Carlos Martorell, et Benjamin M. Bolker. 2016. « Inverse Estimation of Integral Projection Model Parameters Using Time Series of Population-Level Data ». *Methods in Ecology and Evolution* 7 (2): 147-56. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12519>.
- Gregory, J. D. Armstrong, et J. R. Britton. 2018. « Is Bigger Really Better? Towards Improved Models for Testing How Atlantic Salmon *Salmo Salar* Smolt Size Affects Marine Survival ». *Journal of Fish Biology* 92 (3): 579-92. <https://doi.org/10.1111/jfb.13550>.
- Gregory, Anton T Ibbotson, William D Riley, Marie Nevoux, Rasmus B Lauridsen, Ian C Russell, J Robert Britton, Phillipa K Gillingham, Olivia M Simmons, et Etienne Rivot. 2019. « Atlantic salmon return rate increases with smolt length ». *ICES Journal of Marine Science* 76 (6): 1702-12. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz066>.
- Gross, Michael. 2019. « Salmon face uphill struggle ». *Current Biology* 29 (24): R1269-72.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.074>.
- Grossman, Gary D., et Troy N. Simon. 2020. « Density-Dependent Effects on Salmonid Populations: A Review ». *Ecology of Freshwater Fish* 29 (3): 400-418. <https://doi.org/10.1111/eff.12523>.
- Halpern, Benjamin S., Shaun Walbridge, Kimberly A. Selkoe, Carrie V. Kappel, Fiorenza Micheli, Caterina D'Agrosa, John F. Bruno, et al. 2008. « A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems ». *Science* 319 (5865): 948-52. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>.
- Hansen, L P, et T P Quinn. 1998. « The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (S1): 104-18. <https://doi.org/10.1139/d98-010>.
- Hanson, Nora, James Ounsley, Tim Burton, Sonya Auer, James H. Hunt, Brian Shaw, Jim Henderson, et Stuart J. Middlemas. 2020. « Hierarchical Analysis of Wild Atlantic Salmon (*Salmo Salar*) Fecundity in Relation to Body Size and Developmental Traits ». *Journal of Fish Biology* 96 (2): 316-26. <https://doi.org/10.1111/jfb.14181>.
- Hoegh-Guldberg, Ove, et John F. Bruno. 2010. « The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems ». *Science* 328 (5985): 1523-28. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>.
- Hutchings, Jeffrey A, et Megan EB Jones. 1998. « Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar* ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (S1): 22-47. <https://doi.org/10.1139/d98-004>.
- ICES. 2024. « Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS) ». Report. ICES Scientific Reports. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.25730247.v1>.
- Izzo, Lisa K., et Joseph Zydlewski. 2017. « Retrospective Analysis of Seasonal Ocean Growth Rates of Two Sea Winter Atlantic Salmon in Eastern Maine Using Historic Scales ». *Marine and Coastal Fisheries* 9 (1): 357-72. <https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1334723>.
- Jonsson, B., N. Jonsson, et J. Albretsen. 2016. « Environmental Change Influences the Life History of Salmon *Salmo Salar* in the North Atlantic Ocean ». *Journal of Fish Biology* 88 (2): 618-37. <https://doi.org/10.1111/jfb.12854>.
- Jonsson, B. Jonsson, et L. P. Hansen. 1998. « The Relative Role of Density-Dependent and Density-Independent Survival in the Life Cycle of Atlantic Salmon *Salmo Salar* ». *Journal of*

