



Mieux comprendre la dynamique des populations sauvages de saumon atlantique pour optimiser leur gestion. L'apport des modèles hiérarchiques Bayésiens

Etienne Rivot, Félix Massiot-Granier, Etienne Prévost, J. White, G. Chaput, A. Romakkaniemi, H. Pulkinnen, T. Pakkarinen, Samu Mäntyniemi

► To cite this version:

Etienne Rivot, Félix Massiot-Granier, Etienne Prévost, J. White, G. Chaput, et al.. Mieux comprendre la dynamique des populations sauvages de saumon atlantique pour optimiser leur gestion. L'apport des modèles hiérarchiques Bayésiens : Ecoknows deliverable 7.1. NGO Stakeholder paper; Case study Atlantic salmon. 2014, 20 p. hal-01210267

HAL Id: hal-01210267

<https://hal.science/hal-01210267>

Submitted on 5 Jun 2020

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

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

Deliverable 7.1 - NGO Stakeholder paper

Case study Atlantic salmon



Project acronym: ECOKNOWS

Project full title: Effective use of ecosystem and biological knowledge in fisheries

Grant / Contract No.: 244706

Instrument: Collaborative Project

Duration: 4 years

Project start date: 1 September 2010

Date of this document: 28th August 2014

Version of this document: 1

Produced by: XXX

Submitted: 28th August 2014

Project co-funded by the European Commission within the Seventh Framework Programme (2007-2013)

Dissemination Level:

U	P	Public	X
P	P	Restricted to other programme participants (including the Commission Services)	
E	R	Restricted to a group specified by the consortium (including the Commission Services)	
O	C	Confidential, only for members of the consortium (including the Commission Services)	

Abstract

This deliverable is the French version of the NGO stakeholder paper for the Atlantic salmon case study. The paper is planned to be published in the French journal Sciences Eaux et Territoires (www.set-revue.fr).

The modelling approach developed during the Ecoknows project in collaboration with the ICES Working Group on North Atlantic Salmon is reviewed. Models are being developed that provide improvement to the stock assessment models currently used by the ICES WGNAS and paves the way toward harmonizing the stock assessment models used in the Baltic (WGBAST) and in the North Atlantic (WGNAS). A life cycle model has been successfully developed in the Hierarchical Bayesian framework that brings a substantial contribution to A. salmon stock assessment on a broad ocean scale. The model captures the joint dynamics of all the populations considered by ICES for stock assessment in the five regions of the South Eastern-North Atlantic Ocean: France, England and Wales, Ireland and Northern Ireland, Scotland and Iceland. Results show that marine survival, has fluctuated markedly through time with a clear shift in 1990. Maturing probability after decades of increase is now slightly decreasing, indicating some fundamental changes in stocks biology or in their environment. Temporal fluctuations in key population dynamic parameters and abundances are quite synchronous across stocks and reinforce the hypothesis of a response to large scale environmental forcing during the marine phase of the life cycle.

Mieux comprendre la dynamique des populations sauvages de saumon atlantique pour optimiser leur gestion.

L'apport des modèles hiérarchiques Bayésiens.

Etienne RIVOT ^{1*}, Félix MASSIOT-GRANIER ^{1,2,3}, Etienne PRÉVOST ^{2,3},

Jonathan WHITE ⁴, Gérald CHAPUT ⁵, Atso ROMAkkANIEMI ⁶, Henni PULKKINEN ^{6,7},

Tapani PAKARINEN ⁶, Samu MÄNTYNIEMI ⁷

¹ Agrocampus Ouest, UMR 0985 INRA, Agrocampus Ouest, Ecologie et Santé des Ecosystèmes, Rennes, France

² INRA, UMR ECOBIOP Station d'hydrobiologie, Saint Pée s/Nivelle, France

³ Univ Pau & Pays Adour, UMR 1224 Ecobiop, UFR Sciences et Techniques Côte Basque, Anglet, France

⁴ Marine Institute, Galway, Ireland

⁵ Fisheries and Oceans, Moncton, Canada

⁶ Finnish Game and Fisheries Research Institute, PO Box 413, FI-90014 Oulun yliopisto, Finland

⁷ Fisheries and Environmental Management Group (FEM), Department of Environmental Sciences, University of Helsinki, Finland

* Email : etienne.rivot@agrocampus-ouest.fr

Résumé

Des travaux de recherche sur la dynamique des populations sauvages de saumon atlantique (*Salmo salar*) ont été menées dans le cadre du projet de recherche européen FP7-ECOKNOWS dont l'objectif est de proposer des avancées méthodologiques pour améliorer la prise en compte des connaissances biologiques et écosystémiques dans les modèles d'évaluation des stocks halieutiques. L'approche développée répond à l'objectif d'aide à la décision pour la gestion des modèles développés par le groupe de travail du Conseil International pour l'Exploration de la Mer sur le saumon de l'Atlantique nord et apporte aussi une contribution à la compréhension de l'empreinte des changements écosystémiques à large échelle sur la dynamique des populations de saumon.

Un modèle de dynamique de population pour l'ensemble des populations se reproduisant dans les rivières de la façade sud-européenne est proposé. Le modèle considère les dynamiques spécifiques pour les populations associées à cinq régions: France, Angleterre et Pays de Galles, Irlande et Irlande du Nord, Ecosse, Islande Sud-Ouest. Il est formulé dans le cadre des Modèles Hiérarchiques Bayesiens pour faciliter l'intégration de connaissances biologiques et écologiques et extraire un signal intégré à partir d'informations multiples et variées.

L'approche permet de séparer l'impact relatif des différentes formes d'exploitation par la pêche des variations des traits de vie sous l'effet des facteurs environnementaux en dissociant les signaux synchrones et asynchrones entre les cinq régions. Malgré la forte diminution des taux d'exploitation, la survie en mer a fortement baissé entre le début des années 1970 et aujourd'hui. Une forte synchronie des variations interannuelles de la mortalité naturelle en mer et de l'âge de maturation est mise en évidence entre les cinq régions. Cela suggère une réponse des populations à des changements de l'environnement (biotique ou abiotique) intervenant pendant la phase marine et susceptible de synchroniser des populations se reproduisant dans les rivières distantes, mais partageant les mêmes fenêtres spatio-temporelles sur les zones de grossissement en mer. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse d'un mécanisme de contrôle de la survie marine de type bottom-up partant de modifications de l'abondance ou de la disponibilité des ressources trophiques pour le saumon pendant la phase marine.

