



THÈSE

Présentée à
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

École Doctorale
« SCIENCES ET ENVIRONNEMENT »

Pour obtenir le grade de DOCTEUR
Spécialité ÉCOLOGIE AQUATIQUE

Repositionnement des poissons migrateurs
amphihalins européens dans un contexte de
changement climatique
*Une approche exploratoire par modélisation
dynamique mécaniste*

Présentée et soutenue publiquement par

Thibaud ROUGIER

le 29 avril 2014

Après avis de :

M. John HOENIG (Professeur, Virginia Institute of Marine Science)
Mme. Stéphanie MAHEVAS (Cadre scientifique, Ifremer)

Rapporteur
Rapporteur

Devant la commission d'examen formée de :

M. Sylvain DELZON (Chargé de recherche, INRA)
M. Patrick LAMBERT (IDAE, Irstea)
M. Marc MINGELBIER (Biologiste, Faune et Parc du Québec)
M. Etienne PREVOST (Directeur de recherche, INRA)
M. Eric ROCHARD (Directeur de recherche, Irstea)

Examineur
Co-Directeur de thèse
Examineur
Président
Co-Directeur de thèse

« Prediction is very difficult, especially about the future »
Niels Bohr

Remerciements

Pour n'oublier personne, merci à tous !...

Il est venu le temps des remerciements... enfin !!... LE moment tellement attendu, que l'on a déjà imaginé tant de fois... Et pourtant au moment de s'y mettre, pas si facile que ça !!... Difficile effectivement de repartir plus de 3 ans en arrière et de faire le tour de toutes les personnes qui, par leur présence, leurs remarques, leur soutien, leur disponibilité, leur écoute, leur amitié ou plus m'ont permis d'arriver au bout de cette thèse !...

En premier lieu, je tiens à exprimer mes remerciements à l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) et à Irstea pour leur soutien financier et pour m'avoir permis de bénéficier des meilleurs conditions pour réaliser mon travail. Merci aux différents intermédiaires avec qui j'ai pu échanger et plus particulièrement à Nirmala Séon-Massin, Bénédicte Valadou et Yorick Reyjol.

Merci ensuite à Stéphanie Mahévas et John Hoenig de m'avoir fait l'honneur de rapporter mon travail et aux autres membres examinateurs de mon jury d'avoir accepté de juger mon travail. Un merci particulier à John Hoenig d'avoir accepté de rapporter mon manuscrit rédigé en français et d'avoir fait le déplacement depuis les Etats-Unis pour assister à ma soutenance. De même, merci à Marc Mingelbier de s'être déplacé du Canada et à Etienne Prevost d'avoir accepté de présider le jury. D'une manière générale, merci à chacun d'entre vous pour vos remarques constructives et pour les échanges scientifiques que nous avons pu avoir le jour de ma soutenance qui ont contribué à faire de ce jour un très bon souvenir.

Parmi les personnes qui comptent dans une thèse, il y a inévitablement les directeurs de thèse. Merci donc à Eric Rochard et Patrick Lambert pour leur encadrement. Merci de m'avoir fait confiance pour réaliser ce travail. Merci à toi Eric pour tous nos échanges scientifiques, ton soutien et ta disponibilité à toute épreuve malgré ton changement de fonction au cours de cette thèse. Quant à toi Patrick, je te remercie sincèrement pour toutes ces années de collaborations. Tu fus tout d'abord mon encadrant de stage de fin d'étude et, par ta pédagogie, ton envie et ta passion de la modélisation, c'est toi qui m'a donné envie de poursuivre en thèse. C'est en fait grâce (ou à cause ?) de toi que tout a commencé ! Toi aussi, tu as réellement été d'un soutien sans faille et tu as toujours fait preuve d'une irréprochable disponibilité (rassure toi, je ne dévoilerai pas ici jusqu'où tu étais prêt à emmener ton ordinateur portable pour me répondre lorsque tu étais chez toi... 😊). Merci pour toutes nos discussions improvisées où nous avons barbouillé tant de fois ton tableau blanc... Merci d'avoir toujours réussi à me remotiver... Soit en me mettant des coups de pied au derrière (ou en faisant semblant) lorsqu'il le fallait, soit en trouvant toujours la petite

métaphore sportive adaptée à la situation pour me redonner la niaque !... Au final, même si l'université a eu du mal à l'admettre, tu as vraiment été un excellent directeur de thèse, et finalement, j'ai fait durer le suspense, mais j'ai dû me résoudre à t'inviter à ma soutenance ! Merci pour tout et bonne chance et bon courage à toi pour la rédaction et le passage ton HDR... d'ailleurs, tu m'inviteras ?! ☺

Pour rester dans la catégorie « travail », merci à tous les membres de l'unité de recherche « Ecosystème Aquatiques et Changements Globaux » d'Irstea Bordeaux d'avoir supporté ma présence tout ce temps. Une thèse, c'est long et difficile... Mais ça passe mieux quand on est bien entouré ! Et ce fut le cas ! Mes sincères remerciements vont donc :

À toi Fred (fournisseuse officielle de café et friandises !), pour ton sourire et ta bonne humeur communicative...

À toi Maud, pour ton soutien, pour m'avoir opposé un semblant de résistance lors de nos nombreuses parties de badmintons ☺ et pour tous tes coups de main bien utiles en stats...

À toi ma « non-coloc » Valérie, pour ton soutien à toute épreuve, particulièrement lors de nos petites discussions tardives dans ton bureau et lors de nos soirées séries TV (je ne citerai pas le nom de la série en question, j'ai un minimum de dignité !)...

À toi Françoise, pour nos échanges scientifiques concernant les poissons migrateurs mais pas que...Alors, au final, c'est quoi le mieux pour ces satanés cèpes, les cueillir ou les couper ? ☺...

À toi Géraldine (allias ma « grande sœur »...mouais...), pour ton soutien si précieux en fin de thèse et puis pour le reste...

À toi Aurélie, pour avoir permis un remplissage express de la boîte à médiance depuis ton arrivée ☺...

À vous Céline et Erika, pour avoir été tour à tour mes collègues de bureau et pour votre bonne humeur au quotidien...

À vous Hilaire et Jérem, pour votre aide dans mon travail mais également pour les apéros (même si le Biskit pour Hilaire et le ChiFouMi pour Jérem ne sont pas vraiment vos meilleurs alliés en soirées...), pour la gestion des pronostics, pour avoir fait rayonner le FCGB lorsque vous souteniez vos petits clubs respectifs de Nantes et Saint Etienne (vous étiez bien aidés par Youen et Oliv... supporters de Rennes... il en faut du courage !) et pour vos participations ponctuelles aux soccer même si l'histoire retiendra que Jérem ne tient en moyenne que 5 min sur un terrain et qu'Hilaire a désormais mis un terme à sa carrière, trop écorché par ses multiples défaites...

À toi Alain, pour ton soutien, pour m'avoir permis de prendre un peu l'air au cours de cette thèse et pour ton généreux coup de main « relecture » en fin de thèse...

À toi Mario, pour ta bonne humeur et ta joie de vivre constante et communicative et puis pour cette petite phrase qui restera à jamais gravée dans ma mémoire : « Toi mon gars, tu bosses avec des modèles, sur des poissons virtuels, dans un monde virtuel... t'es vraiment dans le caca !! » ☺ ... Mais non Mario, tu vois, j'ai fini par m'en sortir ! ouf !...

À toi Kiki, pour nos petites discussions improvisées toujours agréables...

À toi Roro, pour nos discussions, ta disponibilité et cette sortie mémorable de pêche au silure... Alors, au final, qui c'est qui a oublié les clefs du bateau ?! ☺...

À toi Stéphane, pour nos discussions et nos sorties pêche...

À toi Vincent, pour nous avoir permis d'avoir du beau temps à Bordeaux lorsque tu partais sur le terrain ☺...

À toi Beut, pour m'avoir initié au surfcasting, pour ton beug de l'an 2000, tes pas de danse caractéristiques et ta choré spéciale sur « à la queue leu leu » ☺...

À toi Julien, pour avoir été le premier à m'emmener sur le terrain, pour nos parties de pêche et pour avoir libéré le F.C. Zooligans d'un poids en acceptant ton transfert à Aix-en-Provence...

À toi Jean, pour ta bonne humeur et ton humour si...original ! ☺...

A toi Thomas (allias N°1), pour finalement ne pas m'avoir trop posé ces fameuses questions qui fâchent du style « ça avance ? », « t'en es où ? »...

À vous collègues de Clermont-Ferrand, Nicolas, Thierry et Guillaume pour m'avoir accueilli chez vous dans une période charnière de ma thèse et pour avoir fortement contribué à l'aboutissement de ce travail...

À vous mes collègues doctorants, Nico, Tomasz, Xavier, Erika et Bérenger... Accrochez vous et tenez bon !...

À vous, les membres du service informatique Jacques, Philippe et Gilles (tu verras Gilles, tu finiras par reconnaître que Diabaté est un grand joueur !) pour le soutien technique...

À vous Aurore, Julie, Clarisse, Mélissa, Kevin et autres membres de l'Amicale pour nos petites réunions divertissantes entre midi et deux...

À vous Maryse, Elodie, Chantal, Marie-Pierre, Nathalie, Valentine, Françoise, Cathy et Isabelle pour votre disponibilité et votre efficacité à chaque fois que j'ai pu vous solliciter...

À vous, Flore, Nico, Q, Charly, Gérard, Michel, Philippe B., Philippe J., Marie Laure, Jean-François, Bernard pour votre présence...

Et, puisqu'il n'y a pas que le travail dans la vie, je souhaiterais également adresser tous mes plus sincères remerciements à toutes les personnes qui m'ont entouré et encouragé tout au long de cette thèse et sans qui ma vie en dehors du travail ne serait pas la même... En premier, je remercie bien évidemment très chaleureusement mes parents et ma famille pour leur soutien qui a longtemps été quotidien et puis pour tout...depuis le début... ! Merci également à vous mes copains du soccer pour les foots, les weekends ski et les semaines à Calpe !... Sachez donc Teddy, Loic, Mimi, Jerem, Nico, Pipo, Matt, Quentin, Deedee, Erwan, Seb, Pierrot, Pauline et Davad O... que votre poissologue vous remercie énormément ! Merci également à vous mes amis de longues dates Pauline, Anne-Laure, Ines, Matthieu, Kika, Pierrot, John, Julien, Ludo, Aurélien, Dadou, Remay... Merci aussi à mes partenaires sportifs, Anne, Maud, Valérie, Nico, Beut, Xavier et Aurélie pour le Badminton... Julien, Roro, Jean,

Beut et Quentin pour la pala... et puis merci à la dream team du tarot pour toutes ces soirées très agréables...Hélène, Sarah, Alain, Valérie, Géraldine, Julien et Delphine...

Voilà, on y est !! Je crois que je vois enfin le bout du tunnel ou le sommet de la montagne... Comme quoi, c'est bien vrai, on finit tous par y arriver !!

