HAL
open science

Évaluation des effets des stratégies de dispersion sur la résilience et la persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique (Salmo salar). Résilience et persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique.

Mathieu Buoro, Amaïa Lamarins

To cite this version:

Mathieu Buoro, Amaïa Lamarins. Évaluation des effets des stratégies de dispersion sur la résilience et la persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique (Salmo salar). Résilience et persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique.. [Rapport de recherche] OFB; INRAE; Institut Agro - Agrocampus Ouest; UPPA. 2020. hal-03083949

HAL Id: hal-03083949

https://hal.science/hal-03083949v1

Submitted on 20 Dec 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.

Évaluation des effets des stratégies de dispersion sur la résilience et la persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique (*Salmo salar*)

Résilience et persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique

Rapport final

Mathieu BUORO[1,2] & Amaïa LAMARINS[1,2]

[1] ECOBIOP, INRAE/UPPA
[2] Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA

Droits d'usage : accès libre
Niveau géographique : national
Couverture géographique : France
Niveau de lecture : professionnels, experts

Avril 2020

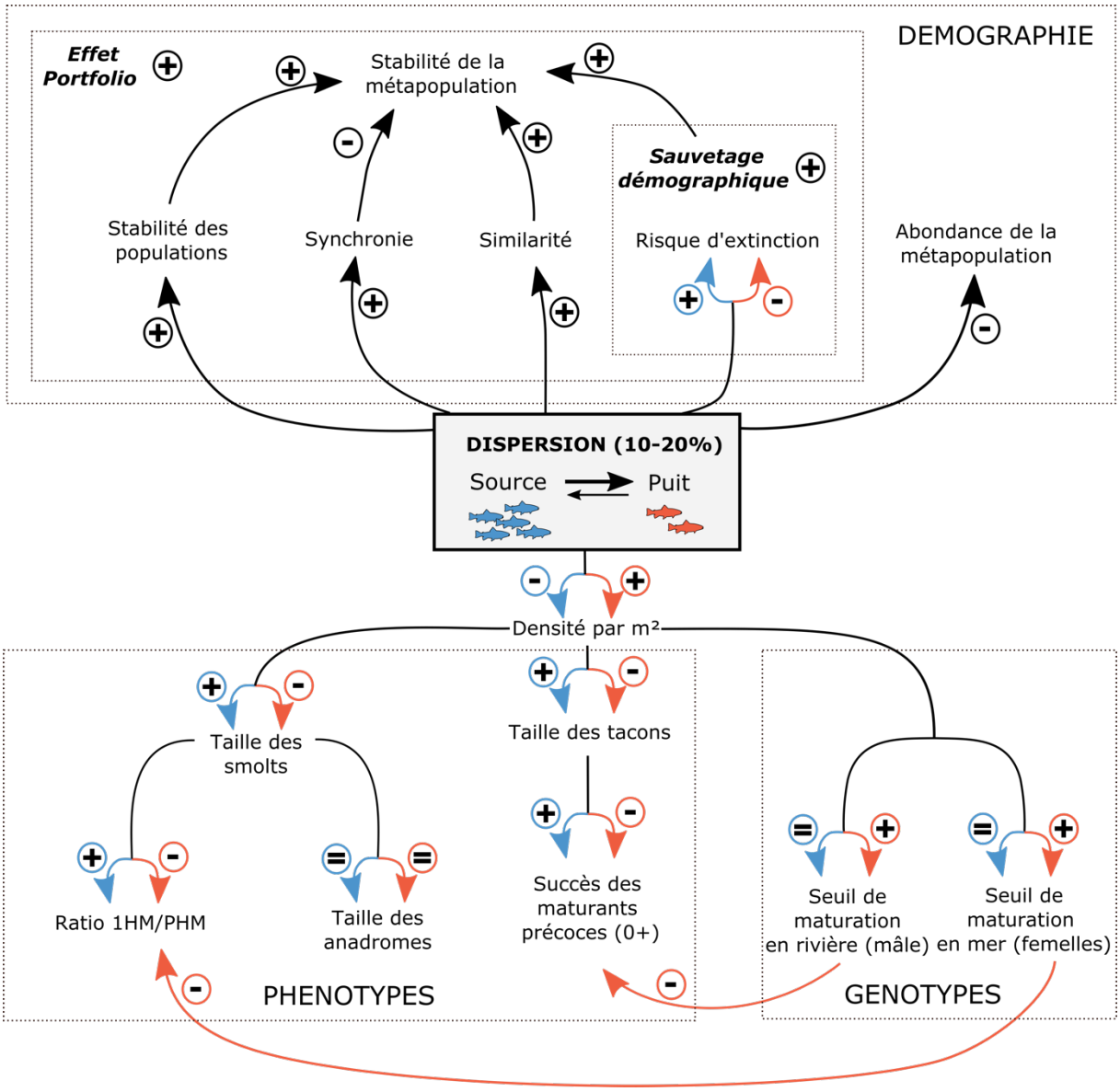
• AUTEURS

Mathieu BUORO, Chargé de recherche (INRAE), Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA, mathieu.buoro@inrae.fr
Amaïa LAMARINS, Doctorante (INRAE), Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA, amaia.lamarins@inrae.fr

• CONTRIBUTEURS

Stephanie Carlson, Professeure, Université de Californie, Berkeley.

Évaluation des effets des stratégies de dispersion sur la résilience et la persistance d'une métapopulation de saumon Atlantique (*Salmo salar*)



Synthèse des conséquences démographiques, phénotypiques et génétiques de la dispersion (taux de dispersion de 10-20%) entre populations de saumon atlantique. On distingue deux types de populations : les populations dites « puits » (en rouge) qui reçoivent plus d'individus qu'elles en émettent, et les populations « sources » (en bleu) qui émettent plus d'individus qu'elles en reçoivent. 1HM : 1 Hiver de mer / PHM : Plusieurs Hivers de Mer.

- **ÉVALUATION DES EFFETS DES STRATEGIES DE DISPERSION SUR LA RESILIENCE ET LA PERSISTANCE D'UNE METAPOPULATION DE SAUMON ATLANTIQUE (*SALMO SALAR*), MATHIEU BUORO**

- **RESUME**

Les perturbations environnementales, et en particulier les changements induits par l'homme tels que l'exploitation, la contamination, la fragmentation et le changement climatique (CC), affectent la stabilité des systèmes écologiques, et donc la durabilité des ressources. Cela est particulièrement important pour les écosystèmes aquatiques et leur diversité biologique qui fournissent des biens et services essentiels à la société, à l'économie et au bien-être humain. Les espèces de salmonidés font l'objet de nombreuses actions de gestion visant leur conservation. Il existe une forte demande, exprimée par une diversité d'organismes locaux à internationaux (comités de gestion locaux, agences régionales, ministères nationaux, organisations internationales), d'évaluer les conséquences des changements climatiques pour ces espèces par rapport aux objectifs contradictoires de conservation et d'exploitation. Cette question est particulièrement pressante pour les populations situées à la limite sud de leur aire de répartition, comme le saumon atlantique (*Salmo salar*) en France. Dans la perspective d'une préservation des populations de saumons face au changement climatique et anthropique, il est vital de mieux comprendre le rôle du fonctionnement en métapopulation sur ces populations. En effet, les populations de poissons sont rarement isolées. Il est fréquent que des individus d'une population donnée dispersent spatialement pour se reproduire dans d'autres populations. La structure génétique des populations françaises de saumons révèle des flux relativement importants entre des populations proches et localisées dans des zones géographiques aux caractéristiques proches. Ainsi, les populations de Bretagne, qui sont réparties sur plus de 400 km de côtes, sont peu différenciées génétiquement indiquant un fonctionnement en métapopulation. Pourtant, le fonctionnement en métapopulation et ses conséquences démogénétiques sur les populations aussi bien que pour leur gestion sont encore peu explorés. Ce projet a pour objectif le développement d'un simulateur de populations de saumon Atlantique dans un cadre métapopulationnel c'est-à-dire permettant des échanges d'individus entre populations. Nous évaluons alors le fonctionnement en métapopulation en fonction des flux migratoires et des caractéristiques des populations introduites dans le modèle. Puis, nous explorons comment un ensemble de populations diversifiées et interconnectées favorisent la résilience et la persistance des populations en constituant un réseau d'adaptation. Enfin, nous évaluons les conséquences phénotypiques et génétiques de ces flux entre populations.