- Animal Ecology* 67 (5): 751-62. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00237.x>.
- Marchand, Frederic, Jean-Christophe Aymes, François Gueraud, Isabelle Domaizon, Chloé Goulon, Valérie Hamelet, Frédéric Lange, et al. 2021. « Colisa, the collection of ichthyological samples. » *Recherche Data Gouv.* <https://doi.org/10.15454/D3ODJM>.
- McLean, Nina, Callum R. Lawson, Dave I. Leech, et Martijn van de Pol. 2016. « Predicting When Climate-Driven Phenotypic Change Affects Population Dynamics ». *Ecology Letters* 19 (6): 595-608. <https://doi.org/10.1111/ele.12599>.
- Merow, Cory, Johan P. Dahlgren, C. Jessica E. Metcalf, Dylan Z. Childs, Margaret E.K. Evans, Eelke Jongejans, Sydne Record, Mark Rees, Roberto Salguero-Gómez, et Sean M. McMahon. 2014. « Advancing Population Ecology with Integral Projection Models: A Practical Guide ». *Methods in Ecology and Evolution* 5 (2): 99-110. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12146>.
- Metcalf, C. Jessica E., Stephen P. Ellner, Dylan Z. Childs, Roberto Salguero-Gómez, Cory Merow, Sean M. McMahon, Eelke Jongejans, et Mark Rees. 2015. « Statistical Modelling of Annual Variation for Inference on Stochastic Population Dynamics Using Integral Projection Models ». *Methods in Ecology and Evolution* 6 (9): 1007-17. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12405>.
- Michielsens, Catherine G.J., Murdoch K McAllister, Sakari Kuikka, Samu Mäntyniemi, Atso Romakkaniemi, Tapani Pakarinen, Lars Karlsson, et Laura Uusitalo. 2008. « Combining multiple Bayesian data analyses in a sequential framework for quantitative fisheries stock assessment ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65 (5): 962-74. <https://doi.org/10.1139/f08-015>.
- Mills, Katherine E., Andrew J. Pershing, Timothy F. Sheehan, et David Mountain. 2013. « Climate and Ecosystem Linkages Explain Widespread Declines in North American Atlantic Salmon Populations ». *Global Change Biology* 19 (10): 3046-61. <https://doi.org/10.1111/gcb.12298>.
- Mobley, Kenyon B., Tutku Aykanat, Yann Czorlich, Andrew House, Johanna Kurko, Antti Miettinen, Jacqueline Moustakas-Verho, et al. 2021. « Maturation in Atlantic Salmon (*Salmo Salar*, Salmonidae): A Synthesis of Ecological, Genetic, and Molecular Processes ». *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 31 (3): 523-71. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09656-w>.
- Mobley, Kenyon B., Hanna Granroth-Wilding, Mikko Ellmén, Panu Orell, Jaakko Erkinaro, et Craig R. Primmer. 2020. « Time Spent in Distinct Life History Stages Has Sex-Specific Effects on Reproductive Fitness in Wild Atlantic Salmon ». *Molecular Ecology* 29 (6): 1173-84. <https://doi.org/10.1111/mec.15390>.
- Olmos, Maxime, Félix Massiot-Granier, Etienne Prévost, Gérald Chaput, Ian R Bradbury, Marie Nevoux, et Etienne Rivot. 2019. « Evidence for Spatial Coherence in Time Trends of Marine Life History Traits of Atlantic Salmon in the North Atlantic ». *Fish and Fisheries* 20 (2): 322-42. <https://doi.org/10.1111/faf.12345>.
- Olmos, Maxime, Mark R. Payne, Marie Nevoux, Etienne Prévost, Gérald Chaput, Hubert Du Pontavice, Jérôme Guitton, Timothy Sheehan, Katherine Mills, et Etienne Rivot. 2020. « Spatial Synchrony in the Response of a Long Range Migratory Species (*Salmo Salar*) to Climate Change in the North Atlantic Ocean ». *Global Change Biology* 26 (3): 1319-37. <https://doi.org/10.1111/gcb.14913>.
- Phang, S. C., R. A. Stillman, J. Cucherousset, J. R. Britton, D. Roberts, W. R. C. Beaumont, et R. E. Gozlan. 2016. « FishMORPH - An Agent-Based Model to Predict Salmonid Growth and Distribution Responses under Natural and Low Flows ». *Scientific Reports* 6 (1): 29414. <https://doi.org/10.1038/srep29414>.
- Phillips, Maxine. 2023. « Sex Ratio and Sex-Biased Mortality in the Smolt Migration of Atlantic Salmon (*Salmo Salar*) through the Clyde Marine Region, Scotland ». Thesis, figshare. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.22710544.v1>.
- Piou, Cyril, et Etienne Prévost. 2013. « Contrasting Effects of Climate Change in Continental vs. Oceanic Environments on Population Persistence and Microevolution of Atlantic Salmon ». *Global Change Biology* 19 (3): 711-23. <https://doi.org/10.1111/gcb.12085>.
- Plard, Floriane, Rémi Fay, Marc Kéry, Aurélie Cohas, et Michael Schaub. 2019. « Integrated Population Models: Powerful Methods to Embed Individual Processes in Population Dynamics Models ». *Ecology* 100 (6): e02715. <https://doi.org/10.1002/ecy.2715>.
- Punt, André E., Alistair Dunn, Bjarki Þór Elvarsson, John Hampton, Simon D. Hoyle, Mark N. Maunder, Richard D. Methot, et Anders Nielsen. 2020. « Essential features of the next-generation integrated fisheries stock assessment package: A perspective ». *Fisheries Research* 229 (septembre): 105617. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105617>.
- Reznick, David A., Heather Bryga, et John A. Endler. 1990. « Experimentally Induced Life-History Evolution in a Natural Population ». *Nature* 346 (6282): 357-59. <https://doi.org/10.1038/346357a0>.

