



HAL
open science

Modifications de la croissance en eau douce du Saumon atlantique (*Salmo salar*) durant les trente dernières années (1970 à 2005) sur la rivière Scorff: Influence du réchauffement climatique et des activités agricoles

Charles Perrier

► To cite this version:

Charles Perrier. Modifications de la croissance en eau douce du Saumon atlantique (*Salmo salar*) durant les trente dernières années (1970 à 2005) sur la rivière Scorff: Influence du réchauffement climatique et des activités agricoles. INRAe. 2006. hal-02921689

HAL Id: hal-02921689

<https://hal.inrae.fr/hal-02921689>

Submitted on 25 Aug 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.



Modifications de la croissance en eau douce du Saumon atlantique (*Salmo salar*) durant les trente dernières années (1970 à 2005) sur la rivière Scorff : Influence du réchauffement climatique et des activités agricoles.



Charles PERRIER

Responsable : J.L. BAGLINIERE
UMR INRA Agrocampus Rennes EQHC

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	2
LE CYCLE BIOLOGIQUE DU SAUMON ATLANTIQUE, <i>SALMO SALAR</i>	5
SITE D'ETUDE	6
MATERIEL ET METHODE	7
DONNEES RECOLTEES.....	7
TRAITEMENT DES DONNEES	7
ESTIMATION DE LA LONGUEUR DU JUVENILE LORS DE SON PREMIER HIVER	7
VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	9
ANALYSE ISOTOPIQUE	9
ANALYSE STATISTIQUE	10
RESULTATS	11
MODELES D'ESTIMATION DE LA TAILLE DU JUVENILE LORS DU PREMIER HIVER.....	11
EVOLUTIONS DES PARAMETRES BIOLOGIQUES	13
EVOLUTIONS DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX.....	15
TENEUR DES ECAILLES EN ISOTOPES STABLES $\delta^{15}\text{N}$ ET $\delta^{13}\text{C}$	17
RELATIONS ENTRE LES PARAMETRES BIOLOGIQUES ET ENVIRONNEMENTAUX	18
DISCUSSION	20
FIABILITE DES DONNEES ET CRITIQUES DES METHODES	20
AUGMENTATION DE LA TAILLE AU PREMIER HIVER D'EAU DOUCE.....	21
IMPLICATION DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX	23
CONCLUSION	25
BIBLIOGRAPHIE	26
ANNEXE 1 : MODELE DE RETROCALCUL 1/.....	32
ANNEXE 2 : MODELE DE RETROCALCUL 3/.....	33
ANNEXE 3 : EVOLUTION DES TAILLES ET SEXE, COMPOSANTE MARINE	35
ANNEXE 4 : ANALYSE STATISTIQUE GLM.....	36

Remerciements

Mes remerciements s'adressent en premier lieu à Jean Luc Baglinière qui m'a accueilli au sein de l'UMR EQHC et m'a permis de réaliser cette étude. Je lui suis reconnaissant pour la confiance qu'il m'a témoignée ainsi que pour sa disponibilité tant pour les aspects techniques que pour la rédaction de ce rapport.

Je souhaite remercier Etienne Rivot pour son aide, tout particulièrement en matière de traitement statistique ; Jean Marc Roussel pour sa grande disponibilité pour toute la partie analyse isotopique de l'étude.

Je remercie, pour les aspects plus techniques, le personnel de l'équipe U3E : Frédéric Marchand, Julien Tremblay, Martine Ollitrault et Dominique Hutteau notamment pour sa collaboration à la mise en œuvre de l'analyse isotopique.

Enfin je souhaite remercier tous les membres des unités EQHC et U3E pour leur accueil durant ces 5 mois, ainsi que les stagiaires que j'ai pu côtoyer, tout particulièrement mon compagnon de QHS Julien...

INTRODUCTION

Le Saumon Atlantique (*Salmo salar*) est une espèce migratrice amphihaline anadrome et sténotherme d'eau froide (MacCrimmon *et al.* 1979 ; Porcher & Baglinière 2001). Cette espèce est considérée comme en danger du fait de la diminution de son aire de répartition et de l'abondance de ses stocks (Anonyme, 2001 & 2003 ; Caron et Fontaine, 2003). Elle est donc inscrite depuis le début de la décennie 1990 sur la liste rouge des espèces menacées en France et en Europe (Porcher & Baglinière 2001). Le déclin du Saumon résulte de causes multiples, cumulatives, liées aux stress anthropiques : multiplication des barrages, dégradation de la qualité de l'eau et de l'habitat en rivière, taux d'exploitation inadapté (Baglinière *et al.* 1990 ; Parrish *et al.* 1998 ; Schindler, 2001). D'autres modifications démographiques sont actuellement constatées : une contraction du cycle de vie consistant en un taux de renouvellement des populations de saumons plus rapide avec un raccourcissement des temps de séjours en rivière et en mer (Baglinière *et al.* 2004). Or les suivis de juvéniles marqués montrent que le paramètre croissance apparaît comme essentiel dans les variations des traits d'histoire de vie du juvénile (Hutchings *et al.* 1998 ; McCormick *et al.* 1998). Par ailleurs, de nombreuses observations montrent que la croissance des juvéniles de saumon est fortement dépendante des facteurs environnementaux comme la température de l'eau et les conditions trophiques (Baglinière, 1976 ; Baglinière *et al.* 2004). Ainsi les modifications démographiques mises en évidence pourraient trouver leur origine dans des changements climatiques et/ou trophiques.

Les changements climatiques planétaires sont susceptibles d'affecter de façon significative la plupart des écosystèmes tant du point de vue de leur fonctionnement que de la biodiversité qu'ils abritent (Webb & Bartlein 1992; Gates 1993 ; Vitousek 1994). La température joue un rôle majeur dans le cycle biologique de nombreuses espèces, tant à l'échelle locale que régionale (Welcome 1985 ; Shuter et Post 1990), affectant leur croissance, leurs comportements et leur survie (Lee & Rinne, 1980 ; Bjornn & Reiser, 1991 ; Cunjak & Randall, 1993 ; Elliot & Hurley, 1997 ; Friedland *et al.* 2003). Il a été constaté des modifications dans les communautés piscicoles, en rivière, consistant notamment en une progression vers l'amont des communautés piscicoles d'eaux chaudes (Daufresne *et al.*, 2004). Par ailleurs, il a été estimé que le changement climatique entraînerait une accélération de la croissance des juvéniles des populations de saumon en Amérique du Nord, et ainsi une réduction de 8 à 29% de l'âge à la smoltification (Minns *et al.* 1995). Cependant, le réchauffement climatique pourrait avoir des conséquences variables sur les différentes populations d'une metapopulation (Crozier & Zabel, 2006). L'effet du réchauffement climatique peut également se manifester de façon indirecte, via l'augmentation

de la productivité du milieu et de la diminution des phénomènes de densité-dépendance chez le Saumon (Beamish & Mahnken, 2001).

Parallèlement à ces bouleversements globaux, les mutations des pratiques agricoles (élevages intensifs) en Bretagne, ont entraîné de profondes modifications environnementales provoquant une augmentation des teneurs en nutriments azotés (Giovanni, 1996). Cette augmentation des apports en nutriments peut être à l'origine d'une dystrophie et d'une modification de la productivité des cours d'eau (Harding *et al.*, 1999 ; Smith *et al.*, 1999 ; Schindler, 2001). En tant que prédateur insectivore situé au sommet de la chaîne trophique, le juvénile de saumon est potentiellement un bon intégrateur du fonctionnement trophique de l'écosystème aquatique et de ses modifications sous l'influence des facteurs environnementaux. Actuellement, de nombreux travaux en écologie trophique font appel à l'analyse des rapports isotopiques dans les tissus qui permet d'identifier les sources nutritives des organismes (De Niro & Epstein, 1978) et de caractériser les transferts de carbone et d'azote entre les niveaux trophiques (Fry & Sherr, 1984 ; Finlay *et al.*, 2002). L'augmentation des quantités d'azote anthropique incorporé aux hydrosystèmes lotiques récemment a pu être mise en évidence via un enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ de l'eau (Chang *et al.*, 2002) et dans les tissus des organismes constituant les chaînes trophiques des écosystèmes aquatiques (Harrington *et al.*, 1998 ; Riera *et al.*, 2000). De la même manière, des diminutions des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ dans des écailles de corégones ont été attribuées à un phénomène de re-oligotrophisation du milieu (Perga & Gerdeaux, 2003). Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote peuvent être analysés dans ces tissus osseux au même titre que dans un muscle (Estep & Vigg, 1985).

La récolte et l'analyse de séries chronologiques sur les caractéristiques des populations de poissons et des milieux qu'ils colonisent permettent d'analyser des évolutions de structure des populations, de paramètres biologiques individuels et de les relier à des modifications environnementales en vue d'étudier les conséquences des changements climatiques ou des modifications de la disponibilité des ressources trophiques (Perga & Gerdeaux, 2003 ; Gragg-Hine *et al.*, 2006). Les études réalisées sur la rivière Scorff (Morbihan, France) depuis les années 1970 ont permis d'accumuler de nombreuses données sur la population de saumon présente (densité, taille, structure d'âge) ainsi que sur les caractéristiques des habitats et les paramètres environnementaux (concentrations en nitrates, températures de l'eau et de l'air). Une importante collection d'écaille de saumons adultes et juvéniles a notamment été récoltée.

Ces écailles enregistrent tout un ensemble d'informations sur l'histoire de vie du poisson et sur le milieu qu'il colonise au cours de son cycle biologique. D'abord, elles permettent d'estimer son âge (âge d'eau douce du juvénile et de mer de l'adulte (Baglinière, 1985 ;

Baglinière & Lelouarn, 1987)) et donc la structure d'âge de la population, un des éléments de base des études démographiques (Baglinière *et al.*, 1992). Ensuite, elles permettent d'estimer la croissance du poisson à différentes âges ou périodes-clés de sa vie en raison de l'existence d'une relation entre la croissance de l'individu et celle de son écaille (Ombredane & Baglinière, 1992). Sur la base de cette relation, les tailles qu'avait le poisson lors de chaque anneau hivernal formé sur la couche superficielle de l'écaille peuvent être rétrocalculées pour différentes cohortes (Philippart, 1975 ; Frost & Kipling, 1980 ; Jearld, 1983 ; Beall *et al.*, 1992). L'estimation de ces tailles rétrocalculées permet alors notamment de relier les fluctuations de croissance des juvéniles à celle des paramètres environnementaux (Beacham, 1981). Enfin, l'analyse de la composition des écailles par la méthode des isotopes stables de carbone et d'azote permet de caractériser dans l'espace et dans le temps la productivité du milieu et la dynamique des réseaux trophiques en quantifiant notamment l'importance des apports exogènes en nutriments azotés dans le cours d'eau.

L'objectif de cette étude est triple : 1/ Caractériser l'évolution dans le temps de la croissance des juvéniles du saumon en rivière sur le Scorff durant une période de temps de plus de trente ans (1972-2005). Cette analyse est faite à l'aide d'un modèle de rétrocalcul utilisant des écailles de saumon adultes et permettant d'estimer la taille des juvéniles de saumons à la fin de leur première année de vie en eau douce ; 2/ Evaluer l'importance des modifications des conditions physico-chimiques et trophiques du milieu à partir de l'utilisation de séries de données de température eau -air (1970-2005), de concentration en nitrates (1976-2003) et de l'analyse isotopique d'écailles de juvéniles collectées sur la période 1977-2001 ; 3/ Relier l'évolution de la croissance à celle des paramètres environnementaux en dégagant les possibles conséquences en termes de changements de stratégie populationnelle et d'histoire de vie chez les saumon sur la rivière Scorff.

LE CYCLE BIOLOGIQUE DU SAUMON ATLANTIQUE, *SALMO SALAR*

Les alevins émergent des frayères en fin de résorption de vésicule, aux mois de mars et avril. Les jeunes saumons colonisent les habitats peu profonds et courants à très courants où ils se nourrissent principalement d'invertébrés (Heland & Dumas, 1994). Dès lors, l'abondance de la population est fortement régulée par la disponibilité des ressources spatiales et trophiques (Metcalf, 1998).

Les juvéniles migrent vers la mer au stade smolt après un ou deux ans passés en rivière. La smoltification est la transformation physiologique, morphologique et comportementale permettant le passage en milieu marin. La taille au départ en mer est le principal facteur influençant les chances de survie des smolts (Henderson & Cass, 1991 ; Koenings *et al.*, 1993). Deux stratégies s'offrent aux tacons lors de la fin de leur première année en eau douce : 1/ smoltifier si leur taille le leur permet et migrer vers la mer ; 2/ Rester un an de plus en eau douce pour croître davantage. Ces deux stratégies découlent d'un phénomène de bimodalité (Thorpe *et al.*, 1980 ; Nicieza *et al.*, 1991 ; Baglinière *et al.*, 1993). Ce phénomène apparaît très tôt, trois mois après l'émergence, et devient nette en fin d'été (Nicieza *et al.*, 1991 ; Heland & Dumas, 1994). La population juvénile se divise alors en deux groupes aux modalités de croissance différente. Par ailleurs, les mâles peuvent maturer sexuellement dès leur première année de vie, rester en eau douce et participer à la reproduction même si leur taille était suffisante pour migrer. Cette autre stratégie est liée aux conditions de croissance.

La migration en mer permet au saumon d'accéder à davantage de ressources alimentaires leur permettant ainsi une croissance accrue (Hutchings & Myers, 1985 ; Gross, 1987). Cet accès à milieux trophiques plus riches est une condition importante pour la maturation sexuelle des femelles dont les besoins énergétiques pour la reproduction sont beaucoup plus élevés que chez les mâles (Baglinière *et al.*, 2001). Cependant, l'avantage d'accéder au milieu marin est pondéré par une augmentation des risques de mortalité élevée lors des différentes phases de migration (Jonsson & Jonsson, 1993).

Sur les rivières du massif armoricain, la proportion de juvéniles migrants après un an en eau douce est forte, de l'ordre de 60 à 80% en raison des bonnes conditions de croissance (Baglinière & Porcher, 1994). De plus, cette proportion a augmenté pendant les 30 dernières années (Baglinière *et al.*, 2004).

Le grossissement en mer s'effectue dans des zones à fortes potentialités trophiques : Groenland et îles Féroé principalement.

Le saumon séjourne en mer de 1 à 3 ans puis il retourne dans sa rivière d'origine pour y frayer en décembre. La majorité des géniteurs meurent après la reproduction.

SITE D'ETUDE

Le scorff est un fleuve côtier de Bretagne Sud long de 75 km pour un bassin versant de 480 km². La nature géologique du bassin et le climat océanique auquel il est soumis confèrent au Scorff un régime de hautes eaux hivernales et de basses eaux estivales et automnales. La température de l'eau est le plus souvent comprise entre 5 et 20°C. Le Scorff a fait l'objet

d'études de suivis de populations de Salmonidés par pêche à la ligne, pêche électrique depuis 1972 et par piégeage depuis 1994. Les concentrations en nitrates, bien qu'en cours de stabilisation, ont quadruplé entre 1976 et 1994 sous l'effet de l'agriculture et des élevages et piscicultures. L'eau reste néanmoins de qualité correcte, légèrement acide, faiblement minéralisée et proche de la saturation en oxygène (Bonnier, 1990).

MATERIEL ET METHODE

Données récoltées

Le matériel utilisé était constitué d'écailles de saumons adultes et juvéniles. Les premières sont issues de la collection d'écailles prélevées sur les saumons adultes pêchés à la ligne lors de leur remontée sur la période 1972-2005. Les secondes ont été prélevées sur des tacons lors de pêches électriques entre 1977 et 2001. Les écailles ont été prélevées sur une zone standardisée : 1 à 6 rangs au dessus de la ligne latérale et sur une ligne joignant l'attache postérieure de la nageoire dorsale à l'attache de la nageoire anale (Baglinière *et al.*, 1985). Ces écailles, archivées en sachets individuels, ont été pour la plupart, soit montées entre lame et lamelle ou imprimées sur une lamelle de PVC, et l'âge des poissons a été estimé.

Concernant les paramètres environnementaux, la température de l'air était issue des données enregistrées par décade à la station météorologique de Lann-Bihouay à Lorient sur la période 1969-2005. La température de l'eau a été enregistrée à la station INRA du Moulin des Princes à Pont-Scorff (limite amont de l'action dynamique des marées) depuis 1995. Les concentrations en nitrates des eaux provenaient des données récoltées par décade à la station de pompage des eaux de la ville de Lorient située à la station de Kereven sur la partie basse du Scorff.

Traitement des données

Estimation de la longueur du juvénile lors de son premier hiver

Cette estimation a été faite selon deux étapes.

D'abord, des relations entre la longueur du poisson et celle de son écaille ont été établies en utilisant 720 écailles de saumons juvéniles et adultes réparties de la manière suivante

- 558 adultes tous âgés de 1 an d'eau douce, mesurant en longueur totale entre 520 et 1020 mm, et appartenant à différentes composantes marines (1+ à 3 ans à l'exception des poissons de seconde remontée en raison de l'érosion des écailles lors de la première reproduction ; ainsi que des poissons pêchés en fin de saison dont les écailles s'érodent)

- 162 juvéniles âgés de 0+ à 2+ ans et mesurant en longueur à la fourche entre 66 et 226 mm. La longueur fourche des juvéniles a été convertie en longueur totale d'après la relation : Lt

= $1.0762 Lf + 0.2929$ ($R^2 = 0.9919$) établie sur 256 juvéniles de taille comprise entre 52 mm et 144 mm, issus de la population du Scorff (Baglinière, données non publiées).