Introduction

Le cycle de vie fascinant du Saumon atlantique

Le Saumon atlantique (*Salmo salar*) compte parmi les poissons migrateurs les plus emblématiques. Il est présent à l'état sauvage dans tout l'Atlantique Nord, de l'ouest du Connecticut (USA) à la Baie d'Ungava (Canada), et du nord de l'Espagne à la Norvège. Son cycle de vie, partagé entre une phase en eau douce et une phase marine, est fascinant. La reproduction a lieu en eau douce à la fin de l'automne et en hiver. L'incubation des œufs, protégés par les graviers des frayères dans le lit des rivières, dure une centaine de jours. Les juvéniles (stade appelé *tacon*) grandissent dans les cours d'eau pendant une ou plusieurs années avant de se transformer en saumoneaux (ou *smolt*) et de rejoindre la mer. Les premiers mois de la phase marine des post-smolts sont critiques et concentrent l'essentiel de la mortalité naturelle de la phase marine. Après un séjour en mer d'une ou plusieurs années, marqué par de longues migrations jusqu'aux îles Féroé ou au large du Groenland où ils trouvent leur nourriture, les adultes reviennent se reproduire dans la rivière qui les a vu naître (*homing*).

Une espèce soumise à de multiples facteurs de pression

Les caractéristiques du cycle de vie résultent en une forte structuration spatiale des populations. On estime à plus de 2000 le nombre de rivières à saumon sur l'ensemble de son aire de répartition. En théorie, à chacun de ces cours d'eau côtier peut-être associé au moins une population.

La dynamique des populations de saumon est sous l'influence de nombreux facteurs de forçage naturels ou anthropiques qui agissent à plusieurs échelles d'espace et de temps en fonction du niveau de structuration spatiale des populations au cours du cycle de vie (Figure 1). Les facteurs de pression agissant pendant les stades où les populations sont isolées spatialement (*e.g.*, phase dulçaquicole) peuvent avoir une influence spécifique à chaque population. C'est le cas de la dégradation des milieux aquatiques continentaux (*e.g.*, coupure des voies de migrations, qualité du substrat et de l'eau sur les lieux de fraie et de croissance des juvéniles) ou des conditions environnementales dans les zones côtières pendant les quelques semaines qui suivent la migration des smolts vers l'océan. A l'inverse, pendant les grandes migrations océaniques, de nombreuses

populations sont susceptibles d'être impactées de façon synchrone par les facteurs agissant à des échelles spatiales plus globales. Par exemple, les modifications des conditions environnementales marines (*e.g.*, température, disponibilité trophique), liées notamment au changement climatique, influent sur la croissance, la survie et la maturation sexuelle.

Enfin, le saumon est aussi l'objet de pêcheries commerciales et récréatives qui opèrent à plusieurs échelles spatiales. À l'échelle de chaque rivière, les populations supportent des prélèvements (pêcheries récréatives ou commerciales) qui interviennent en estuaire ou en eau douce lors du retour des adultes après leur séjour marin. Les saumons sont également exploités en mer lorsque les populations sont rassemblées au niveau des grandes zones de grossissement, que ce soit aux Iles Féroés ou au Groenland. Ces pêcheries sont susceptibles d'impacter simultanément de nombreuses populations. Elles ciblent particulièrement les individus qui atteindront la maturité sexuelle après deux hivers de mer. Au début des années 1970, leurs taux d'exploitation ont représenté jusqu'à 40% des individus de deux hivers de mer. Leurs quotas ont régulièrement baissé pour aboutir finalement dans les années 1990 à une fermeture de la pêche dans la région des Féroés et à une exploitation résiduelle qui perdure à l'Ouest du Groenland.

Un déclin généralisé des populations

Les populations sauvages de saumons ont fortement décliné au cours des 40 dernières années et ce à l'échelle de l'aire de répartition. Le déclin s'est accompagné de modifications profondes de la structure démographique allant dans le sens d'une diminution de la variabilité des stratégies de vie et d'un raccourcissement de la durée moyenne du cycle de vie.

Ces changements amènent l'ensemble de la communauté scientifique et des gestionnaires à s'interroger sur l'influence relative de la pêche par rapport à d'autres facteurs, notamment environnementaux, dans ce déclin. Le déclin de l'abondance à large échelle suggère que les modifications de l'environnement marin sous l'effet du changement climatique affectent la survie du saumon en mer sur de larges échelles d'espace et de temps. Mais les mécanismes impliqués sont encore mal compris.

Des modèles pour l'évaluation des populations et l'aide à la décision pour la régulation de l'exploitation à différentes échelles

Les populations sauvages de saumons sont donc fragilisées et font l'objet de plans de gestion portant notamment sur la régulation de l'exploitation par la pêche. L'évaluation de l'état des populations et la construction d'outils d'aide à la décision pour la gestion de l'exploitation font appel à des méthodes de modélisation statistique de la dynamique de population. Ces modèles sont développés à plusieurs échelles spatiales, allant de la rivière individuelle aux grands assemblages de populations régionaux ou nationaux.

A l'échelle des rivières

Les stratégies de régulation de l'exploitation à l'échelle des rivières sont variables d'un pays à l'autre, mais partagent toutes l'objectif d'adapter au mieux le niveau d'exploitation des pêcheries en estuaire ou en eau douce aux potentialités de renouvellement de chaque population. Chaque année, l'objectif est de préserver pour la reproduction un nombre de géniteurs (i.e., échappement) suffisant pour atteindre une dépose d'œufs au moins supérieure à une limite de conservation. Les recommandations internationales émises par l'Organisation pour la Conservation du Saumon de l'Atlantique Nord (OCSAN/NASCO ; organisation fondée en 1984 ayant pour responsabilité la conservation, la restauration, l'amélioration et la rationalisation de la gestion des stocks sauvages de saumon de l'Atlantique nord) situent la limite de conservation au niveau permettant de maintenir des opportunités de prélèvements maximales en moyenne sur le long terme, c'est-à-dire permettant d'atteindre le *Rendement Maximum Durable (RMD)*. Les modèles utilisés pour déterminer les limites de conservation, se basent principalement sur des relations stock-recrutement qui évaluent les capacités de renouvellement de chaque population associée à chaque cours d'eau (Prévost et Chaput, 2001). Ces relations sont ajustées à partir des données scientifiques disponibles sur un réseau de rivières index faisant l'objet d'un suivi scientifique particulier, et sont ensuite extrapolées aux autres rivières par des méthodes statistiques.