- Rivot, E., E. Prévost, E. Parent, et J. L. Baglinière. 2004. « A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data ». *Ecological Modelling* 179 (4): 463-85. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.05.011>.
- Rowe, D. K., et J. E. Thorpe. 1990. « Differences in Growth between Maturing and Non-Maturing Male Atlantic Salmon, *Salmo Salar* L., Parr ». *Journal of Fish Biology* 36 (5): 643-58. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb04319.x>.
- Schaub, Michael, et Fitsum Abadi. 2011. « Integrated Population Models: A Novel Analysis Framework for Deeper Insights into Population Dynamics ». *Journal of Ornithology* 152 (1): 227-37. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0632-7>.
- Shearer, W. M. 1992. « Atlantic Salmon Scale Reading Guidelines ». Report. ICES Cooperative Research Reports (CRR). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.7971>.
- Siegel, Jared E., Milo D. Adkison, et Megan V. McPhee. 2018. « Changing Maturation Reaction Norms and the Effects of Growth History in Alaskan Chinook Salmon ». *Marine Ecology Progress Series* 595 (mai):187-202. <https://doi.org/10.3354/meps12564>.
- Simmons, Olivia M., J. Robert Britton, Phillipa K. Gillingham, Marie Nevoux, William D. Riley, Etienne Rivot, et Stephen D. Gregory. 2021. « Predicting the effects of environmental factors and juvenile body length on adult marine return rates of Atlantic salmon *Salmo salar* ». In *NOWPAS: International Workshop of PhDs and Post-doctoral Fellows on Anadromous Salmonids*. Web-conference, France. <https://hal.inrae.fr/hal-03302017>.
- Steffen, Will, Angelina Sanderson, Peter Tyson, Jill Jäger, Pamela Matson, Berrien Moore, Frank Oldfield, et al., éd. 2005. « The Anthropocene Era: How Humans Are Changing the Earth System ». In *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure*, 81-141. Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/3-540-26607-0_3.
- Teal, Lorna R., Joep J. de Leeuw, Henk W. van der Veer, et Adriaan D. Rijnsdorp. 2008. « Effects of Climate Change on Growth of 0-Group Sole and Plaice ». *Marine Ecology Progress Series* 358 (avril):219-30. <https://doi.org/10.3354/meps07367>.
- Thorpe, John E. 2007. « Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities ». *Marine Ecology Progress Series* 335:285-88.
- Thorstad, Doug Bliss, Cindy Breau, Kim Damon-Randall, Line Sundt-Hansen, Emma Hatfield, Grant Horsburgh, et al. 2021. « Atlantic salmon in a rapidly changing environment—Facing the challenges of reduced marine survival and climate change ». *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 31 (juin). <https://doi.org/10.1002/aqc.3624>.
- Thorstad, F. Whoriskey, I. Uglem, A. Moore, A. H. Rikardsen, et B. Finstad. 2012. « A Critical Life Stage of the Atlantic Salmon *Salmo Salar*: Behaviour and Survival during the Smolt and Initial Post-Smolt Migration ». *Journal of Fish Biology* 81 (2): 500-542. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03370.x>.
- Todd, Christopher D., Kevin D. Friedland, Julian C. MacLean, Bryce D. Whyte, Ian C. Russell, Michael E. Lonergan, et Michael B. Morrissey. 2012. « Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate ». *ICES Journal of Marine Science* 69 (9): 1686-98. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss151>.
- Todd, Christopher D., Nora N. Hanson, Lars Boehme, Crawford W. Revie, et Ana R. Marques. 2021. « Variation in the Post-Smolt Growth Pattern of Wild One Sea-Winter Salmon (*Salmo Salar* L.), and Its Linkage to Surface Warming in the Eastern North Atlantic Ocean ». *Journal of Fish Biology* 98 (1): 6-16. <https://doi.org/10.1111/jfb.14552>.
- Tréhin, Cécile. 2022. « Réponse des populations de salmonidés migrateurs aux changements globaux : rôle de la croissance dans les stratégies d'histoire de vie et la dynamique de population chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) ». Phdthesis, Agrocampus Ouest. <https://theses.hal.science/tel-03896540>.
- Tréhin, Cécile, Etienne Rivot, Ludivine Lamireau, Lisa Meslier, Anne-Laure Besnard, Stephen Gregory, et Marie Nevoux. 2020. « Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 78 (décembre). <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0236>.
- Tréhin, Cécile, Etienne Rivot, Valentin Santanbien, Rémi Patin, Stephen Gregory, Ludivine Lamireau, Frédéric Marchand, et al. 2023. « A Multi-population Approach Supports Common Patterns in Marine Growth and Maturation Decision in Atlantic Salmon (*Salmo Salar* L.) from Southern Europe ». *Journal of Fish Biology*, septembre. <https://doi.org/10.1111/jfb.15567>.
- Valpine, Perry de, Daniel Turek, Christopher J. Paciorek, Clifford Anderson-Bergman, Duncan Temple Lang, et Rastislav Bodik. 2017. « Programming With Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE ». *Journal of Computational and Graphical Statistics*,