- **MOTS CLES (THEMATIQUE ET GEOGRAPHIQUE)**

Saumon Atlantique, changement climatique, adaptation, dispersion, métapopulation,

gestion, exploitation, France, Bretagne.

SOMMAIRE

I. CONTEXTE 6

II. ÉTAT DE L'ART : L'APPROCHE PORTFOLIO POUR LA CONSERVATION ET LA GESTION DES POPULATIONS EXPLOITEES 7

III. METHODOLOGIE 9

III.1. MODELISATION DES POPULATIONS DE SAUMONS 9
III.2. MODELISATION DE LA DISPERSION 10
III.3. MODELISATION DE LA METAPOPULATION DE SAUMONS EN BRETAGNE 11
III.4. MESURE DE LA STABILITE ET PERSISTANCE DE LA METAPOPULATION 12

IV. PRINCIPAUX ACQUIS 13

IV.1. CONSEQUENCES DEMOGRAPHIQUES, PHENOTYPIQUES ET GENETIQUES DE LA DISPERSION 13
IV.2. CONSEQUENCES POUR LA GESTION 17

V. LIMITES DE L'UTILISATION ET PERSPECTIVES D'AMÉLIORATIONS OPÉRATIONNELLES 18

V.1. VARIABILITES TEMPORELLE, SPATIALE ET INDIVIDUELLE DE LA DISPERSION 18
V.2. ROLE DE LA DIVERSITE ET DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES 18

VI. POUR EN SAVOIR PLUS 19

VII. BIBLIOGRAPHIE 19

I. Contexte

Il existe une forte demande, exprimée par une diversité d'organismes locaux à internationaux (comités de gestion locaux, agences régionales, ministères nationaux, organisations internationales), d'évaluer les conséquences des changements climatiques (CC) pour des espèces exploitées par rapport aux objectifs contradictoires de conservation et d'exploitation. Cette question est particulièrement pressante pour les populations situées à la limite sud de leur aire de répartition, comme le saumon atlantique en France, espèce emblématique à fort enjeu économique qui peut générer des conflits entre acteurs. Le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) est reconnu patrimoine naturel remarquable fragilisé par l'action de l'homme par l'UE (inscription aux annexes II et V de la directive "Habitats", réseau Natura 2000) et est classé comme "quasi-menacée" en France par l'Union Internationale de Conservation de la Nature (UICN). Au niveau international, l'espèce est sous étroite surveillance du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) regroupant des experts scientifiques de tous les pays de l'aire de distribution de l'espèce, qui évaluent chaque année le statut des populations à l'échelle des deux rives de l'Atlantique Nord. En France, le saumon Atlantique fait également l'objet, pour chaque bassin hydrographique, d'un PLAGEPOMI (Plan de gestion des poissons migrateurs) qui définit des mesures utiles à la conservation et la régulation des usages. C'est une espèce emblématique qui subit la pression des activités humaines (exploitation, réduction de son habitat et de la continuité écologique). C'est un poisson pœcilotherme (i.e. animal à sang froid) d'eau froide et la France se situe en marge sud de son aire de répartition. Combiné avec son statut précaire, ceci le place parmi les espèces dont la conservation est potentiellement menacée par le CC à venir en France. Elle est en effet en fort déclin depuis plusieurs décennies dans sa zone de répartition. Les zones où cette espèce est toujours présente naturellement ont donc une responsabilité particulière dans la préservation de cet élément remarquable de la biodiversité.

La compréhension des facteurs de stabilité écologique est nécessaire pour mieux apprécier la réaction des populations aux changements environnementaux et définir des pratiques de gestion durable qui favorisent leur conservation et leur résilience. La résilience des espèces aux changements environnementaux est fortement liée à leur capacité d'adaptation via des processus éco-évolutifs (Reed et al., 2011). Les processus éco-évolutifs comprennent les processus d'acclimatation (plasticité phénotypique) et l'évolution génétique par sélection naturelle (adaptation génétique ; Brandon, 2014 ; Ghalambor et al., 2007). La dispersion, qu'elle soit spatiale ou temporelle, peut également favoriser les réactions des espèces aux changements environnementaux en répartissant le risque d'échec de la reproduction (Buoro et Carlson, 2014). Or la structure génétique des populations françaises de saumon Atlantique révèle des flux relativement importants entre des populations proches et localisées dans des zones géographiques aux caractéristiques proches. Ainsi, les populations de Bretagne, qui sont réparties sur plus de 400 km de côtes, sont peu différenciées génétiquement indiquant un fonctionnement en métapopulation. A l'opposé, les différentiations sont plus fortes dans le système Adour dans le Sud-ouest de la France suggérant des flux migratoires limités. Pourtant, le fonctionnement en métapopulation des saumons et ses conséquences restent largement inconnus et non pris en compte par les gestionnaires (Schtickzelle & Quinn 2007 ; Johnson et al. 2012). Cela vient du fait que le type de structure métapopulationnel ainsi que l'amplitude des flux migratoires restent encore inconnus en milieu naturel. Dans ce projet, nous proposons de simuler une metapopulation de

saumon Atlantique afin de révéler les effets potentiels de la dispersion sur la résilience et la persistance des populations de saumon atlantique.

II. État de l'art : l'approche portfolio pour la conservation et la gestion des populations exploitées

L'un des principes majeurs en écologie et conservation est que la diversité biologique stabilise les processus écosystémiques et les services qu'ils fournissent à la société. Il est devenu un argument courant en faveur de la conservation de la biodiversité (Schindler *et al.* 2010). L'approche *Portfolio* (ou portefeuille) fait l'objet d'un intérêt grandissant dans la prise de décisions en matière de conservation pour favoriser la résilience des populations face aux perturbations environnementales et assurer la stabilité des populations ainsi que la soutenabilité de leur exploitation (Anderson *et al*. 2015 ; DuFour *et al.* 2015 ; Hobbs *et al*. 2017). L'*effet portfolio* (ci-après "EP") décrit comment la diversité entre les populations et au sein des populations peut accroître la stabilité temporelle d'un complexe de populations (Fig. 1) (Carlson & Satterthwaite 2011 ; Satterthwaite & Carlson 2015). On peut ainsi penser au saumon atlantique, une ressource importante à l'échelle locale, nationale et mondiale, dans le contexte *Portfolio*. Plus précisément, un cours d'eau abritant une population de saumon peut être considéré comme un actif d'un portefeuille constitué d'un ensemble de populations interconnectées (c.-à-d. une métapopulation). Si les populations réagissent différemment à la variabilité environnementale, la métapopulation peut alors connaître une variabilité réduite, incluant un risque réduit d'effondrement ou de déclin (figure 1). L'EP dépend étroitement de deux processus : la *connectivité* entre les populations (Anderson *et al.* 2013 ; Braun *et al*. 2016) et la *diversité des réponses* des populations à l'environnement (ou *biocomplexité* ; Elmqvist *et al.* 2003).

La *connectivité* entre les populations – via la dispersion spatiale - est particulièrement intéressante pour les gestionnaires qui cherchent à maintenir l'exploitation tout en assurant la conservation et la durabilité des ressources naturelles. La dispersion a des conséquences importantes et souvent négligées en termes de diversité génétique (flux génétique), de démographie et de gestion (Buoro & Carlson 2014 ; Carlson *et al.* 2014). Il peut ainsi être trompeur de relier l'abondance d'une population aux seules caractéristiques locales de sa démographie et de ses habitats, sans tenir compte des effets des dynamiques de dispersion et de métapopulation (Rieman & Dunham 2000). Les études, et les mesures de conservation et de gestion, ne doivent donc pas se limiter à des populations spécifiques, mais doivent tenir compte de l'ensemble des habitats et des populations qui entretiennent et constituent une métapopulation viable. Malheureusement, bien qu'il soit important pour un gestionnaire de connaître la structure et le fonctionnement de la métapopulation à laquelle les populations se rattachent, la quantification de la connectivité par la dispersion (direction et force) entre les populations de poissons est encore difficile. La structure de la métapopulation, sa contribution à la dynamique des populations locales et ses impacts à long terme demeurent largement inconnus.