Par exemple, en France, un régime de régulation par Total Autorisé de Capture (TAC) a été institué en 1996 pour toutes les rivières du massif Armoricaïn sur la base d'une méthode élaborée conjointement par l'INRA et l'Onema. Le TAC, fixé annuellement pour chaque rivière à l'ouverture de

la pêche, correspond à la fraction des retours d'adultes que l'on peut exploiter tout en préservant un nombre de reproducteur au moins égal à la limite de conservation fixée pour chaque rivière en fonction de sa taille et de paramètres de productivité. Ces paramètres de productivité ont été établis à partir de l'analyse des données scientifiques récoltées depuis plusieurs décennies sur 2 cours d'eau : l'Oir (Manche), le Scorff (Morbihan). La date de fermeture de la pêche peut être anticipée si le TAC est atteint avant la date butoir fixée au début de saison. Des mesures complémentaires permettent aussi d'éviter une exploitation sélective des individus à long séjour marins, les plus grands et les plus féconds.

A l'échelle internationale

Suite au développement des pêcheries distantes opérant sur des mélanges de populations, des systèmes d'évaluation de l'état des stocks et de l'impact de ces pêcheries ont été mis en place au niveau international sous l'égide de la NASCO.

Sur la base de critères biologiques (génétique) et administratifs, ils distinguent 3 assemblages de populations : nord-américain (Canada et USA, séparés en six régions: Labrador, Terre Neuve, Québec, Golfe du Saint Laurent, Nouvelle Ecosse, Maine), sud-européen (cinq régions : France, Irlande et Irlande du Nord, Angleterre et Pays de Galles, Ecosse, Islande Sud-Ouest), et nord-européen (cinq régions : Islande Nord-Est, Norvège, Finlande, Suède, Russie).

L'objectif de gestion est de contrôler l'exploitation en mer afin de maximiser la probabilité que les limites de conservation définies à l'échelle des grandes régions soient atteintes des deux côtés de l'Atlantique. Les limites de conservation régionales correspondent à la somme des limites de conservation de toutes les rivières à saumons de chaque région.

Les avis de régulation de l'exploitation sont basés sur des modèles développés par le Groupe de Travail pour le Saumon de l'Atlantique Nord du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (ICES WGNAS 2014). Ces modèles dits de « PFA » (pour *Pre-Fishery Abundance*) visent à représenter la dynamique de population à l'échelle des trois grands assemblages sus-cités. Ils s'appuient sur des séries de données de captures en mer, en estuaire et en rivière compilées à l'échelle de chaque région depuis 1971. Associées à des estimations des taux d'exploitation (enquêtes halieutiques, expertise), ces données permettent d'estimer le nombre de saumons de

retour dans les rivières pour chaque année et chaque région. Ces estimations des retours sont ensuite intégrées dans un modèle de dynamique de population pour reconstruire, pour chaque région, la série temporelle de l'abondance des post-smolts en mer inaccessible à l'observation direct (au stade PFA, soit au 1^{er} janvier du premier hiver en mer avant toute forme d'exploitation). Une approche statistique de type stock-recrutement est enfin utilisée pour modéliser la variabilité temporelle des paramètres de survie sous l'effet de l'environnement, et pour prédire les retours d'adultes trois ans à l'avance en fonction de l'abondance des retours observée dans le passé.

Un programme de recherche ambitieux: une modélisation à large échelle du cycle de vie

Objectifs

Les approches de modélisation qui sous-tendent les modèles d'évaluation des stocks à l'échelle des rivières et celles utilisées à l'échelle internationale pour les grands assemblages de populations ne valorisent que très partiellement l'état de l'art en matière de connaissances écologiques et de méthodes de modélisation.

Les modèles stock-recrutement construits pour évaluer la productivité des cours d'eau ne permettent pas de quantifier l'empreinte de grands changements écosystémiques (notamment pendant la phase marine) sur la dynamique des populations. En effet, il n'est pas possible de séparer la mortalité naturelle et par pêche pendant la phase marine car les données de pêche ne sont pas disponibles à l'échelle des populations associées à chaque cours d'eau.

Les modèles PFA à l'échelle des grands assemblages de populations ne permettent pas d'intégrer toutes les connaissances écologiques sur le cycle de vie du saumon. La démographie y est succinctement représentée : le renouvellement des générations n'est pas explicitement pris en compte et les phases eau douce et marine du cycle de vie ne sont pas séparées. En outre ces modèles sont peu adaptés à la quantification des incertitudes qui encadrent les estimations et les projections déduites des modèles.

Dans ce contexte, un projet de recherche a été lancée en 2010 afin d'améliorer les fondements méthodologiques des méthodes d'évaluation des stocks de saumon tout en progressant dans la

compréhension des facteurs de forçage de la dynamique des populations. Ces travaux s'inscrivent dans le cadre du projet de recherche européen FP7-ECOKNOWS¹ dont l'objectif général est de proposer des avancées méthodologiques pour améliorer la prise en compte des connaissances biologiques et écosystémiques dans les modèles d'évaluation des stocks halieutiques. Ils ont été principalement menés dans le cadre de la thèse de Félix Massiot-Granier (Massiot-Granier 2014) cofinancée par ECOKNOWS et par le département Ecologie des Forêts, des Prairies et des Milieux Aquatiques (EFPA) de l'INRA.