- avril. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10618600.2016.1172487>.
- Véron, Matthieu. 2020. « Variabilité de traits d'histoire de vie et implications pour la modélisation des dynamiques de population : application au stock de sardines du golfe de Gascogne ». Phdthesis, Université de Bretagne occidentale - Brest. <https://theses.hal.science/tel-03165497>.
- Vitousek, Peter M. 1994. « Beyond Global Warming: Ecology and Global Change ». *Ecology* 75 (7): 1861-76. <https://doi.org/10.2307/1941591>.
- Weimerskirch, Henri, Pablo Inchausti, Christophe Guinet, et Christophe Barbraud. 2003. « Trends in Bird and Seal Populations as Indicators of a System Shift in the Southern Ocean ». *Antarctic Science* 15 (2): 249-56. <https://doi.org/10.1017/S0954102003001202>.
- White, J. Wilson, Kerry J. Nickols, Daniel Malone, Mark H. Carr, Richard M. Starr, Flora Cordoleani, Marissa L. Baskett, Alan Hastings, et Louis W. Botsford. 2016. « Fitting State-Space Integral Projection Models to Size-Structured Time Series Data to Estimate Unknown Parameters ». *Ecological Applications* 26 (8): 2677-94. <https://doi.org/10.1002/eap.1398>.
- Worm, Boris, Edward B. Barbier, Nicola Beaumont, J. Emmett Duffy, Carl Folke, Benjamin S. Halpern, Jeremy B. C. Jackson, et al. 2006. « Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services ». *Science* 314 (5800): 787-90. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>.
- Zipkin, Elise F., Brian D. Inouye, et Steven R. Beissinger. 2019. « Innovations in Data Integration for Modeling Populations ». *Ecology* 100 (6): e02713. <https://doi.org/10.1002/ecy.2713>.

ANNEXES

Annexe I : Création de l'histogramme de taille

Pour pouvoir appliquer la survie ou la maturation en fonction des tailles d'écaïlles, nous recréons un histogramme à partir des paramètres de la vraisemblance normale de la structure de taille d'écaïlles. Pour cela, on définit les bornes de chaque classe de taille.

Annexe I. A) Proportion d'individus dans chaque classes de tailles d'écaïlles I

Pour chaque classe de tailles, nous calculons la proportion d'individus correspondante en utilisant la fonction de répartition cumulative (CDF) de la loi normale (nommé Φ_{Norm}).

$$(16) PropIndivs_{t,l} = \int_{borneinf}^{bornesup} \Phi_{Norm}(l, \mu_{EcaIndivs_t}, \sigma_{EcaIndivs_t}) dl$$

Annexe I. B) Taille moyenne de chaque classes de taille d'écaïlles I

Pour calculer le milieu de chaque classe de tailles, nous prenons en compte le fait que chaque borne des classes de tailles n'ont pas le même poids en fonction de leurs probabilités de densité. Une moyenne arithmétique simple pourrait introduire un biais, en particulier pour les classes de tailles extrêmes. Ainsi, nous optons pour une approche de moyenne pondérée des bornes de l'intervalle :

$$(17) MidIndivs_{t,l} = \lambda_{t,l} / \Omega_{t,l}$$

où $\lambda_{t,l}$ est la moyenne pondérée des tailles dans la classe de taille I :

$$(18) \lambda_{t,l} = \int_{borneinf}^{bornesup} l * Norm(l, \mu_{EcaIndivs_t}, \sigma_{EcaIndivs_t}) dl$$

où $\Omega_{t,l}$ est un terme de normalisation :

$$(19) \Omega_{t,l} = \int_{borneinf}^{bornesup} Norm(l, \mu_{EcaIndivs_t}, \sigma_{EcaIndivs_t}) dl$$

Annexe II : Lien entre les états latent et les données de structure de taille

Les transformation logistiques ayant transformé notre structure normale, on recalcule les paramètres d'une normale pour les structures de taille latent sur lequel il existe une vraisemblance (stade smolts survivants et stades adultes). Pour le paramètre moyen $\mu EcaIndivs_t$, on effectue une moyenne pondérée du nombre d'individus par classes de taille pour chaque cohortes $NIndivs_{t,l}$ par la valeur moyenne des classes de taille $MidIndivs_{t,l}$:

$$(20) \mu EcaIndivs_t = \sum_{l=1}^{nbclass} (NIndivs_{t,l} * MidIndivs_{t,l}) / \sum (NIndivs_{t,l})$$

Pour le paramètre d'écart-type $\sigma EcaIndivs_t$, on effectue l'écart moyen à la moyenne pondérée du nombre d'individus :

$$(21) \sigma EcaIndivs_t = \sqrt{\sum_{l=1}^{nbclass} (NIndivs_{t,l} * (MidIndivs_{t,l} - \mu EcaIndivs_t)^2) / \sum_{cl=1}^{nbclass} (NIndivs_{t,l})}$$

Annexe III - Validation du code et analyse des performances d'estimation du modèle sur données simulées

L'objectif de cette approche réalisées sur données simulées (Tableau A3.1) est d'évaluer dans quelles conditions, en termes de configurations de données et de lois a priori, la méthode est susceptible de permettre des inférences statistiques fiables, c'est-à-dire précises et non biaisées des principaux paramètres, et notamment des paramètres reliés à la survie et à la maturation taille sélective.