Les écailles ont été scannées, puis le rayon total (Rt) a été mesuré sur toutes les écailles d'adultes et de juvéniles tandis que le rayon au premier hiver (R1) a été mesuré uniquement sur celles d'adultes (fig. 1). Ces différentes mesures ont été effectuées sur ordinateur via le logiciel IMAGE J. et exprimées en unité optique arbitraire.

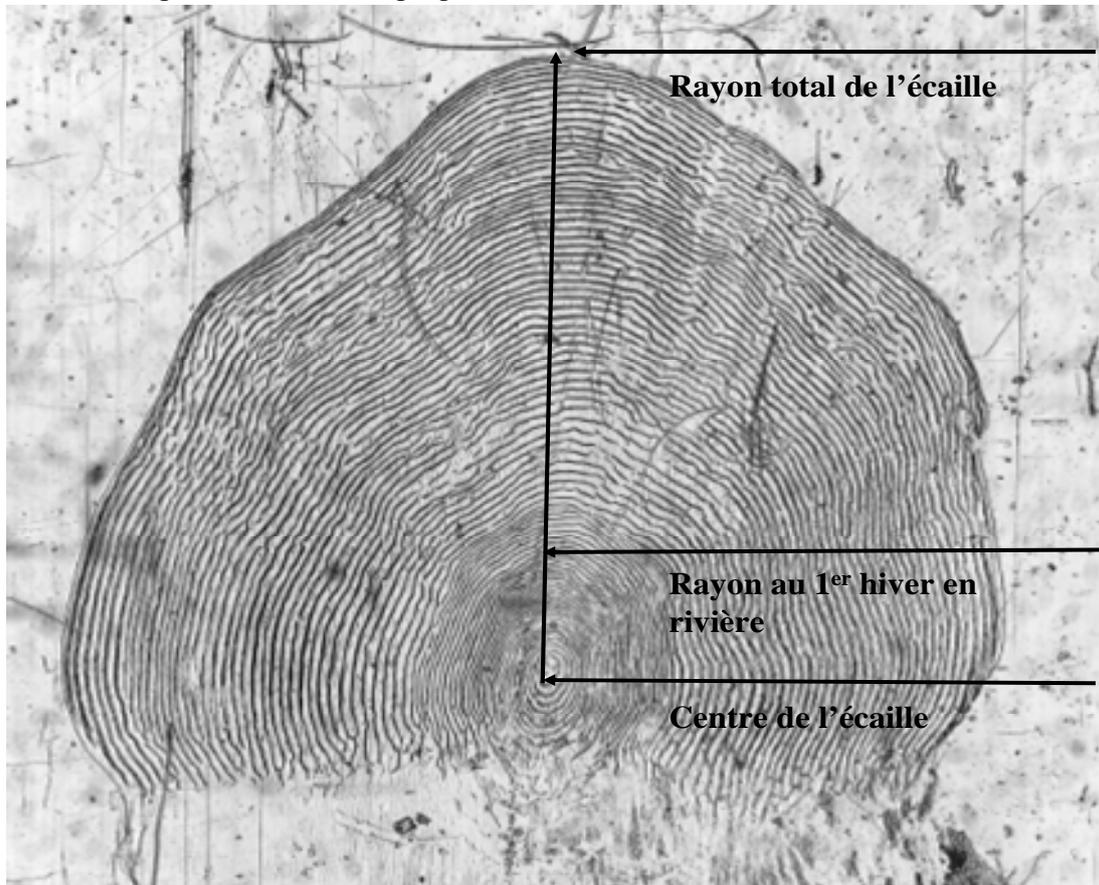


Figure 1 : Mesures faites sur une écaille de saumon adulte

Différents modèles ont été envisagés pour estimer la longueur du poisson lors de son premier hiver en eau douce soit L1 cette longueur, L la longueur totale du poisson, R et R1 respectivement les rayons total et au premier hiver mesurés sur l'écaille :

- Le premier permet d'estimer L1 en intégrant la valeur du rayon R1 mesurée sur les écailles d'adultes dans la relation linéaire $R = a L + b$ établie avec les juvéniles. En effet, il a été considéré que la partie eau douce de l'écaille d'adulte était le reflet de l'écaille du poisson au stade juvénile en rivière et ce pour deux raisons : 1/ une croissance toujours marginale de l'écaille (Sire & Géraudie, 1983) et 2/ une nature osseuse fortement minéralisée qui maintient la structure de l'écaille déjà constituée (Bertin, 1958).

- Le deuxième permet d'estimer L1 à partir de la relation linéaire $R = a L + b$ établie avec tous les adultes et les juvéniles ;

- Le dernier permet d'estimer L1 à partir de la relation $R = a L + b$ établie avec les juvéniles mais intégrant une correction relative à la standard déviation (Francis, 1990) calculée à partir de la relation R / L établie avec les poissons adultes.

Cette estimation de la longueur du juvénile lors de son premier hiver a été faite pour chaque cohorte de 1970 à 2002 à l'exception de celle de 1982 (pas d'écaillés disponibles).

La longueur L1 du juvénile a été reliée au pourcentage des poissons adultes âgés d'un an d'eau douce pour chacune des cohortes. Ces données ont été tirées de l'étude réalisée par Jouanin (2006) utilisant l'ensemble des captures de saumon faites par pêche à la ligne sur le massif armoricain de 1972 à 2005 et enregistrées par le centre de déclaration des captures (Délégation Régionale du Conseil Supérieur de la Pêche de Bretagne-Basse-Normandie).

Variables environnementales

Température de l'eau

Dans un premier temps, une régression linéaire très significative ($p = 2.2275 \cdot 10^{-186}$) a été établie entre la température de l'eau (Te) et la température de l'air (Ta) par décade sur la période 1995-2005 : $T(a) = 0.9471Te + 0.2313$ $r^2 = 0.9481$.

Dans un deuxième temps, la température de l'eau a été exprimée de deux manières en utilisant les valeurs issues de la relation Ta /Te : une valeur moyenne annuelle et une valeur moyenne calculée sur la période mars-juin considérée comme la période optimale de croissance du saumon juvénile situé entre 15.5 et 21.5°C (Jonsson *et al.*, 2001).

Par ailleurs, il a été calculé un nombre annuel de décades thermiques optimales de croissance des juvéniles.

Nitrates

Les concentrations en nitrates ont été exprimées par une valeur moyenne annuelle.

Analyse isotopique

L'analyse isotopique (C et N) a été effectuée à partir d'écaillés de juvéniles âgés de 0+ et 1+an des cohortes 1977 à 2001 selon le protocole d'échantillonnage présenté dans le tableau 1.

Tableau 1 : Répartition dans l'espace et dans le temps du nombre d'écaillés de juvéniles de saumon échantillonnés pour l'analyse isotopique.

année	1977	1979	1981	1983	1993	1997	2001
nombre de stations	3	5	4	5	27	13	13
nombre d'échantillons	11	19	8	20	68	18	19

Six cohortes ont été échantillonnées dans le temps entre 1977 et 2001 ainsi que quatre stations identiques situées uniquement sur le cours principal du Scorff. Cet échantillonnage devait permettre de noter des effets temporels liés à l'enrichissement du cours d'eau en matières azotées via des modifications de l'agriculture et des méthodes d'élevage. Il devait permettre également d'analyser des effets spatiaux liés à des enrichissements naturels tout au long du linéaire ou à des modifications ponctuelles des conditions trophiques (piscicultures, affluents, modification profondes de l'habitat).

Les écailles ont été déposées durant 12 heures dans de l'eau distillée afin de faciliter leur nettoyage ultérieur. Puis, elles ont été nettoyées à l'aide d'une technique ultrasonique durant 30 minutes, permettant d'ôter la plupart des impuretés présentes à leur surface sans les endommager. Enfin, les écailles ont été conditionnées dans des tubes ependorf et séchées en étuve 24 heures à 60°C avant d'être analysées.

Les analyses ont été effectuées par le laboratoire canadien Stable Isotopes in Nature Laboratory (SINLAB). Les ratios isotopiques exprimés en ‰, ont été tirées de l'équation : $X = [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 1000$, où X représente $\delta^{15}\text{N}$ ou $\delta^{13}\text{C}$ et R_{sample} correspond à $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ou $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, et R_{standard} au rapport de référence à partir d'une roche carbonatée pour le $\delta^{13}\text{C}$ (Craig, 1957) et de l'azote atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$ (Mariotti, 1983).

Analyse statistique

Le modèle de retrocalcul a été validé en vérifiant la normalité des résidus, par simple analyse graphique de leur tracé et de la droite de Henry et également par attestation mathématique de la normalité par un test de Kolmogorov-Smirnov (Baglinière & Ombredane, 1990 ; Francis, 1990).

L'analyse de l'évolution temporelle des tailles des juvéniles a été faite à l'aide 1/ de régressions linéaire et polynomiale afin de mettre en évidence les tendances générales et 2/ d'une régression non paramétrique de type « Lowess » pour identifier les plateaux éventuels.

Les relations entre les tailles des juvéniles et les variables environnementales (température annuelle et sur la période mars-juin, et concentrations en nitrates annuelles) ont été analysées en utilisant de simples régressions linéaires ou multi-linéaires (Maceina, 1992) :

L'analyse de l'évolution des teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ a été effectuée à l'aide de simples régressions linéaires et d'un modèle linéaire généralisé (GLM) utilisé sous le logiciel R. Ce modèle a permis d'isoler les effets stationnels et temporel ainsi que d'éventuelles interactions entre ces deux facteurs.

Les relations entre les teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des écailles de juvéniles, les concentrations en nitrates annuelles et les tailles des juvéniles ont été analysées à l'aide de simples régressions linéaires (Maceina, 1992).

RESULTATS

Modèles d'estimation de la taille du juvénile lors du premier hiver

L'absence d'échantillons d'écailles de poissons entre la phase début du postsmolt ($l_{\text{max}} = 230$ mm) et la phase adulte ($l_{\text{min}} = 520$ mm) exclut la possibilité d'établir avec rigueur un modèle liant le rayon de l'écaille à la taille du poisson sur l'ensemble des classes d'âges. De plus, l'examen graphique des résidus de ce modèle témoigne d'une grande hétérogénéité pour les classes d'âges juvéniles. Or les tailles que nous voulons estimer appartiennent à ces classes. Nous excluons donc l'utilisation du modèle 2 (annexe 1).

Le modèle 3 suit l'hypothèse formulée par Francis (1990) selon laquelle les écailles de chaque poisson croissent proportionnellement à son allongement corporel. Ainsi, la relation entre la longueur de l'écaille et la taille du corps d'un poisson diverge du modèle linéaire établi sur la population de ce poisson par un coefficient de proportionnalité appelé « standart deviation » (fig. 2). Or cette hypothèse n'est pas toujours vérifiée (Zivkov, 1996) et l'évolution de la relation longueur du corps/rayon de l'écaille au cours de la vie d'un poisson adopte des formes variables selon les poissons d'une même population (fig. 3). Ainsi, en l'absence de données permettant de définir ces différentes formes d'évolution individuelle de la relation rayon de l'écaille/longueur du poisson, nous ne pouvons pas utiliser ce modèle 3 (annexe 2).

Dans le modèle 1, la relation entre le rayon de l'écaille (R) et la taille du juvénile (L) est hautement significative ($p < 2.210^{-16}$) et s'exprime par la formule suivante : $R = 3.014L - 96.857$, $R^2 = 0.75181$ (Fig 4A). La représentation des résidus ne montre pas de forme particulière et un test de Kolmogorov-Smirnov ($D = 0.0753$) atteste de leur normalité (fig. 4 B,C,D). Ainsi, ce modèle a été retenu et la taille du juvénile lors du premier hiver (L_1) a été estimé par la formule suivante : $L_1 = (R_1 - 96,857) / 3,014$ où R_1 est la mesure du rayon de l'écaille de l'adulte à l'âge d'un an d'eau douce.

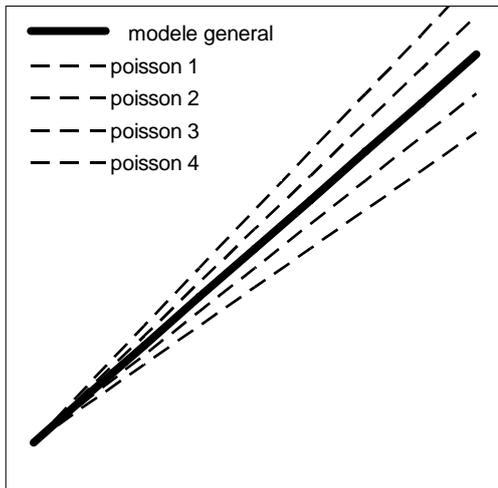


Figure 2 : Hypothèse de la proportionnalité de l'écaïlle avec une déviation constante (SPH) (Francis, 1990)

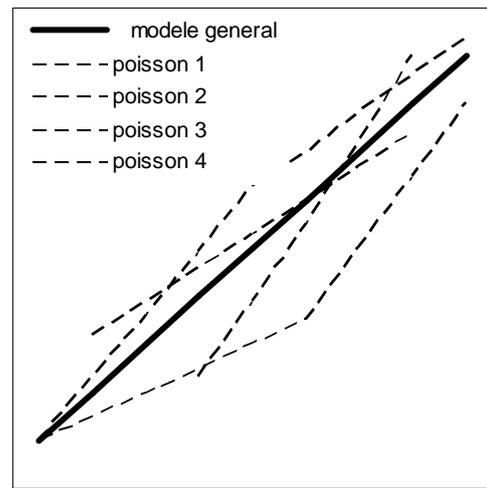


Figure 3 : Hypothèse de la régulation de la croissance individuelle (Zivkov, 1996).

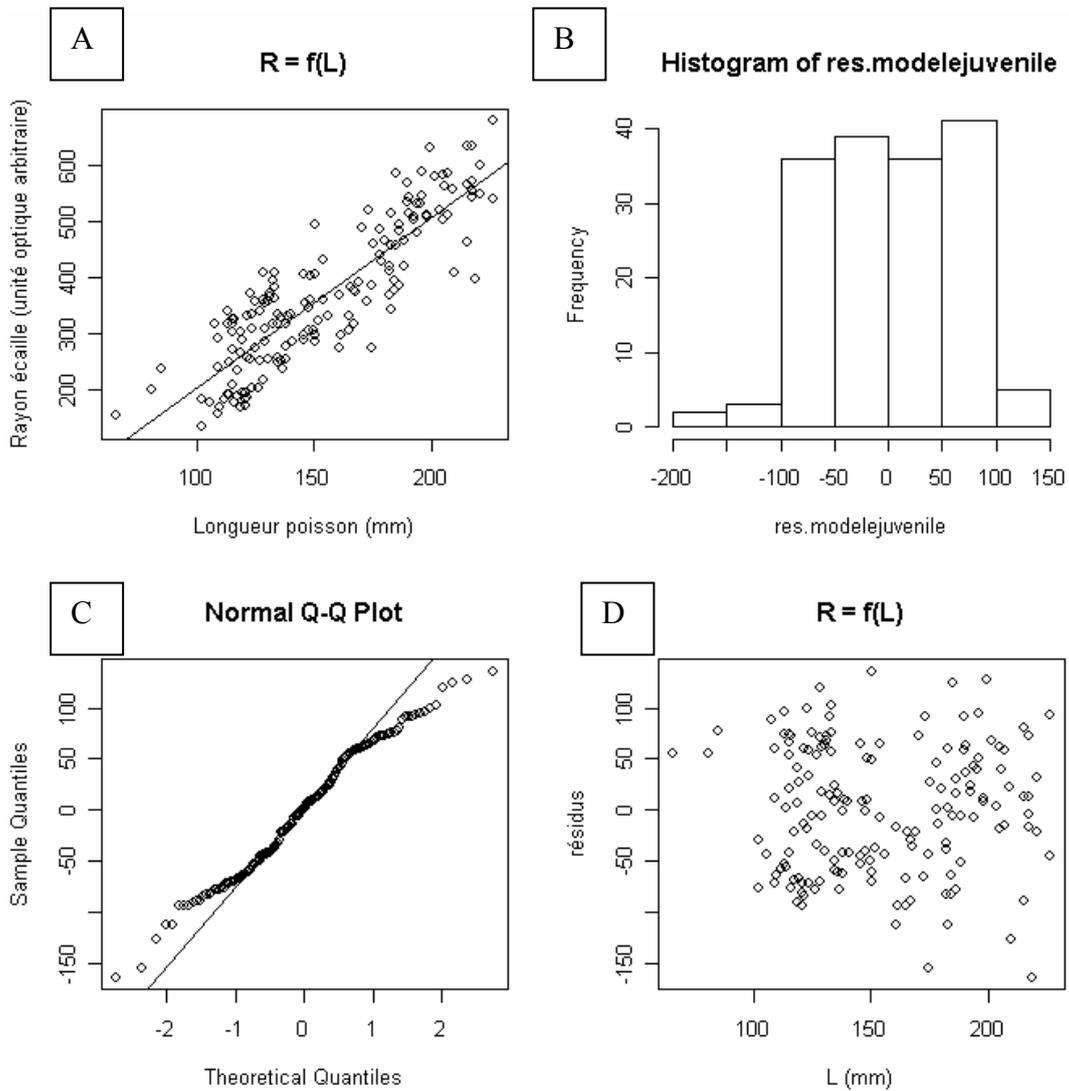


Figure 4 : A : Relation entre le rayon de l'écaïlle et la longueur du juvénile, et analyse statistique des résidus du modèle. B : tracé de l'histogramme des résidus. C : Tracé de la droite de Henry. D : Représentation graphique des résidus.