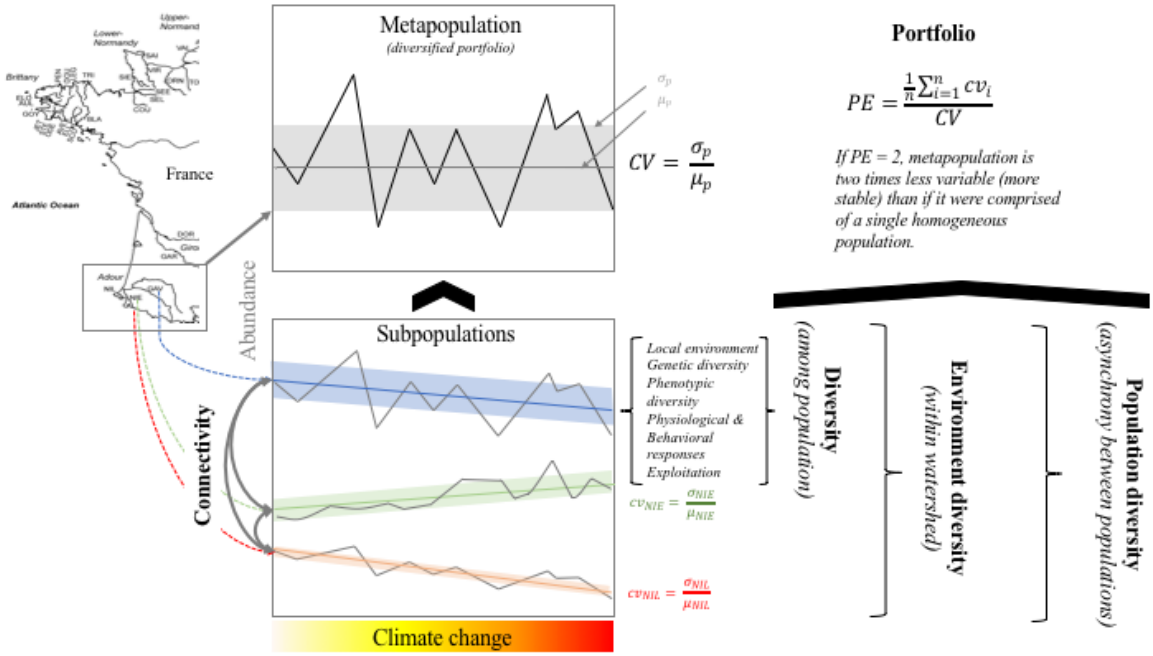


Figure 1 : Illustration hypothétique des dynamiques temporelles d'une métapopulation (e.g. bassin Adour et petites rivières côtières) et de trois populations de saumon atlantique (rivières) du système Adour (Pyrénées atlantiques, France). Le paramètre EP (PE sur le schéma) mesure l'augmentation de la stabilité due à la diversité des populations au sein d'une métapopulation, un ensemble de populations interconnectées. Les populations se caractérisent par la diversité de leur cycle biologique, et elles connaissent des conditions environnementales locales diverses qui entraînent une diversité de réactions. Inspiré de Anderson *et al.* (2013).

Le deuxième déterminant important de l'EP est la *diversité des réponses*, c'est-à-dire les différentes réponses des populations aux conditions environnementales contribuant à générer une métapopulation stabilisée et à augmenter sa résilience (Schindler *et al.* 2010). Cette diversité des réponses résulte de la diversité des conditions environnementales vécues par les populations (effet Moran) et/ou du cycle biologique et de la diversité génétique des populations en raison de l'adaptation aux conditions environnementales locales (Figure 1). Parce qu'un groupe de populations interconnectées peut exister sur une grande superficie, les populations peuvent connaître une plus grande diversité de conditions environnementales qu'une population individuelle. De plus, la diversité des caractéristiques du cycle biologique d'une population à l'autre peut faire en sorte que les populations réagissent différemment aux mêmes forces environnementales, en exposant une grande diversité de phénotypes à la sélection dans de nouvelles conditions environnementales. Ce niveau de diversité résulte de variations interindividuelles dues à des caractéristiques génétiques, physiologiques (e.g. stratégie d'allocation d'énergie) ou comportementales permettant de réagir aux changements environnementaux par la plasticité ou l'adaptation génétique. Dans l'ensemble, cette diversité de réponses devrait générer de l'asynchronie entre les populations et ainsi constituer des réseaux d'adaptation (Webster *et al*. 2017), maximisant la capacité d'adaptation des espèces et l'EP. En revanche un fort degré de connectivité entre populations (par exemple renforcé par du repeuplement) pourrait contrer ces effets et conduire à une homogénéisation (génétique et phénotypique) des populations réduisant de ce fait l'EP (Bonte & Bafort 2018). Il est donc essentiel d'étudier la contribution relative de ces mécanismes dans un système dynamique de populations

spatialisé pour mieux comprendre les approches de gestion écologique qui peuvent favoriser la stabilisation des EP (Anderson *et al*. 2013) et la résilience des ressources naturelles.

In fine, la diversité des réponses et la connectivité entre populations vont fortement conditionner le maintien de petites populations (sauvetage démographique), tout comme de la diversité phénotypique et génotypique (sauvetage génétique et évolutifs), fondement des réponses adaptatives face aux perturbations (Bell et Gonzalez 2001, Carlson et al. 2014). Il est donc nécessaire de ne plus considérer les populations locales comme des systèmes fermés, isolés du système qui les entretient, et reconnaitre que les dynamiques locales peuvent être fortement influencées à la fois par les conditions locales (environnement, pressions de sélection…) et la dynamique régionale de la métapopulation (e.g. échelle du bassin) voir au-delà (e.g. plusieurs bassins interconnectés). Pour autant, le fonctionnement en métapopulation reste largement inconnu et non pris en compte par les gestionnaires. Pour lever ce verrou il est donc nécessaire de montrer les conséquences potentielles de ce fonctionnement pour l'adaptation du saumon face au CC, aussi bien que pour la conservation et la gestion. Ce projet constitue une première étape pour relever ce défi.

III. Méthodologie

L'identification de la structure et fonctionnement en métapopulation dans les populations naturelles de saumon reste un défi. Elle requiert de connaître le flux d'individus entre les populations et donc l'origine spatiale des adultes anadromes lors de leur retour en rivière. Ces informations n'étant pas disponibles à l'heure actuelle, nous avons opté pour des expérimentations virtuelles. Les expériences virtuelles sont un outil puissant et le seul moyen de simuler le fonctionnement d'un système biologique complexe, de projeter à long terme les impacts des perturbations environnementales et de fournir ensuite une aide précieuse à la décision sans affecter les organismes vulnérables tel que le saumon. Il permet d'explorer divers scénarios (CC et gestion des pêches), y compris ceux qui n'ont pas été observés dans le passé (comme les scenarios de changement climatique), et dont les échelles spatio-temporelles (par exemple la métapopulation) sont difficile à évaluer dans la nature. L'outil de simulation numérique a ainsi été utilisé pour conduire des expérimentations virtuelles combinant flux entre populations, changement climatique et exploitation par la pêche.

III.1. Modélisation des populations de saumons

L'UMR INRAE-UPPA Ecobiop a développé, dans le cadre du pôle migrateurs amphihalins un modèle de simulation de population de sauvage de Saumon atlantique dédié à l'étude des effets du changement climatique sur cette espèce, dénommé IBASAM (Individual BAsed SAlmon Model ; Piou & Prévost 2012, 2013, Piou et al., 2015). Il s'agit d'un modèle informatique dont le code est ouvert et disponible (https://github.com/Ibasam/). Ce modèle est dit individu-centré car chaque individu d'une population est représenté explicitement et suivi au cours de sa vie depuis sa naissance jusqu'à sa mort, en incluant sa reproduction pour le passage de témoin entre les générations. C'est un modèle complexe qui intègre beaucoup de connaissances disponibles, ainsi que des hypothèses, sur la biologie et l'écologie de

cette espèce. IBASAM est un outil cohésif et novateur pour évaluer l'effet des facteurs de stress potentiels sur la démographie évolutive du saumon atlantique. Il comprend une structure démogénétique couplée à la représentation explicite de la variabilité individuelle et des cycles biologiques complexes. Dans ce projet, nous avons étendu IBASAM dans un cadre métapopulationnel (MetaIBASAM) en ajoutant un sous-modèle de dispersion pour connecter plusieurs populations entre elles (figure 2). Ce travail a débuté en 2017 en collaboration avec Cyril Piou (CIRAD) et son développement est poursuivi avec ce projet. Le code du modèle est disponible et ouvert (https://github.com/Ibasam/MetaIBASAM).