A noter que cette approche est préliminaire car elle n'est pas répétée sur plusieurs répliques de jeu de données simulées (donc potentiellement soumise à la particularité d'un jeu de données particulier simulé).

Tableau A3.1 : Simulation de données d'adultes après 1HM et 2HM en utilisant des valeurs fixes des paramètres du stade observable smolt et du stade latent post-smolt à la maturation ainsi que des paramètres transitions démographiques de survie et de maturation.

Détail des paramètres	Nom	Valeur fixées
Abondance total de smolt	Nb_smolt	8000
Moyenne de la structure en taille d'écaille des smolts	μ_{smolt}	1
Ecart-type de la structure en taille d'écaille des smolts	σ_{smolt}	0,25
Ordonnée à l'origine de la probabilité de survie	α (alpha)	-2,5
Pente de la probabilité de survie	β (beta)	4
Moyenne de la structure en taille d'écaille des post-smolts	μ_{smolt}	3
Ecart-type de la structure en taille d'écaille des post-smolts	σ_{smolt}	0,35
Pente de la probabilité de maturation	γ (gamma)	3,5
Ordonnée à l'origine de la probabilité de maturation	ψ (psi)	6
Détail des paramètres	Nom	Valeur simulées
Abondance total d'1HM	Nb_1HM	578
Moyenne de la structure en taille d'écaille des 1HM	μ_{1HM}	3,05
Ecart-type de la structure en taille d'écaille des 1HM	σ_{1HM}	0,32
Abondance total de 2HM	Nb_2HM	51
Moyenne de la structure en taille d'écaille des 2HM	μ_{2HM}	2,54
Ecart-type de la structure en taille d'écaille des 2HM	σ_{2HM}	0,27

Une ré-estimation des paramètres des transitions démographiques de survie (α et β) et de maturation (γ et ψ) à ensuite été effectué. Pour cela des échantillons de données d'écailles ont été recréés à partir des valeurs simulées et fixées. Ces échantillons étant de plus ou moins grande taille (a, b et c ; Tableau A3.2), ils permettent de renseigner sur la quantité d'information issues des données nécessaire afin de ré-estimer un signal. La quantité d'information a priori à également été testé via différentes distributions a priori : peu-informative et diffuse (3 et 4 ; Tableau A3.2). Enfin, une analyse de la qualité de l'information a priori à également été effectuée avec des distributions peu-informatives plus ou moins biaisées par rapport à la valeur réelle (1, 2 et 3 ; Tableau A3.2).

Tableau A3.2 : Plan de l'analyse de sensibilité de l'estimation des paramètres des transitions démographiques de survie et de maturation aux différents choix de distribution à priori et à la quantité d'information issues des données.

Taille d'échantillon	Conditions de distribution à priori
(a) $n = 10$ (taille réelle / 3)	Distributions peu-informatives :
(b) $n = 30$ (taille réelle d'échantillon)	(1) $\alpha \sim N(\text{valeur réelle}, 10)$; $\beta \sim N(\text{valeur réelle}, 10)$ $\gamma \sim N(\text{valeur réelle}, 10)$; $\psi \sim N(\text{valeur réelle}, 10)$
(c) $n = 90$ (taille réelle * 3)	(2) $\alpha \sim N(\text{valeur biaisé}, 10)$; $\beta \sim N(\text{valeur biaisé}, 10)$ $\gamma \sim N(\text{valeur biaisé}, 10)$; $\psi \sim N(\text{valeur biaisé}, 10)$
	(3) $\alpha \sim N(0, 10)$; $\beta \sim N(0, 10)$ $\gamma \sim N(0, 10)$; $\psi \sim N(0, 10)$
	Distribution diffuse :
	(4) $\alpha \sim N(0, 10^{10})$; $\beta \sim N(0, 10^{10})$ $\gamma \sim N(0, 10^{10})$; $\psi \sim N(0, 10^{10})$

Les résultats montrent que les distributions a posteriori obtenues à partir des distributions à priori peu-informatives sont cohérentes avec les valeurs utilisées pour les simulations (Tableau A3.2 ; Figure A3.1). Les estimations sont plus cohérentes et plus précises lorsque la quantité d'information (ici la taille d'échantillon d'écaille) augmente, et se révèlent peu sensibles au décalage des moyennes des distributions à priori. Les distributions montrent une dispersion de plus en plus réduite lorsque la taille de l'échantillon augmente de 10 à 90 écailles. Pour un échantillon de 30 écailles (correspondant à la taille moyenne des jeux de données analysées) les intervalles de crédibilité bayésien a posteriori à 50% (ICB 50%) des paramètres des logistiques de survie et de maturation contiennent la vraie valeur utilisée pour simuler les données (Tableau A3.2 ; Figure A3.1). A noter aussi que les ICB 95% des paramètres de pente et γ (qui témoignent de l'effet de la taille sur la survie et la maturation, respectivement) sont uniquement positifs et ne contiennent pas 0.