Evolution des paramètres biologiques

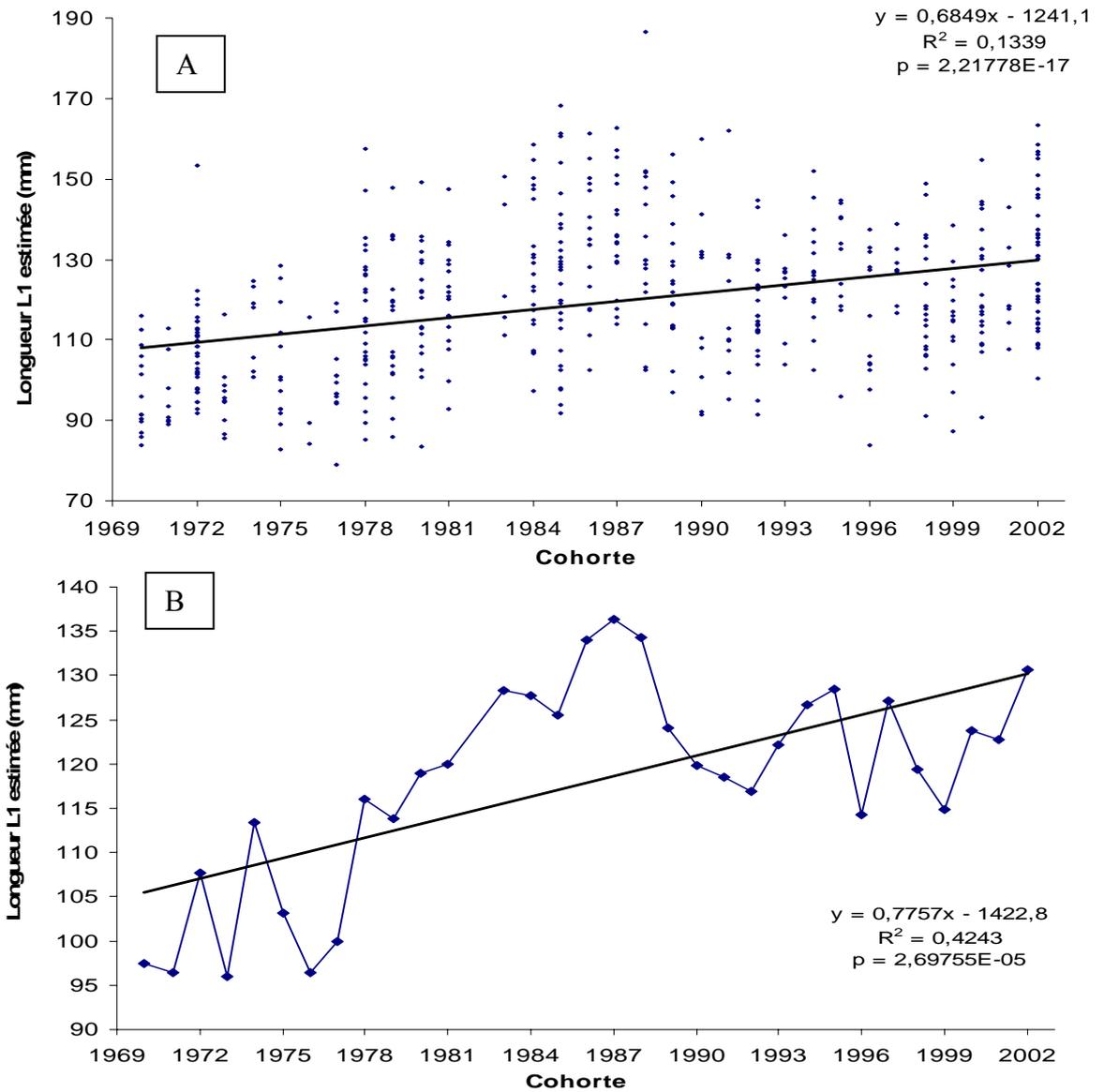


Figure 5 : Evolution des tailles à la fin du premier hiver de rivière par cohorte de 1970 à 2002 : (A) données individuelles et (B) moyenne par cohorte

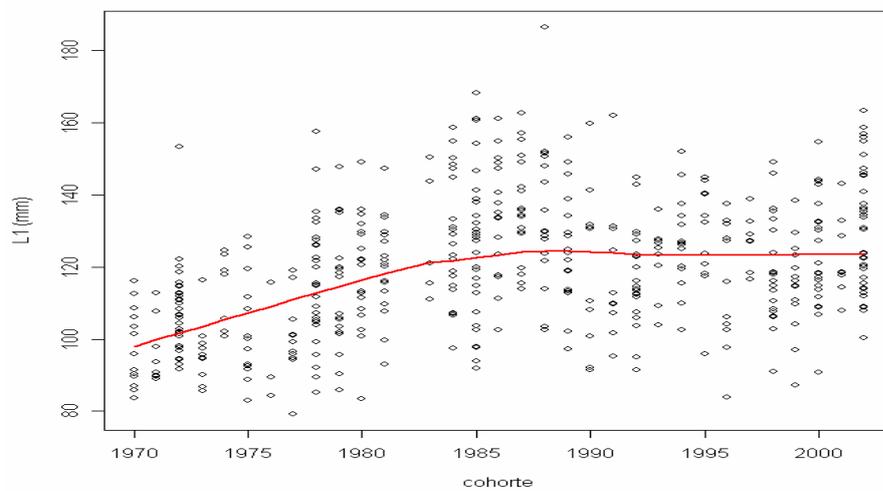


Figure 6 : Evolution des tailles à la fin de l'hiver de rivière de 1970 à 2002. Régression non paramétrique « Lowess ».

Les tailles des juvéniles à la fin de leur hiver d'eau douce augmente significativement sur la période 1970-2002 que l'on prenne les données individuelles ($p = 2,22 \cdot 10^{-17}$) ou la moyenne par cohorte ($p = 2,7 \cdot 10^{-5}$) (fig. 5A et 5B). D'après la régression, les tailles moyennes des juvéniles à un an passent de 108 mm en 1970 à 130 mm en 2002. Cette augmentation est forte durant la période 1970-1988 puis apparaît un plateau (fig. 6).

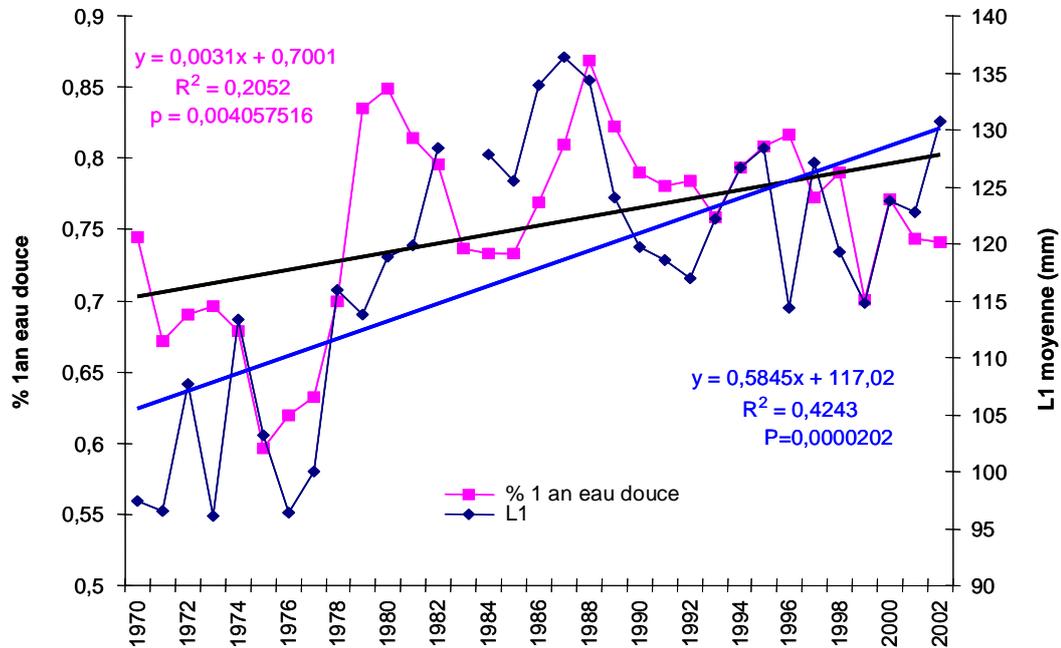


Figure 7 : Evolution de la proportion des saumons adultes de 1 an d'eau douce et des tailles estimées des juvéniles par cohorte de 1970 à 2002.

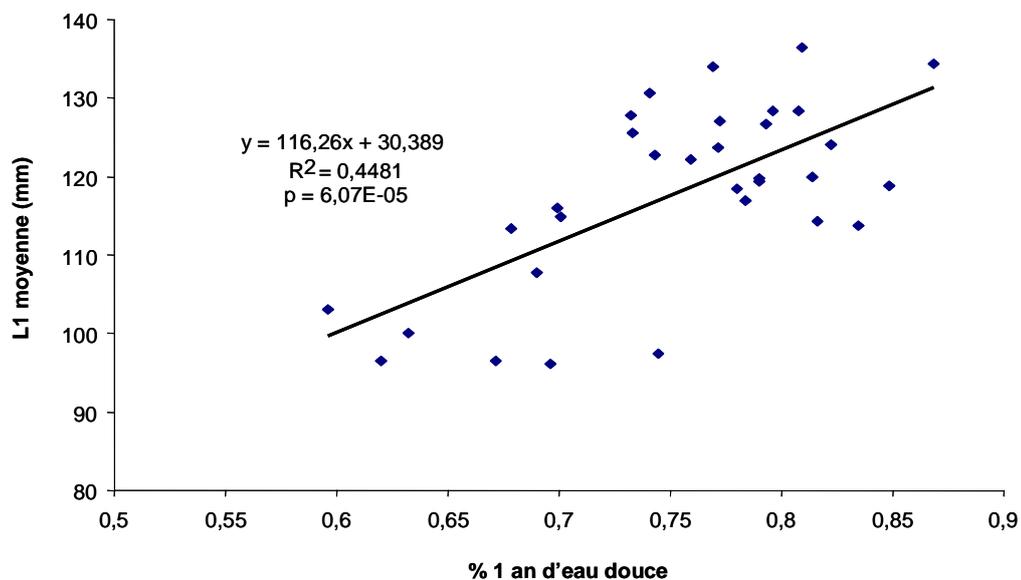


Figure 8 : Corrélation entre la proportion des saumons adultes de 1 an d'eau douce et les tailles estimées des juvéniles par cohorte de 1970 à 2002.

On observe une tendance évolutive très similaire entre la proportion de saumons adultes de 1 an d'eau douce et les tailles estimées des juvéniles lors du premier hiver en rivière par cohorte de 1970 à 2002 (fig. 7). Il existe une corrélation très significative entre ces deux paramètres ($p = 6.07.10^{-5}$, fig. 8).

Evolutions des paramètres environnementaux

Concentration en nitrates :

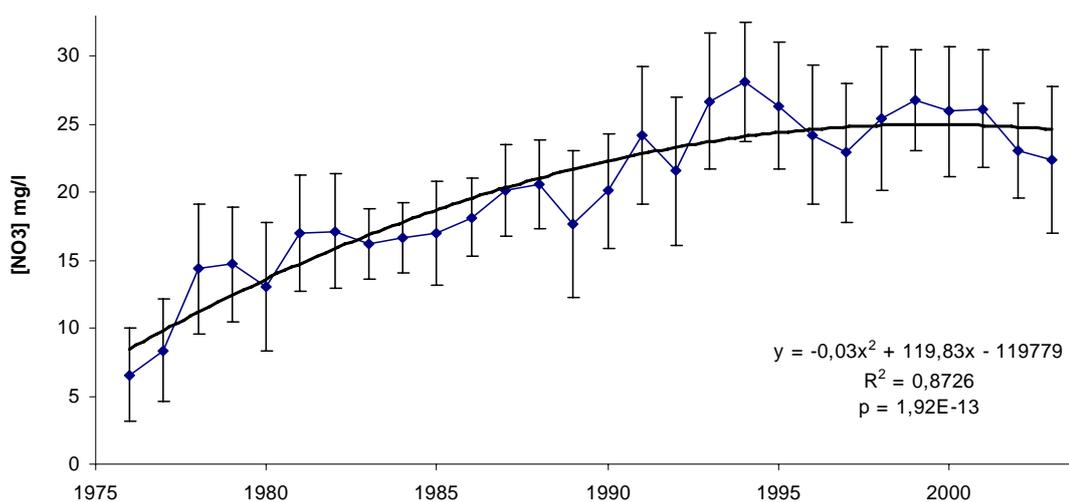


Figure 9 : Evolution de la concentration moyenne annuelle en nitrates de l'eau à la station de pompage de Kereven de 1976 à 2003.

La concentration en nitrates augmente significativement durant toute la période ($p = 1,92.10^{-13}$). Cette augmentation est la plus sensible lors de la période 1976-1997 avec plus de 16 mg/l puis la tendance se stabilise (fig. 9).

Température de l'eau :

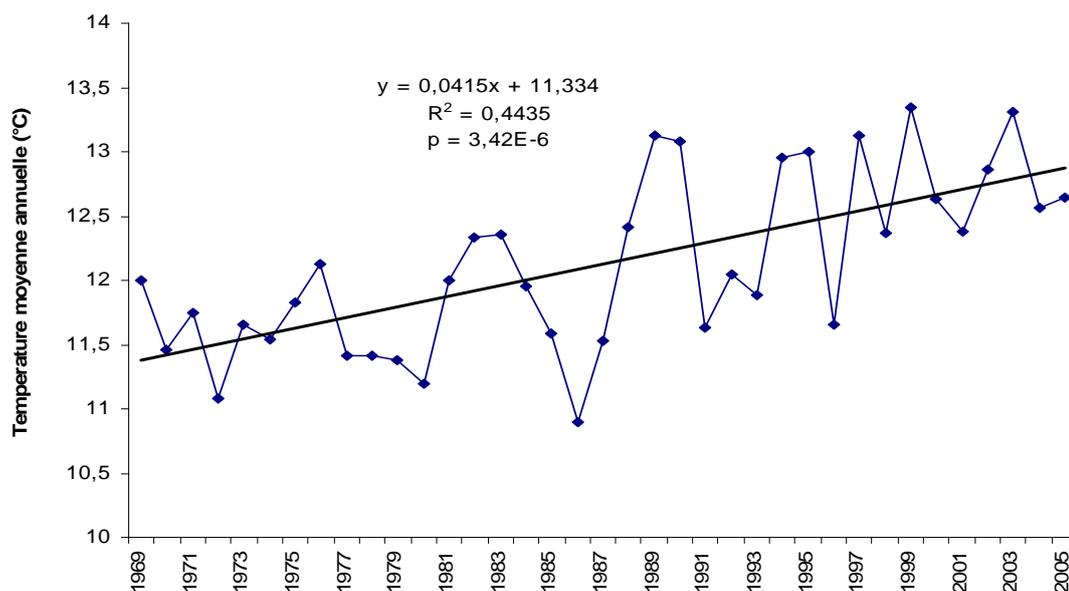


Figure 10 : Evolution de la température moyenne annuelle de l'eau sur le Scorff de 1969 à 2005.