Sommaire

CHAPITRE I – Introduction générale.....	1
1 Contexte général	3
2 Les changements climatiques.....	4
2.1 Définitions : changements globaux versus changements climatiques.....	4
2.2 Les changements climatiques observés au cours du XX ^{ème} siècle (IPCC, 2013)	4
2.3 Les nouveaux scénarios d'évolution climatique	5
3 Les impacts déjà observables du changement climatique sur les espèces.....	7
3.1 Phénologie et physiologie des organismes.....	8
3.2 Modification de la distribution des espèces	9
3.3 Modification de la composition et de la structure des communautés	10
3.4 Adaptation versus plasticité.....	10
4 La modélisation : un outil pour évaluer l'impact du changement climatique sur les espèces.....	11
4.1 Le cas des modèles empiriques de distribution d'espèces.....	12
4.1.1 Des approches largement utilisées	12
4.1.2 Les limites des modèles empiriques de distribution d'espèces	12
4.2 L'émergence des modèles mécanistes de distribution d'espèces	13
5 Les poissons migrateurs amphihalins et le changement climatique.....	15
5.1 Définition d'un poisson migrateur amphihalin.....	15
5.2 Importance écologique et économique des migrateurs amphihalins.....	17
5.3 Sensibilité et spécificités des migrateurs amphihalins face aux changements climatiques	18
5.4 Considérations théoriques sur la dispersion chez les poissons migrateurs amphihalins	19
6 Les objectifs de la thèse et la structuration du manuscrit	21
CHAPITRE II – VARIABILITÉ DES TRAITS DE VIE ET POTENTIEL DE REPOSITIONNEMENT DES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS.....	25
1 Variabilité des traits de vie des poissons migrateurs amphihalins et dynamique de population	27
1.1 Une variabilité multi-échelles des traits de vie chez les poissons migrateurs amphihalins	27
1.2 Les mécanismes à l'origine de la variabilité des traits de vie	29
1.3 La modélisation de la variabilité des traits de vie dans des approches de dynamique de population	30
2 La base de données TraitDiad 1.0.....	32

3	Proposition d'une méthode consensuelle et participative pour définir une métrique composite basée sur des traits de vie pour caractériser le potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines	35
3.1	La méthode d'analyse multicritère hiérarchique (Saaty 1980, 2008)	35
3.1.1	Etape 1 et 2 : la définition d'un panel d'experts et d'une liste d'espèces	35
3.1.2	Etape 3 : La définition de la hiérarchie du problème	36
3.1.3	Etape 4 : Le calcul de l'indice	37
3.1.4	Etape 5 : Une validation de l'indice défini ?	39
3.2	Les points fort et faiblesses de la méthode d'analyse multicritère hiérarchique .	39
CHAPITRE III – LA CONSTRUCTION D'UN MODELE MECANISTE POUR ETUDIER LE REPOSITIONNEMENT DES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS.....		41
1	Le choix d'une approche de modélisation mécaniste individu-centrée.....	43
1.1	Les exigences <i>a priori</i> du modèle envisagé.....	43
1.2	Le choix d'une approche de modélisation individu-centré	43
2	La présentation générale du modèle GR3D à l'aide du protocole « Overview, Design concepts, Details »	45
2.1	L'objectif du modèle	45
2.2	Variables d'état et échelles.....	45
2.2.1	L'échelle temporelle	45
2.2.2	Les entités et les échelles spatiales	46
2.2.3	Les variables d'état des individus	46
2.3	Vue d'ensemble des processus et de leur déroulement	47
2.4	Les concepts de construction du modèle	48
2.4.1	Les principes de base	48
2.4.2	Les interactions et la stochasticité	49
2.4.3	L'observation des simulations	49
2.4.4	L'initialisation du modèle et les fichiers d'entrée	49
3	Les processus du modèle GR3D	49
3.1	Le processus de reproduction.....	50
3.1.1	Les relations stock-recrutement.....	50
3.1.1.1	Une équation différentielle commune à l'origine des modèles de Beverton & Holt et de Ricker.....	51
3.1.1.2	L'intégration d'effets environnementaux dans une relation stock-recrutement	53
3.1.1.3	L'intégration d'une dynamique dépensatoire dans une relation stock-recrutement	53
3.1.2	Le processus de reproduction du modèle GR3D	55

3.2	Le processus de migration de dévalaison	60
3.3	Le processus de croissance	60
3.3.1	Les éléments de la littérature	60
3.3.2	Le processus de croissance du modèle GR3D	61
3.4	Le processus de survie	62
3.5	Le processus de maturation.....	63
3.6	Le processus de dispersion et migration de montaison	63
3.6.1	Etat de l’art sur la modélisation d’un processus de dispersion.....	63
3.6.2	Le processus de dispersion et de migration de montaison du modèle GR3D	64
3.6.2.1	La phase d’émigration	64
3.6.2.2	La phase de mouvement	64
3.6.2.3	La phase d’installation.....	66
3.6.3	Discussion sur la modélisation du processus de dispersion et de migration de montaison de GR3D	67
3.6.3.1	Accessibilité et attractivité d’un bassin versant.....	67
3.6.3.2	La phase de mouvement du processus de dispersion : autres possibilités de modélisation envisagées	67
4	Discussion sur l’applicabilité de la version actuelle du modèle GR3D aux espèces thalassotoques.....	70
CHAPITRE IV – PARAMETRISATION ET SENSIBILITE DU MODELE GR3D POUR LE CAS DE LA GRANDE ALOSE		
		73
1	L’exploration et l’analyse des modèles complexes.....	75
1.1	Pourquoi explorer un modèle ?	75
1.2	Principes de base de l’analyse de sensibilité	77
1.2.1	Analyse de sensibilité locale versus globale.....	77
1.2.2	Le calcul d’indice de sensibilité	78
1.2.3	Les principales étapes d’une analyse de sensibilité	79
2	La grande alose comme espèce support du premier cas d’application.....	80
2.1	Présentation de l’espèce.....	80
2.2	L’article sur la dynamique de population de la grande alose dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne	81
2.2.1	Le résumé en français.....	81
2.2.2	L’article au format de la revue ICES journal of marine science.....	82
2.2.3	Utilisation de l’étude menée sur la Gironde pour la paramétrisation du modèle GR3D.....	93
2.2.4	La paramétrisation du processus de reproduction de GR3D à partir de la dynamique observée en Gironde-Garonne-Dordogne	93

3	Une première exploration du modèle GR3D	95
3.1	Le résumé de l'article en français	96
3.2	L'article soumis dans la revue Ecological Modelling	96
3.3	Ce qu'il faut retenir	122
CHAPITRE V – ETUDE DE L'AIRES DE DISTRIBUTION DE LA GRANDE ALOSE ENTRE 1900 ET 2100 : EVOLUTION OBSERVEE VERSUS EVOLUTIONS POTENTIELLES SIMULEES		
1	La construction d'un environnement physique de simulation à l'échelle de l'aire de distribution de la grande alose	127
1.1	La sélection des bassins versants intégrés dans l'environnement physique	127
1.2	La construction de l'environnement marin : les « bassins en mer »	130
1.3	La construction de l'environnement thermique du cas d'application	131
2	Une pseudo-calibration du modèle GR3D pour reproduire la distribution observée de la grande alose en 1900	132
2.1	La distribution 1900 de la grande alose simulée avec les valeurs nominales des paramètres incertains du modèle GR3D	133
2.1.1	Méthodologie et description des simulations réalisées	133
2.1.2	Résultats et discussion	135
2.2	La distribution 1900 de la grande alose simulée avec un jeu optimisé (mais non optimal) de paramètres	138
2.2.1	Méthodologie	138
2.2.2	Résultats	138
2.3	Discussion sur la reproduction de la distribution observée 1900 à l'aide du modèle GR3D	140
3	Utilisation du modèle GR3D pour simuler l'évolution de l'aire de distribution de la grande alose à l'horizon 2000 et 2100 et éléments de comparaison	143
3.1	Distribution observée de la grande alose autour de 2000 versus distribution potentielle simulée avec le modèle GR3D	143
3.2	Distribution potentielle de la grande alose en 2100 issue d'un modèle empirique de distribution d'espèces versus distribution potentielle simulée avec GR3D	144
3.3	Synthèse des résultats et discussion générale	146
CHAPITRE VI – CONCLUSION GÉNÉRALE		
1	Trait de vie des migrateurs amphihalins et potentiel de repositionnement des espèces	153
1.1	La base de données TraitDiad	153
1.2	Un indice de potentiel de repositionnement des espèces	154
2	Le modèle GR3D : construction, originalité et principaux apports	155
3	Le modèle GR3D : pistes d'amélioration, d'enrichissement et d'évolution	157
3.1	Les améliorations possibles	157

3.2	Les enrichissements possibles	159
3.3	Les évolutions possibles du modèle GR3D	160
4	Le modèle GR3D : Les futures applications possibles	161
4.1	Des cas d'application virtuels.....	161
4.2	Des cas d'application réels.....	163
	Bibliographie	166

Tables des illustrations

Figures

- Figure 1.1 (a) Moyenne globale observée des anomalies combinées des températures de surface des continents et des océans de 1850 à 2012. En haut, valeurs moyennes annuelles. En bas, valeurs moyennes décennales incluant les incertitudes pour un jeu de données (en noir) ; (b) Carte des changements de température de surface observés de 1901 à 2012 obtenus à partir des tendances de température déterminées par régression linéaire à partir d'un jeu de données (en orange dans la figure (a)). Les tendances ont été calculées où la disponibilité des données permettait une estimation robuste (*i.e.* seulement pour les patches avec plus de 70% d'enregistrements complets et avec plus de 20% de disponibilité des données dans les premiers et derniers 10% de la période). Les autres patches sont en blanc. Les patches où la tendance est significative (à 10%) sont marqués d'un signe + ; (c) Concentration atmosphérique de dioxyde de carbone (CO₂) à Mauna Loa (19°32'N, 155°34' – en rouge) et au pôle sud (89°59'S, 24°48'W – en noir) depuis 1958. Adaptée de IPCC (2013)..... 5
- Figure 1.2 (a) Courbe de moyennes globales multimodèles de la température en surface (par rapport à la période 1986-2005). Les séries temporelles complètes avec leurs incertitudes (zones ombrées) sont données pour les scénarios RCP 2,6 (en bleue) et 8,6 (en rouge). En noir (ombre grise), l'évolution historique reconstruite. Les moyennes et incertitudes associées sur la période 2081-2100 sont données pour tous les RCP dans des barres verticales à droite du graphique ; (b) Evolution projetée de la température en surface pour la fin du XXI^{ème} siècle par rapport à la période 1986-2005 selon les scénarios RCP 2,6 et 8,6. Adaptée de IPCC (2013). 7
- Figure 1.3 Conséquences potentielles des changements climatiques sur les assemblages d'espèces. Adapté de Hughes (2000) et Buisson (2009). 8
- Figure 1.4 Processus écologiques majeurs englobés dans les modèles de distribution d'espèces. Dans les approches empiriques, les données de distribution sont liées à des données environnementales spatialisées par des relations corrélatives statistiques qui englobent implicitement ces processus dans la mesure où ils sont statistiquement associés aux variables prédictives. Dans les approches mécanistes, les traits fonctionnels sont liés aux données environnementales spatialisées par des modèles qui représentent explicitement les processus clés par lesquels les traits et les habitats interagissent pour déterminer la niche de l'espèce. Les processus peuvent inclure ou non des interactions biotiques (niche réalisée versus niche fondamentale). Les modifications sur le long terme de l'environnement ou des traits fonctionnels (évolution) peuvent être intégrées pour produire des modèles dynamiques. Adaptée de Kearney (2006) et Kearney & Porter (2009). 14
- Figure 1.5 Les grandes lignes des stratégies d'histoire de vie pour des poissons (a) potamotoques et (b) thalassotoques. 16