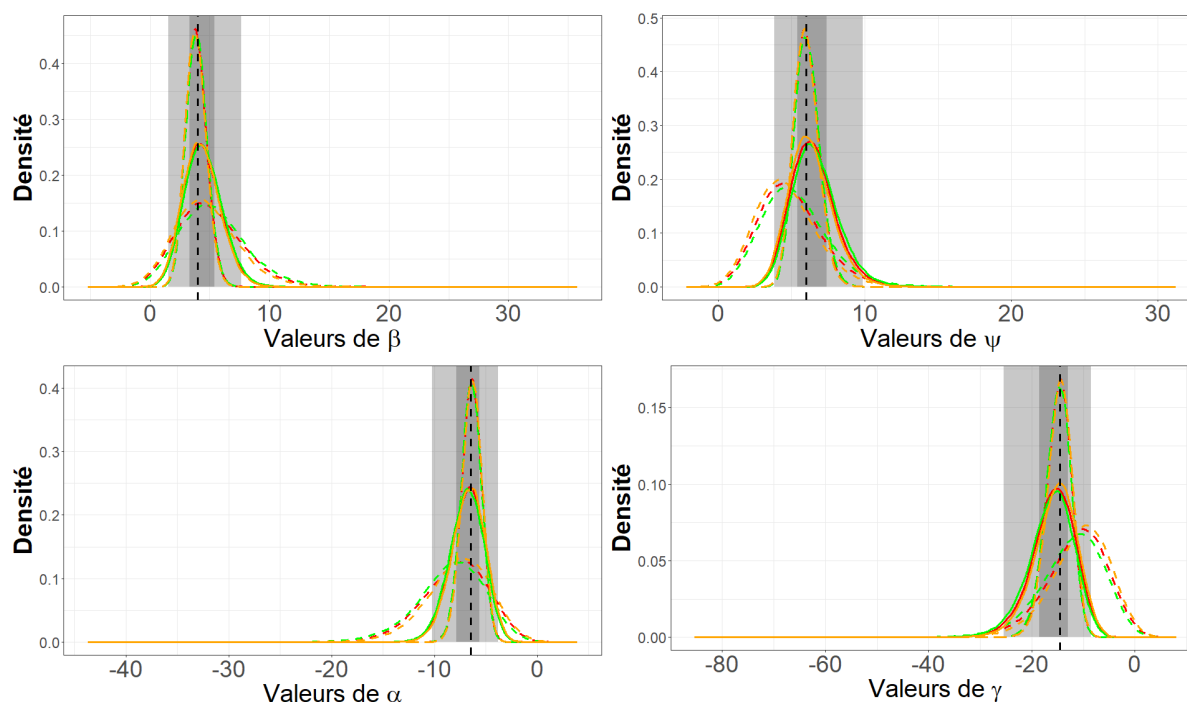


Figure A3.1 : Exercice de simulation. Distributions marginales a posteriori des paramètres des relations logistiques de survie (β , α) et de maturation (ψ , γ). Estimation des paramètres à l'aide de plusieurs priors peu-informatifs ($N \sim (0, 10)$ = ligne rouge; $N \sim (\text{valeur fixée}, 10)$ = ligne verte; $N \sim (\text{valeur biaisée}, 10)$ = ligne orange) (Tableau 2). Estimation des paramètres pour plusieurs tailles d'échantillons d'écailles (10 = ligne en tiret court, 30 = ligne pleine et 90 = ligne en tiret long). Ligne verticale noire en tiret : valeur fixée des paramètres (Tableau 2). Intervalles gris clairs et gris foncés : Intervalles de crédibilité bayésien (ICB) a posteriori à 50% et 95% respectivement obtenus avec un échantillon de 30 écailles et des lois a priori peu-informatives $N \sim (0, 10)$ pour tous les paramètres.

En revanche, les résultats montrent que l'utilisation de lois a priori trop diffuses a un effet délétère sur les estimations qui deviennent trop influencées par le choix du prior, et ce quelle que soit la quantité d'information introduite par les données (Tableau A3.2 ; Figure A3.2). Pour les paramètres de survie α et β (Figure A3.2), les distribution a posteriori obtenues pour des tailles d'échantillon de 10 et 30 sont très largement biaisées positivement (pour α ; médiane a posteriori = $2.5e^{10}$) ou négativement (pour β ; médiane a posteriori = $-2.5e^{10}$) par rapport à la valeur utilisée pour simuler les données. Des biais négatifs sont obtenus pour des tailles d'échantillon de 90 montrant possiblement un effet taille d'échantillon. Les mêmes influences des lois a priori sont obtenues pour les paramètres de maturation (γ et Ψ) mais sans effet apparent de la taille d'échantillon (Figure A3.2).