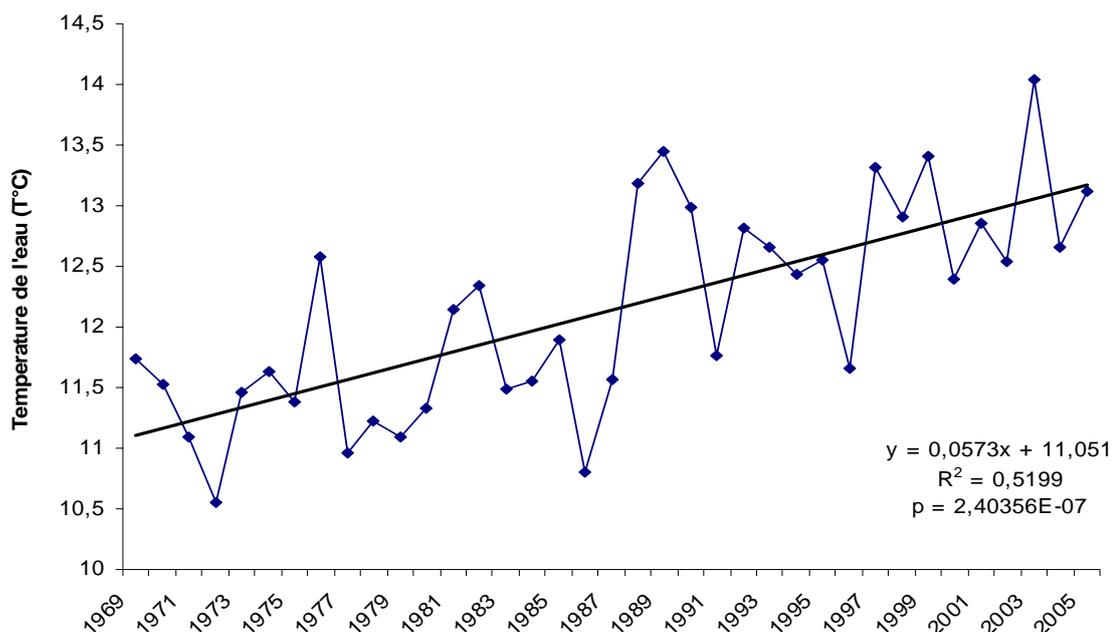


Figure 11 : Evolution des températures de l'eau des mois de mars à juin sur le Scorff de 1969 à 2005,

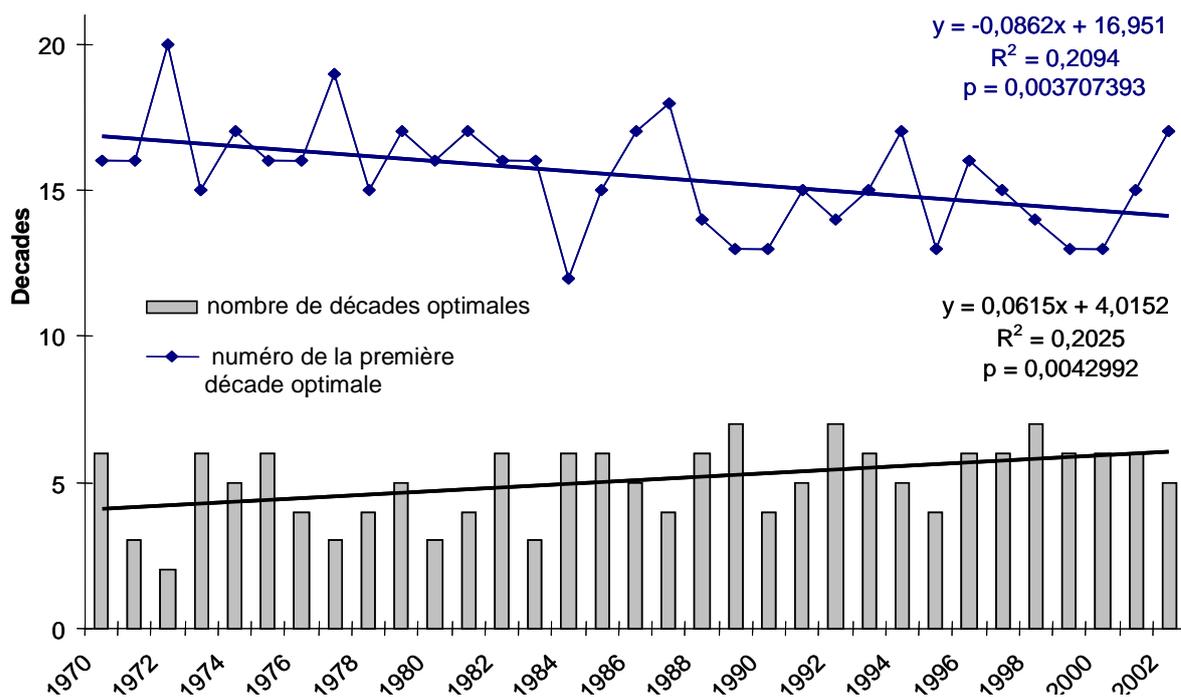


Figure 12 : Evolution du nombre de décades thermiques optimales sur le Scorff de 1970 à 2002.

La température de l'eau augmente significativement durant la période (1969-2005) sur le Scorff que ce soit la moyenne annuelle ($p = 3,42 \cdot 10^{-6}$) ($1,5^{\circ}\text{C}$) (fig. 10) ou celle de la période mars-juin ($p = 2,40 \cdot 10^{-7}$) ($+1,5^{\circ}\text{C}$) (fig. 11). De même, on observe une augmentation significative du nombre de décades durant lesquelles la température est optimale pour la

croissance des juvéniles de saumons ainsi que l'avancée de la date d'apparition des premières températures optimales (respectivement $p = 0,0043$ & $0,0037$) (fig. 12).

Teneur des écailles en isotopes stables $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$

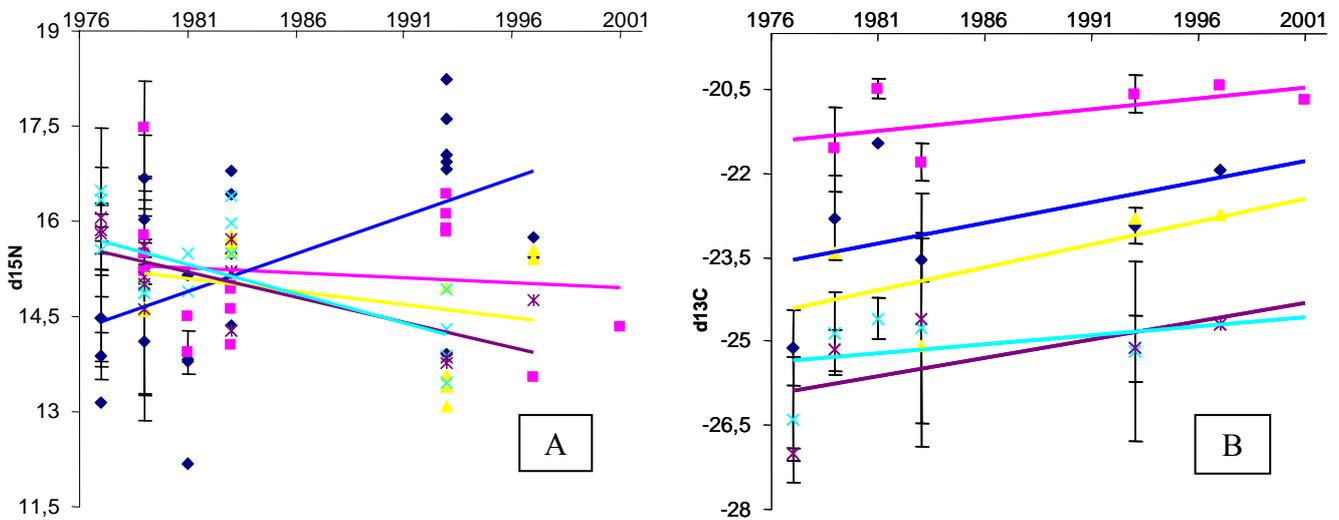
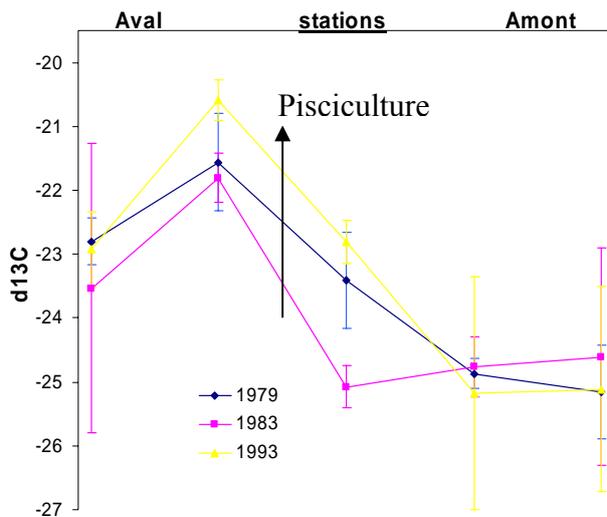
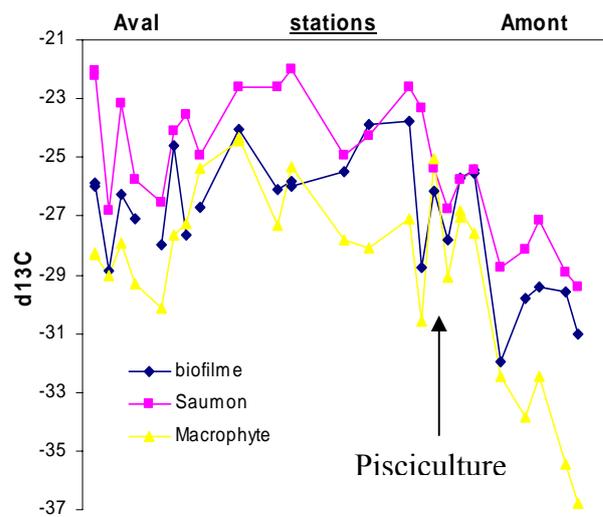


Figure 13: Evolution de la teneur moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ (A:) et en $\delta^{13}\text{C}$ (B) issus des écailles de juvéniles de 1970 à 2002 sur 5 stations principales du Scorff.



Figures 14: Evolution de la teneur en $\delta^{13}\text{C}$ des écailles de juvéniles de 1970 à 2002, sur le linéaire du Scorff, pour les années 1979, 1983 et 1993.



Figures 15: Evolution des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des échantillons de biofilm, de saumon et de macrophyte, sur le linéaire du Scorff pour l'année 2005 (Roussel, données non publiées).

Aucune tendance générale concernant l'évolution des teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ dans les écailles des juvéniles de saumons n'est observée sur la période 1977-2001 (fig. 13A). Néanmoins il existe une interaction entre les effets temporels et spatiaux, mis en évidence par le GLM (annexe 4). En revanche, les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ sont en augmentation pour toutes les stations

échantillonnées, sur cette même période, allant d'un enrichissement de 0,8 ‰ pour la station de Pont-Callec aval à un enrichissement de 2 ‰ pour la station de Pont-callec amont (fig. 13B). L'enrichissement calculé à partir du GLM est significatif (1.14 ‰, $p = 0,016$) sur la période 1977-2001 (annexe 4). De plus on observe un enrichissement amont-aval en $\delta^{13}\text{C}$ (fig. 14 et 15 ; annexe 4) avec une probable forte influence de la pisciculture de Pont-Callec.

Relations entre les paramètres biologiques et environnementaux

Taille des juvéniles et concentration en nitrates

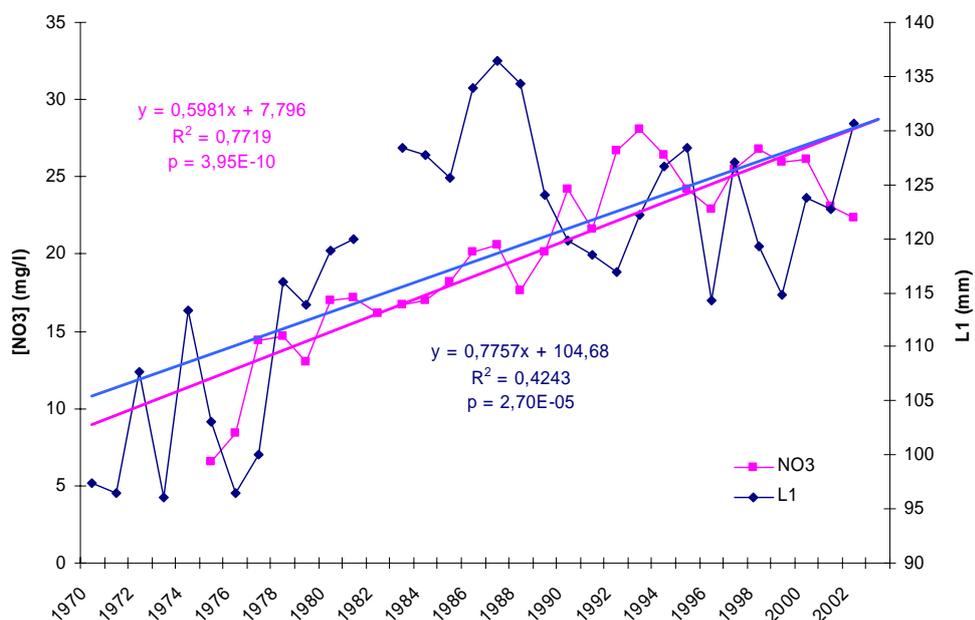


Figure 16 : Evolution des concentrations en nitrates et de la taille L1 des juvéniles de 1970 à 2002.

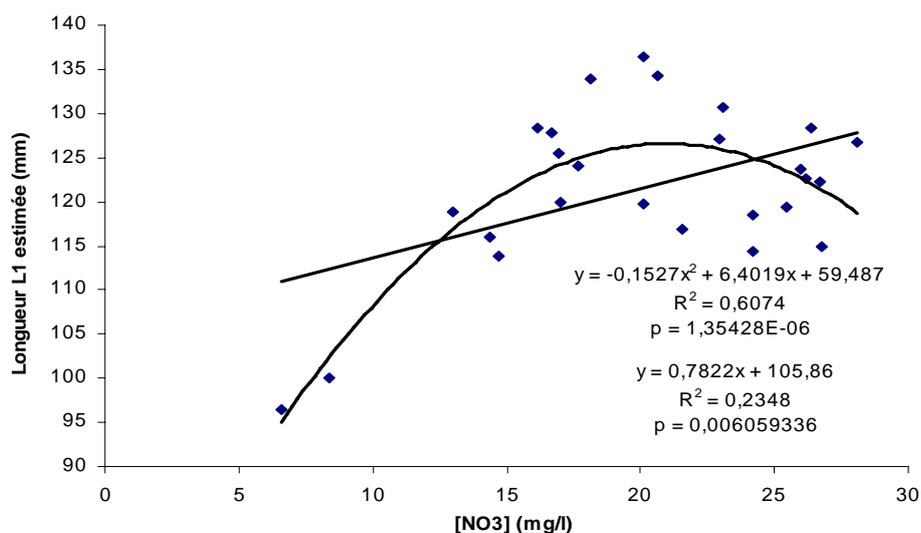


Figure 17: Corrélation entre les concentrations en Nitrates et la taille L1 des juvéniles.

La taille des juvéniles et la concentration en nitrates au cours de la période 1970-2002 montrent des évolutions similaires (fig. 16) et il existe une corrélation significative ($p < 0,01$) entre ces deux paramètres (fig. 17).

Taille des juvéniles et Température de l'eau

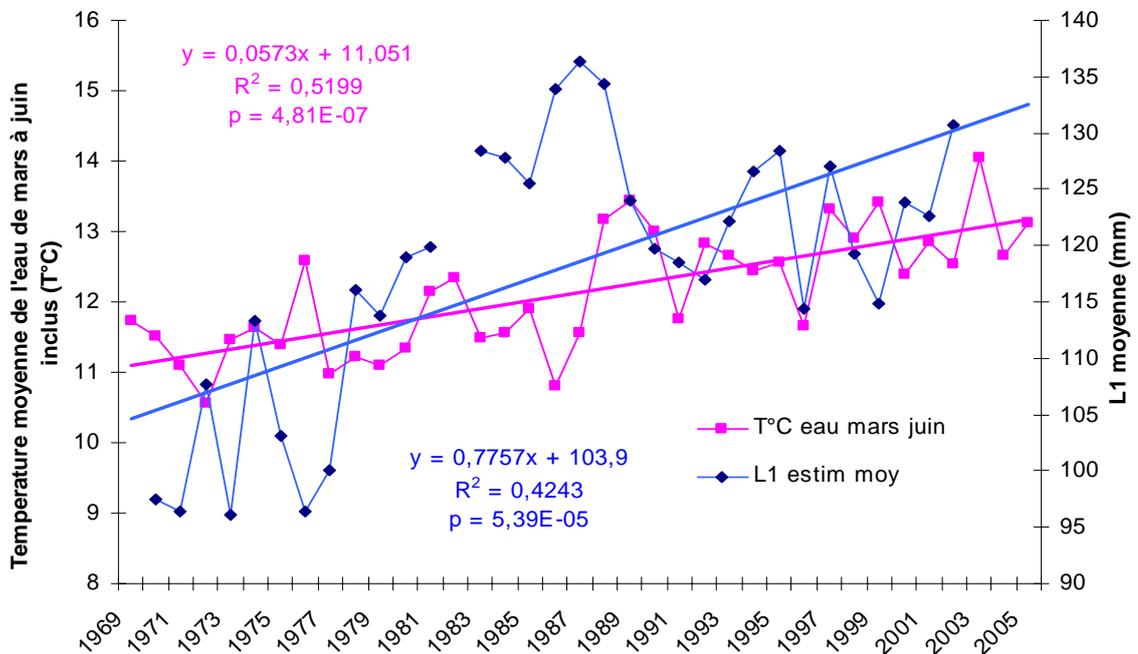


Figure 18 : Evolution de la température et de la taille L1 des juvéniles de 1970 à 2002.