Deux objectifs complémentaires ont été poursuivis :

- (1) Le premier est lié étroitement aux activités du groupe de travail du CIEM sur le saumon de l'Atlantique nord. Il vise à proposer des améliorations méthodologiques des modèles d'évaluation construits à l'échelle des grands assemblages de populations pour l'aide à la décision pour la régulation de l'exploitation en mer. Il s'agit ici de transférer et de valoriser au mieux l'état de l'art en matière de modélisation intégrée des cycles de vie pour améliorer la prise en compte des connaissances biologiques et la quantification des incertitudes.
- (2) Le second vise à quantifier les variations à large échelle dans les traits de vie en s'intéressant en particulier aux tendances temporelles des paramètres démographiques contrôlant la phase marine du cycle de vie. Ainsi, l'ambition est de tester l'hypothèse d'une empreinte de grands changements écosystémiques en étudiant la part relative de variabilité synchrone et asynchrone dans les traits de vie entre différents assemblages de populations se reproduisant dans des rivières distantes mais partageant un même environnement marin.

Matériel et Méthodes

L'approche de modélisation articule la connaissance disponible sur le cycle de vie du saumon (variabilité des histoires de vie en rivière et en mer, routes de migrations océaniques) avec des séries de données multiples et hétérogènes, afin d'intégrer la variété et l'étendue des échelles spatiales

¹ European Union's Seventh Framework Program FP7/2007–2013, Theme KBBE « *Improving fisheries assessment methods by integrating new sources of biological knowledge* », project No. 244706/ECOKNOWS « *Effective use of ecosystem and biological knowledge in fisheries* »; <http://www.ecoknows.eu/>

associées aux différents facteurs de forçage et de faciliter ainsi la détection des empreintes des grands changements environnementaux, notamment ceux agissant pendant la phase marine.

Le modèle est structuré par âge et par stade. Il prend en compte conjointement l'effet des captures et la variabilité interannuelle des traits de vie dans un emboîtement d'échelles spatiale. La structure spatiale est représentée en considérant des dynamiques spécifiques pour les populations associées aux zones de reproduction des cinq régions considérées par le groupe de travail du CIEM pour le sud de l'Europe: France, Angleterre et Pays de Galles, Irlande et Irlande du Nord, Ecosse, Islande Sud-Ouest.

Le modèle est formulé dans le cadre des Modèles Hiérarchiques Bayesiens (MHB) (Encadré 1). Ce cadre de modélisation permet de lever certains verrous méthodologiques de la modélisation intégrée des cycles de vie (Parent et Rivot, 2012). Il distingue explicitement les processus écologiques des processus d'observation, et permet ainsi de séparer les sources de variabilité et d'incertitude associées. De multiples éléments de complexité peuvent être représentés dans les processus écologiques comme les emboîtements d'échelles (e.g. populations/ensembles de populations ; court terme/long terme), les relations de dépendance temporelle (dynamiques) et/ou spatiales ainsi que les différentes sources de variabilité et de stochasticité associées. L'explicitation des modèles d'observation facilite l'intégration de sources de données de nature et de qualité hétérogène associées à différents niveaux et échelles dans le modèle. Considérés dans un cadre d'inférence statistique Bayésienne, les MHB permettent d'intégrer de la connaissance d'expert sous la forme de distributions *a priori*. Le cadre Bayésien offre aussi une cohérence méthodologique pour propager les sources d'incertitudes issues de la phase d'inférence statistique vers les diagnostics et les prédictions servant de base pour l'aide à la décision pour la gestion.

La variabilité des abondances de saumons à différents stades est représentée via un modèle de cycle de vie (Figure 2). Le nombre d'œufs déposés chaque année est déduit du nombre de femelles qui survivent jusqu'à la reproduction. La transition de l'œuf au smolt est représentée modélisée sans considérer les stades juvéniles intermédiaires. Les smolts rejoignent la mer après une ou plusieurs années passées en mer en fonction des régions (par exemple 1 ou 2 ans en France, mais 2 à 4 ans en Ecosse). La transition du smolt à l'adulte résulte de la combinaison de la mortalité naturelle, de la maturation sexuelle à différents âge de mer et de la mortalité par pêche. Les post-smolts survivants

au stade PFA (au 1er janvier du premier hiver de mer, avant toute forme d'exploitation) mûrent après le premier ou le second hiver passé en mer. La mortalité par pêche est représentée selon une séquence de pêcheries le long des routes de migrations : pêcheries en mer au large des îles Féroé et du Groenland, et pêcheries plus locales en zone côtière, estuarienne ou en rivière.

La plupart des paramètres régissant cette dynamique spatio-temporelle du cycle de vie varient en fonction des régions et du temps. On s'intéresse particulièrement à la variabilité interannuelle de la survie des post-smolts pendant les premiers mois en mer, et à la probabilité de mûrir dès le premier hiver de mer. La structure hiérarchique du modèle permet de quantifier les parts de variabilité synchrone et asynchrone entre les 5 régions de l'assemblage sud-européen. On peut ainsi tester l'hypothèse d'une empreinte des grands changements écosystémiques impactant simultanément des populations se reproduisant dans des rivières distantes mais partageant un même environnement marin.

Le modèle assimile des séries de données spécifiques à chaque région, préalablement compilées par le groupe de travail du CIEM sur le saumon de l'Atlantique nord, ainsi que de la connaissance d'expert introduite sous la forme de distributions a priori informatives (Encadré 1). Les sources d'informations principales sont des séries temporelles de données de plus de 40 ans (série 1971-2012) disponibles pour chacune des 5 régions et portant sur : 1) les captures en mer des pêcheries des îles Féroé et du Groenland ; 2) des captures réalisées en zone côtières/estuarienne ou en rivière. L'incertitude associée aux captures côtières et en rivière est explicitement considérée dans le modèle au travers de celle des taux de déclaration des captures et des taux d'exploitation associés. Des distributions a priori issues d'expertise (enquête halieutique, expertise locale) sont utilisées pour les taux de déclaration et les taux d'exploitation.

Résultats

Un déclin généralisé de l'abondance

Le modèle permet de reconstruire les séries d'abondance de saumon à divers stades de développement et pour toutes les régions. Les abondances diffèrent grandement entre les régions (Figure 3) : l'Ecosse et l'Irlande représentent en moyenne presque 80% de l'abondance totale du

complexe de populations sud-européen. Les proportions relatives des différentes régions restent constantes au cours de la série. A l'exception de l'Islande, les abondances ont fortement chuté pour toutes les régions, avec une réduction d'un facteur 5 entre le début des années 1970 et 2012.