Figure 1.6 Schéma conceptuel de l'histoire générale et des facteurs ayant conduit au déclin des populations de poissons migrateurs amphihalins en Atlantique Nord. Adapté de Limburg & Waldman (2009).....	18
Figure 1.7 Diagramme conceptuel simplifié du cycle de vie (a) d'une espèce potamotoque et (b) d'une espèce thalassotoque en incluant les phases de dispersion.	20
Figure 1.8 Schéma général de la thèse représentant l'articulation des différentes parties entre elles et les données extérieures mobilisées.	23
Figure 2.1 Illustration d'une hiérarchie hypothétique du potentiel de repositionnement des poissons migrateurs amphihalins. Le nombre de niveau hiérarchique et de critères de niveau 1 et 2 a ici été fixé arbitrairement car il devra en réalité être fixé par le groupe d'experts participant à la méthode d'analyse multicritère hiérarchique.	36
Figure 2.2 Illustration du remplissage hypothétique par un expert de la matrice de comparaison des critères de niveau 1. La matrice est remplie en considérant l'importance des critères en ligne par rapport à ceux en colonne, c'est-à-dire par exemple que l'on admettrait ici que le critère C1 a une importance modérée par rapport au critère C2 (i.e. $C1 = 3 \times C2$).	38
Figure 2.3 Illustration des différentes matrices à remplir par les experts dans le cas de la hiérarchie hypothétique proposée précédemment pour estimer le poids de chacun des critères (i.e. W_{xxx}).	38
Figure 3.1 Simplification du Diagramme conceptuel du cycle de vie (Figure 1.7) illustrant le déroulement des processus biologiques d'une espèce potamotoque (a) et thalassotoque (b) dans le modèle GR3D.	48
Figure 3.2 Modèles théorique classiques stock-recrutement de (a) Beverton & Holt (1957) et (b) Ricker (1954).	51
Figure 3.3 Représentation schématique de l'évolution des paramètres classiques α (a), et β (b) de la relation S-R du modèle GR3D en fonction de la température et de la surface d'un bassin versant pour une espèce hypothétique (valeur des paramètres utilisés : $\alpha = 135\ 000$; $surv_{optRep} = 0,002$; $T_{minRep} = 10$; $T_{optRep} = 20$; $T_{maxRep} = 26$; $\Delta t = 0,25$; $\lambda = 0,0004$).	57
Figure 3.4 Dynamique dépensatoire incluse dans la relation S-R du modèle GR3D. (a) Courbe logistique permettant de déterminer la proportion de géniteurs participant à la reproduction (bassin versant hypothétique d'une surface de 100 000 km ² et avec $\eta = 2,4$ et $\theta = 2$) ; (b) Comparaison de la quantité d'œufs produits par les géniteurs en présence et en l'absence de dépensation (bassin versant hypothétique d'une surface de 100 000 km ² et avec $\theta = 2$, $\eta = 2,4$ et $\alpha = 135\ 000$).	58
Figure 3.5 Illustration de la courbe S-R dépensatoire du modèle GR3D (en rouge) pour un bassin versant hypothétique d'une surface de 100 000 km ² avec la valeur suivante des différents paramètres : $\alpha = 2 \times 10^6$; $\beta = 30\ 000$; $\eta = 2,4$; $\theta = 2$; et comparaison avec la courbe sans dépensation correspondante (en vert).	58
Figure 3.6 Arbre de décision de la première règle de décision envisagée pour le mécanisme de choix d'un bassin versant de reproduction.	68
Figure 3.7 Arbre de décision de la deuxième règle de décision envisagée pour le mécanisme de choix d'un bassin versant de reproduction.	69

Figure 4.1 Cycle de vie de la grande alose <i>Alosa alosa</i>	80
Figure 5.1 Aire de distribution observée de la grande alose (a) en 1900 et (b) en 2000 en considérant l'ensemble des données disponibles dans la base de données Eurodiad 3.0, et (c) en 1900 et (d) en 2000 en considérant uniquement l'environnement retenu pour le modèle GR3D. Dans chaque carte, les bassins versants en jaune sont les bassins versants où la grande alose est répertoriée absente, les bassins versants en vert sont les bassins où l'espèce est répertoriée présente en 1900, les bassins en bleu sont les bassins où l'espèce est répertoriée présente en 2000 et les bassins quadrillés sont les bassins où la grande alose est répertoriée comme « rare » dans la base de données Eurodiad 3.0 (Lassalle, 2008).	128
Figure 5.2 Ensemble des bassins versants sélectionnés pour constituer l'environnement de travail du modèle GR3D dans ce cas d'application.	129
Figure 5.3 Interface graphique de l'environnement intégré au modèle GR3D pour ce cas d'application. Aucun n'individu n'est présent dans le système. Les noms de quelques bassins versants et la légende pointant quelques bassins marins ont été ajoutés <i>a posteriori</i> sur la capture d'écran.	131
Figure 5.4 Détail de la matrice de confusion et du calcul de l'indice Kappa. <i>VN</i> : pourcentage d'absences correctement prédites par GR3D ; <i>FN</i> : pourcentage d'absences mal prédites par GR3D ; <i>FP</i> : pourcentage de présences mal prédites par GR3D ; <i>VP</i> : pourcentage de présences correctement prédites par GR3D ; <i>Pr(a)</i> : pourcentage d'accord entre GR3D et les données observées ; <i>Pr(e)</i> : pourcentage d'accord entre GR3D et les données observées qui serait intervenu par l'effet de la chance seule.	134
Figure 5.5 (a) Carte de la distribution 1900 observée de la grande alose ; (b) Carte de la distribution 1900 simulée avec les valeurs nominales des paramètres incertains du modèle GR3D (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants) ; (c) présentation des résultats de la comparaison entre les deux résultats.	135
Figure 5.6 Valeur de la température (en °C d'air) au printemps dans chacun des bassins versants au cours des simulations. La ligne en pointillé montre la température minimale limite intervenant dans le processus de reproduction et correspondant à celle de survie des œufs de grande alose (T_{minRep}). Les encadrés montrent les bassins versants dans lesquels une reproduction est possible ; en vert, les bassins versants effectivement colonisés en fin de simulation et orange les bassins versants non colonisés.	136
Figure 5.7 Matrice de confusion et valeurs des indices kappa pour toutes les combinaisons de paramètres testées.	139
Figure 5.8 (a) Carte de la distribution 1900 observée de la grande alose ; (b) carte de la distribution 1900 simulée avec le jeu optimisé de paramètres (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants) ; (c) présentation des résultats de la comparaison entre les deux distributions.	139

- Figure 5.9** Carte de la distribution 1900 simulée avec les valeurs de T_{minRep} , $T_{minGenRiv}$ et θ égales à celle du jeu optimisé de paramètres et une probabilité de homing égale à 1.140
- Figure 5.10** (a) Carte de la distribution 2000 observée de la grande alose avec uniquement les populations fonctionnelles ; (b) Carte de la distribution 2000 simulée avec le jeu optimisé de paramètres et en considérant la distribution 1900 simulée comme la distribution initiale de l'espèce (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants) ; (c) présentation des résultats de la comparaison entre les deux distributions.144
- Figure 5.11** Cartes de la distribution 2100 simulée avec (a) un modèle empirique de distribution d'espèces (en jaune : les bassins versants non favorables à l'espèce en 2100 ; en orange : les bassins versants favorables à l'espèce en 2100 ; en bleu : les bassins versants qui étaient absents de la base de données Eurodiad lorsque les modèles ont été réalisés) , et (b) avec le modèle GR3D en partant du jeu optimisé de paramètres (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants).145
- Figure 6.1** Schéma du métamodèle matriciel associé au modèle GR3D pour le cas d'une espèce potamotoque.158

Tableaux

Tableau 2.1 Liste des 27 espèces renseignées dans la base de données TraitDiad 1.0.	32
Tableau 2.2 Echelle de comparaison des critères deux à deux proposée par Saaty (2008).	37
Tableau 3.1 Liste des agents et des entités intervenant dans le modèle GR3D avec leurs variables d'état associées et leurs statuts ou unité de mesure.	47
Tableau 3.2 Description des paramètres du processus de reproduction du modèle GR3D.	59
Tableau 3.3 Description des paramètres du processus de migration de dévalaison du modèle GR3D.....	60
Tableau 3.4 Description des paramètres du processus de croissance du modèle GR3D.....	62
Tableau 3.5 Description des paramètres du processus de survie du modèle GR3D.	62
Tableau 3.6 Description des paramètres du processus de maturation du modèle GR3D. ..	63
Tableau 3.7 Description des paramètres du processus de dispersion et migration de montaison du modèle GR3D.....	66
Tableau 5.1 Table proposée par Landis & Koch (1977) pour interpréter la valeur de l'indice κ de Cohen.....	134
Tableau 5.2 Tableau présentant, pour chacun des bassins versants colonisés, le pourcentage moyen de reproducteurs issus du même bassin versant au cours des 10 dernières reproductions (P_{aut}).	137
Tableau 5.3 Valeurs nominales et modalités testées des quatre paramètres retenus pour réaliser une pseudo-calibration du modèle GR3D.	138

CHAPITRE I – Introduction générale

1 Contexte général

L'homme assiste aujourd'hui probablement à l'une des plus grandes crises d'érosion de la biodiversité identifiée dans l'histoire de sa planète et sa responsabilité, de par ses actions directes ou indirectes et leurs synergies, semble difficile à remettre en cause (Vitousek et al., 1997; Balmford et al., 2003). Ainsi l'IUCN (*International Union for Conservation of Nature*) estime qu'à l'heure actuelle plus de 20 000 espèces sont menacées parmi les quelques 70 000 répertoriées (IUCN, 2013). En outre, au-delà du nombre d'espèces menacées, l'accélération de la vitesse de disparition des espèces est particulièrement préoccupante (Balmford et al., 2003).

En réponse à ces éléments, des efforts sont aujourd'hui consentis par de nombreux pays pour intégrer les préoccupations environnementales au sein des actions de développement car il est désormais reconnu qu'il existe des liens forts entre la pérennisation des fonctionnalités des écosystèmes, la biodiversité et les services écosystémiques (Hooper et al., 2005). Par ailleurs, la demande sociétale pour la conservation et la protection des ressources naturelles ne cesse de grandir. Au niveau européen, cela s'est notamment traduit par la mise en place de la directive Habitat-Faune-Flore (1992) et la création du réseau NATURA 2000 puis de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, 2000). A un niveau international, on peut citer entre autres l'existence de la CITES (*Convention on International Trade in Endangered Species*, <http://www.cites.org/>) dont les objectifs sont de veiller à ce que le commerce international des spécimens d'animaux et de plantes sauvages ne menace pas la survie des espèces auxquelles ils appartiennent.

Par ailleurs, il est un phénomène dont les effets commencent à se faire sentir et vont probablement aller croissants dans l'avenir en l'absence d'une limitation des causes, à savoir le changement climatique. Depuis les années 1980, la littérature scientifique traitant de l'effet du changement climatique sur les organismes s'est accrue de manière exponentielle. Elle couvre aujourd'hui des échelles variées allant des processus physiologiques et phénologiques jusqu'à la dynamique des communautés et les services écosystémiques (Walther et al., 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Malgré les craintes importantes que suscitent les évolutions climatiques à venir, les différents états peinent à trouver des accords pour contraindre les émissions futures de gaz à effet de serre (*i.e.* aucun accord majeur n'a émergé des 18^{ème} et 19^{ème} Conférences des Parties à la Convention cadre des Nations unies sur le changement climatique de Doha et Varsovie) et un réchauffement global supérieur à 3°C est désormais fort probable à l'horizon 2100 (IPCC, 2013). Le changement climatique apparaît donc aujourd'hui comme un élément supplémentaire du contexte à prendre en compte dans la gestion et la conservation des espèces et de la biodiversité.

Comme de nombreuses espèces migratrices (Wilcove and Wikelski, 2008), la majorité des espèces migratrices amphihalines ont connu une diminution conséquente de leurs stocks au cours du XX^{ème} siècle (Limburg and Waldman, 2009). Plusieurs espèces migratrices amphihalines sont ainsi protégées par la CITES, notamment l'ensemble des espèces

d'esturgeons ou encore l'anguille européenne *Anguilla anguilla* (i.e. contrôle du commerce des civelles). Du fait de leurs histoires de vie, ces espèces fréquentent à la fois les écosystèmes d'eau douce et les écosystèmes océaniques et sont, par conséquent, susceptibles d'être influencées par le changement climatique en cours impactant l'ensemble des milieux aquatiques.

Cette thèse porte donc sur l'étude de l'impact du changement climatique sur les poissons migrateurs amphihalins et vise à développer une approche de modélisation dynamique pour évaluer les possibilités de repositionnement de ces espèces.