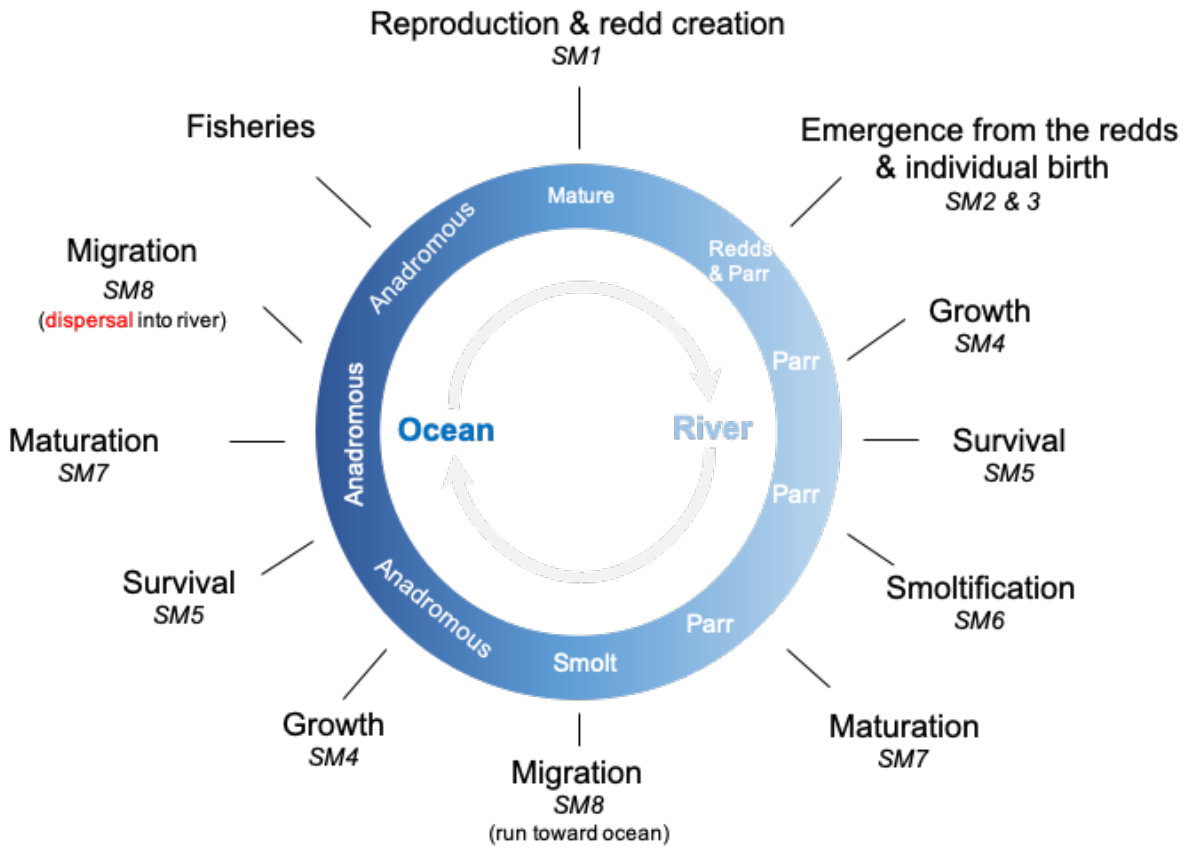


Figure 2 : Représentation schématique du modèle IBASAM intégrant différents modules correspondant aux différentes étapes du cycle biologique de l'espèce. Chaque module se caractérise par un ou plusieurs processus éco-évolutifs et les mécanismes associés. L'extension de IBASAM dans un cadre métapopulationnel a été réalisé via l'incorporation du processus de dispersion (en rouge) dans le module de migration SM8.

III.2. Modélisation de la dispersion

Nous avons évalué plusieurs scénarios de dispersion (structure de métapopulation) correspondant à des taux de philopatrie (i.e. retour dans leur rivière natale aussi appelé « homing ») de 100% (i.e. pas de dispersion, populations indépendantes) à 0%. Autrement dit, de 100% à 0% des adultes anadromes tendent à retourner dans leur rivière natale. Les autres individus (de 0 à 100% donc) dispersent alors vers les autres populations. Le choix de la population de destination est fonction de la distance à la rivière natale et de l'aire de production disponible de la rivière d'accueil. Ainsi les adultes « dispersants » tendent à migrer vers des rivières proches de leur

rivière natale et les rivières les plus importantes (i.e. Débit plus important et effectifs de juvéniles plus importants) tendent à être plus attractives (Keefer & Caudill 2014).

III.3. Modélisation de la métapopulation de saumons en Bretagne

Nous avons choisi de représenter 15 populations de saumons qui constituent la métapopulation de Bretagne (Perrier et al. 2011, Figure 3). Il est important de noter que notre simulateur ne prétend pas représenter fidèlement les populations en question (les données et connaissances disponibles n'étant pas suffisantes à ce jour), mais plutôt de s'inspirer de celles-ci et des informations disponibles pour nos simulations. Ainsi, les processus et mécanismes éco-évolutifs ainsi que les paramètres qui régissent la dynamique des populations sont identiques à ceux du Scorff. Par exemple, les processus de smoltification et de maturation sont identiques pour chaque population. Autrement dit, un individu d'une taille donnée aura à l'initialisation la même probabilité de migrer (ou maturer le cas échéant) quelle que soit sa rivière d'origine.

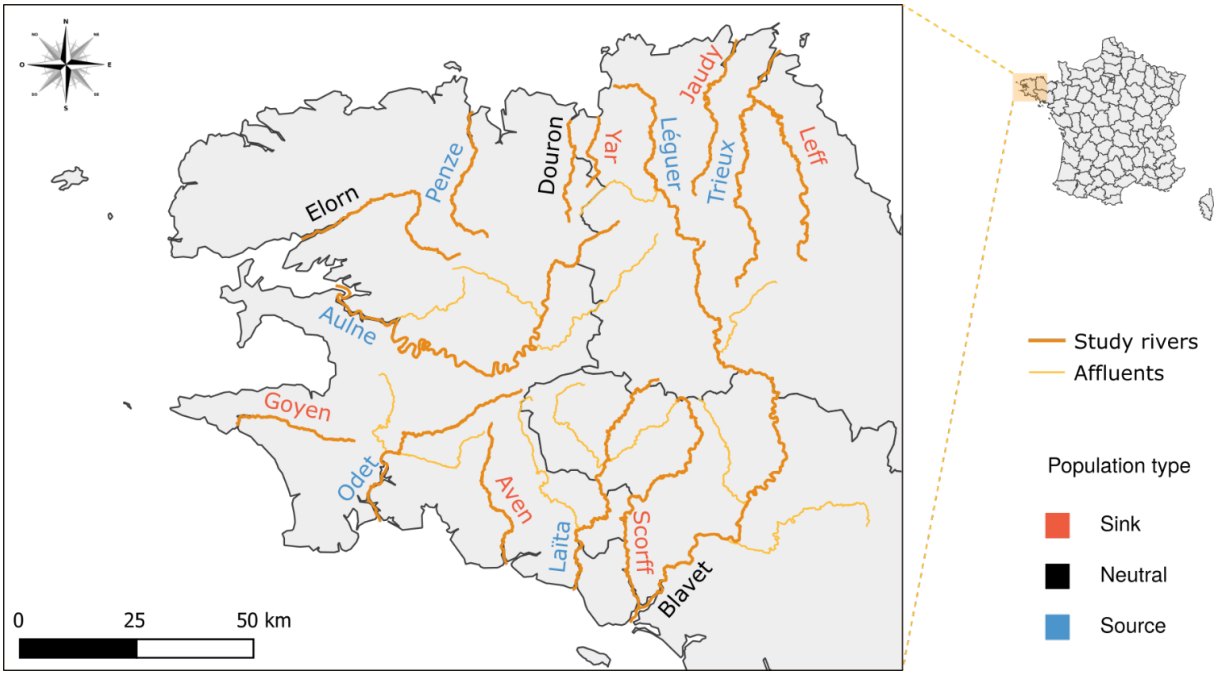


Figure 3 : Carte des populations simulées dans les rivières bretonnes. Le type de chaque population a été défini en fonction du ratio Immigrants/Emigrants issu des simulations (puits en rouge, neutre en noir et source en bleu).

Toutefois, les données chronologiques à long terme collectées par l'INRAE au sein de l'ORE-DiaPFC (https://www6.inra.fr/diapfc) et ses partenaires (Fédérations de pêches, Bretagne Grand Migrateurs), ont permis de caractériser et différencier la dynamique de chaque population dans notre modèle. Nous avons par exemple utilisé les paramètres de stock-recrutement estimés par le projet Renosaum du pôle migrateur amphihalins (C. Lebot, com. perso. ; Figure 4) et l'aire de production de juvéniles.