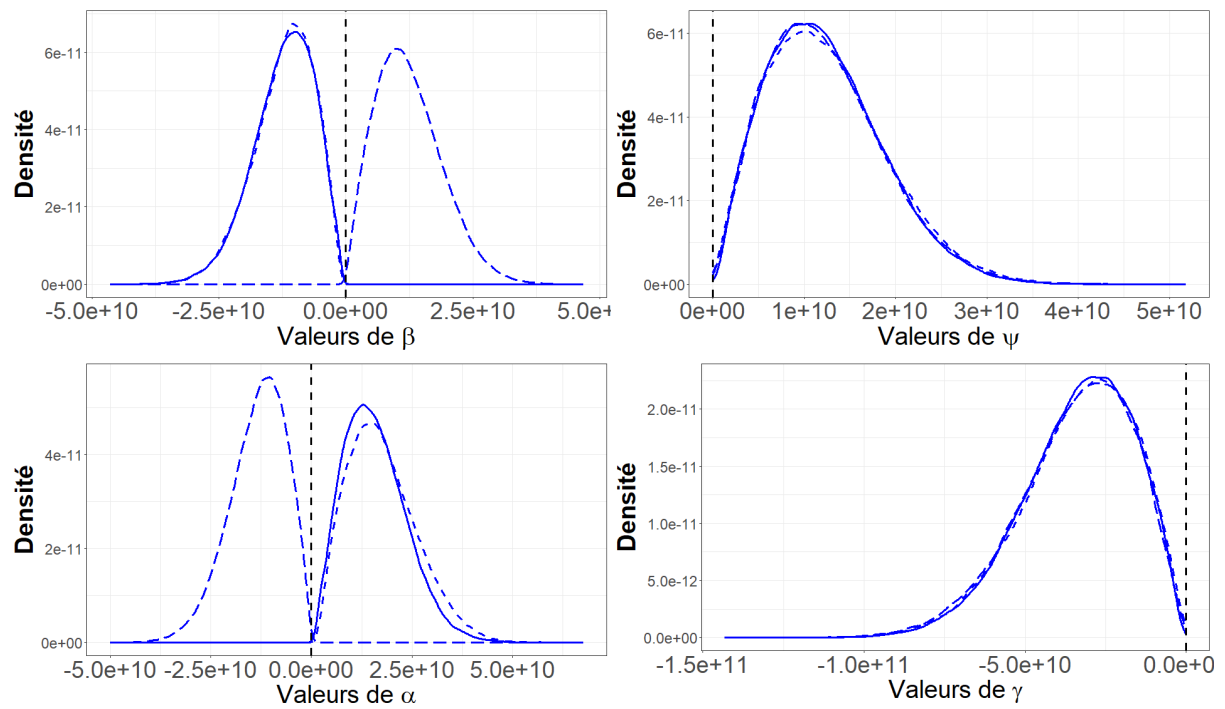
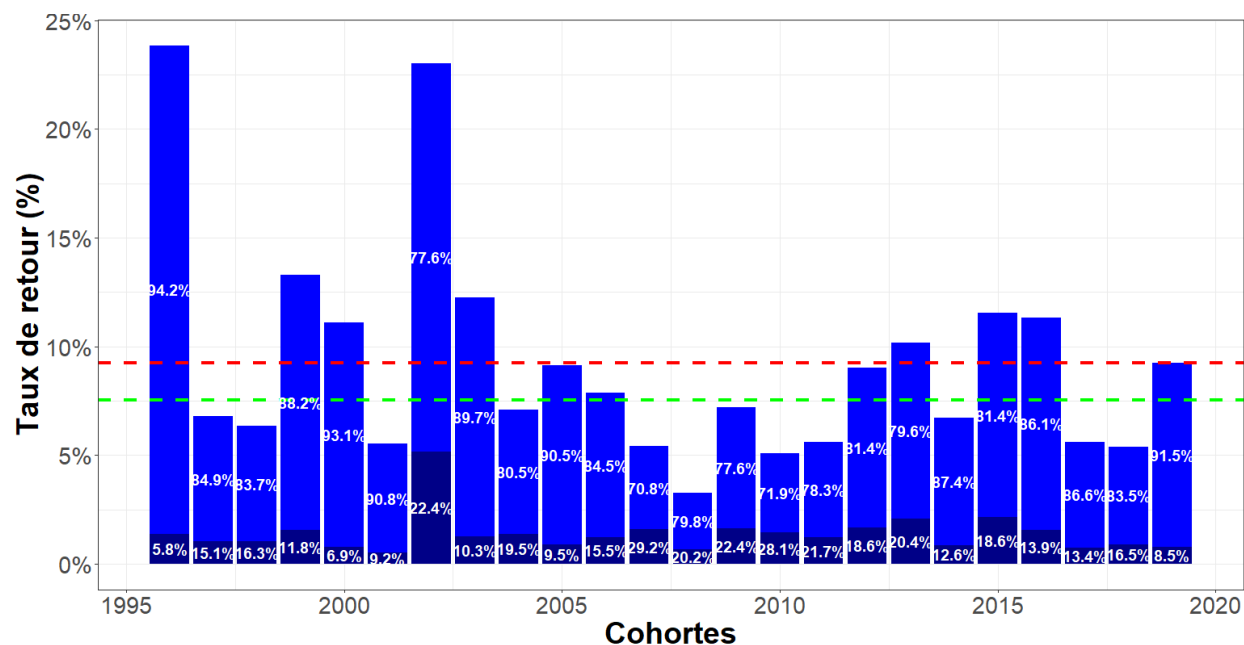