Des fluctuations synchrones de la survie marine et de la probabilité de mûrir dès le 1er hiver

Les estimations de la survie marine de post-smolts (entre les stades smolt et PFA) varient entre 5 et 15% en fonction des années et des régions, à l'exception de l'Irlande pour qui la survie varie avec une amplitude beaucoup plus importante entre 2 et 38% (Figure 4). Les variations de la survie marine sont largement synchrones entre les régions : la composante commune du signal explique en moyenne environ 50% de la variabilité totale. La synchronie est surtout visible entre la France, l'Angleterre, l'Ecosse et l'Irlande. Les résultats montrent une chute marquée de la survie entre la fin des années 1980 et le début des années 1990.

Les 5 régions montrent des probabilités de maturation dès le premier hiver assez différentes (Figure 4), avec des valeurs plus faibles pour l'Ecosse et l'Angleterre (0.49 et 0.58, respectivement), et plus importantes pour la France, l'Islande et l'Irlande (0.72, 0.79 et 0.86, respectivement). Les variations de la probabilité de maturation semblent moins synchrones entre régions que celles de la survie marine. La tendance commune montre une croissance entre 1972 et le début des années 2000, suivie par une légère décroissance. L'Angleterre, l'Ecosse et l'Islande semblent suivre cette tendance commune, alors que l'Irlande et la France s'en détachent. L'Irlande montre une probabilité de maturation stable au cours de la série. Concernant les populations françaises, la probabilité de maturation est restée à peu près stable à un niveau assez élevé jusqu'au début des années 1990 et semble montrer une tendance à la baisse depuis.

Conclusions

L'approche développée dans ces travaux contribue à la fois à l'objectif d'aide à la gestion des modèles PFA développés par le groupe de travail du CIEM sur le saumon de l'Atlantique nord et à la compréhension des facteurs de contrôle de la dynamique des populations à l'échelle de l'ensemble des populations se reproduisant dans la partie sud de la façade ouest-européenne. La modélisation intégrée du cycle de vie par une approche hiérarchique Bayésienne facilite l'intégration de

connaissances biologiques et écologiques et permet d'extraire un signal intégré à partir d'information multiples et variées. L'échelle de travail permet d'identifier l'effet de facteurs de forçage globaux ou régionaux. Le modèle sépare l'impact relatif des variations des traits de vie (survie et probabilité de maturation) de celui des différentes formes d'exploitations par la pêche au cours du cycle. Les signaux synchrones sont dissociés des variations asynchrones entre les 5 régions (France, Angleterre, Irlande, Ecosse et Islande). L'hypothèse d'une réponse commune des populations de saumon à des changements écosystémiques touchant la phase marine du cycle de vie peut ainsi être testée.

Malgré la forte diminution des taux d'exploitation, suite à de nombreuses mesures de gestion limitant à la fois les pêcheries en plein mer et les pêcheries locales en estuaire (surtout dans les années 1990), les taux de retours des smolts dans leurs eaux d'origine ont fortement baissé entre le début des années 1970 et aujourd'hui. Une forte synchronie des variations interannuelles de la mortalité naturelle des post-smolts en mer et de l'âge de maturation est mise en évidence entre les cinq régions. Cela suggère une réponse des populations à des changements de l'environnement (biotique ou abiotique) intervenant pendant la phase marine et susceptible de synchroniser des populations se reproduisant dans les rivières distantes, mais partageant les mêmes fenêtres spatio-temporelles sur les zones de grossissement en mer. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse d'un mécanisme de contrôle de la survie marine par les conditions trophiques et/ou environnementales en mer, au travers d'une chaîne de type *bottom-up*, induisant des modifications de l'abondance ou de la disponibilité des ressources trophiques pour le saumon.

Perspectives

Ces travaux ont ouvert de nombreuses perspectives de recherche en terme i) d'amélioration de la compréhension des mécanismes de contrôle de la dynamique des populations de saumon, et ii) d'utilisation des modèles comme outil d'aide à la décision pour l'évaluation des stocks et la gestion au sein du groupe de travail du CIEM sur le saumon de l'Atlantique nord. Sans remettre en cause la structure du modèle, l'extension de l'approche aux autres assemblages de populations de l'aire de distribution du saumon atlantique (assemblages nord-américain et nord-européen) apparaît comme un prolongement immédiat. Les modèles PFA développés pour ces assemblages ont une structuration spatiale en régions analogue au modèle développé pour l'assemblage sud-européen. L'analyse de la

synchronie entre régions au sein de ces trois grands assemblages, mais aussi entre les trois assemblages pourrait permettre de progresser encore dans l'identification des facteurs de forçage de la phase marine et des échelles associées.

En séparant les échelles spatiales globale vs régionale, le modèle offre aussi la possibilité d'explorer les corrélations entre les composantes synchrone et asynchrone de la variabilité des paramètres clé du cycle de vie et des facteurs environnementaux à ces différentes échelles.