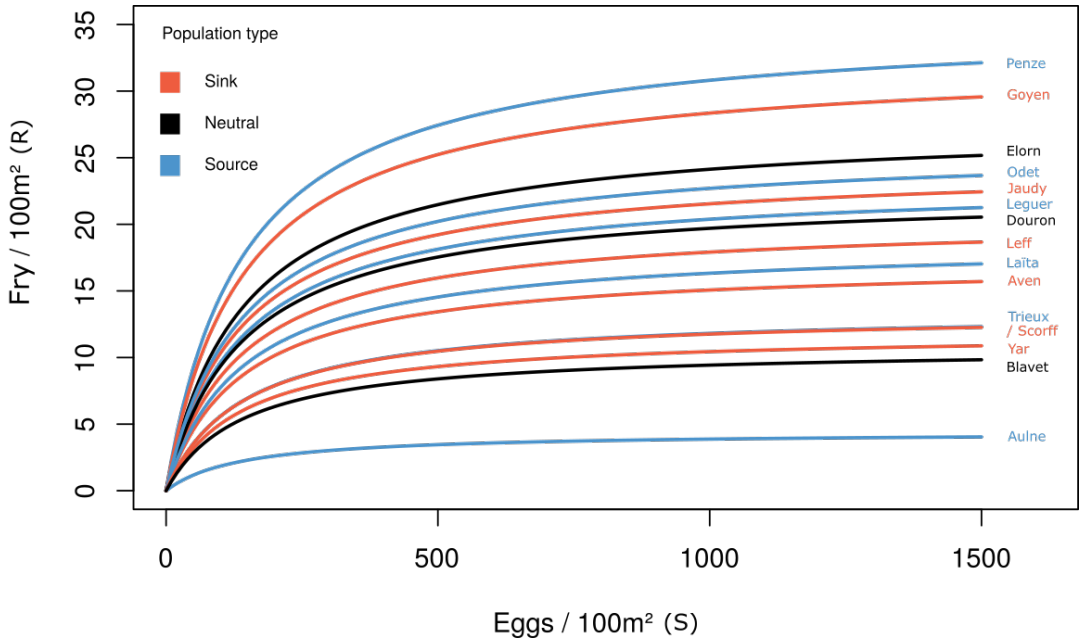


Figure 4 : Relations stock-recrutement estimées pour chaque population simulée. Les paramètres estimés sont issus du Projet RENOSAUM. Chaque type de population (puits en rouge, neutre en noir et source en bleu) sont représentés (basé sur nos simulations).

III.4. Mesure de la stabilité et persistance de la metapopulation

Pour chaque scenario de dispersion, nous avons simulé la dynamique des populations sur 50 ans en conservant des conditions environnementales (régimes hydrauliques et thermiques) similaires entre rivières. Nous avons évalué la stabilité de la métapopulation via l'effet portfolio (PE ; Figure 5) déduite de la relation moyenne-variance des abondances des populations considérées. Le PE est calculé comme le ratio de la variance observée de la métapopulation (somme des populations) et de la variance attendue si la metapopulation se comportait comme une unique population. Ainsi un PE > 1 indique que la métapopulation est plus stable qu'attendue, alors que si PE=1 la métapopulation se comporte comme une unique population. PE peut être <1 si le fonctionnement en metapopulation exacerbe la variabilité. Cela peut se produire lorsqu'il existe une forte synchronie entre les dynamiques des populations.

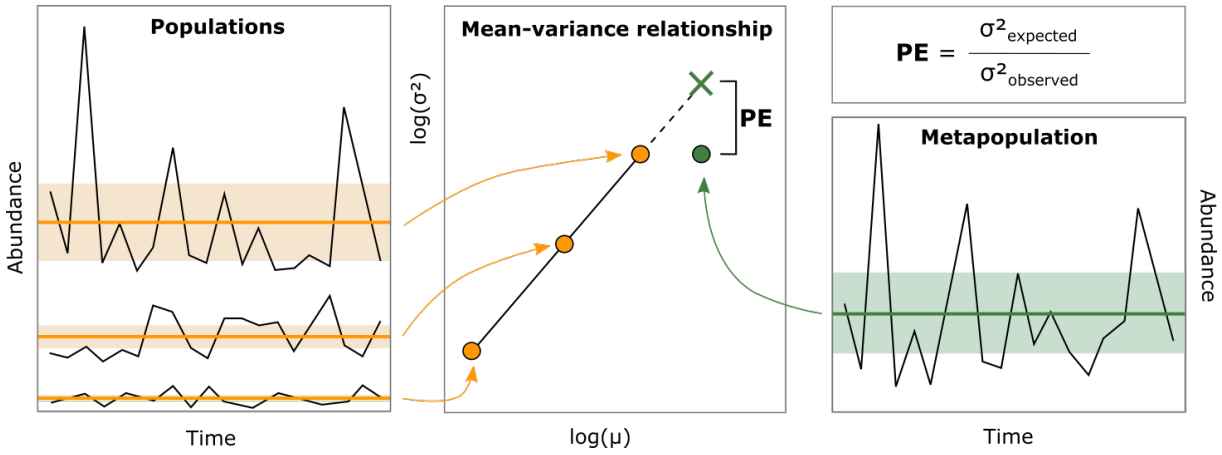


Figure 5 : Représentation théorique de la dynamique de 3 populations et du calcul de l'effet Portfolio. La moyenne de la taille de la population (μ) et la variance associée (σ^2) sont exprimées en logarithme. L'effet portfolio PE est calculé comme le ratio de la variance observée de la métapopulation (somme des populations) et de la variance attendue si la metapopulation se comportait comme une unique population. Modifié de Anderson et al. 2013.

La synchronie entre populations a été déterminée comme le rapport entre la variance de la métapopulation et la somme au carré de l'écart-type des populations (Loreau et de Mazancourt, 2008). La viabilité des populations a quant à elle était déterminée via le risque de quasi-extinction pour chaque population, c'est-à-dire la proportion de simulations où l'abondance est inférieure à un seuil "à risque" (défini comme 10 % de la capacité de charge Rmax de la population) au moins un an.

IV. Principaux acquis

En simulant la dispersion de saumons entre populations de Bretagne sous différents scénarios de philopatrie, nos analyses induisent un fonctionnement en métapopulation de type source-puits (Buoro & Prévost 2018). La contribution des dispersants aux populations locales peut être très importante pour certaines populations (par exemple > 30% avec un taux de philopatrie de 80%).

IV.1. Conséquences démographiques, phénotypiques et génétiques de la dispersion

A l'échelle métapopulationnelle, nos analyses révèlent que la stabilité de la métapopulation est optimale pour des valeurs de dispersion de 10 à 20% c'est-à-dire des taux de 90% à 80% de philopatrie (Figure 6a). Il est intéressant de noter que ce résultat est en accord avec les quelques évaluations empiriques chez les populations naturelles de saumon atlantique (synthétisé par Keefer & Caudill 2014). En revanche, au-delà de 30% la dispersion semble affecter la stabilité de la métapopulation. Pour des taux supérieurs à 50%, l'effet portfolio se rapproche de 1 ce qui signifie que les populations se comportent comme une seule et unique population.