Figure A3.2 : Exercice de simulation. Distributions marginales à postérieure des paramètres des relations logistiques de survie (β , α) et de maturation (ψ , γ). Estimation des paramètres à l'aide d'un prior diffus ($N \sim (0, 10^{10})$) et plusieurs tailles d'échantillons d'écailles (10 = ligne en tiret court, 30 = ligne pleine et 90 = ligne en tiret long). La ligne verticale noire en tiret représente la vraie valeur des différents paramètres.

Annexe IV - Simulation MCMC

Chaque modèle présenté est exécuté avec 3 chaînes indépendantes avec 300 000 itérations par chaînes dont 50 000 servant de phase de burning. Pour réduire l'autocorrélation, on sous-échantillonne une itération toute les 10 donnant un échantillon final de 25 000 itérations par chaînes. La convergence inter-chaînes des paramètres retenus est vérifiée en utilisant le diagnostique de Gelman-Rubin (`ggs_Rhat`) fourni par le package `ggmcmc` (version 1.5.1.1 ; basé sur la méthode Gelman et al. 2003) avec un seuil $Rhat < 1.05$. La convergence intra-chaîne est également évaluée en utilisant le diagnostique de Geweke (`ggs_geweke`) fourni par le package `ggmcmc` (version 1.5.1.1 ; basé sur la méthode Geweke 1992) avec un seuil de 95% des valeurs de Z-score comprise dans l'intervalle $-2, 2$. Enfin, l'efficacité des chaînes est aussi vérifiée grâce à la taille effective des échantillons MCMC (`effectiveSize`) fournis par le package `coda` (version 0.19-4.1) en vérifiant l'atteinte d'un seuil de taille effective (`neff`) > 1000 .

Annexe V - Taux de retour des smolts après la phase marine et composition des retours en 1HM (bleu clair) et 2HM (bleu foncé) avec moyenne des taux de retours en rouge et médiane en vert



RÉSUMÉ

Au fil des décennies, les populations de saumons ont subi un fort déclin, caractérisé par une diminution de l'abondance, de l'âge à maturité et de la taille des adultes, ainsi que des changements dans leur croissance en mer, probablement en raison de la diminution des ressources alimentaires océaniques. L'objectif de cette étude est de déterminer si l'influence de la taille (comme proxy de la croissance) peut être mise en évidence sur deux transitions clés de la phase marine des saumons : la survie la première année et la maturation en retours d'1HM dans une approche explicitement structurée en taille.

Une nouvelle méthode de modélisation intermédiaire entre le niveau individuel et populationnel est utilisée, tirant parti de l'évolution des structures de taille d'écaillés tout au long de la phase marine. Cette approche capitalise sur les cadres conceptuels des Integral Projection Models et des modèles statistiques hiérarchiques intégrés, et s'appuie sur des données empiriques à long terme provenant du suivi de la population de saumons sauvages sud-européennes.

Ce travail démontre la faisabilité d'une modélisation structurée explicitement en taille malgré de nombreuses limites à prendre en considération. Il réussit à démontrer une survie et une maturation sélective en fonction de la taille, en accord avec les hypothèses établies dans la littérature telles que "bigger is better" ou celle des compromis évolutifs entre la survie et la fécondité. Ce modèle représente un premier pas vers le développement d'un cadre complet pour le cycle de vie du saumon atlantique, incluant des variables telles que l'âge, le stade, le sexe et la taille, dans le but d'améliorer la compréhension de sa complexité écologique.

ABSTRACT

Over the decades, salmon populations have experienced an important decline, characterized by a decrease in abundance, age at maturity, and adult size, along with changes in their oceanic growth patterns, likely due to diminishing oceanic food resources. The aim of this study is to determine whether the influence of size (as a proxy for growth) can be evidenced in two key transitions of the salmon's marine phase: survival during the first year and maturation upon return as 1SW in a size-structured approach.

A new modeling approach intermediate between individual and population levels is employed, leveraging the evolution of scale size structures throughout the marine phase. This approach builds upon the conceptual frameworks of Integral Projection Models and integrated hierarchical statistical models, utilizing long-term empirical data from monitoring wild salmon populations in southern Europe.

This work demonstrates the feasibility of a size-structured modeling approach despite numerous limitations to consider. It successfully illustrates size-selective survival and maturation, consistent with hypotheses established in the literature such as "bigger is better" or the evolutionary trade-offs between survival and fecundity. This model represents an initial step towards developing a comprehensive framework for the Atlantic salmon's life cycle, incorporating variables such as age, stage, sex, and size, aiming to enhance understanding of its ecological complexity.