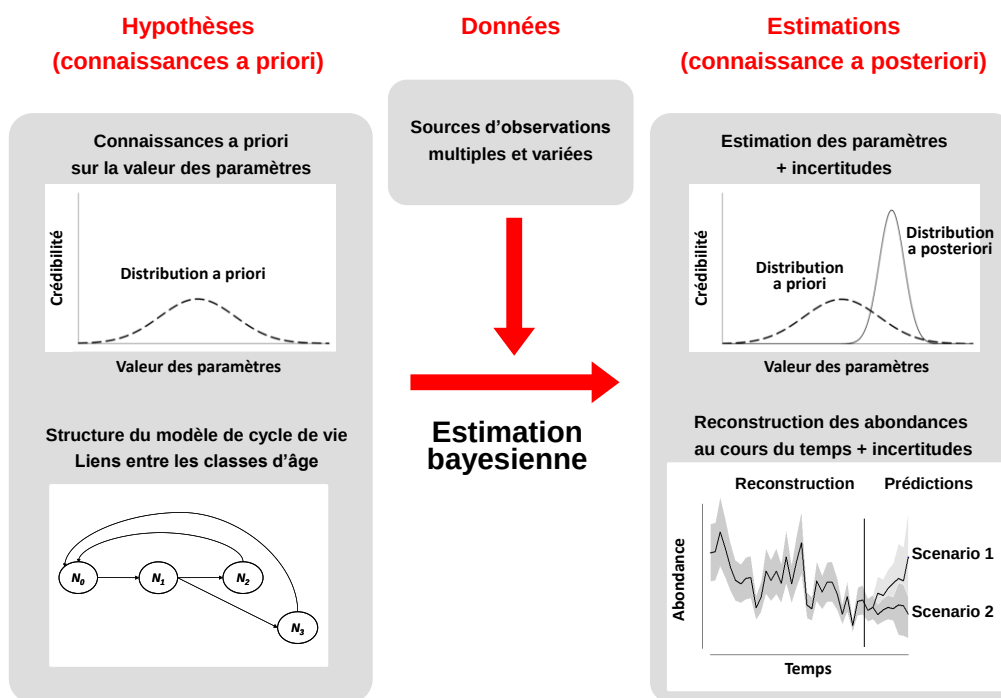
Enfin, les connaissances et les données accumulées sur la phase juvénile dulçaquicole du cycle sont nombreuses et méritent d'être intégrées dans le modèle. Des séries temporelles permettant de relier la dépose d'œufs annuelle à la production de smolts sont disponibles sur une petite trentaine de cours d'eau répartis sur l'aire de distribution du saumon (par exemple en France, de telles séries sont disponibles pour l'Oir (Manche), le Scorff (Morbihan) et la Bresle (Seine-maritime)). Ces données peuvent être analysées pour estimer la part relative de la survie densité indépendante et densité dépendante dans la transition œuf-smolt ainsi que sa variabilité inter-rivières. Plus généralement, un travail important reste à faire pour améliorer l'intégration de toutes les données disponibles à l'échelle des rivières dans une approche intégrée au niveau de larges assemblages de populations.

Références

- ICES WGNAS. (2014). Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 19–28 March 2014, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2014/ACOM:09. 433 pp.
- Massiot-Granier. (2014). Dynamique des populations de saumon atlantique (*Salmo salar*) à l'échelle de son aire de répartition. Séparer les différentes échelles dans les facteurs de forçage par une approche de modélisation hiérarchique Bayésienne. Thèse de doctorat d'Agrocampus Ouest, Mention Halieutique.
- Parent, E., & Rivot, E. (2012). Introduction to hierarchical bayesian modeling for ecological data. Chapman & Hall/CRC, 427 pp.
- Prévost, E., & Chaput, G. (2001). Stock, recruitment and reference points Assessment and management of Atlantic salmon (INRA Editions, Paris.). Prévost E. et Chaput, G. (Editors), 223 pp.

Encadré 1

Les Modèles Hiérarchiques Bayésiens



En reprenant les notations de Parent et Rivot (2012), dans le cadre des MHB, les paramètres (e.g., les grandeurs qui gouvernent la dynamique comme la survie, la fécondité etc...) et les états du système (e.g., les abondances d'un modèle de dynamique de population) sont considérés comme des variables aléatoires. La distribution a priori des paramètres synthétise la connaissance disponible avant toute observation (distributions plus ou moins informatives selon la connaissance disponible a priori pour chaque paramètre). La structure du modèle définit la distribution a priori des états du système avant de l'observer.

Grâce au théorème de Bayes, l'assimilation de l'ensemble des données modifie l'état de connaissance du système et se traduit par la mise à jour de la distribution *a priori* de toutes les variables aléatoires pour obtenir la distribution *a posteriori* des paramètres et des abondances au cours de la série chronologique historique étudiée. Les équations du modèle de dynamique de population permettent alors de prédire l'évolution des abondances (par exemple en fonction de plusieurs scénarios alternatifs de gestion de la pêche) tout en propageant l'incertitude issue de la phase de reconstruction historique.