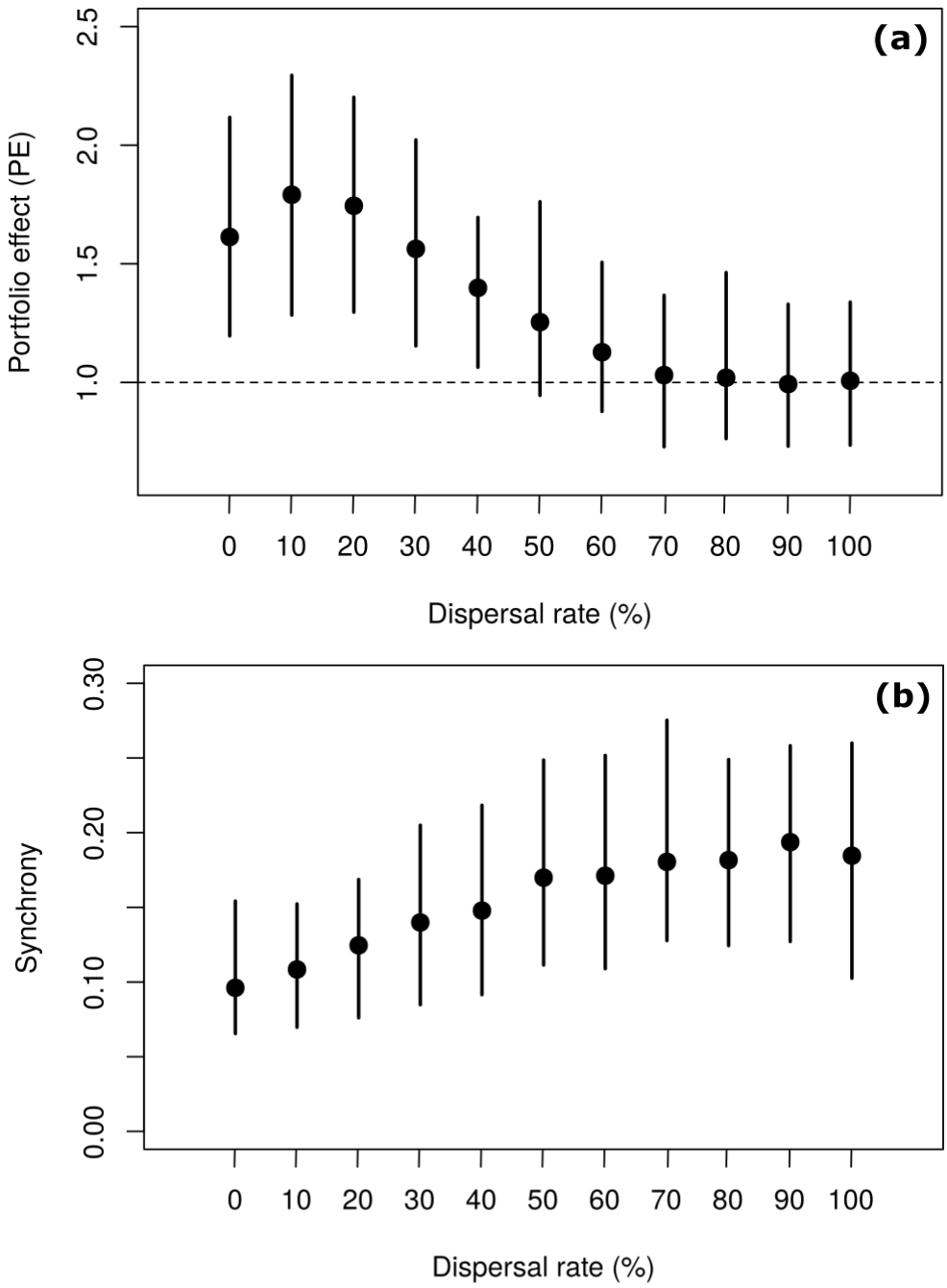


Figure 6 : Distributions des effets portfolio (a) et de synchronie (b) estimés pour différents taux de dispersion. Le cercle plein représente la médiane et la barre verticale l'intervalle à 95%.

En effet, la dispersion d'individus entre populations tend à synchroniser les populations (Figure 6b) ce qui réduit l'effet de sauvetage démographique lié à la dispersion et les rend plus sensible à des événements catastrophiques.

A l'échelle populationnelle, nos résultats confirment que la dispersion est vitale pour le fonctionnement et le maintien des petites populations. Une forte dispersion tend en revanche à affecter les populations « donneuses » (sources ; Figure 7). De manière générale, on constate également que la taille de la métapopulation diminue

légèrement avec la dispersion (Figure 7 ; en vert). Cela s'explique par le fait que l'augmentation de la production des petites populations ne permet pas de compenser la baisse des populations sources.

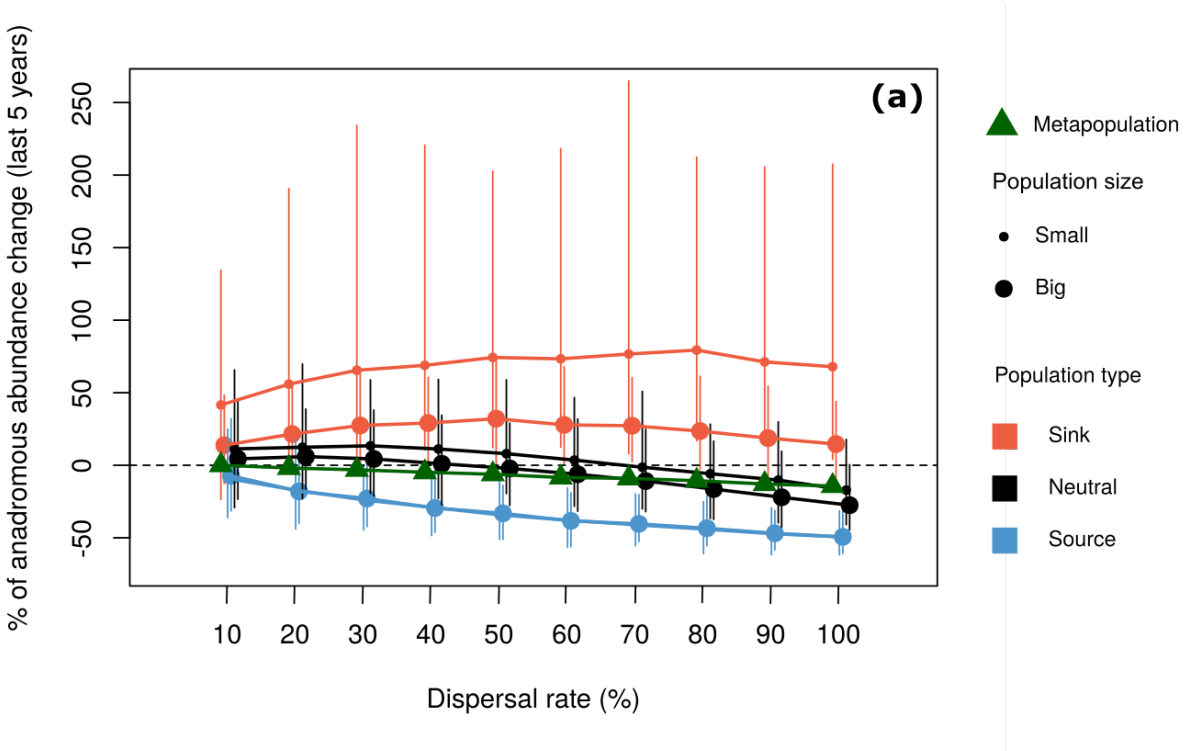


Figure 7 : Changement du nombre de retour par rapport au scénario dispersion 0%pour chaque type de population (puits en rouge, neutre en noir et source en bleu) et en fonction de leur taille, pour différent taux de dispersion. Le cercle plein représente la médiane et la barre verticale l'intervalle à 95%.

Nos résultats mettent également en évidence des conséquences de la dispersion sur la diversité phénotypique et génétique. La taille des juvéniles (tacons et smolts) diminue avec la dispersion pour les populations dites « puits » (receveuses) alors qu'elle augmente pour les populations « sources » (émetteuses) (Figure 8c). Cela a pour conséquence une augmentation de la proportion des anadromes de plusieurs hiver en mer dans les populations puits (Figure 8b), puisque ces derniers doivent passer plus de temps en mer pour franchir le seuil de maturation. Nous observons également une diminution du succès reproducteur des tacons qui maturent précocement dans les populations puits (Figure 8a), induisant des changements génétiques avec l'augmentation du seuil de maturation précoce (Figure 8e). Cela s'explique par une diminution de la taille des tacons associée à un renforcement de la compétition sexuelle avec les anadromes (en augmentation avec la dispersion). Les changements phénotypiques et génétiques observés ici sont le résultat d'effet de densité-dépendance induite par le renforcement de la compétition intra-spécifique (Figure 9).