2 Les changements climatiques

2.1 Définitions : changements globaux versus changements climatiques

Les changements globaux désignent l'ensemble des changements d'ordre naturel ou anthropique de la terre, tant dans sa structure physique que biologique, et qui, agrégés, sont significatifs à l'échelle globale. Il est ainsi possible de discerner les changements climatiques et les changements non climatiques. Selon les experts du Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC ou IPCC en anglais pour *Intergovernmental Panel on Climate Change*), le changement climatique peut être défini comme toute modification durable (de quelques décennies à des millénaires) des paramètres statistiques (ex: moyenne, variabilité) du climat, qu'elle soit due à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine (IPCC, 2007). Les changements non climatiques réfèrent, quant à eux, notamment aux modifications dans l'utilisation des sols, à la qualité des eaux, à la fragmentation des milieux naturels ou encore à la surexploitation des ressources. Le changement climatique en cours, au travers de bouleversements dans les patrons de température et de précipitations à l'échelle mondiale, est donc considéré comme une perturbation supplémentaire pour les espèces déjà menacées par des changements environnementaux locaux ou globaux.

Au cours de cette thèse, je me suis principalement intéressé à cette composante climatique des changements globaux. Cependant, à plusieurs endroits, des pistes sont proposées pour, à l'avenir, prendre en compte d'autres composantes.

2.2 Les changements climatiques observés au cours du XX^{ème} siècle (IPCC, 2013)

Le changement climatique en cours est sans équivoque. Depuis les années 1950, la plupart des changements observés sont sans précédent depuis des décennies, voire des millénaires. L'atmosphère et l'océan se sont réchauffés, les zones couvertes de neige ou de glace se sont réduites, le niveau moyen de la mer s'est élevé et les concentrations de Gaz à Effet de Serre (GES) ont augmenté. A titre d'exemple, la période 1983-2012, avec un

réchauffement moyen estimé à 0,85°C (0,65 – 1,06°C), a probablement été la plus chaude période de 30 ans au cours des 1400 dernières années (IPCC, 2013; Figure 1.1 (a) et (b)).

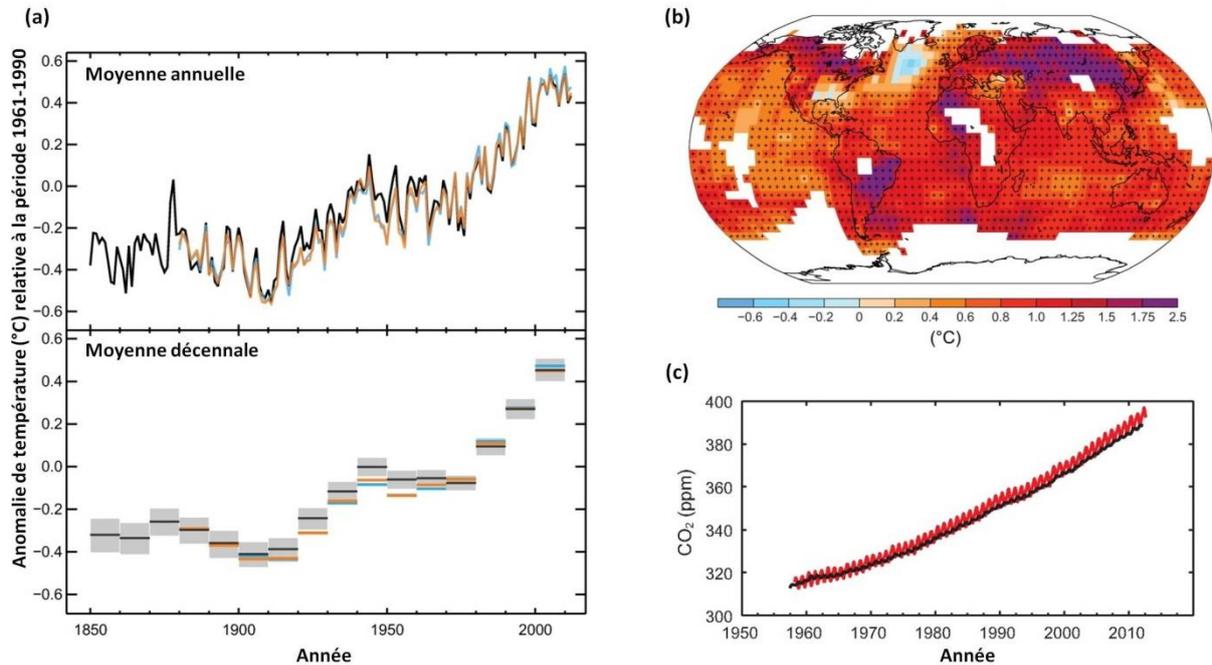


Figure 1.1 (a) Moyenne globale observée des anomalies combinées des températures de surface des continents et des océans de 1850 à 2012. En haut, valeurs moyennes annuelles. En bas, valeurs moyennes décennales incluant les incertitudes pour un jeu de données (en noir) ; (b) Carte des changements de température de surface observés de 1901 à 2012 obtenus à partir des tendances de température déterminées par régression linéaire à partir d'un jeu de données (en orange dans la figure (a)). Les tendances ont été calculées où la disponibilité des données permettait une estimation robuste (*i.e.* seulement pour les patches avec plus de 70% d'enregistrements complets et avec plus de 20% de disponibilité des données dans les premiers et derniers 10% de la période). Les autres patches sont en blanc. Les patches où la tendance est significative (à 10%) sont marqués d'un signe + ; (c) Concentration atmosphérique de dioxyde de carbone (CO₂) à Mauna Loa (19°32'N, 155°34' – en rouge) et au pôle sud (89°59'S, 24°48'W – en noir) depuis 1958. Adaptée de IPCC (2013).

En 1986, le chimiste suédois Svante Arrhénius était le premier à émettre l'hypothèse que les concentrations en dioxyde de carbone (CO₂) atmosphériques pourraient avoir des effets sur le climat. Aujourd'hui, dans leur 5^{ème} rapport d'évaluation (IPCC, 2013), les experts de l'IPCC n'hésitent plus à affirmer que « l'influence de l'homme est très probablement la cause explicative dominante du réchauffement observé depuis le milieu du XX^{ème} siècle ». En cause notamment, l'augmentation de la concentration en GES (CO₂, méthane, oxyde nitreux, hydrocarbures halogénés) dans l'atmosphère, principalement due à la combustion des énergies fossiles et aux changements d'affectation des terres (Figure 1.1 (c)).

2.3 Les nouveaux scénarios d'évolution climatique

En septembre 2013, les experts de l'IPCC ont livré leur 5^{ème} rapport d'évaluation de l'évolution du climat (IPCC, 2013). La démarche prospective adoptée par les experts de l'IPCC

dans ce rapport d'évaluation est radicalement différente de celle employée dans le précédent rapport paru en 2007. A l'époque, les climatologues partaient de scénarios d'émission de GES et de conditions socio-économiques (scénarios SRES) pour calculer un forçage radiatif¹, en déterminer les projections climatiques avant de décrire des conséquences physiques (montée du niveau des eaux, par exemple) et de proposer des solutions d'adaptations (construction de digues, par exemple). Les scénarios SRES proposaient plusieurs évolutions (A1, croissance économique forte qui augmente la température de 1,4°C à 6,4°C ; A2, développement économique moins mondialisé -2°C à 5,4°C ; B1, développement durable et baisse de la natalité -1,1°C à 2,9°C ; B2, développement durable et régionalisé -1,4°C à 3,8°C) mais ne permettaient pas de prendre en compte les évolutions récentes de notre monde telles qu'une moindre croissance démographique, un développement rapide des grands pays émergents, le développement de nouvelles technologies ou encore la mise en place de politiques climatiques (IPCC, 2007).

Désormais les climatologues ont défini des profils représentatifs d'évolution de concentration de GES, d'ozone, et de précurseurs des aérosols. Ces scénarios (dits RCP pour *Representative Concentration Pathways*) au nombre de 4 décrivent quatre trajectoires d'évolution d'émission de GES sélectionnées par les scientifiques, sur la base de plusieurs centaines de scénarios étudiés : le RCP 8,5 annonce un forçage radiatif de 8,5 watts au mètre carré en 2100, le RCP 6 un forçage radiatif de 6 W/m², le RCP 4,5 un forçage radiatif de 4,5 W/m² et le RCP 2,6 un forçage radiatif de 2,6 W/m² (IPCC, 2013). A partir de ces RCP, les chercheurs travaillent simultanément et en parallèle : les climatologues produisent des projections climatiques en utilisant les RCP comme points de départ (Figure 1.2) tandis que les sociologues et économistes élaborent des scénarios, débouchant finalement sur des émissions de GES cohérentes avec les RCP. Cette approche présente la particularité d'isoler la décision prise du point de vue du climat de toutes les autres décisions politiques, sociales et économiques (Moss et al., 2010). Par ailleurs, les modèles des climatologues ont été affinés en intégrant davantage de mécanismes régissant le climat et une meilleure résolution spatiale. Ils sont également plus nombreux que lors de la parution du 4^{ème} rapport de l'IPCC en 2007 (une cinquantaine aujourd'hui contre 23 à l'époque).

En raison de leur mise à disposition relativement tardive (fin septembre 2013), je n'ai pas utilisé les nouveaux scénarios d'évolution climatique dans ma thèse lorsque j'ai souhaité accéder à des projections du climat au cours du XXI^{ème} siècle (cf. Chapitre V). Il est cependant évident que l'utilisation de ces nouveaux scénarios sera à privilégier à l'avenir.

¹ Le forçage radiatif est défini comme la différence entre l'énergie reçue par la terre et réémise par elle vers l'espace. Une valeur positive signe le réchauffement climatique.

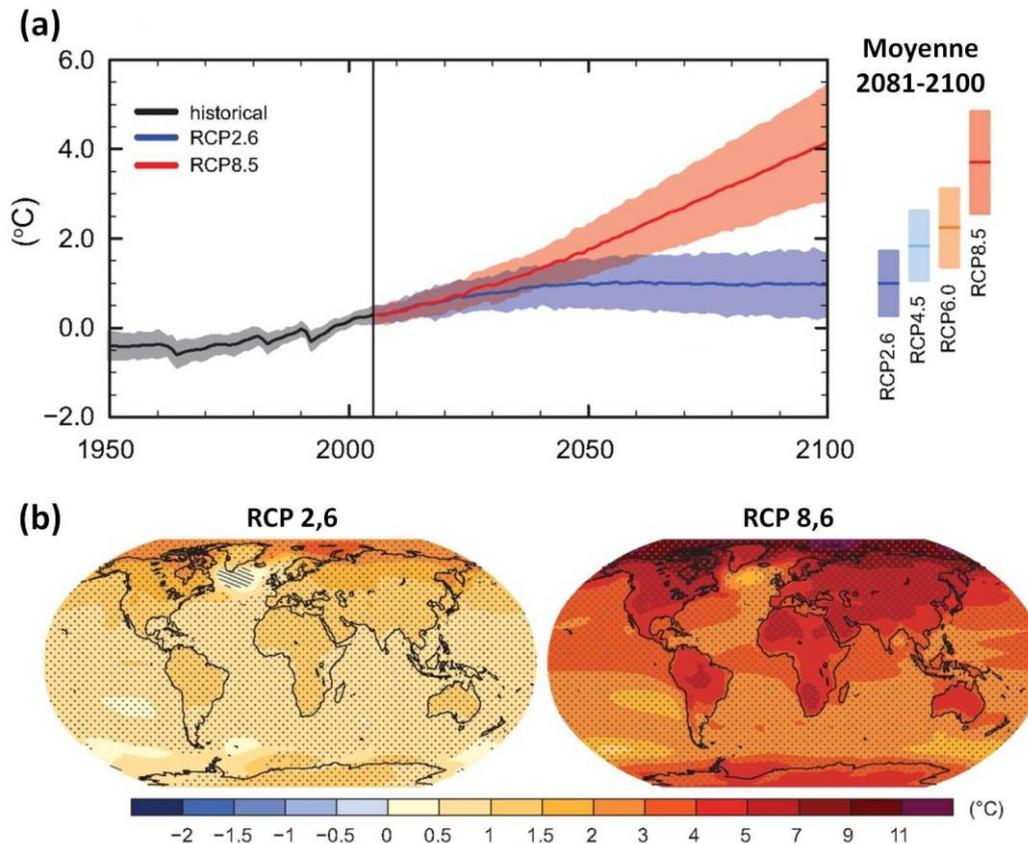


Figure 1.2 (a) Courbe de moyennes multimodèles de la température en surface (par rapport à la période 1986-2005). Les séries temporelles complètes avec leurs incertitudes (zones ombrées) sont données pour les scénarios RCP 2,6 (en bleu) et 8,6 (en rouge). En noir (ombre grise), l'évolution historique reconstruite. Les moyennes et incertitudes associées sur la période 2081-2100 sont données pour tous les RCP dans des barres verticales à droite du graphique ; (b) Evolution projetée de la température en surface pour la fin du XXI^{ème} siècle par rapport à la période 1986-2005 selon les scénarios RCP 2,6 et 8,6. Adaptée de IPCC (2013).