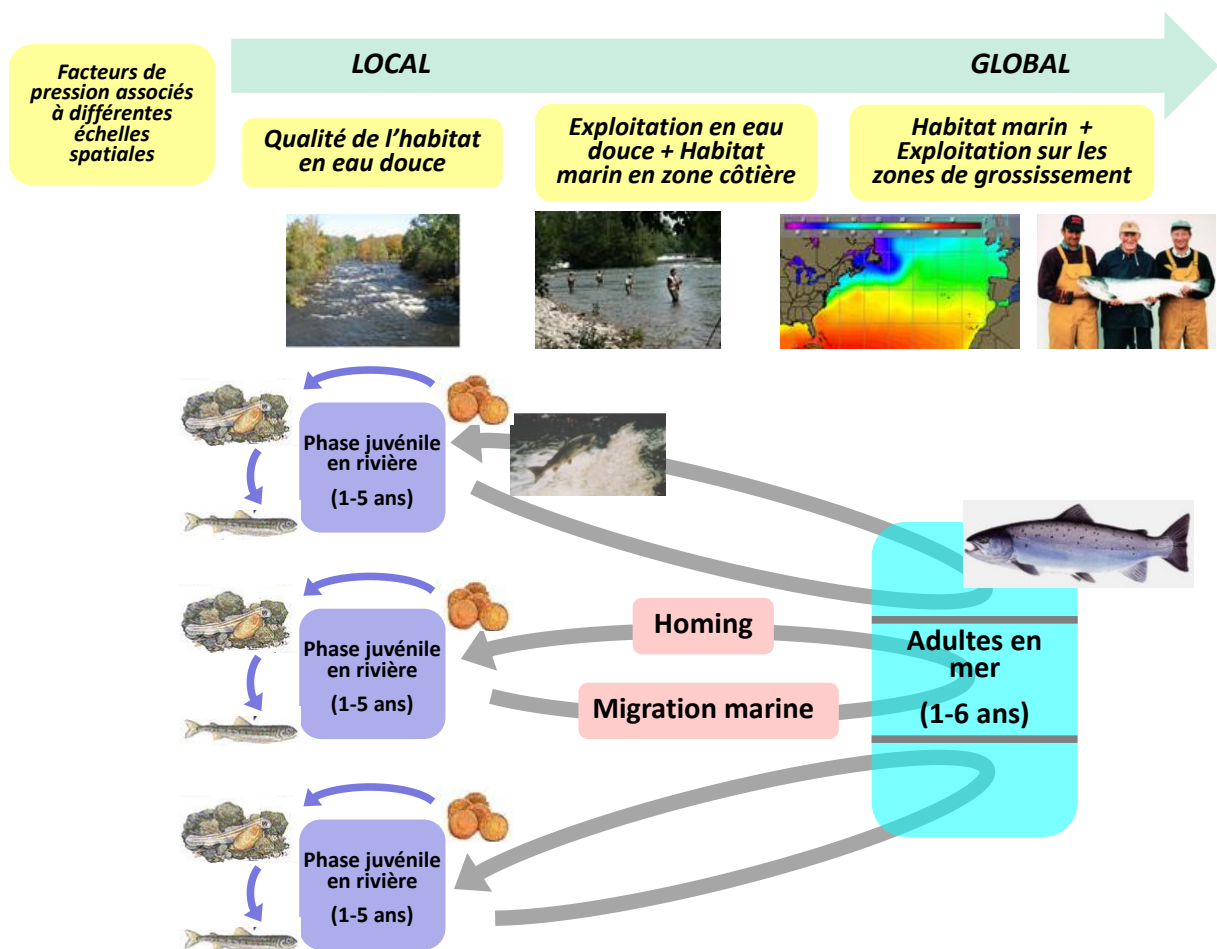


Fig. 1. Cycle de vie du Saumon atlantique et influence des différents facteurs de pression à différentes échelles spatiales. La reproduction a lieu dans les cours d'eau. Les populations associées à plusieurs cours d'eau partagent des zones de grossissement communes en haute mer.

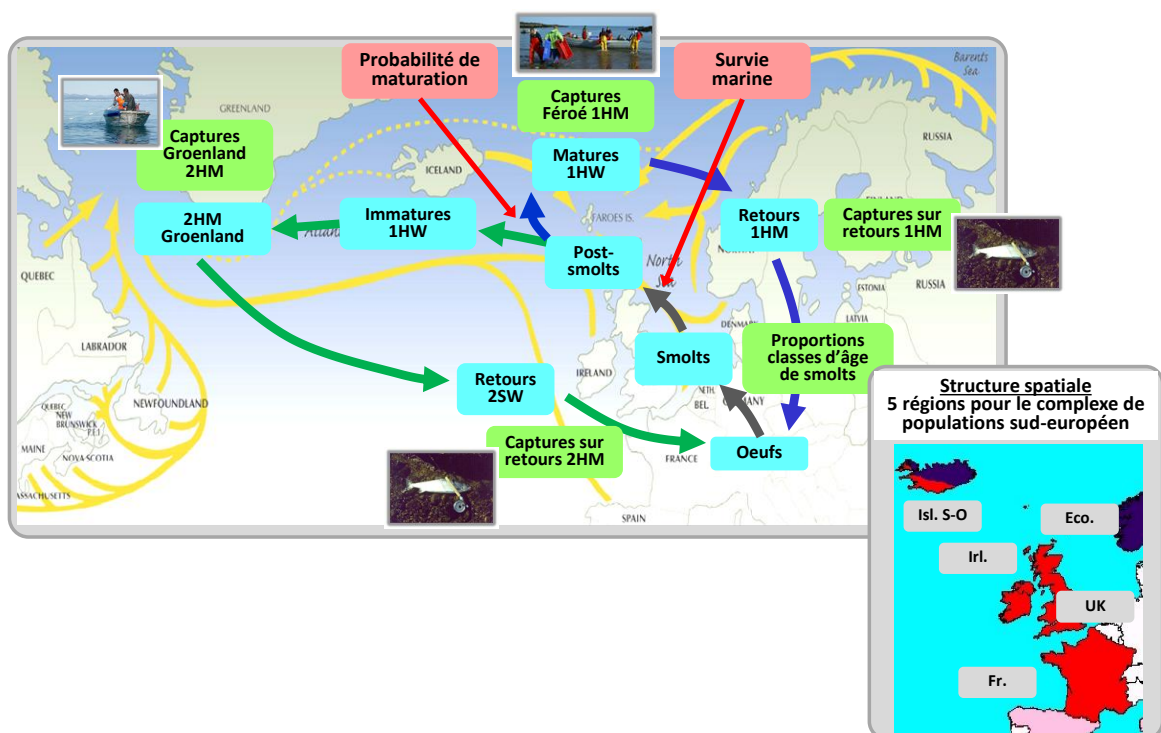


Fig. 2. Modèle de cycle de vie pour le saumon atlantique. Le modèle est structuré en âge et en stade (en bleu). Les données assimilées dans le modèle sont les séries (1971-2012) de captures en mer (Féroé et Groenland) et en rivières (sur les retours) pour les deux classes d'âge de mer (1HM et 2HM), ainsi que les proportions des différentes classes d'âge de smolts. L'échelle spatiale prend en compte les populations se reproduisant dans 5 régions : France, Angleterre Irlande (Irlande, Irlande du Nord Est et Ouest fusionnées), Ecosse (Est et Ouest fusionnées) et Islande Sud-Ouest.