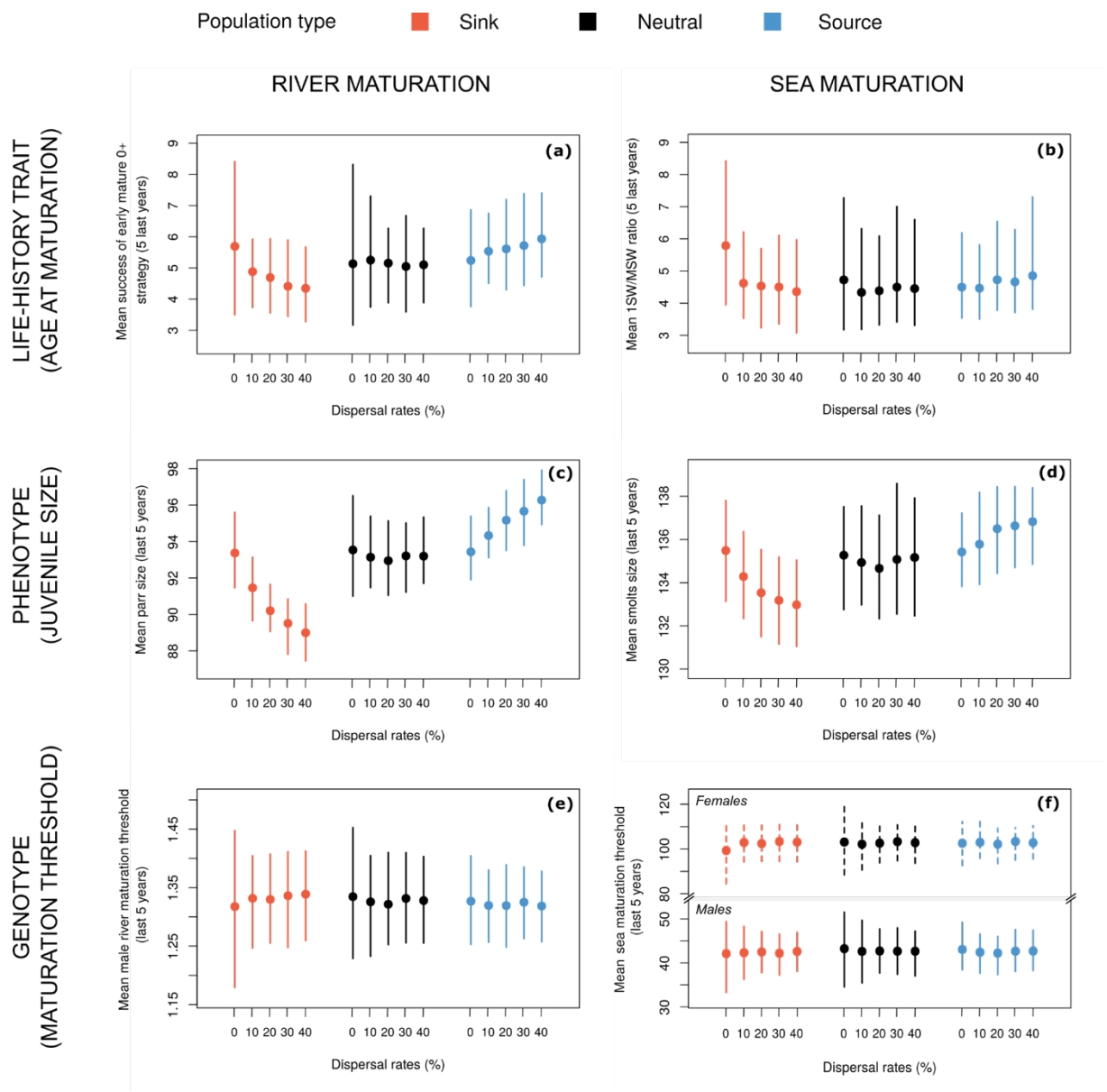


Figure 8 : Changements phénotypiques et génétiques pour chaque type de population (puits en rouge, neutre en noir et source en bleu), chaque stade (eau douce vs océan) pour différent taux de dispersion. Le cercle plein représente la médiane et la barre verticale l'intervalle à 95%.

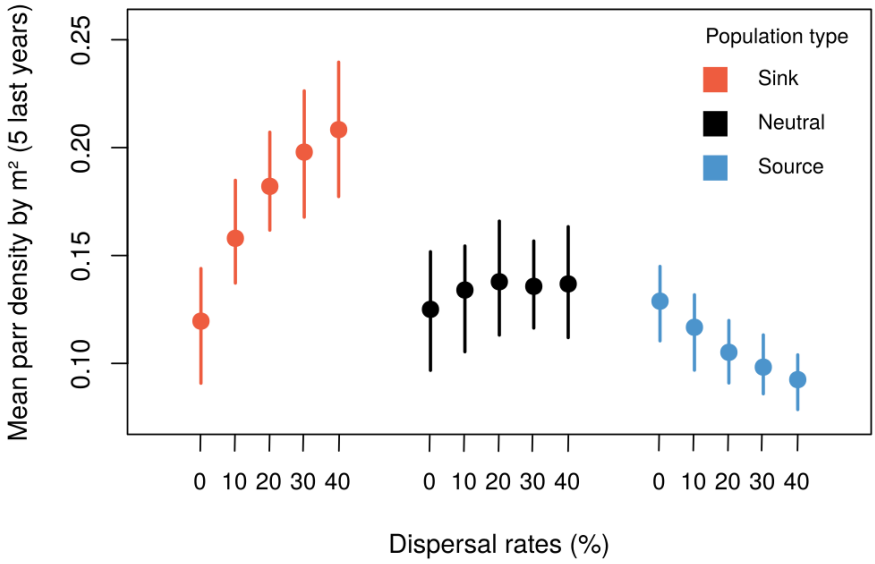


Figure 9 : Évolution de la densité en tacons 0+ pour chaque type de population (puits en rouge, neutre en noir et source en bleu), pour différent taux de dispersion. Le cercle plein représente la médiane et la barre verticale l'intervalle à 95%.

IV.2. Conséquences pour la gestion

Cette étude montre que si les populations de saumons sont interconnectées par des échanges d'individus, alors les populations ne peuvent être considérées comme des entités isolées mais que leur dynamique et leurs caractéristiques phénotypiques et génétiques dépendent également de celles de la métapopulation. Elle met clairement en évidence l'importance de la dispersion pour favoriser le maintien des petites populations via le sauvetage démographique, et la stabilité de la métapopulation dans son ensemble via l'effet portfolio. On peut alors supposer que des perturbations qui altèreraient les échanges entre populations ou des mesures de gestion qui augmenteraient la synchronie et l'homogénéisation des populations pourraient impacter la stabilité et la persistance de la métapopulation. Par exemple, il a été démontré que les individus issus de repeuplement ont tendance à plus se disperser (Keefer & Caudill 2014). Une politique de repeuplement d'un cours d'eau aura ainsi potentiellement des conséquences démographiques et phénotypiques sur les populations adjacentes, et augmenter la synchronie entre ces populations.

Nos conclusions démontrent l'importance de mieux considérer la structuration spatiale dans la gestion des populations de poissons migrateurs, et le potentiel de définir des mesures de gestion en fonction de la structuration en métapopulation. Nous recommandons donc une étude empirique de plus grande ampleur qui permette un suivi des flux migratoires contemporains entre populations et d'identifier la structure en métapopulation (e.g. comment les populations sont interconnectées ? quelles sont les populations sources et puits ?) afin de mettre en place un plan de gestion qui puisse tenir compte du fonctionnement en métapopulation. Il s'avère également nécessaire de pouvoir identifier l'origine spatiale des individus pour mieux déterminer la part d'immigrants dans les populations et leurs caractéristiques phénotypiques et génétiques.

V. Limites de l'utilisation et perspectives d'améliorations opérationnelles

V.1. Variabilités temporelle, spatiale et individuelle de la dispersion

Les résultats de ce projet sont à prendre avec précaution car ils sont étroitement liés à nos hypothèses de modélisation de la métapopulation. En effet, par souci de parcimonie et du manque d'information empirique sur les flux entre populations, nous avons évalué des scenarios de dispersion relativement simples. Par exemple, les taux de philopatrie ont été considérés constants dans le temps et l'espace. Or la philopatrie pourrait varier dans le temps en fonction des conditions environnementales (e.g. débit d'attrait des rivières) et/ou dans l'espace en fonction de l'adaptation locale et des routes migratoires des adultes anadromes (Yaekel et al., 2018). De la même manière, le taux de dispersion peut varier entre populations avec par exemple des taux importants entre rivières qui partagent un estuaire commun, ou au contraire un taux faible pour des populations plus isolées géographiquement.