3 Les impacts déjà observables du changement climatique sur les espèces

Bien que les systèmes naturels aient déjà été soumis à de fortes variations naturelles du climat au cours des temps géologiques (alternance de périodes glaciaires), la rapidité des changements climatiques actuels, sans précédent depuis au moins mille ans, menace de bouleverser fortement la biodiversité à l'échelle mondiale (Sala et al., 2000; Thuiller, 2007). Des observations empiriques réalisées au cours du XX^{ème} siècle ont permis de montrer que les changements ont déjà eu des conséquences notables sur de nombreux organismes présents dans différentes régions du globe (Hughes, 2000; McCarty, 2001; Walther et al., 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Les réponses écologiques des espèces sont classiquement répertoriées en trois grands groupes : (i) les changements phénologiques et physiologiques, (ii) les changements de distribution des espèces et (iii) les changements dans la composition et la structure des communautés (Figure 1.3).

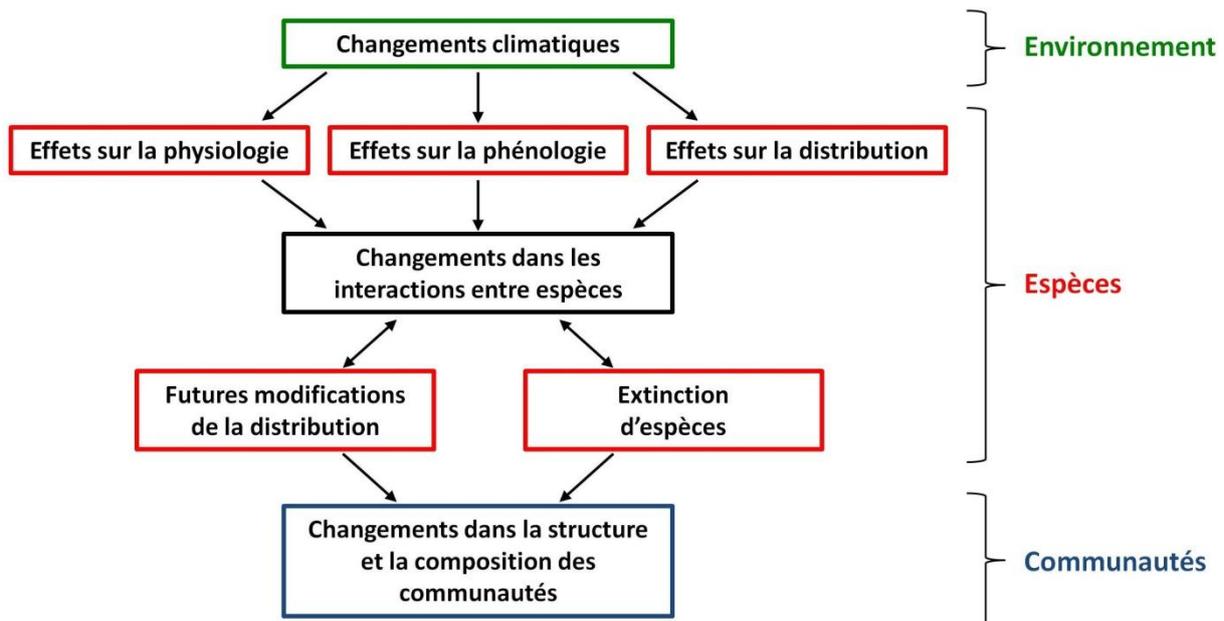


Figure 1.3 Conséquences potentielles des changements climatiques sur les assemblages d'espèces. Adapté de Hughes (2000) et Buisson (2009).

3.1 Phénologie et physiologie des organismes

Les variations saisonnières du climat déterminent de nombreux événements périodiques chez les animaux et les plantes tels que la germination, la floraison, la reproduction ou la migration. La phénologie est l'étude du calendrier de ces activités saisonnières. Au cours des dernières années, de nombreuses observations ont révélé des modifications phénologiques pour une large variété de groupes taxonomiques incluant notamment les plantes (Menzel and Fabian, 1999), les insectes (Altermatt, 2010), les oiseaux (Crick et al., 1997), les poissons (Graham and Harrod, 2009), le plancton (Winder and Schindler, 2004), les amphibiens (Beebee, 1995) ou encore les mammifères (Ozgul et al., 2010). Deux méta-analyses majeures ont notamment mis en évidence que les événements printaniers sont plus précoces qu'auparavant pour la plupart des espèces (Parmesan and Yohe, 2003; Root et al., 2003), ceci étant principalement dû à une température plus élevée dans les mois ou jours précédant les événements en question (Menzel et al., 2006). Ces changements phénologiques peuvent à terme perturber la synchronie entre espèces et avoir ainsi des conséquences importantes sur les interactions biotiques (cf. § 3.3).

D'autre part, les changements climatiques induits par des modifications de la concentration en CO₂ atmosphérique peuvent également affecter le métabolisme et le développement des animaux, ou des processus tels que la photosynthèse, la respiration, la maturation, la croissance, la biominéralisation ou la composition des tissus chez les végétaux (Hughes, 2000; Pörtner and Farrell, 2008). Concernant plus précisément la croissance, une diminution de la taille des individus a récemment été reconnue comme une réponse écologique universelle des individus au changement climatique (Daufresne et al., 2009;

Gardner et al., 2011b; Sheridan and Bickford, 2011). Les mécanismes évoqués à l'origine de cette modification de la taille des individus reposent sur une augmentation des coûts énergétiques de maintenance des individus et un effet direct de la température sur la production primaire ayant des conséquences sur la quantité et la qualité des ressources disponibles dans un milieu (Gardner et al., 2011a; McCauley and Mabry, 2011). Il semble également que les modifications des conditions thermiques jouent sur la vitesse de maturation des organismes, période durant laquelle la croissance ralentit, et auraient donc des répercussions directes sur la taille finale des organismes (Abdoli et al., 2005, 2007; Cheung et al., 2013).

Dans cette thèse, l'effet potentiel du changement climatique sur la phénologie des espèces considérées n'a pas été pris en compte explicitement. Cependant, l'effet de la température a été inclus dans le processus de croissance (sans entrer pour autant dans les théories métaboliques mises en jeu), en ayant, par conséquent, un effet indirect sur la phénologie des espèces (par exemple, modification de l'âge à la première à maturité des individus).

3.2 Modification de la distribution des espèces

L'aire de distribution d'une espèce regroupe les zones et les gammes de conditions environnementales (notamment au travers de seuils de tolérance à la température) dans lesquelles se trouvent toutes les populations d'une espèce. Soumises à un changement climatique, les espèces peuvent donc potentiellement modifier leur distribution afin de suivre les modifications du climat (*climate tracking*), à condition que les capacités de dispersion des espèces et la disponibilité en ressources permettent ces déplacements (Walther et al., 2002; Thomas, 2010). Des changements d'aire de distribution ont aujourd'hui été documentés pour un grand nombre de groupes taxonomiques et de zones géographiques (Parmesan and Yohe, 2003; Hickling et al., 2006), incluant notamment les papillons (voir par exemple, Parmesan, 1996), les oiseaux (voir par exemple, Thomas and Lennon, 1999), les petits mammifères (Moritz et al., 2008), le zooplancton (voir par exemple, Beaugrand et al., 2002), les poissons (voir par exemple, Perry et al., 2005) ou encore les végétaux (voir par exemple, Grabherr et al., 1994). Cependant il reste souvent difficile de bien estimer l'ampleur réelle de ces modifications puisque leur analyse implique en théorie de disposer de données historiques disponibles à une échelle spatiale englobant la totalité de l'aire de distribution d'une espèce.

Dans les cas les plus extrêmes, ces modifications d'aire de distribution peuvent conduire à des extinctions d'espèces. En effet, l'habitat climatiquement favorable à une espèce peut devenir trop petit ou trop isolé de son aire de distribution géographique initiale du fait d'une fragmentation naturelle (relief, continent, ...) ou anthropique (routes, terres cultivées, barrages, ...) trop importante pour qu'elle assure sa dispersion au rythme rapide des changements climatiques actuels. A l'opposé, les modifications du climat pourraient

favoriser certaines espèces avec potentiellement l'apparition de dynamiques invasives (Rahel and Olden, 2008).

Dans ce document, l'impact du changement climatique sur la modification potentielle de l'aire de distribution des espèces migratrices amphihalines a été abordé par une approche de modélisation basée sur les processus, de façon à intégrer notamment un processus de dispersion pour prendre en compte le potentiel de repositionnement de ces espèces.

3.3 Modification de la composition et de la structure des communautés

Les communautés écologiques sont des assemblages d'espèces présentes simultanément dans l'espace et dans le temps (Begon et al., 1996). Etant donné que les espèces répondent individuellement aux différentes perturbations climatiques que ce soit au niveau phénologique, physiologique ou de la distribution (cf. § 3.1 et 3.2), le changement climatique devrait perturber les interactions temporelles et spatiales entre des espèces appartenant à un même niveau trophique (compétition) ou à des niveaux trophiques adjacents (prédation). Ceci pourrait conduire à un découplage trophique (*mismatch*) au sein de la chaîne alimentaire et donc à une augmentation des risques d'extinction et à des pertes de biodiversité (Miller-Rushing et al., 2010). Ceci est particulièrement pertinent dans les relations prédateurs-proies où il est admis que la fitness d'un prédateur, *i.e.* avantage évolutif, dépend de son synchronisme spatial et temporel avec la production de sa proie (Cushing, 1974). A titre d'exemple, l'augmentation des températures printanières depuis le début des années 1960 dans un lac tempéré nord-américain (lac Washington, 47°83' N, 122°15' W) a provoqué un décalage temporel entre le bloom phytoplanctonique des diatomées et les populations de daphnies qui se nourrissent de ces diatomées et a par conséquent conduit à un fort déclin des populations de daphnies (Winder and Schindler, 2004).

Dans ce travail de thèse, bien que plusieurs espèces migratrices amphihalines soient considérées, une approche de modélisation monospécifique a été adoptée sans aborder les conséquences en termes de modifications de la composition et de la structure des communautés.

3.4 Adaptation versus plasticité

A ce jour, l'impact de l'adaptation génétique dans la réponse des espèces au changement climatique, particulièrement probable pour les espèces avec un temps de génération court et à croissance de population rapide (Rodríguez-Trelles and Rodríguez, 1998), demeure peu documenté (Gienapp et al., 2008). Il est ainsi, la plupart du temps,

impossible de déterminer si la source réelle de changements (phénologiques ou physiologiques) en réponse aux modifications des conditions environnementales est le produit d'une plasticité phénotypique ou d'une évolution génétique. Pourtant, les taux d'extinction locaux seront malgré tout fortement dépendants des capacités évolutives des espèces face aux pressions subies (McCarty, 2001).