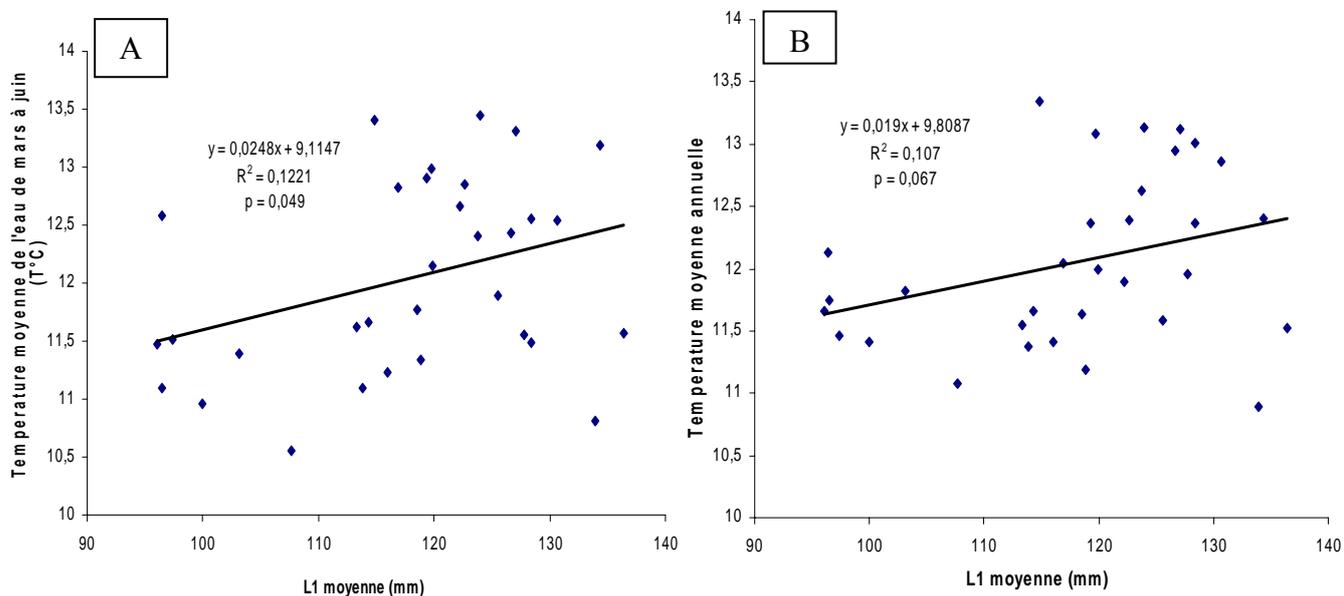


Figure 19 : Corrélation entre la température moyenne de l'eau de mars à juin et la taille estimée des juvéniles (A). Corrélation entre la température annuelle moyenne et la taille estimée des juvéniles (B).

La taille des juvéniles et la température de l'eau au cours de la période 1970-2002 montrent des évolutions similaires (fig. 18). Il existe une corrélation significative ($p = 0,049$)

entre la taille des juvéniles et la température de l'eau de mars à juin (Fig. 19). En revanche, il n'existe pas de corrélation significative entre la taille des juvéniles et la température de l'eau moyenne annuelle.

$\delta^{13}\text{C}$ et concentration en nitrates

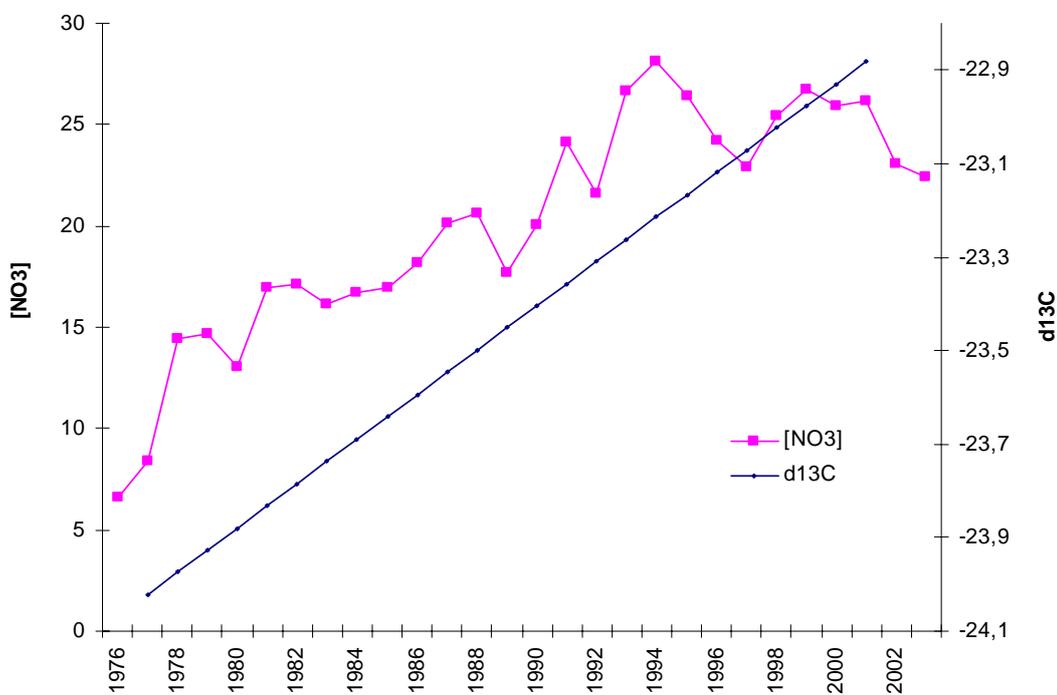


Figure 20 : Evolution des concentrations en nitrates et des teneurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ calculées à partir du GLM.

On observe une tendance évolutive très similaire entre le $\delta^{13}\text{C}$ et la concentration moyenne annuelle en nitrates (fig. 20).

DISCUSSION

Fiabilité des données et critiques des méthodes

L'utilisation du rétrocalcul des tailles chez le poisson à partir des mensurations des écailles demande le respect de certaines conditions tant au niveau de l'échantillonnage (techniques et protocole) que des zones de prélèvement des écailles (Beall *et al.*, 1992).

La pêche à la ligne, contrairement à la pêche professionnelle, est sélective, elle peut donc modifier l'image réelle des composantes biologiques des stocks comme cela a été montré sur la rivière Miramichi (Moore *et al.*, 1995). Les différentes techniques utilisées, les variations dans la pression de pêche via des variables sociétales ou des variations dans les dates d'ouvertures de la pêche peuvent être fortement sélectives quant aux adultes échantillonnés. Cependant l'âge de mer

apparaît indépendant de l'âge de rivière (Baglinière & Porcher, 1994 ; Baglinière *et al.*, 2004). Par ailleurs, les deux modèles de rétrocalculs élaborés respectivement à partir des poissons adultes d'un an de mer et de deux ans de mer ne sont pas significativement différents. Cela suggère que la composante d'âge marine du poisson et donc l'utilisation des captures faites par pêche à la ligne ne semblent pas constituer un facteur de variabilité dans les résultats obtenus.

La zone de prélèvement des écailles de saumons adultes utilisées pour l'élaboration du modèle de rétrocalcul, peut être une source non négligeable d'erreurs dans l'estimation des tailles des juvéniles. En effet, ces écailles ont été prélevées de 1972 à 1986 par le personnel INRA et, de 1987 à 2002 par les pêcheurs à la ligne suite à la déclaration obligatoire des captures instaurée en 1987. Dans ces conditions, il est possible que la zone de prélèvement des écailles recommandée pour les saumons (Baglinière, 1985) n'ait pas été toujours conforme. Or les écailles doivent provenir d'un même site pour tous les poissons d'une même espèce si l'on veut se permettre des comparaisons (Tesch, 1971). De plus, la précision de la localisation du site de prélèvement sur le corps du poisson doit augmenter (rang d'écailles et point longitudinal) dans le cas d'études de croissance par rétrocalcul des tailles (Kipling, 1962 ; Hile, 1970 ; Tesch, 1971 ; Carlander, 1982 ; Beall *et al.*, 1992). Cette non homogénéité dans la zone de prélèvement des écailles adultes a pu être la source d'une variabilité dans l'élaboration des relations taille du poisson - taille de son écaille et dans l'estimation des tailles rétrocalculées des juvéniles. Cependant, les deux modèles de rétrocalculs élaborés respectivement à partir des poissons adultes des cohortes 1970 à 1986 et des cohortes de 1987 à 2002 ne sont pas significativement différents. Cela laisse suggérer que cette possible absence d'homogénéité quant à la zone de prélèvement des écailles d'adultes n'entraînerait que peu ou aucune variabilité dans les résultats obtenus.

La survie des smolts est proportionnelle à leur taille (Henderson & Cass, 1991 ; Koenings *et al.*, 1993 ; Prévost, données non publiées). Les poissons adultes capturés à ligne sont donc davantage issus des plus gros smolts d'un an de sorte que les tailles estimées des juvéniles lors du premier hiver ne reflètent pas la valeur moyenne d'une cohorte de smolts de 1 an dévalant vers la mer. Néanmoins, il apparaît très vraisemblable que les modifications de croissance des smolts sont homogènes et qu'ainsi la taille des gros smolts varie dans le même sens et proportionnellement à la taille moyenne de la population.

Augmentation de la taille au premier hiver d'eau douce

L'augmentation de la taille des juvéniles de saumon à la fin du premier hiver en eau douce sur la rivière Scorff, témoigne d'une élévation du taux de croissance en rivière du Saumon. Chez cette espèce, les paramètres caractérisant le taux de croissance jouent un rôle important dès les premiers mois de vie sur le choix de l'option de l'individu quant à sa stratégie d'histoire de

vie. En effet, cette dernière s'exprime au travers de l'apparition de la maturation sexuelle et du comportement migratoire, deux phénomènes antagonistes reliés au taux de croissance et induits d'autant plus tôt que ce dernier est élevé (Baglinière & Maisse, 1985). Dans un premier temps, cette élévation de la croissance a pour conséquence une diminution du temps de séjour en eau douce et donc une diminution de l'âge moyen à la smoltification comme confirmé par la forte corrélation significative trouvée entre la taille des juvéniles et la proportion de saumons adultes âgés de un d'eau douce par cohorte. En effet, la smoltification nécessite l'acquisition d'un seuil de taille d'environ 8 à 10 cm. Si cette taille critique n'est pas atteinte durant l'année en cours, le juvénile restera une année supplémentaire en rivière avant de migrer en mer (Baglinière *et al.*, 2001). Ainsi sur le Scorff, l'augmentation des conditions de croissance doit se traduire alors par un plus grand nombre d'individus appartenant au mode de fort croissance et pouvant migrer en mer dès leur deuxième année de vie (Baglinière *et al.*, 1993 ; Strothotte *et al.*, 2005).

Dans un deuxième temps, l'augmentation du taux de croissance peut favoriser une maturation précoce des jeunes mâles (Baglinière & Maisse, 1985 ; Bohlin *et al.*, 1986 et 1990 ; Rowe & Thorpe, 1989). Par conséquent, on pourrait assister à une modification des stratégies reproductives, avec une augmentation du nombre de mâles juvéniles pouvant participer activement à la reproduction. Cette augmentation pourrait être d'autant plus importante que les températures favorables à la croissance apparaissent plus tôt et ce dès l'émergence de l'alevin. La participation de jeunes mâles à la reproduction permet la possibilité d'une paternité multiple pour une même femelle, et contribue ainsi au maintien d'une importante variabilité génétique (Martinez *et al.*, 2000). Cependant les mâles adultes sont seuls capables de déclencher le comportement reproducteur des femelles (Gaudemar *et al.*, 2000). Ainsi, les femelles pourraient rencontrer des difficultés dans la recherche d'un partenaire reproducteur adulte si la maturation des mâles ne se faisait plus qu'au cours d'un cycle holobiotique eau douce et donc avec suppression du séjour marin.

Il semble cependant qu'actuellement, cette augmentation du taux de croissance favorise plus la migration à un an que le phénomène de maturation sexuelle précoce pour deux raisons : (1) Ce phénomène de maturation intéresse au plus 50 % de la population (mâles) ; (2) il n'y pas d'antagonisme absolu entre maturation à 0+ et migration à 1+ an (Blanc, 2004).

De fait, un plus grand nombre de migrants de 1 an peut se traduire par une plus forte production de smolts par cohorte au niveau du bassin puisque la mortalité en rivière s'étalerait essentiellement que sur un an nonobstant les facteurs de variabilité liés à un complexe interactif : recrutement, densité-dépendance et quantité d'habitat favorable. Cependant, une forte production de smolts de un an ne résultera pas systématiquement dans un taux de retour plus élevé de

saumons adultes puisque la survie des smolts est proportionnelle à leur taille (Henderson & Cass, 1991 ; Koenings *et al.*, 1993 ; Prévost, données non publiées) et que les smolts de 1 an en dépit d'un meilleur taux de croissance auront toujours, en moyenne, une taille inférieure à celle des smolts de deux ans.

Ainsi, cette élévation du taux de croissance en réduisant le temps de séjour en eau douce des juvéniles entraîne une modification importante de la stratégie populationnelle de saumons du Scorff à savoir un renouvellement plus rapide de la population.

Cette diminution de l'âge moyen de smoltification sur une période de trente ans est également observée sur l'ensemble des rivières du massif armoricain (Jouanin, 2006). Ceci suggère que ces modifications du taux de croissance sont plus liées à une pression environnementale s'exerçant à une large échelle géographique.

Implication des facteurs environnementaux

Relation avec la température de l'eau

On observe sur la période d'étude une augmentation significative de la température de l'eau que ce soit au niveau de la valeur moyenne annuelle ou de celle correspondant à la période de croissance (mars-juin). En fait, ce réchauffement peut entraîner des effets à la fois positifs : plage thermique favorable plus large durant la période de croissance printanier et négatifs : températures trop élevées pour la reproduction et la survie des œufs en automne-hiver (Beall, 1994), et pour les tacons, en été. Ceci s'explique par la situation méridionale du Scorff vis à vis de l'aire de répartition du Saumon Atlantique. Néanmoins, de récents travaux effectués sur la Nivelle (rivière encore plus méridionale) semblent montrer que si les femelles de saumon évitent les basses températures pour frayer, elles ne semblent pas gênées par les températures plus élevées, suggérant que le seuil critique de température n'est pas encore atteint (Beall *et al.*, 2005).

De fait, l'augmentation de la taille des juvéniles n'est pas directement corrélée à la température moyenne annuelle même si ces deux paramètres évoluent dans le même sens durant la période d'étude. En revanche, la température moyenne des quatre principaux mois de croissance est corrélée à l'augmentation de taille des juvéniles mais avec un faible niveau de signification. Des températures comprises entre 15 et 20°C sont optimales pour la croissance alors qu'on assiste à une chute du taux de croissance dès 21°C. (Jonsson *et al.*, 2001). Par ailleurs, on peut expliquer l'existence d'un plateau à partir de 1987 par la diminution des effets positifs du réchauffement au profit d'effets négatifs en liaison avec la diminution de la pluviométrie durant les périodes estivales (Manabe *et al.*, 2004) pouvant avoir des conséquences sur l'écologie des saumons (Jonsson *et al.*, 1991). Cette baisse des débits peut également amplifier les phénomènes

d'eutrophisation en rivière par l'augmentation de la période favorable au développement phytoplanctonique (Schindler, 2001 ; Howarth *et al.*, 2000).

Augmentation de la productivité de l'écosystème

Il est observé une augmentation significative de la concentration en nitrates et $\delta^{13}\text{C}$ durant la période d'études et cette augmentation de la concentration en nitrates est fortement corrélée à l'augmentation de taille des juvéniles.

L'augmentation des teneurs en nutriments peut entraîner celle des productions primaires de la rivière (Harding *et al.*, 1999 ; Bernot *et al.*, 2006) et donc de la productivité de l'écosystème (Harding *et al.*, 1999 ; Bernot *et al.*, 2006). De fait, les producteurs primaires peuvent avoir modifié leur teneur en $\delta^{13}\text{C}$ par changement de la composition des sources nutritives ou par augmentation de la respiration du CO_2 atmosphérique (Schindler *et al.*, 1997 ; Post, 2002) en réponse à la forte diminution du carbone inorganique dissous, alors consommé (Raven *et al.*, 1994). Etant donné le faible enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ durant la succession des niveaux trophiques (DeNiro & Epstein, 1978), l'augmentation constatée sur les écailles de saumons consommateurs au sommet de la chaîne trophique doit être identique à celle s'effectuant sur les producteurs primaires (DeNiro & Epstein, 1978, 1981). Ainsi l'augmentation des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ au sein des écailles de juvéniles de saumons de 1977 à 2001 est corrélée à l'augmentation des teneurs en nitrates de l'eau du Scorff. Les écailles sont donc de bons indicateurs des modifications environnementales opérées ces 30 dernières années sur les bassins versants agricoles. Ces constatations permettent également de confirmer le rôle important de la variable environnementale « Nitrates » dans l'augmentation de la croissance des juvéniles. Cette augmentation pourrait résulter d'une réduction des phénomènes de densité-dépendance liés à la compétition spatiale intraspécifique (Kennedy & Strange, 1986 ; Imre & Grant, 2005) en raison, d'une plus grande quantité de ressources trophiques disponibles.