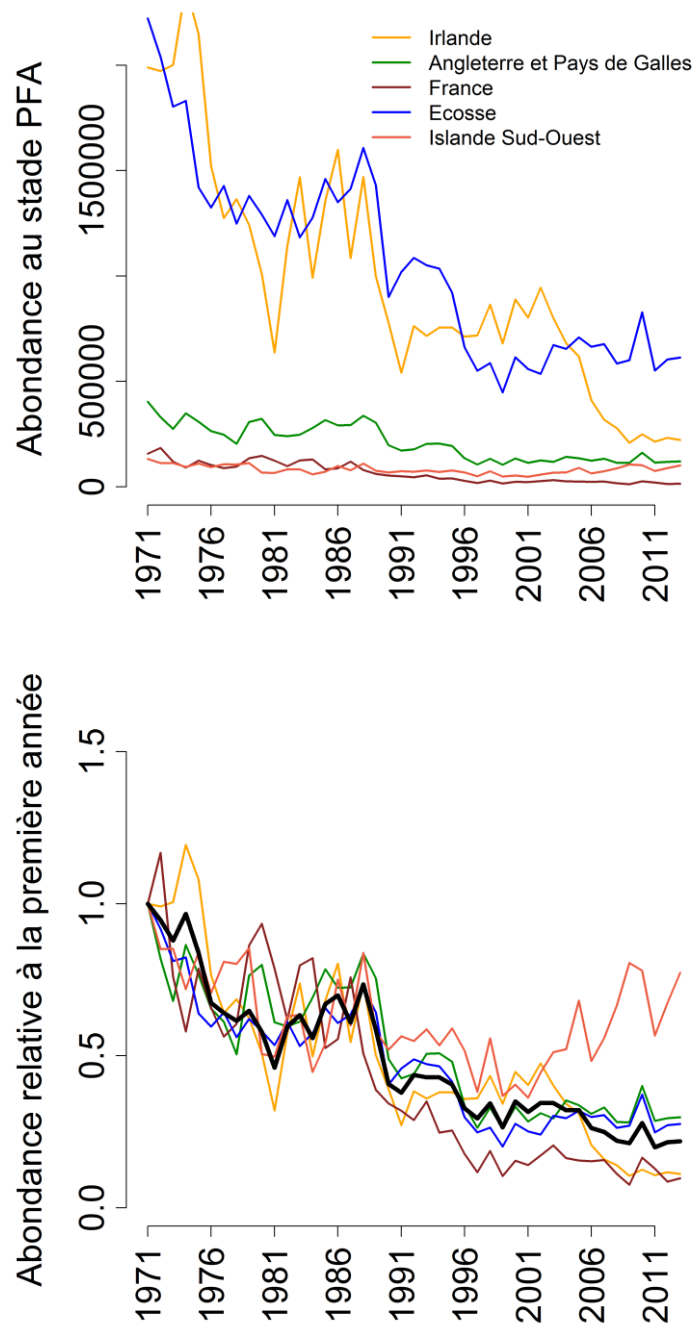


Fig. 3. Estimations (médianes des distributions *a posteriori* marginales) des abondances de post-smolts en mer au 1^{er} Janvier avant toute exploitation par la pêche (stade PFA) pour toutes les régions de l'assemblage de population sud-européen.

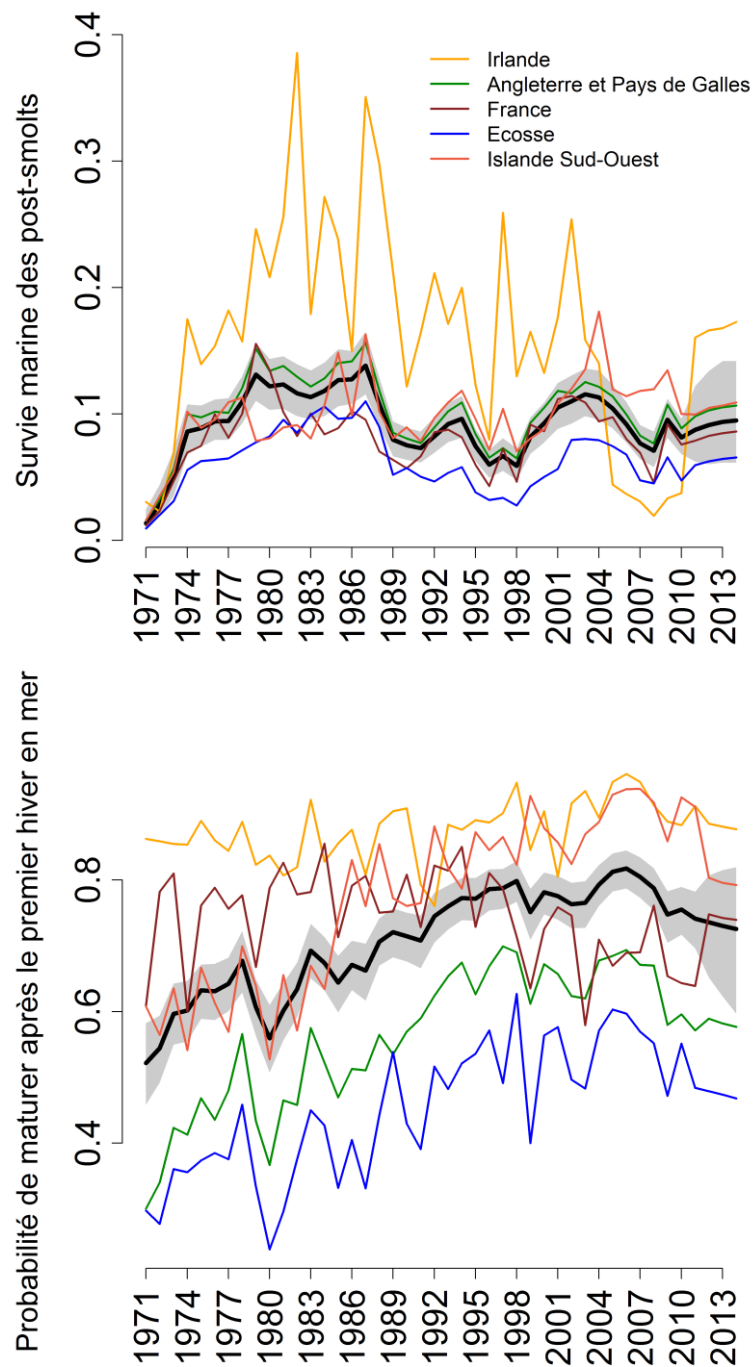


Fig. 4. Estimations (médianes des distributions *a posteriori* marginales) de la survie pendant les premiers mois de la phase marine (survie smolt → PFA) et de la probabilité de maturation après le premier hiver passé en mer. Le trait noir correspond à la composante synchrone entre les 5 régions (et son incertitude représentée par les quantiles 5% et 95% de la distribution *a posteriori*).