Dans ce document, les mécanismes à l'origine des deux processus (plasticité versus évolution génétique) ainsi que la façon de les modéliser ont été évoqués. Il en a résulté un choix de ne pas considérer les éventuelles adaptations génétiques des populations mais de prendre uniquement en compte la plasticité phénotypique des différents individus (cf. Chapitre II, § 1.3).

4 La modélisation : un outil pour évaluer l'impact du changement climatique sur les espèces

De nombreuses approches permettent d'évaluer les impacts du changement climatique à différentes échelles temporelles (passées et futures) et spatiales (des microcosmes aux continents) ainsi qu'à différents niveaux de la biodiversité (des gènes aux écosystèmes). Parmi ces approches, on peut citer la paléoécologie visant à étudier les relations entre des êtres vivants fossiles et leur environnement (voir par exemple Willis et al., 2007), l'utilisation d'observations sur de longues périodes permettant de mesurer les effets des changements environnementaux sur les organismes concernés (voir par exemple 60 ans de suivi du saumon atlantique au Pays de Galles, Aprahamian et al., 2008) ou encore les expérimentations reliant les espèces à des facteurs climatiques (voir par exemple des expérimentations sur la toundra arctique en Alaska, Hollister et al., 2005). Cependant, à l'exception de la paléoécologie, les approches évoquées précédemment ont en commun le défaut d'être limitées dans l'espace, le temps et le nombre d'espèces étudiées. La modélisation apparaît comme un outil privilégié pour contourner cet obstacle. Cette approche consiste à représenter des phénomènes biologiques réels en appliquant des théories fondamentales et en se servant d'outils mathématiques ou statistiques. Dans le cadre du changement climatique, la modélisation est particulièrement utilisée pour projeter les impacts du changement climatique sur les aires de distribution des espèces dans le futur. Différents types sont ainsi utilisés et on oppose souvent les approches basées sur des modèles mécanistes et celles utilisant des modèles empiriques.

4.1 Le cas des modèles empiriques de distribution d'espèces

4.1.1 Des approches largement utilisées

Les modèles empiriques utilisés pour étudier la distribution des espèces dans un contexte de changement climatique utilisent des données décrivant la distribution observée d'espèces et y associent des variables mesurées du milieu telles que le climat, la topographie ou le type de sol afin de modéliser statistiquement les niches ou enveloppes écologiques dans lesquelles les espèces peuvent vivre (Guisan and Zimmermann, 2000; Guisan and Thuiller, 2005). Ces modèles reposent sur la théorie des niches (Hutchinson, 1957) et le concept des enveloppes bioclimatiques. Ils portent des noms différents en fonction des études (*i.e.* modèles de niche, enveloppes bioclimatiques, modèles d'habitat, modèles de distribution...) mais je les regrouperai dans ce travail sous le nom de modèles empiriques de distribution d'espèces (*Species Distribution Models, SDMs*).

Les modèles empiriques de distribution d'espèces ont aujourd'hui été largement utilisés, et ce, pour de multiples taxons incluant les plantes (voir par exemple Midgley et al., 2002), les reptiles et les amphibiens (voir par exemple Araújo et al., 2006), les mammifères (voir par exemple Thuiller et al., 2006), les insectes (voir par exemple Heikkinen et al., 2007) ou encore les poissons (voir par exemple Buisson et al., 2008). Plus particulièrement, des modèles empiriques de distribution d'espèces, en termes de présence-absence et de classes d'abondance, ont été construits pour chacune des 28 espèces migratrices amphihalines présentes sur le continent européen (Lassalle et al., 2008a; Lassalle et al., 2008b; Lassalle et al., 2009; Lassalle and Rochard, 2009) et ont permis de projeter la distribution potentielle de ces espèces dans différents « futurs » marqués par le changement climatique.

4.1.2 Les limites des modèles empiriques de distribution d'espèces

Depuis le début de leur utilisation, bien que ces approches aient été accompagnées de nombreux développements méthodologiques permettant entre autres de mieux appréhender et de réduire leurs incertitudes (voir par exemple Buisson et al., 2010; Kramer-Schadt et al., 2013; Wenger et al., 2013), les modèles empiriques de distribution d'espèces sont régulièrement critiqués et remis en question (Dormann, 2007; Hanspach et al., 2011). Les principales critiques remettent en cause les hypothèses fondamentales sur lesquelles sont fondés ces modèles. En particulier, les modèles empiriques de distribution d'espèces conduisent rapidement à assimiler l'aire de distribution d'une espèce et sa niche écologique (Soberón, 2007), d'où une grande diversité et de nombreux débats autour de leurs dénominations (Warren, 2012; McInerney and Etienne, 2013; Warren, 2013). Pourtant, la plupart du temps, ces modèles se basent sur des distributions observées résultant d'une restriction de l'aire de distribution potentielle d'une espèce. En effet, beaucoup de ces modèles reposent sur des données décrivant la distribution actuelle des espèces (*i.e.* niche réalisée), généralement récoltées sur une période courte et une étendue géographique

restreinte. Ces données constituent donc une « image instantanée » de la distribution des espèces. Or il existe un ensemble de mécanismes écologiques et évolutifs à l'origine d'une distribution observée tels que les interactions entre les caractéristiques fonctionnelles d'une espèce et son environnement (conditions nécessaires au maintien de l'homéostasie, au développement et à la reproduction), les interactions avec d'autres espèces (prédation, compétition, maladies, ...), les dynamiques de colonisation (capacités de dispersion des espèces, barrières de dispersion, ...), l'existence de perturbations environnementales (pollution, sécheresse, ...) ou encore les événements historiques (glaciation, ...) (Kearney and Porter, 2009; Kubisch and Fronhofer, 2014; Kubisch et al., 2014). En outre, à une échelle de temps plus importante, la distribution d'une espèce peut également être influencée par l'évolution de ses capacités d'adaptation (Angilletta et al., 2003). Par conséquent, les modèles empiriques de distribution d'espèces englobent, tout en les ignorant, l'ensemble de ces mécanismes (Figure 1.4).

On touche donc ici aux limites de ces approches empiriques qui définissent des aires de distribution futures potentielles des espèces mais ne permettent pas de prévoir si les espèces seront en mesure de s'adapter et de se déplacer dans de nouveaux habitats favorables pour suivre l'évolution de l'environnement imposée par le changement climatique (Guisan and Thuiller, 2005; Franklin, 2010). Par conséquent, ces dernières années, le passage à des modèles mécanistes permettant de combiner des exigences thermiques, de la dynamique de population et des capacités de dispersion des espèces est devenu un enjeu majeur de recherche (Thuiller et al., 2008; Kearney and Porter, 2009; Huntley et al., 2010). Par analogie avec les modèles empiriques de distribution d'espèces, Kearney & Porter (2009) parlent aujourd'hui de modèles mécanistes de distribution d'espèces (Figure 1.4) pour parler des approches de modélisation mécanistes visant à évaluer l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces.

4.2 L'émergence des modèles mécanistes de distribution d'espèces

Pour étudier les réponses des espèces au changement climatique, notamment la modification de leurs aires de distribution, les modèles mécanistes tentent d'inclure explicitement des relations entre les conditions environnementales et les traits éco-physiologiques ou démographiques propres aux espèces (Kearney and Porter, 2004; Buckley, 2008; Kearney and Porter, 2009). Ces approches se basent donc principalement sur les limites de tolérance physiologique des espèces (Guisan and Thuiller, 2005; Kearney, 2006) et permettent de déterminer, par exemple, les limites climatiques de la distribution des espèces. L'avantage de ce type de modèles est qu'ils sont indépendants de la distribution observée de l'espèce considérée. En d'autres termes, ils permettent de modéliser la distribution d'une espèce sans utiliser de données concernant sa distribution (présence/absence par exemple ; Kearney et al., 2008). Ces modèles permettent ainsi de déterminer une niche fondamentale de l'espèce décrite par l'ensemble des valeurs de trait

de vie permettant aux individus d'une espèce de survivre et de se reproduire "indéfiniment" dans un environnement donné (Figure 1.4). Cette définition de la niche fondamentale d'une espèce, apparue ces dernières années avec l'émergence des approches de modélisation mécanistes pour étudier la distribution d'une espèce (Kearney and Porter, 2004; Kearney, 2006; Kearney et al., 2008; Kearney and Porter, 2009), se démarque de celle plus ancienne donnée par Hutchinson (1957) qui définissait la niche fondamentale d'une espèce par l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles les individus d'une espèce peuvent survivre et se reproduire indéfiniment. Par ailleurs, les modèles mécanistes peuvent également inclure des mécanismes d'interaction entre espèces (compétition, prédation, ...) et permettent alors de déterminer une distribution correspondant à une niche réalisée (Figure 1.4). Enfin, la prise en compte de mécanismes de dispersion et de barrières à la dispersion affectant potentiellement des dynamiques de métapopulation peut conduire à la présence d'une espèce en dehors de sa niche ou, à l'inverse, à son absence à l'intérieur de sa niche (Pulliam, 2000).

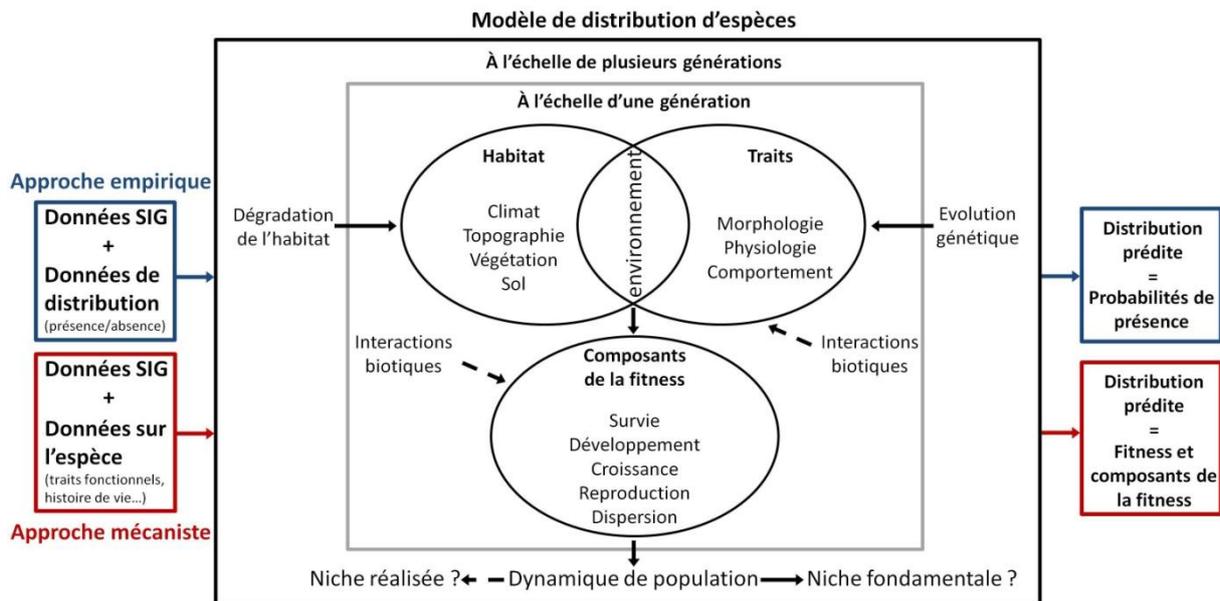


Figure 1.4 Processus écologiques majeurs englobés dans les modèles de distribution d'espèces. Dans les approches empiriques, les données de distribution sont liées à des données environnementales spatialisées par des relations corrélatives statistiques qui englobent implicitement ces processus dans la mesure où ils sont statistiquement associés aux variables prédictives. Dans les approches mécanistes, les traits fonctionnels sont liés aux données environnementales spatialisées par des modèles qui représentent explicitement les processus clés par lesquels les traits et les habitats interagissent pour déterminer la niche de l'espèce. Les processus peuvent inclure ou non des interactions biotiques (niche réalisée versus niche fondamentale). Les modifications sur le long terme de l'environnement ou des traits fonctionnels (évolution) peuvent être intégrées pour produire des modèles dynamiques. Adaptée de Kearney (2006) et Kearney & Porter (2009).