Cependant, l'augmentation de la concentration en nitrates peut expliquer celle de la taille des juvéniles autrement que par une plus grande productivité du milieu. En effet, il existe actuellement un phénomène important de colmatage des frayères dans lesquelles les conditions d'hypoxie entraînent une forte baisse de la survie des oeufs et des alevins. (Massa, 2000). De plus, ce taux de mortalité est renforcé par la présence de nitrites (réduction des nitrates) (Massa *et al.*, 2000). Cette faible survie peut avoir alors pour conséquence une réduction de la densité en juvéniles limitant de fait la compétition pour l'accès à la ressource trophique et conduisant à une meilleure croissance chez les individus survivants.

CONCLUSION

Les résultats de ce travail effectué sur 33 ans à partir de données collectées par pêche à la ligne et pêche électriques mettent en évidence une importante modification des caractéristiques biologiques de la population de saumons de la rivière Scorff, concernant la partie du cycle se déroulant en eau douce, et donc des changements dans les stratégies d'histoire de vie. Dans un premier temps ces résultats montrent une modification de la croissance des juvéniles de saumon en lien avec une diminution de leur temps de séjour en eau douce sur le Scorff. Dans un deuxième temps, ils font apparaître l'importance de l'impact des activités agricoles du bassin versant sur la qualité de l'habitat, sur la productivité du cours d'eau et donc sur la croissance des juvéniles de saumon et le fonctionnement des populations avec notamment un possible effet réducteur sur le recrutement et l'abondance du stock.

La présente étude montre également l'importance de récolter des séries de données biologiques et environnementales sur le long terme et l'intérêt de certaines méthodes pour les analyser. L'utilisation d'un modèle de rétrocalcul a rendu possible l'utilisation d'une collection d'écaillés d'adultes et a ainsi permis de combler le déficit de données sur les classes d'âges juvéniles, lié à un échantillonnage non axé sur des problématiques d'études à long terme, mais également de définir avec exactitude des traits d'histoire de vie des juvéniles non observables sur ces derniers lors d'échantillonnages classiques. L'utilisation d'une collection d'écaillés de juvéniles de saumon a permis de définir l'histoire du statut écologique du Scorff à l'aide de la méthode des isotopes stables. Ceci fait de ces structures osseuses faciles à prélever et à conserver des indicateurs écologiques de la productivité du milieu et de l'impact des apports exogènes de nutriments dans les réseaux trophiques.

BIBLIOGRAPHIE

- Anonyme, 2001. Report of the working group on the Atlantic salmon. ICES CM2001/ACFM:15, 199p.
- Anonyme, 2003. Report of the working group on the Atlantic salmon ICES CM2003/ACFM:19, 297p.
- Baglinière E., Ombredane D., 1990. Choix et fiabilité d'un modèle de rétrocalcul des tailles en écologie halieutique. Mise au point d'un logiciel informatique. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 319 : 258-272.
- Baglinière J.L., Nieceza A.G., Brana-Vigil F., & Prevost E., 1992. Vérification des critères utilisés pour déterminer les positions des bandes hivernales sur la partie marine des ecailles de Saumon Atlantique (*Salmo salar* L.) adulte en France et en Espagne. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 323 : 160-168.
- Baglinière J.L., 1976. Etude des populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L. 1766) en Bretagne-Basse-Normandie. 1 - Caractéristiques des smolts de la Rivière Ellé. Annales d'Hydrobiologie 7 : 141-158.
- Baglinière J.L., 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 Pêche et de Pisciculture 298,69-105.
- Baglinière J.L., Denais L., Rivot E., Porcher J.P., Prévost E., Marchand F. & Vauclin V., 2004. Length and age structure modifications of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations of Brittany and Lower Normandy from 1972 to 2002. Technical Report, INRA-CSP, 24 p.
- Baglinière J.L., Guyomard R., Héland M., Ombredane D. & Prévost E., 2001. Ecologie des populations de Poissons des cours d'eau à Salmonidés. *In* : L'eau dans l'espace rural. Vie et milieux aquatiques, pp. 31-49. A. Neveu, C. Riou, R. Bonhomme, P. Chassin & F. Papy (Eds), Collection Mieux Comprendre, INRA, Paris,
- Baglinière J.L., Le Louarn H., 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. Français de Pêche et de Pisciculture 306, -39.
- Baglinière J.L., Maisse G., 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the armoricain Massif, France. Aquaculture 45, 249-263.
- Baglinière J.L., Maisse G. & Nihouarm A., 1993. Comparaison of two methods of estimating Atlantic salmon (*Salmo salar*) wild smolt production. *In*: Production of Juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar*, in Natural Waters (Gibson R.J. et Cutting R.E., eds), pp. 189-291. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 118.
- Baglinière J.L., Porcher J.P., 1994. Caractéristiques des stocks de reproducteurs et comportements lors de la migration génésique. *In*: Le Saumon atlantique : Biologie et gestion de la ressource, pp. 101-122. Guegen J.C. et Prouzet P. (Eds.), Ifremer Brest.
- Baglinière J.L., Thibault M. & Dumas J., 1990. Réintroductions et soutiens de populations du Saumon atlantique (*Salmo salar* L.) en France. La Terre et la Vie Suppl. 5, 299-323.
- Beacham T.D., 1981. Variability in growth during the first 3 years of life of cod (*Gadus morhua*) in the Southern Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Zoology 59, 614-620.
- Beall E., 1994. La phase de reproduction. *In*: Le Saumon atlantique : Biologie et gestion de la ressource, pp. 123-140. Guegen J.C. et Prouzet P. (Eds.), Ifremer Brest.

- Beall E., Baglinière J.L. & Gaudin P., 2005. Impact des changements climatiques sur les stratégies d'histoire de vie du saumon atlantique (*Salmo salar*). Rapport MICES INRA UMR ECOBIOP St Pée et UMR INRA-Agrocampus Rennes EQHC, 10 p.
- Beall E., Davaine P., Bazin D. & Blanc J.M., 1992. Détermination d'un modèle de rétrocalcul pour l'estimation de la croissance de la truite de mer (*Salmo trutta*) à Kerguelen. In : Tissus durs et âge individuel des vertébrés, Colloque national, Bondy, France, 4-6 mars 1991, pp. 193-198. Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (Eds),. Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA.
- Beamish, J.R., Mahnken, C., 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change. *Progress in Oceanography* 49 : 423–437.
- Bernot M.J., Tank J.L., Royer T.V. & David M.B., 2006. Nutrient uptake in streams draining agricultural catchments of the midwestern United States. *Freshwater Biology* 51: 499-509.
- Bertin L., 1958.-Ecaillés et sclérifications dermiques. (482- 504) et Denticules cutanées et dents (505-531) in P. P. GRASSE, 1958.- *Traité de Zoologie, Agnathes et Poissons: anatomie, éthologie, systématique* Tome XIII, 1er fasc. Masson et Cie Ed., 924 pp.
- Bjornn T.C., Reiser W., 1991. Habitat Requirements of salmonids in Streams. In: *Influences of Forest and Rangeland Management on salmonid Fishes and Their Habitats*, pp. 83-138. Meehan, W.R. (ed). American Fisheries Society Special Publication 19 (4).
- Bohlin T., Dellefors C. & Faremo U., 1986. Early sexual maturation of male sea trout and salmon - an evolutionary model and some practical implications. Report, Institute Freshwater Research Drottningholm 63: 17–25.
- Bohlin T., Dellefors C. & Faremo U., 1990. Large or small at maturity — theories on the choice of alternative male strategies in anadromous salmonids. *Annales Zoologici Fennici* 27 : 139–47.
- Bonnier M.N., 1990. Agriculture et qualité des eaux : Les pratiques de fertilisation en Vallée du Scorff (Morbihan). DESS, Université de Montpellier III, 163 p.
- Carlander K.D., 1982. Standart intercepts for calculating lengths from scale. Measurements for some centrarchid and percoid fishes. *Transactions of American Fisheries Society* 111: 332-336.
- Caron F., Fontaine P.M., 2003. L'état des stocks de saumon au Québec en 2002. Société de la faune et des parcs au Québec. Direction sur la Faune, 48p.
- Chang C.Y., Kendall C., Silva R.S., Battaglin W.A., & Campbell D.H., 2002. Nitrate stable isotopes: tools for determining nitrate sources among different land uses in the Mississippi River basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1874-1885.
- Craig H., 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica Cosmochimica Acta* 12: 133-149.
- Crozier R.L.G., Zabel R. W. 2006. Climate impacts at multiple scales: evidence for differential population responses in juvenile Chinook salmon. *Journal of Animal Ecology* 75 (5) 1100-1109.
- Cunjak R. A., Randall R. G., 1993. In-stream movements of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter and early spring. In: *Production of Juvenile Atlantic Salmon, Salmo salar*, in *Natural Waters* (Gibson R.J. et Cutting R.E., eds), pp. 43–51. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 118.

- Daufresne M, Roger MC, Capra H, & Lamouroux N., 2004. Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology* 10(1): 124-140.
- De Gaudemar B., Bonzom J.M. & Beall E., 2000. Effects of courtship and relative mate size on sexual motivation in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*. 57: 502–515.
- DeNiro M.J., Epstein S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- DeNiro M.J., Epstein S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta* 45:341–351.
- Elliott J.M., Hurley M.A., 1997. A functional model for maximal growth of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Functional Ecology* 11: 592–603.
- Estep M.L.F., Vigg S., 1985. Stable carbon and nitrogen isotope tracers of trophic dynamics in natural populations and fisheries of the Lahontan Lake System, Nevada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42:1712–1719.
- Finlay J.C., Khandwala S. & Power M.E., 2002. Spatial scales of carbon flow in a river food web. *Ecology* 83: 1845-1859.
- Francis R. I. C .C., 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology* 36:883–902.
- Friedland K.D., Reddin D.G. & Castonguay M., 2003. Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science* 60: 343-355.
- Frost W.E., Kipling C., 1980. The growth of charr, *Salvelinus Willughbii* Günther, in Windermere. *Journal of Fish Biology* 16: 279-289.
- Fry B., Sherr B., 1984. Delta13C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contribution in Marine Science* 27: 13-47.
- Gates D.M., 1993. *Climate change and its biological consequences*. Sunderland, MA, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Giovanni R., 1996. Situation de la dégradation de la qualité des eaux courantes en Bretagne : cas des nitrates et des deux pesticides, l'atrazine et le lindane. *Cybium*, 20 (suppl.) : 143-162.
- Gross, M.R. 1987. Evolution of diadromy in fishes. *American Fisheries Society Symposium* 1:14-25.
- Gross M.R., 1998. One species with two biologies: Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1): 131–144.
- Harding J.S., Young R.G., Hayes J.W., Shearer K.A., & Stark J.D., 1999. Changes in agricultural intensity and river health along a river continuum. *Freshwater Biology* 42: 345-357
- Harrington R.R., Kennedy B.P., Chamberlain C.P., Blum J.D. & Folt C.L., 1998. 15N enrichment in agricultural catchments: field patterns and applications to tracking Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Chemical Geology* 147: 281-294.
- Héland M., Dumas J., 1994. Ecologie et comportement des juvéniles. *In* : Le Saumon atlantique : Biologie et gestion de la ressource, pp. 29-46. Guegen J.C. et Prouzet P. (Eds.), Ifremer Brest.

- Henderson M.A., Cass A.J., 1991. Effect of smolt size on smolt-to-adult survival for Chilko Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 988–994.
- Hile R., 1970. Body-scale relation and calculation of growth in fishes. Transactions of American Fisheries Society 3: 468-474.
- Howarth R., Anderson D., Cloern J., Elfring C., Hopkinson C., Lapointe B., Malone T., Marcus N., McGlathery K., Sharpley A. & Walker D., 2000. Nutrient pollution of coastal rivers, bays, and seas. Issues in Ecology 7:1–15.
- Hutchings J.A., Jones M.E.B., 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 22-47.
- Hutchings J., Myers R.A., 1985. Mating between andromous and non andromous Atlantic salmon, *Salmo salar*. Canadian Journal of Zoology 63: 2219-2221
- Imre I., Grant J. W. A. & Cunjak R. A., 2005. Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick. Journal of Animal Ecology 74 508-516.
- Jearld A., 1983.-Age determination *In* Fisheries Techniques, pp 301-324. Nielsen L. (Ed.), Blacksburg
- Jonsson B., Jonsson N., 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries 3: 348-365.
- Jonsson B., Forseth T., Jensen A.J. & Næsje T.F., 2001. Thermal performance in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Functional Ecology 15: 701–711.
- Jonsson N., Hansen L.P. & Jonsson B., 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. Journal of Animal Ecology 60: 937–947.
- Jouanin 2006. Evolution des caractéristiques démographiques des populations de Saumon atlantique (*Salmo salar*, L.) dans le Massif Armoricaïn de 1972 à 2005, en relation avec des variables environnementales. Mémoire de Master 2 Professionnel Biostatistiques et Modélisation Université Paul Sabatier, Toulouse III, 50 p
- Kennedy G. J. A., Strange C. D., 1986. The effects of intra- and inter-specific competition on the sur-vival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. Journal of Fish Biology 28: 479-489.
- Kipling C., 1962. The use of the scale of the trout (*Salmo trutta* L.) for the back calculation of growth. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer XXVII (3): 304-315.
- Koenings J.P., Geiger H.J. & Hasbrouck J.J., 1993. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): effects of smolt length and geographic latitude when entering the sea. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50: 600–611.
- Lee R. M., Rinne J. M., 1980. Critical thermal maxima of five trout species in the southwestern United States. Transactions of the American Fisheries Society 109:632–635.
- MacCrimmon H.R., Gots B.L., 1979. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. Journal of Fisheries research Board of Canada 36: 422-457.
- Maceina M. J., 1992. A simple regression model to assess environmental effects on fish growth. Journal of Fish Biology 41:557–565.
- Manabe S., Milly P.C.D. & Wetherald R., 2004. Simulated long-term changes in river discharge and soil moisture due to global warming. Hydrological Sciences 49 (4): 625-642.

- Mariotti A., 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature* 303: 685-687.
- Martinez JL, Mor' an P., Perez J, De-Gaudemar B, Beall E. & Garcia-Vazquez E., 2000. Multiple paternity increases effective population size of southern Atlantic salmon populations. *Molecular Ecology* 9: 293–298
- Massa F., 2000. Sédiments, physico-chimie du compartiment interstitiel et développement embryon-larvaire de la truite commune (*Salmo trutta*) : Etude en milieu naturel anthropisé et en conditions contrôlées. Thèse de Doctorat, Université Paris, VI, 179 p..
- Massa F., Baglinière J.L., Prunet P. & Grimaldi C., 2000. Survie embryon-larvaire de la truite (*Salmo trutta*) et conditions chimiques dans la frayère. *Cybiurn* 24 : 129-140.
- McCormick S.D., Hansen L.P., Quinn T.P. & Saunders R.L., 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 77-92.
- Metcalf N.B., 1998. The interaction between behaviour and physiology in determining life history patterns in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1): 93- 103.
- Minns C.K., Randall R.G., Chadwick E.M.P., Moore J.E. & Green R., 1995. Potential impact of climate change on the habitat and population dynamics of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in eastern Canada. *In: Climate Change and Northern Fish Populations*, pp. 699-708. Beamish R.J., (ed). Canadian Special Publication Journal of Fisheries and Aquatic 121.
- Moore D.S., Chaput G.J. & Pickard P.R., 1995. The effect of fisheries on the biological characteristics and survival of mature Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River. *In: Water, science and the public, the Miramichi ecosystem*. pp. 229–247. E.M.P. Chadwick (ed). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 123.
- Nicieza A.G., Brana F. & Toledo M.M., 1991. Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L, under different growth conditions. *Journal of Fish Biology* 38: 509-523.
- Ombredane D., Baglinière J.L., 1992. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. *In: Tissus durs et âge individuel des vertébrés*, pp 151-192. J. L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand, F. Meunier (Eds), ORSTOM-INRA, Paris.
- Parrish D.L., Behnke R.J., Gephard S.R., McCormick S.D. & Reeves G.H., 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 281-287.
- Perga M. E., Gerdeaux D., 2003 Using the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of whitefish scales for retrospective ecological studies: changes in isotope signatures during the restoration of Lake Geneva, 1980–2001. *Journal of Fish Biology* 63: 1197-1207.
- Philippart J.C., 1975.-Dynamique des populations de poissons d'eau douce non exploitées. *In : Problèmes d'Ecologie : La démographie des populations de vertébrés*. Lamotte M. & Bourlière F., Masson & Cie (Eds), Paris.
- Porcher J.P., Baglinière J.L., 2001. Le Saumon atlantique. Atlas des poissons d'eau douce de France. Keith P. & Allardi J. (coords.). Patrimoines Naturels 47 : 240-243.
- Post D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.