Par ailleurs, le modèle ne prend pas en compte la variation interindividuelle dans la décision de disperser alors que cette dispersion pourrait être sexe-dépendante (Li & Kokko, 2018) ou âge-dépendant (en fonction du temps passé en rivière et/ou en mer). De la même manière, nous n'avons pas considéré que la dispersion avait une base génétique (Saastamoinen et al., 2018). Enfin, nous avons considéré que les dispersants avaient les mêmes chances de se reproduire que les non-dispersants. Certaines études ont pourtant montré un succès reproducteur moindre pour les dispersants du fait de l'adaptation locale (Mobley et al., 2018). Il semble donc incontournable d'explorer ces hypothèses en milieu naturel et ainsi évaluer les conséquences sur la structure et le fonctionnement de la métapopulation. La détermination de l'origine spatiale des saumons de retour dans les rivières françaises à partir d'analyse génétique à haute résolution, de l'analyse microchimique des otolithes et/ou d'un suivi par marquage-recapture des juvéniles, offrent des perspectives intéressantes pour répondre à ces questions.

V.2. Rôle de la diversité et des conditions environnementales

Notre étude a également confirmé que la dispersion à un niveau élevé favorise la synchronie ce qui peut altérer la stabilité de la métapopulation et la persistance des populations. Cependant, dans nos scenarios les populations évoluaient dans des régimes hydraulique et thermique similaires (i.e. même module de débit annuel et même température moyenne annuelle) bien que les conditions environnementales journalières variaient d'une rivière à l'autre. En appliquant des régimes environnementaux variés (i.e. différents modules de débit annuel et température moyenne annuelle entre rivières), nous devrions générer de la diversité phénotypique voire génétique qui favoriserait la diversité de réponse des populations face aux perturbations environnementales et l'effet portfolio. En revanche, une augmentation de la synchronie des conditions environnementales (lié par exemple au changement climatique) devrait fortement augmenter la synchronie des dynamiques des populations via l'effet Moran, et donc altérer la diversité de réponse et la stabilité de la métapopulation. Il est donc important d'évaluer les facteurs influençant la diversité de réponse, la synchronie, leur interaction, et leurs conséquences sur la dynamique et la stabilité de la métapopulation. Ceci constitue un enjeu majeur étant donné que les activités anthropiques peuvent altérer la diversité de réponse (e.g. via une exploitation sélective) et les changements rapides

de l'environnement induits par le changement climatique vont accentuer la synchronie à une large échelle spatiale.

VI. Pour en savoir plus

Le rapport (stage de Master 2 de Amaïa Lamarins, en anglais) sur les conséquences démo-génétiques du fonctionnement en métapopulation chez le saumon Atlantique (*Salmo salar*) est disponible : https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02769205 (livrable 2019-19). Le modèle est disponible sur une plateforme ouverte : https://github.com/Ibasam/MetaIBASAM. Les premiers résultats de ces travaux ont été présentés à la journée technique de Bretagne Grand Migrateur (Pont-Scorff, 8 Octobre 2019), et lors d'une conférence internationale (NoWPaS 2020, Laugarvatn, Iceland) https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02771781. Un article scientifique est en cours de rédaction.

VII. Bibliographie

Anderson, S.C., Cooper, A.B. & Dulvy, N.K. (2013). Ecological prophets: Quantifying metapopulation portfolio effects. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 971–981.

Anderson, S.C., Moore, J.W., McClure, M.M., Dulvy, N.K. & Cooper, A.B. (2015). Portfolio conservation of metapopulations under climate change. *Ecological Applications*, **25**, 559–572.

Bell, G., Gonzalez, A., 2011. Adaptation and Evolutionary Rescue in Metapopulations Experiencing

Environmental Deterioration. Science 332, 1327–1330.

Bonte, D., Dyck, H.V., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier,

C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C., Travis, J.M.J., 2012. Costs of dispersal. Biol. Rev. 87, 290–

312. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x

Braun, D.C., Moore, J.W., Candy, J. & Bailey, R.E. (2016). Population diversity in salmon: Linkages among response, genetic and life history diversity. *Ecography*, **39**, 317–328.

Buoro, M. & Carlson, S.M. (2014). Life-history syndromes: Integrating dispersal through space and time. *Ecology Letters*, **17**, 756–767.

Buoro, M. & Prévost, E (2018). Adaptation des mesures de gestion face au changement climatique : influence des flux migratoires entre populations. Rapport de synthèse INRA_2018_031_02. Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur Environnement, OFB, INRAE, AGROCAMPUS OUEST, UNIV PAU & PAYS ADOUR/E2S UPPA.

Buoro, M., Prévost, E. & Gimenez, O. (2012). Digging through model complexity: Using hierarchical models to uncover evolutionary processes in the wild. *Journal of evolutionary biology*, **25**, 2077–2090.

Carlson, S.M., Cunningham, C.J. & Westley, P.A. (2014). Evolutionary rescue in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 521–530.

Carlson, S.M., & Satterthwaite, W.H. 2011. Weakened portfolio effect in a collapsed salmon population complex. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 68: 1579-1589.

Dauphin, G.J., Brugel, C., Legrand, M. & Prévost, E. (2016). Separating wild versus stocking components in fish recruitment without identification data: A hierarchical modelling approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **74**, 1111–1124.

DuFour, M.R., May, C.J., Roseman, E.F., Ludsin, S.A., Vandergoot, C.S., Pritt, J.J., Fraker, M.E., Davis, J.J., Tyson, J.T., Miner, J.G. & others. (2015). Portfolio theory as a management tool to guide conservation and restoration of multi-stock fish populations. *Ecosphere*, **6**, 1–21.

Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 488–494.

Ghalambor, C.K., McKAY, J.K., Carroll, S.P., Reznick, D.N., 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. Funct. Ecol. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x

Hobbs, R.J., Higgs, E.S. & Hall, C.M. (2017). Expanding the portfolio: Conserving nature's masterpieces in a changing world. *BioScience*, **67**, 568–575.

Keefer, M.L., Caudill, C.C., 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates. Rev. Fish Biol. Fish. 24, 333–368. https://doi.org/10.1007/s11160-013-9334-6

Loreau, M., de Mazancourt, C., 2008. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. Am. Nat. 172, E48-66. https://doi.org/10.1086/589746

Li, X.-Y., Kokko, H., 2018. Sex-biased dispersal: a review of the theory. Biol. Rev. 0. https://doi.org/10.1111/brv.12475

Mobley, K.B., Granroth-Wilding, H., Ellmen, M., Vähä, J.-P., Aykanat, T., Johnston, S.E., Orell, P., Erkinaro, J., Primmer, C.R., 2019. Home ground advantage: Local Atlantic salmon have higher reproductive fitness than dispersers in the wild. Sci. Adv. 5, eaav1112. https://doi.org/10.1126/sciadv.aav1112

Perrier, C. (2010). Structure génétique des populations de saumon Atlantique en France (Doctoral dissertation, Caen).

Piou, C. & Prévost, E. (2012). A demo-genetic individual-based model for atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological Modelling*, **231**, 37–52.

Piou, C. & Prévost, E. (2013). Contrasting effects of climate change in continental vs. oceanic environments on population persistence and microevolution of atlantic salmon. *Global Change Biology*, **19**, 711–723.

Piou, C., Taylor, M.H., Papaïx, J. & Prévost, E. (2015). Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on atlantic salmon demogenetics. *Journal of applied ecology*, **52**, 1629–1637.

Rieman, B. & Dunham, J. (2000). Metapopulations and salmonids: A synthesis of life history patterns and empirical observations. *Ecology of Freshwater Fish*, **9**, 51–64.

Saastamoinen, M., Bocedi, G., Cote, J., Legrand, D., Guillaume, F., Wheat, C.W., Fronhofer, E.A., Garcia, C., Henry, R., Husby, A., Baguette, M., Bonte, D., Coulon, A., Kokko, H., Matthysen, E., Niitepõld, K., Nonaka, E., Stevens, V.M., Travis, J.M.J., Donohue, K., Bullock, J.M., Delgado, M. del M., 2018. Genetics of dispersal. Biol. Rev. 93, 574–599.

Satterthwaite, W. H., & Carlson, S. M. (2015). Weakening portfolio effect strength in a hatchery-supplemented Chinook salmon population complex. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, *72*(12), 1860-1875.

Schindler, D.E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C.P., Quinn, T.P., Rogers, L.A. & Webster, M.S. (2010). Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature*, **465**, 609–612.

Schtickzelle, N., Quinn, T.P., 2007. A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. Fish Fish. 8, 297–314. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00256.x

Webster, M.S., Colton, M.A., Darling, E.S., Armstrong, J., Pinsky, M.L., Knowlton, N. & Schindler, D.E. (2017). Who should pick the winners of climate change? *Trends in Ecology & Evolution*. 32, 3,167-173

Avec le soutien financier de

www.afbiodiversite.fr

http://www.inrae.fr/

www.agrocampus-ouest.fr

www.univ-pau.fr