Un des avantages des modèles mécanistes par rapport aux approches empiriques est qu'ils permettent d'aller plus loin dans les questionnements en donnant notamment des informations sur les vitesses de colonisation de nouveaux habitats par les espèces et sur leurs capacités à survivre et perdurer dans des habitats devenant défavorables dans le

contexte du changement climatique. Ces modèles permettent également de considérer l'importance de dynamique de type source-puits. Néanmoins, bien que ces approches apportent des informations robustes sur la dynamique des espèces et leurs réponses au changement climatique, elles nécessitent un bon niveau de connaissance des processus en lien avec la survie et la démographie des populations ainsi qu'une connaissance de l'effet de l'environnement (T°C, débit...) sur ces mêmes processus (Helmuth et al., 2005; Porter and Kearney, 2009; Buckley et al., 2010). Par conséquent, ces approches peuvent être difficiles à mettre en œuvre et s'appliquent préférentiellement à des espèces ayant fait l'objet d'études approfondies.

Dans le contexte du changement climatique, il est évident qu'une bonne connaissance des impacts du changement climatique sur la biodiversité, les espèces et leurs risques d'extinction est un enjeu majeur de nombreux travaux de recherches actuels (Fitzpatrick and Hargrove, 2009). La modélisation est un outil pertinent pour apporter des éléments de compréhension. Dans une thèse précédente, l'impact du changement climatique sur les poissons migrateurs amphihalins européens a été étudié à l'aide de modèles empiriques de distribution d'espèces (Lassalle, 2008). Dans cette thèse, il s'agit donc de développer une approche de modélisation mécaniste pour aborder la même problématique de l'impact du changement climatique sur ces espèces. Ainsi la comparaison des approches empiriques et mécanistes pourraient permettre, à terme, de donner des éclairages différents et complémentaires (Kearney et al., 2010) sur les mesures de gestion et de conservation à mettre en place pour ces espèces qui sont aujourd'hui menacées pour la plupart.

5 Les poissons migrateurs amphihalins et le changement climatique

5.1 Définition d'un poisson migrateur amphihalin

Les poissons migrateurs amphihalins (*diadromous fish*, en anglais) regroupent un cortège d'espèces de poissons effectuant au cours de leur cycle de vie une migration entre l'eau douce et la mer. Le terme de « *diadromy* » fut introduit par Myers (1949) qui définit à l'époque les espèces migratrices amphihalines comme des espèces « véritablement migratrices qui migrent entre la mer et l'eau douce ». Depuis, McDowall (1988) a approfondi la définition qui selon lui réfère aux espèces effectuant une migration entre eaux douces et eaux salées, réalisée, au moins, à des moments précis, dans des directions prévisibles, à des moments particuliers du cycle de vie, et étant caractéristique des espèces, impliquant la majorité des membres d'une population et demeurant essentielle à la réalisation du cycle de vie/reproduction. Parmi les espèces migratrices amphihalines, on distingue deux stratégies d'histoire de vie pour lesquelles croissance et reproduction n'ont pas lieu dans le même biome (Figure 1.5) :

- Les espèces potamotoques ou anadromes (*anadromous* en anglais) qui se nourrissent et grandissent principalement en mer avant d'effectuer une migration vers les eaux douces pour se reproduire (migration de montaison). La famille de potamotoques la plus emblématique et étudiée est certainement celle des salmonidés.
- Les espèces thalassotoques ou catadromes (*catadromous* en anglais) qui passent la majeure partie de leur cycle de vie en eau douce avant d'effectuer une migration en mer pour se reproduire (migration de dévalaison). La famille de thalassotoque la plus emblématique est probablement celle des anguillidés à laquelle appartient l'anguille européenne *Anguilla anguilla*.

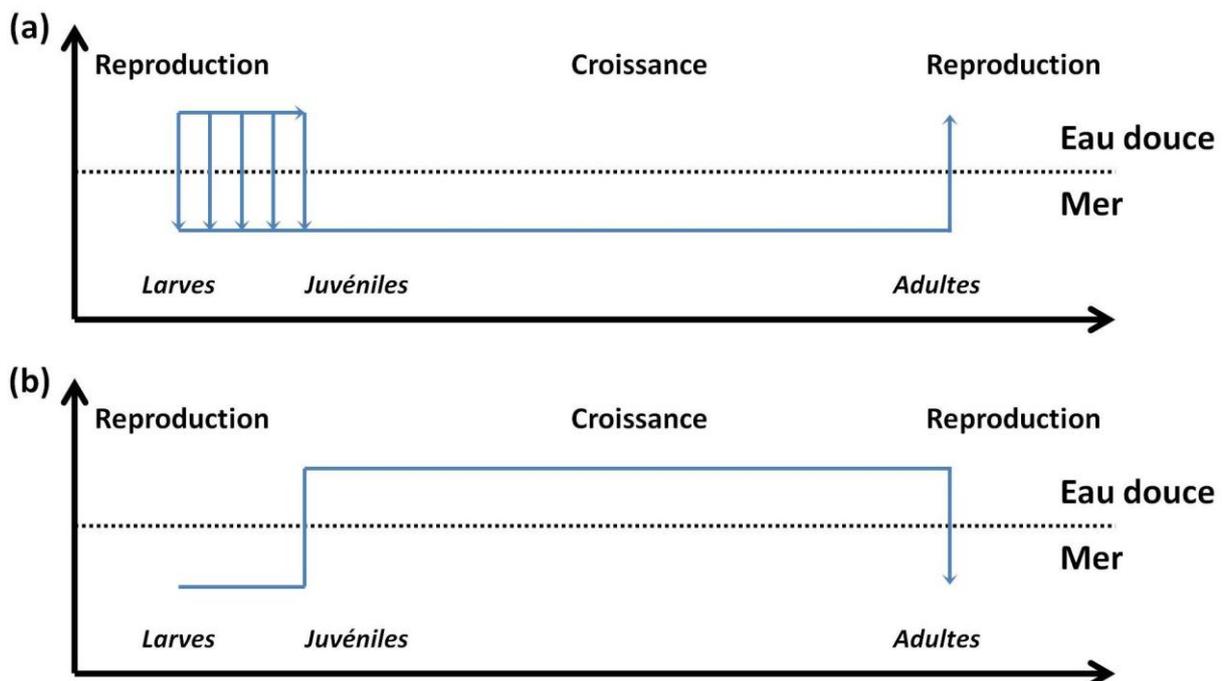


Figure 1.5 Les grandes lignes des stratégies d'histoire de vie pour des poissons (a) potamotoques et (b) thalassotoques.

Rigoureusement, on distingue un autre groupe d'espèces parmi les espèces migratrices amphihalines, à savoir les espèces amphidromes. Le cas de ces espèces, dont les individus naissent en eau douce, migrent précocement en mer pour y grandir brièvement avant de retourner en eau douce pour finir leur croissance et se reproduire, n'a cependant pas été traité dans ce travail de thèse.

En raison de problèmes récurrents de traduction entre les termes anglais et français, il convient ici de faire le point sur les termes que j'emploierai dans cette thèse pour désigner les espèces et les migrations. En effet, en toute rigueur étymologique, les termes anadrome et catadrome réfèrent aux différentes migrations effectuées et à leur sens. Aussi, pour éviter toute confusion, j'emploierai dans cette thèse les termes potamotoques et thalassotoques pour parler des différentes espèces et les termes de migration de montaison pour désigner

la migration entraînant le passage des individus du milieu marin au milieu continental, et de migration de dévalaison pour désigner la migration inverse.

Enfin, un phénomène important associé mais non essentiel à la notion de migration amphihaline est la philopatrie (*homing* en anglais) qui désigne une stratégie de reproduction consistant à retourner sur son site de naissance pour se reproduire (*natal homing behaviour*, Gerking, 1959; Cury, 1994). Le phénomène antagoniste appelé errance (*straying* en anglais) est essentiel d'un point de vue évolutif. En effet, ce phénomène peut être à l'origine de la colonisation de nouveaux habitats par une population (comme cela a déjà été constaté chez le saumon atlantique *Salmo salar*, Makhrov et al., 2005; Perrier et al., 2010) ou, *a minima*, tendre à augmenter la diversité génétique des populations qui peuvent alors se structurer en métapopulation (Fraser et al., 2007; Schtickzelle and Quinn, 2007).

5.2 Importance écologique et économique des migrateurs amphihalins

D'un point de vue sociétal et économique, la plupart des espèces migratrices amphihalines présentent de forts enjeux de conservation en raison de leur valeur patrimoniale mais également des importantes ressources financières liées au tourisme (Stoll et al., 2009) ou à l'exploitation commerciale de leurs stocks. Les poissons migrateurs amphihalins jouent également un rôle primordial dans les écosystèmes via le transfert de matière et d'énergie entre les milieux marins et dulçaquicoles (Willson and Halupka, 1995; Jonsson and Jonsson, 2003; Quinn et al., 2009a). Ces éléments devraient notamment être pris en compte dans le cadre du développement de politiques de conservation (Darimont et al., 2010).

Néanmoins, comme de nombreuses espèces migratrices (Wilcove and Wikelski, 2008), la plupart des espèces migratrices amphihalines sont aujourd'hui sur le déclin et la préservation de leurs flux migratoires constitue un enjeu social, économique, écologique et par conséquent scientifique important (Limburg and Waldman, 2009). Les causes de ce déclin sont aujourd'hui pour l'essentiel bien connues et l'on évoque à la fois des facteurs anciens tels que le développement des barrages ou la modification physique des bassins versants conduisant à des pertes d'habitats, la surexploitation par pêche et la pollution, et des facteurs plus récents comme l'apparition d'espèces invasives, l'aquaculture ou le changement climatique (Limburg and Waldman, 2009; Figure 1.6).

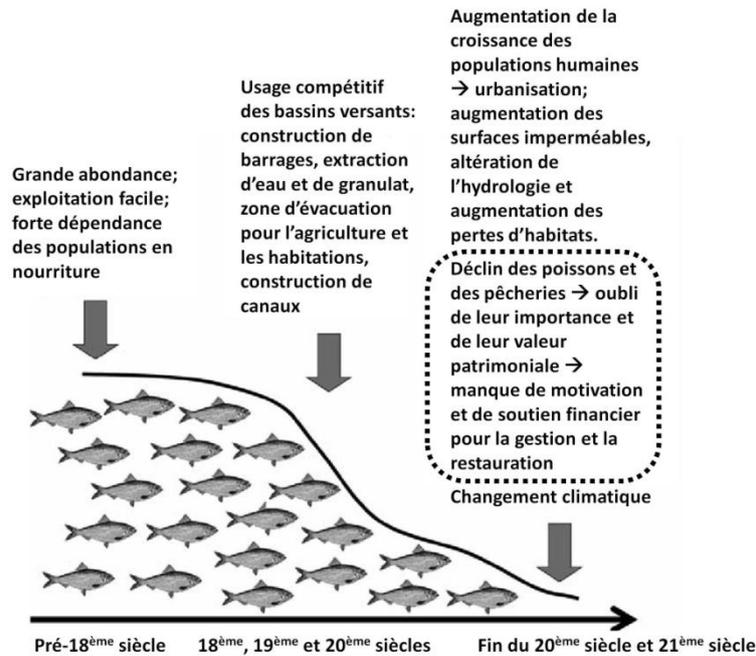


Figure 1.6 Schéma conceptuel de l'histoire générale et des facteurs ayant conduit au déclin des populations de poissons migrateurs amphihalins en Atlantique Nord. Adapté de Limburg & Waldman (2009).