- R Development Core Team, 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- Raven J.A., Johnston A.M., Newman J.R. & Scrimgeour C.M., 1994. Inorganic carbon acquisition by aquatic photolithotrophs of the Dighty Burn, Angus, UK: Uses and limitations of natural abundance measurements of carbon isotopes. *New Phytologist* 127: 271-286.
- Riera P., Stal L.J. & Nieuwenhuize J., 2000. Heavy $\delta^{15}\text{N}$ in intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt estuary (The Netherlands): effects of river nitrogen inputs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 365-372.
- Rowe D.K., Thorpe J.E., 1989. Differences in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* 36: 643-658.
- Schindler D. E., Carpenter S. R. & Cole J. J., 1997. Influence of food web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere. *Science* 277: 248-250.
- Schindler D.W., 2001. The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58 (1): 18-29
- Shuter B.J., Post J.R., 1990. Climate, population variability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transaction of the American Fisheries Society* 119: 314-336.
- Sire J.Y., Géraudie J., 1983. Fine structure of developping scales in the Cichlids *Hemichromis bimaculatus* (*Pisces, Tteleostei, Perciformes*). *Acta Zoologica* 64: 1-8.
- Smith V.H., Tilman G.D. & Nekola J.C., 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100:179-196.
- Strothotte E., Chaput G.J. & Rosenthal H., 2005. Seasonal growth of wild Atlantic salmon juveniles and implications on age at smoltification. *Journal of Fish Biology* 67: 1585-1602.
- Tesh F.W., 1971. Age and growth. *In: Fish Production in Fresh Waters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 2th edition pp. 98-130.
- Thorpe J.E., Morgan R.I.G., Ottaway E.M. & Miles M.S., 1980. Time of divergence of growth groups between potential 1+ and 2+ smolts among sibling Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 17: 13-21.
- Vitousek P.M., 1994. Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology* 75: 1861-1876.
- Webb T. III., Bartlein P.J., 1992. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 141-173.
- Welcome R. L., 1985. River fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 262, FAO-UNO, Rome.
- Zivkov M., 1996. Critique of proportional hypothesis and methods for back-calculation of fish growth. *Environmental Biology of Fishes* 46: 309-320.

ANNEXE 1 : MODELE DE RETROCALCUL 1/

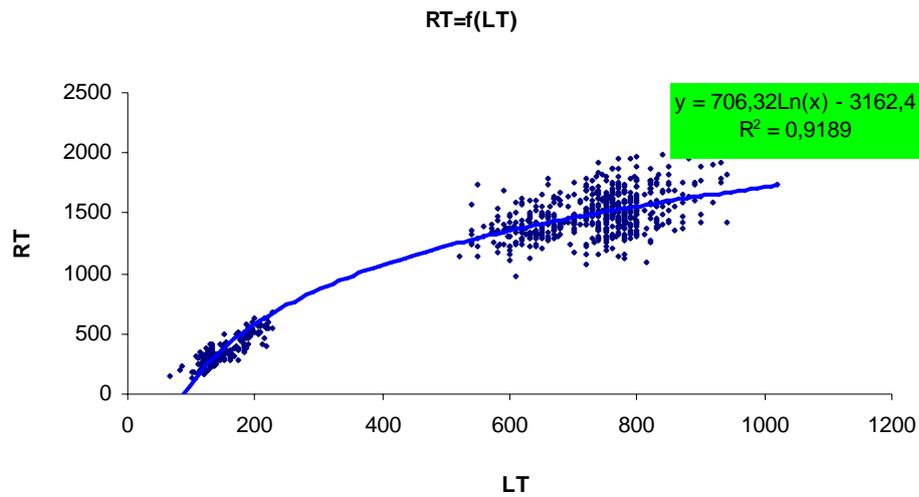


Figure 24 : Relation rayon écaille et longueur du poisson.

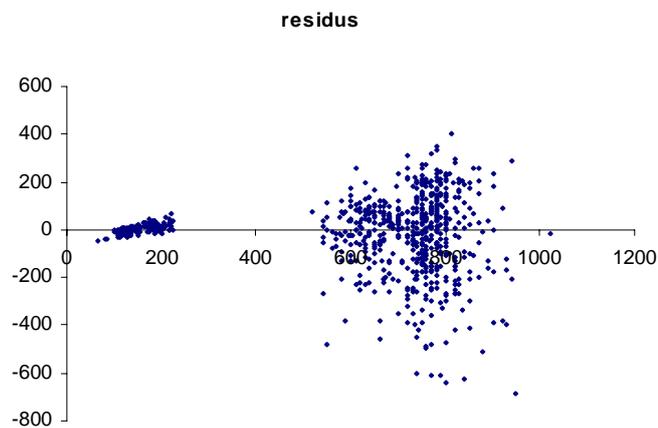


Figure 25 : Résidus du modèle $y = 706,32\text{Ln}(x)-3162,4$.

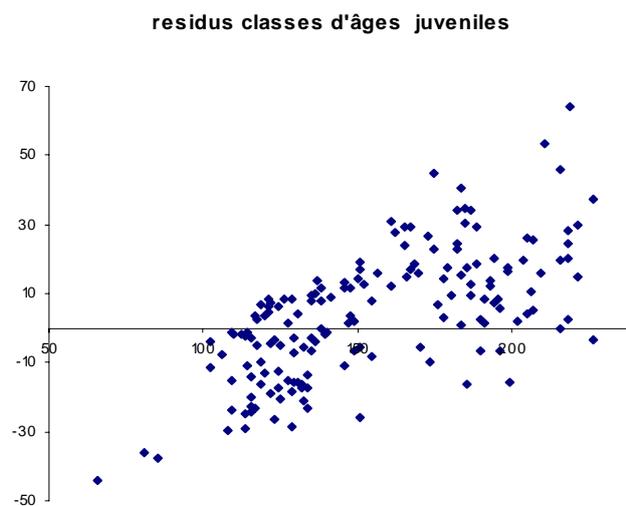


Figure 26 : Résidus du modèle $y = 706,32\text{Ln}(x)-3162,4$ pour les classes d'âges juvéniles uniquement.

ANNEXE 2 : MODELE DE RETROCALCUL 3/

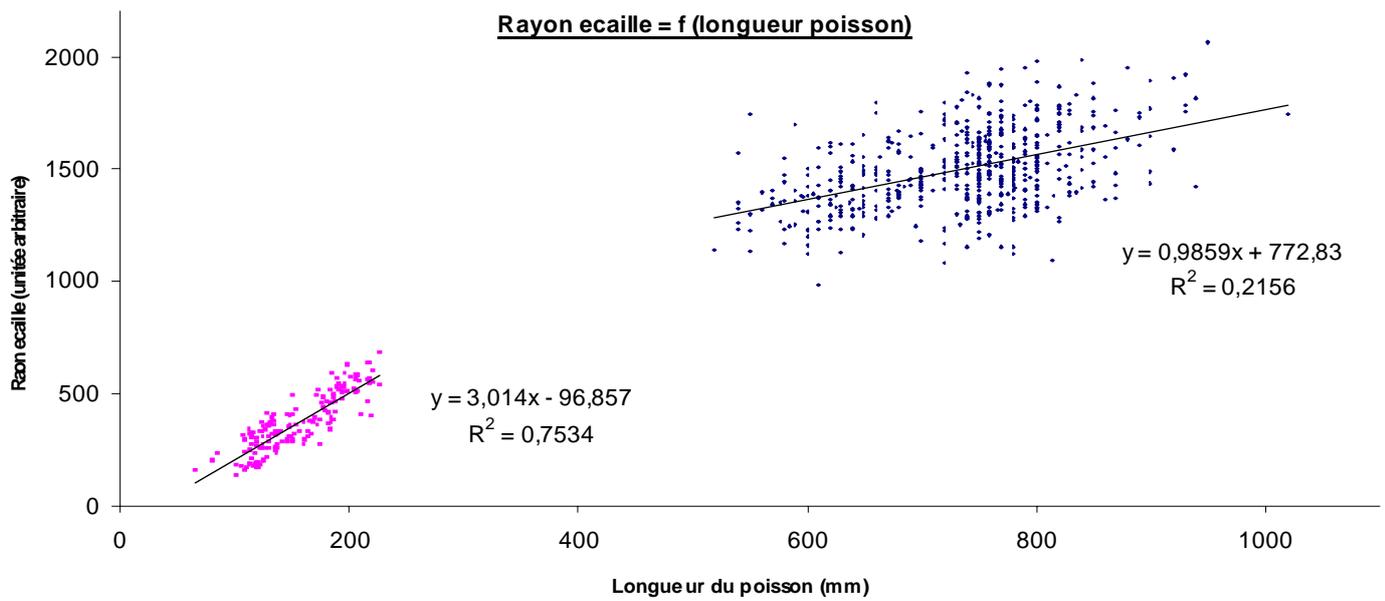
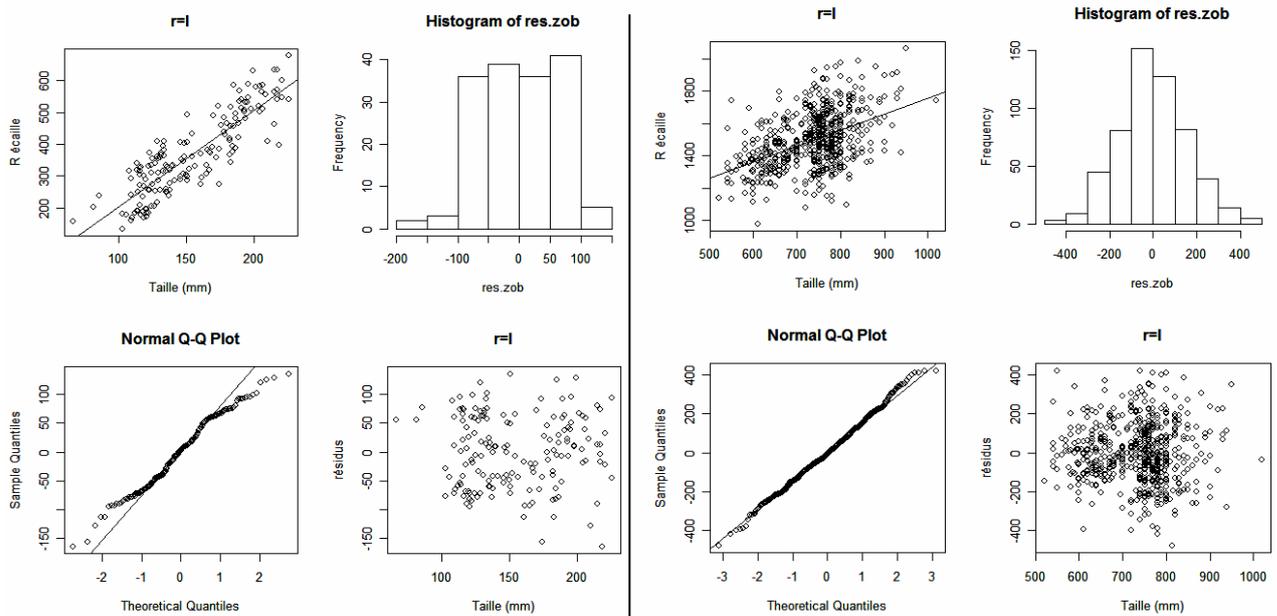


Figure 27 : Relation rayon écaille et longueur du poisson.

Soit le modèle de rétro mesure : $L1 = R1 / (3,014 (Rc / (0,9859 * Lc + 772,83)) - 96,857)$

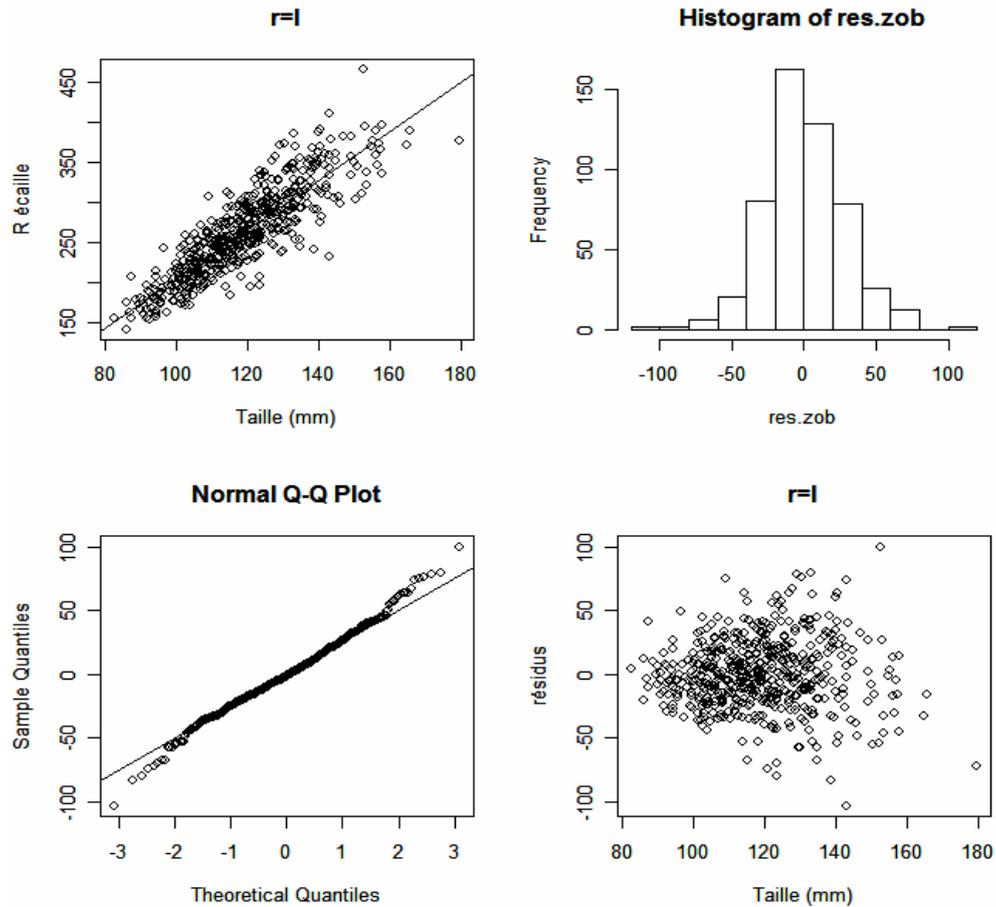


Residual standard error: 62.49 on 160 degrees of freedom
 Multiple R-Squared: 0.7534,
 Adjusted R-squared: 0.7518 F-statistic: 488.8 on 1 and 160 DF, p-value: < 2.2e-16
 One-sample Kolmogorov-Smirnov test D = 0.0753, p-value = 0.3165

Residual standard error: 153.5 on 556 degrees of freedom
 Multiple R-Squared: 0.2156,
 Adjusted R-squared: 0.2141 F-statistic: 152.8 on 1 and 556 DF, p-value: < 2.2e-16
 One-sample Kolmogorov-Smirnov test D = 0.0262, p-value = 0.8376

Figure 28 & 29 : Analyse statistique des résidus des sous-modèles des phases juvénile (à gauche) et adulte (à droite).

Estimation des tailles de smoltification via le modele 3/



Residual standard error: 27.35 on 516 degrees of freedom Multiple R-Squared: 0.753,
Adjusted R-squared: 0.7525 F-statistic: 1573 on 1 and 516 DF, p-value: < 2.2e-16
One-sample Kolmogorov-Smirnov test D = 0.0324, p-value = 0.6503

Figure 30 : Rayon écaille = f(Longueur poissons) et analyse des résidus pour les estimations des longueurs à la smoltification.

ANNEXE 3 : EVOLUTION DES TAILLES ET SEXE,

COMPOSANTE MARINE

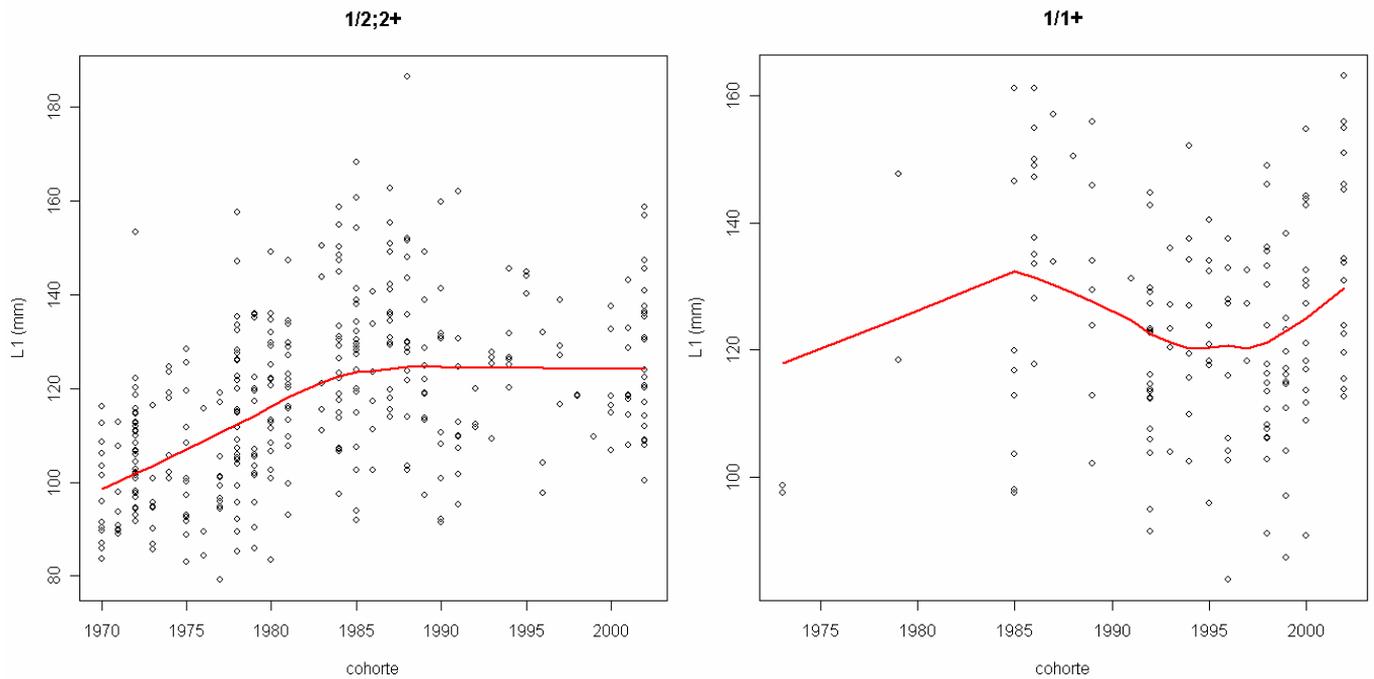


Figure 31 & 32 : Evolution des tailles des juvéniles de saumon ayant produits des adultes de 2 ans d'eau de mer (à gauche) et de 1 an d'eau de mer (à droite). Régressions non paramétriques « Lowess ».

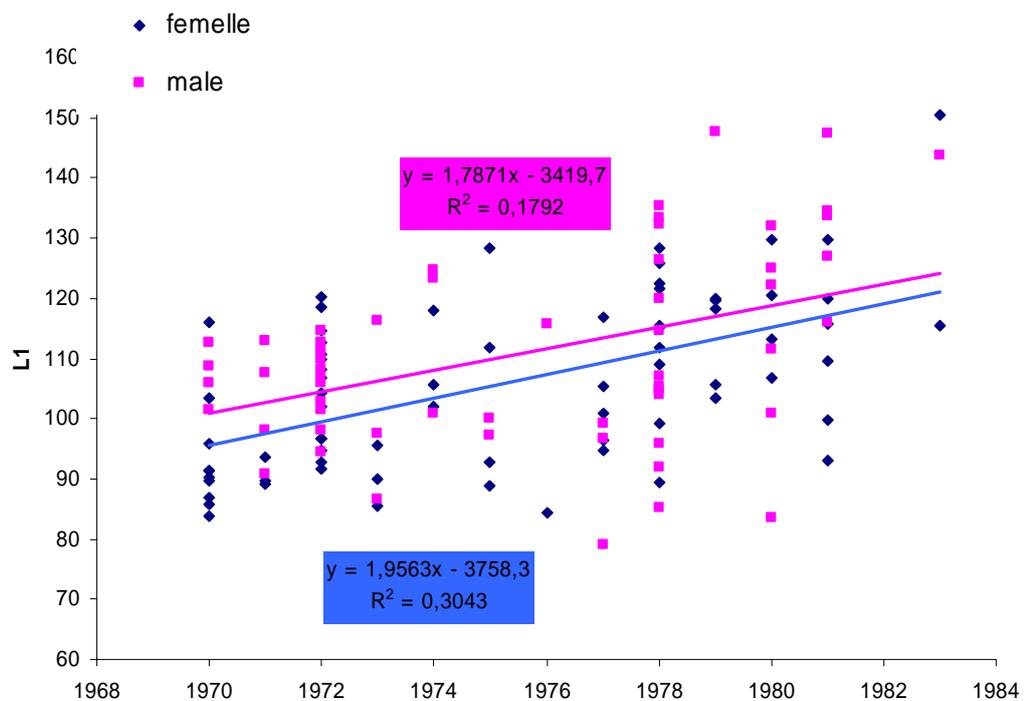


Figure 33 : Influence du sexe sur la taille.

ANNEXE 4 : ANALYSE STATISTIQUE GLM

Analyse GLM d13C avec interactions

`glm(formula = dat$d13C ~ as.factor(dat$Station) + dat$Date*as.factor(dat$Station) - dat$Date, family = gaussian)`

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid.	Dev	F	Pr(>F)
NULL			161		919.39			
as.factor(dat\$Station)	33	716.07	128	203.32	13.6210	<2e-16	***	
as.factor(dat\$Station):dat\$Date	15	23.31	113	180.01	0.9754	0.4856		

→ absence d'interaction entre les effets temporels et spatiaux.

Analyse GLM d13C sans interactions

`glm(formula = dat$d13C ~ as.factor(dat$Station) + dat$Date, family = gaussian)`

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-3.85746	-0.49307	-0.02152	0.45528	4.06994

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-117.92922	38.83685	-3.037	0.00290 **
as.factor(dat\$Station)2	0.56321	1.75064	0.322	0.74820
as.factor(dat\$Station)3	0.24664	1.29760	0.190	0.84955
as.factor(dat\$Station)4	0.99635	1.29793	0.768	0.44413
as.factor(dat\$Station)6	1.46417	1.52259	0.962	0.33806
as.factor(dat\$Station)7	2.46910	1.43175	1.725	0.08705 .
as.factor(dat\$Station)8	2.34499	1.52259	1.540	0.12602
as.factor(dat\$Station)9	2.27255	1.52259	1.493	0.13803
as.factor(dat\$Station)10	3.92483	1.51460	2.591	0.01068 *
as.factor(dat\$Station)11	2.79233	1.35506	2.061	0.04138 *
as.factor(dat\$Station)12	1.74412	1.38483	1.259	0.21018
as.factor(dat\$Station)13	2.55707	1.74891	1.462	0.14619
as.factor(dat\$Station)14	2.11185	1.51510	1.394	0.16579
as.factor(dat\$Station)15	2.32772	1.75584	1.326	0.18732
as.factor(dat\$Station)16	3.19704	1.51660	2.108	0.03699 *
as.factor(dat\$Station)17	2.72634	1.51660	1.798	0.07461 .
as.factor(dat\$Station)18	2.58665	1.51460	1.708	0.09012 .
as.factor(dat\$Station)20	3.04063	1.52259	1.997	0.04796 *
as.factor(dat\$Station)22	2.88947	1.33632	2.162	0.03247 *
as.factor(dat\$Station)23	2.44671	1.51660	1.613	0.10916
as.factor(dat\$Station)24	2.67114	1.33676	1.998	0.04783 *
as.factor(dat\$Station)25	2.55014	1.38264	1.844	0.06745 .
as.factor(dat\$Station)26	2.46746	1.28149	1.925	0.05641 .
as.factor(dat\$Station)27	3.73258	1.35551	2.754	0.00676 **
as.factor(dat\$Station)28	-0.09899	1.28813	-0.077	0.93887
as.factor(dat\$Station)29	-0.48861	1.35506	-0.361	0.71901
as.factor(dat\$Station)30	-1.41884	1.28699	-1.102	0.27235
as.factor(dat\$Station)31	0.21718	1.38264	0.157	0.87544
as.factor(dat\$Station)32	4.15060	1.74891	2.373	0.01913 *
as.factor(dat\$Station)33	-4.49575	1.74891	-2.571	0.01131 *
as.factor(dat\$Station)34	-2.51789	1.51460	-1.662	0.09890 .
as.factor(dat\$Station)35	-1.61867	1.29480	-1.250	0.21355
as.factor(dat\$Station)37	-3.03465	1.38264	-2.195	0.02999 *
as.factor(dat\$Station)38	-2.60830	1.38264	-1.886	0.06152 .
dat\$Date	0.04750	0.01948	2.439	0.01612 *

Null deviance: 919.39 on 161 degrees of freedom
 Residual deviance: 194.23 on 127 degrees of freedom
 AIC: 561.13

`anova(dc13m1.glm, test = "F")`

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid.	Dev	F	Pr(>F)
NULL				161		919.39		
as.factor(dat\$Station)	33	716.07	128	203.32	14.1884	< 2e-16	***	
dat\$Date	1	9.10	127	194.23	5.9474	0.01612	*	

→ effets spatiaux et temporels significatifs (<0.001 et <0.05).

Analyse GLM d15N avec interactions

glm(formula = dat\$d15N ~ as.factor(dat\$Station) + dat\$Date*as.factor(dat\$Station) - dat\$Date, family = gaussian)

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.531e+00	-4.248e-01	-7.638e-14	4.076e-01	2.341e+00

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	19.31482	0.94908	20.351	< 2e-16
as.factor(dat\$Station)2	-3.82526	1.34221	-2.850	0.005198 **
as.factor(dat\$Station)3	-295.28708	70.75892	-4.173	5.93e-05 ***
as.factor(dat\$Station)4	-214.84933	97.13879	-2.212	0.028994 *
as.factor(dat\$Station)6	-5.81218	1.16239	-5.000	2.11e-06 ***
as.factor(dat\$Station)7	-259.99123	290.35655	-0.895	0.372466
as.factor(dat\$Station)8	-5.91439	1.16239	-5.088	1.45e-06 ***
as.factor(dat\$Station)9	-6.06347	1.16239	-5.216	8.35e-07 ***
as.factor(dat\$Station)10	-6.89664	1.16239	-5.933	3.32e-08 ***
as.factor(dat\$Station)11	873.82957	432.02752	2.023	0.045473 *
as.factor(dat\$Station)12	1477.73510	335.05045	4.410	2.36e-05 ***
as.factor(dat\$Station)13	-2.50796	1.34221	-1.869	0.064278 .
as.factor(dat\$Station)14	182.26547	669.42745	0.272	0.785911
as.factor(dat\$Station)15	-4.67886	1.34221	-3.486	0.000699 ***
as.factor(dat\$Station)16	-3.27381	1.16239	-2.816	0.005732 **
as.factor(dat\$Station)17	304.01992	335.05079	0.907	0.366134
as.factor(dat\$Station)18	-2.76303	1.16239	-2.377	0.019133 *
as.factor(dat\$Station)20	-4.33732	1.16239	-3.731	0.000300 ***
as.factor(dat\$Station)22	788.00458	253.02149	3.114	0.002336 **
as.factor(dat\$Station)23	-3.87661	1.16239	-3.335	0.001154 **
as.factor(dat\$Station)24	526.00842	205.04021	2.565	0.011616 *
as.factor(dat\$Station)25	-1.12400	1.06111	-1.059	0.291735
as.factor(dat\$Station)26	26.08225	65.71841	0.397	0.692205
as.factor(dat\$Station)27	-452.02263	264.66913	-1.708	0.090405 .
as.factor(dat\$Station)28	76.61550	77.08605	0.994	0.322397
as.factor(dat\$Station)29	292.05947	264.56302	1.104	0.271968
as.factor(dat\$Station)30	179.10939	78.17384	2.291	0.023808 *
as.factor(dat\$Station)31	-5.60470	1.06111	-5.282	6.28e-07 ***
as.factor(dat\$Station)32	-6.83789	1.34221	-5.095	1.41e-06 ***
as.factor(dat\$Station)33	-4.76067	1.34221	-3.547	0.000569 ***
as.factor(dat\$Station)34	-4.42131	1.16239	-3.804	0.000232 ***
as.factor(dat\$Station)35	152.63108	78.97454	1.933	0.055781 .
as.factor(dat\$Station)37	-3.74979	1.06111	-3.534	0.000595 ***
as.factor(dat\$Station)38	-4.05167	1.06111	-3.818	0.000220 ***
as.factor(dat\$Station)1:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)2:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)3:dat\$Date	0.14699	0.03568	4.120	7.25e-05 ***
as.factor(dat\$Station)4:dat\$Date	0.10603	0.04890	2.168	0.032225 *
as.factor(dat\$Station)6:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)7:dat\$Date	0.12689	0.14530	0.873	0.384334
as.factor(dat\$Station)8:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)9:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)10:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)11:dat\$Date	-0.43960	0.21660	-2.030	0.044751 *
as.factor(dat\$Station)12:dat\$Date	-0.74204	0.16778	-4.423	2.25e-05 ***
as.factor(dat\$Station)13:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)14:dat\$Date	-0.09299	0.33555	-0.277	0.782193
as.factor(dat\$Station)15:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)16:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)17:dat\$Date	-0.15385	0.16778	-0.917	0.361094
as.factor(dat\$Station)18:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)20:dat\$Date	NA	NA	NA	NA
as.factor(dat\$Station)22:dat\$Date	-0.39664	0.12683	-3.127	0.002243 **

```

as.factor(dat$Station)23:dat$Date      NA      NA      NA      NA
as.factor(dat$Station)24:dat$Date -0.26461 0.10274 -2.576 0.011299 *
as.factor(dat$Station)25:dat$Date      NA      NA      NA      NA
as.factor(dat$Station)26:dat$Date -0.01521 0.03308 -0.460 0.646559
as.factor(dat$Station)27:dat$Date 0.22329 0.13264 1.683 0.095050 .
as.factor(dat$Station)28:dat$Date -0.04081 0.03879 -1.052 0.294979
as.factor(dat$Station)29:dat$Date -0.14918 0.13264 -1.125 0.263103
as.factor(dat$Station)30:dat$Date -0.09243 0.03942 -2.345 0.020774 *
as.factor(dat$Station)31:dat$Date      NA      NA      NA      NA
as.factor(dat$Station)32:dat$Date      NA      NA      NA      NA
as.factor(dat$Station)33:dat$Date      NA      NA      NA      NA
as.factor(dat$Station)34:dat$Date      NA      NA      NA      NA
as.factor(dat$Station)35:dat$Date -0.07912 0.03982 -1.987 0.049367 *
as.factor(dat$Station)37:dat$Date      NA      NA      NA      NA
as.factor(dat$Station)38:dat$Date      NA      NA      NA      NA

```

Null deviance: 381.07 on 161 degrees of freedom
Residual deviance: 101.79 on 113 degrees of freedom
AIC: 484.45

```
anova(dN15m2.glm, test = "F")
```

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			161	381.07		
as.factor(dat\$Station)	33	208.74	128	172.33	7.0225	2.293e-15 ***
as.factor(dat\$Station):dat\$Date	15	70.54	113	101.79	5.2210	8.507e-08 ***

→ interactions existantes entre les effets spatiaux et temporels.

Résumé : Les modifications de croissance en eau douce du saumon atlantique (*Salmo salar*) ont été analysées sur la rivière Scorff (Morbihan, France) durant la période 1970-2005 à l'aide de rétrocalculs effectués à partir d'écailles d'adultes. La longueur rétrocalculée des juvéniles au premier hiver à partir de régression linéaires longueur de l'écaille-longueur du poisson augmente significativement de 1970 à 1987 (+25 mm) pour atteindre un plateau en fin de la décennie 1980. La température moyenne annuelle augmente fortement sur la période (+1.5 °C). Dans le même temps, la progression de l'élevage sur le bassin versant jusqu'au milieu des années 1990 a eu pour conséquence une forte élévation de la concentration en nitrates des eaux (+16 mg.l⁻¹). Des corrélations significatives sont trouvées entre la taille estimée des juvéniles, la température de l'eau pendant la période de croissance (mars à juin) et la teneur en nitrates. Une analyse des isotopes stables du carbone (C) et de l'azote (N) a été effectuée sur un échantillon d'écailles de 162 juvéniles collectées durant la période 1977-2001. Aucune tendance n'est observée pour le $\delta^{15}\text{N}$ alors que les écailles s'enrichissent fortement en ^{13}C (+1.4‰) sur la période. Une corrélation significative est observée entre la concentration en nitrates et le $\delta^{13}\text{C}$ des écailles des juvéniles, suggérant un changement dans le niveau de production primaire de la rivière. Les conséquences d'une augmentation de la croissance du juvénile sur la dynamique de population de saumon sur le Scorff sont discutées.

Mots-clés : Saumon atlantique, croissance, eau douce, réchauffement climatique, eutrophisation, Isotope, rétrocalcul

Title: Growth variation in juvenile Atlantic salmon over the last 30 years in the R. Scorff: climate change and agriculture activities

Abstract : Long term variation in the growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles has been investigated on the Scorff River (Brittany, France), by means of back-calculations from adult scales collected over the period 1970-2005. Using linear regression model between scale size and fish length, the estimated length of juveniles at the first winter increased significantly from 1970-1987 (+25 mm) and reached a plateau in the late 80's. Average annual water temperature increased steadily over the period (+1.5°C). In the same time, livestock production on the watershed augmented until the mid 90's, resulting in a remarkable enhancement of nitrate concentration in the river (+16 mg.l⁻¹). Significant correlations were found between annual juvenile length, water temperature during growth period (March to June) and nitrate concentration. Stable Isotope Analysis (C and N) was run on a sub sample of 162 scales of juveniles collected during the period 1977-2001. No specific trend was found for $\delta^{15}\text{N}$, but scales became increasingly ^{13}C -enriched (+1.4‰) over the period. A significant correlation was found between nitrate concentrations and $\delta^{13}\text{C}$ in juvenile scales, suggesting a change in primary production level of the river. Consequences of higher juvenile salmon growth in the Scorff River on population dynamics are discussed.

Key-words: Atlantic salmon, freshwater, growth, climate warming, eutrophication, isotopes, back-calculation