5.3 Sensibilité et spécificités des migrateurs amphihalins face aux changements climatiques

Du fait de leurs migrations marquées par un changement de milieu, les espèces migratrices amphihalines sont sensibles aux changements environnementaux sur de plus grandes échelles spatiales que les espèces dulçaquicoles. De plus, les croisements entre stades de développement et milieu font que les effets du changement climatique peuvent être spécifiques à chaque stade de développement. La synchronie entre phénologie des migrations et conditions environnementales et trophiques demeure également essentielle (Both et al., 2006). Par conséquent, la modification de la phénologie, de la distribution ou de l'abondance des proies en réponse aux changements climatiques pourraient avoir de fortes répercussions sur la fitness des migrateurs amphihalins.

Par ailleurs, en utilisant des modèles empiriques de distribution d'espèces permettant de projeter, dans un contexte de changement climatique, la distribution des espèces migratrices amphihalines européennes, Lassalle (2008) a mis en évidence une sensibilité potentielle de ces espèces au changement climatique. Les projections issues des modèles prévoient en effet pour la majorité de ces espèces une contraction de leurs aires de distribution (Lassalle et al., 2008a; Lassalle et al., 2008b; Lassalle and Rochard, 2009). Cependant, du fait de leurs histoires de vie originales les conduisant à mener « une vie entre deux eaux », les espèces migratrices amphihalines possèdent de réelles capacités de dispersion pouvant leur permettre d'ajuster leurs aires de distribution. Le phénomène de straying joue assurément un rôle majeur dans ces possibilités de dispersion. La dispersion

est un concept aujourd'hui bien défini en écologie (Johnson and Gaines, 1990; Clobert et al., 2001; Clobert et al., 2012) mais peu d'études abordent ce processus chez les poissons (voir cependant Hein et al., 2011) et plus particulièrement chez les migrants amphihalins.

5.4 Considérations théoriques sur la dispersion chez les poissons migrants amphihalins

En écologie, la dispersion est généralement définie comme l'ensemble des mouvements qui éloignent les individus de leur lieu de naissance, ou encore qui les éloignent de leur lieu de reproduction précédent, ou encore qui les mettent en contact avec des groupes sociaux différents avec potentiellement des conséquences en matière de flux de gènes (Clobert et al., 2001; Ronce, 2007; Clobert et al., 2009). On distingue ainsi généralement la dispersion ayant lieu avant la première reproduction (« natal dispersal ») de celle intervenant entre deux saisons de reproduction (« breeding dispersal ») (Clobert et al., 2001; Schloss et al., 2012). Dans cette partie théorique, je propose une adaptation des définitions classiques de la dispersion aux migrants amphihalins afin de proposer une conceptualisation de ce processus chez ces espèces. Je traite indépendamment le cas des potamotoques (type saumon) et thalassotoques (type anguille) avant de montrer les similarités entre ces deux groupes d'espèces.

La reproduction des espèces potamotoques a lieu en eau douce. A la suite de cette reproduction, les juvéniles effectuent, plus ou moins rapidement en fonction des espèces, une migration de dévalaison pour rejoindre la mer (par exemple, cela ne prend que quelques semaines chez la grande alose alors que chez le saumon atlantique, les juvéniles peuvent rester jusqu'à 2-3 ans en rivière). A leur arrivée en mer, les juvéniles peuvent adopter plusieurs comportements : soit ils se dirigent vers des habitats de croissance habituels bien définis, soit ils adoptent un comportement d'errance et explorent de nouveaux habitats de croissance. Il y donc ici une première forme de dispersion qui se rapproche de la définition de « natal dispersal ». C'est pourquoi, je propose d'admettre que chez les espèces potamotoques, la migration de dévalaison des juvéniles peut être suivie d'une phase de « dispersion natale » lors de l'arrivée des individus en mer.

Par la suite, lorsque les individus arrivent à maturité et s'apprêtent à effectuer leur migration de montaison pour aller se reproduire, ils peuvent là encore adopter deux types de comportement, soit un comportement de homing natal (*i.e.* les individus retournent se reproduire dans leur rivière de naissance), soit un comportement d'errance/*straying* (*i.e.* les individus vont se reproduire dans un bassin versant différent de celui de leur naissance) s'apparentant alors à de la dispersion. Même si généralement les individus ne se sont jamais reproduits (sauf cas des espèces itéropares), cette phase de dispersion se rapproche de la définition de « breeding dispersal ». Je propose donc d'admettre que chez les espèces potamotoques, la migration de montaison peut être précédée d'une phase de « dispersion pré-reproduction ».

Chez les espèces thalassotoques, la reproduction a lieu en mer et la migration de montaison des individus concerne les juvéniles qui se dirigent vers leurs habitats de croissance en milieu continental. Comme chez les potamotoques, les juvéniles peuvent se diriger vers des habitats de croissance habituels ou explorer de nouveaux habitats de croissance (*i.e.* « dispersion natale »). Chez les espèces thalassotoques, je propose donc d'admettre que la migration de montaison peut être précédée d'une phase de « dispersion natale ».

Lorsque les individus parviennent à maturité et s'apprêtent à effectuer leur migration de dévalaison pour rejoindre leurs zones de reproduction en mer, ils peuvent à nouveau adopter deux types de comportement, soit ils retournent se reproduire sur leur lieu de naissance (*homing natal*), soit ils se reproduisent dans de nouvelles zones (*straying*) et ont donc un comportement s'apparentant à de la dispersion que je rapprocherai là encore de la définition de « *breeding dispersal* ». Je propose donc d'admettre que chez les espèces thalassotoques, la migration de dévalaison peut être suivie d'une phase de « dispersion pré-reproduction ».

Qu'il s'agisse d'espèces potamotoques ou thalassotoques, la conceptualisation de la dispersion chez les espèces migratrices amphihalines telle que je la propose permet donc de dire que, chez ces espèces, la migration de montaison peut être précédée d'un processus de dispersion et que la migration de dévalaison peut être suivie d'un processus de dispersion. Les cycles de vie simplifiés présentés en Figure 1.7 synthétisent les idées évoquées dans cette section.

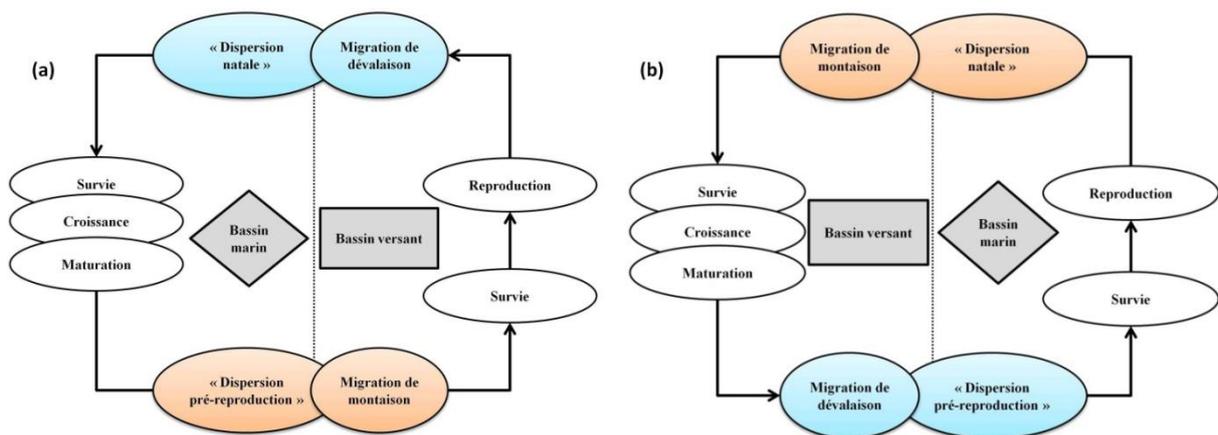


Figure 1.7 Diagramme conceptuel simplifié du cycle de vie (a) d'une espèce potamotoque et (b) d'une espèce thalassotoque en incluant les phases de dispersion.

Les espèces migratrices amphihalines sont donc des espèces intégratrices de l'impact des bouleversements climatiques sur deux milieux bien distincts : les hydrosystèmes continentaux et océaniques. En tant qu'espèces migratrices, elles possèdent de fait des capacités de dispersion et de réelles possibilités pour modifier leurs aires de distribution.

Elles constituent donc des modèles pertinents pour l'étude de l'impact global des changements climatiques sur les organismes vivants et, plus particulièrement, les migrateurs.

6 Les objectifs de la thèse et la structuration du manuscrit

L'objectif principal de cette thèse est de développer une approche de modélisation mécaniste pour appréhender l'effet du changement climatique sur la persistance et la distribution des poissons migrateurs amphihalins en prenant notamment en considération leurs capacités de dispersion. La question scientifique est portée par des enjeux majeurs en termes d'influence du changement climatique sur la biodiversité. Nombre d'espèces de poissons migrateurs amphihalins sont aujourd'hui menacées. Il apparaît donc nécessaire d'améliorer les connaissances sur ces espèces, notamment leurs réponses face au changement global en cours et à venir dans l'optique de pouvoir appuyer la mise en place de politiques cohérentes de gestion à des échelles spatiales conséquentes. Les travaux précédents de Lassalle (2008) et l'existence de base de données climatiques constituent un socle de connaissances solides sur lesquelles je me suis en partie appuyé pour aborder cette problématique. Cette thèse est articulée autour de quatre chapitres principaux (Chapitres II, III, IV et V) suivis d'un chapitre de conclusion (Chapitre VI). La Figure 1.8 présente la logique et la structuration du manuscrit. De manière à faciliter la compréhension du déroulement de ce manuscrit, cette figure sera rappelée à chaque page marquant le passage à un nouveau chapitre en prenant soin de faire ressortir les aspects traités dans le chapitre en question.

Dans le chapitre II de cette thèse, je me suis intéressé à la variabilité des traits de vie des poissons migrateurs amphihalins pour identifier clairement le défi à relever en termes de modélisation. Cette partie de mes recherches a abouti à l'élaboration d'une base de données regroupant un ensemble de traits de vie communs aux espèces migratrices amphihalines présentes sur le continent européen. Cette base de données pourrait notamment être exploitée de façon qualitative pour caractériser le potentiel de repositionnement de ces espèces. C'est pourquoi je me suis attaché à proposer une méthodologie permettant de définir de façon consensuelle un indice de potentiel de repositionnement calculable pour n'importe quelle espèce migratrice amphihaline.

Dans le chapitre suivant (Chapitre III), je me suis tout d'abord attaché à décrire les éléments ayant déterminé le choix de mon approche de modélisation. Puis, je décris en détail le modèle mécaniste individu-centré que j'ai développé avec l'aide de Patrick Lambert dans le cadre de la thèse, le modèle GR3D pour « Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution ». Il s'agit d'un modèle générique intégrant un processus original de dispersion des poissons migrateurs amphihalins. Ce modèle prend par ailleurs en compte la dynamique de population globale de ces espèces ainsi que l'effet de la

température directement dans quelques processus clés de leur cycle de vie (croissance, survie, reproduction).

Le chapitre suivant (Chapitre IV) est organisé autour de deux articles scientifiques. Le premier article, publié en 2012 dans l'ICES Journal of Marine Science, avait pour objectif d'étudier la dynamique de la population de la grande alose *Alosa alosa* dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne. Les résultats de cette étude ainsi que des données issues de la littérature ont ensuite été utilisés pour paramétrer la dynamique de la grande alose dans le modèle GR3D. Cette paramétrisation, ainsi qu'un premier cas d'application virtuel utilisant le modèle et l'analyse de sensibilité globale associée, font l'objet du deuxième article composant ce chapitre et récemment accepté (février 2014) pour publication dans la revue Ecological Modelling.

Enfin, le dernier chapitre principal de cette thèse (Chapitre V) traite de l'utilisation du modèle GR3D pour étudier l'évolution de l'aire de distribution de la grande alose entre 1900 et 2100. Il s'agit notamment de confronter le modèle GR3D à des données réelles et d'entreprendre les premières comparaisons entre des résultats issus de simulations du modèle mécaniste GR3D et ceux issus de simulations de modèles empiriques de distribution d'espèces.

Ce manuscrit s'achève par des conclusions générales et des perspectives émergeant principalement des principaux résultats obtenus.

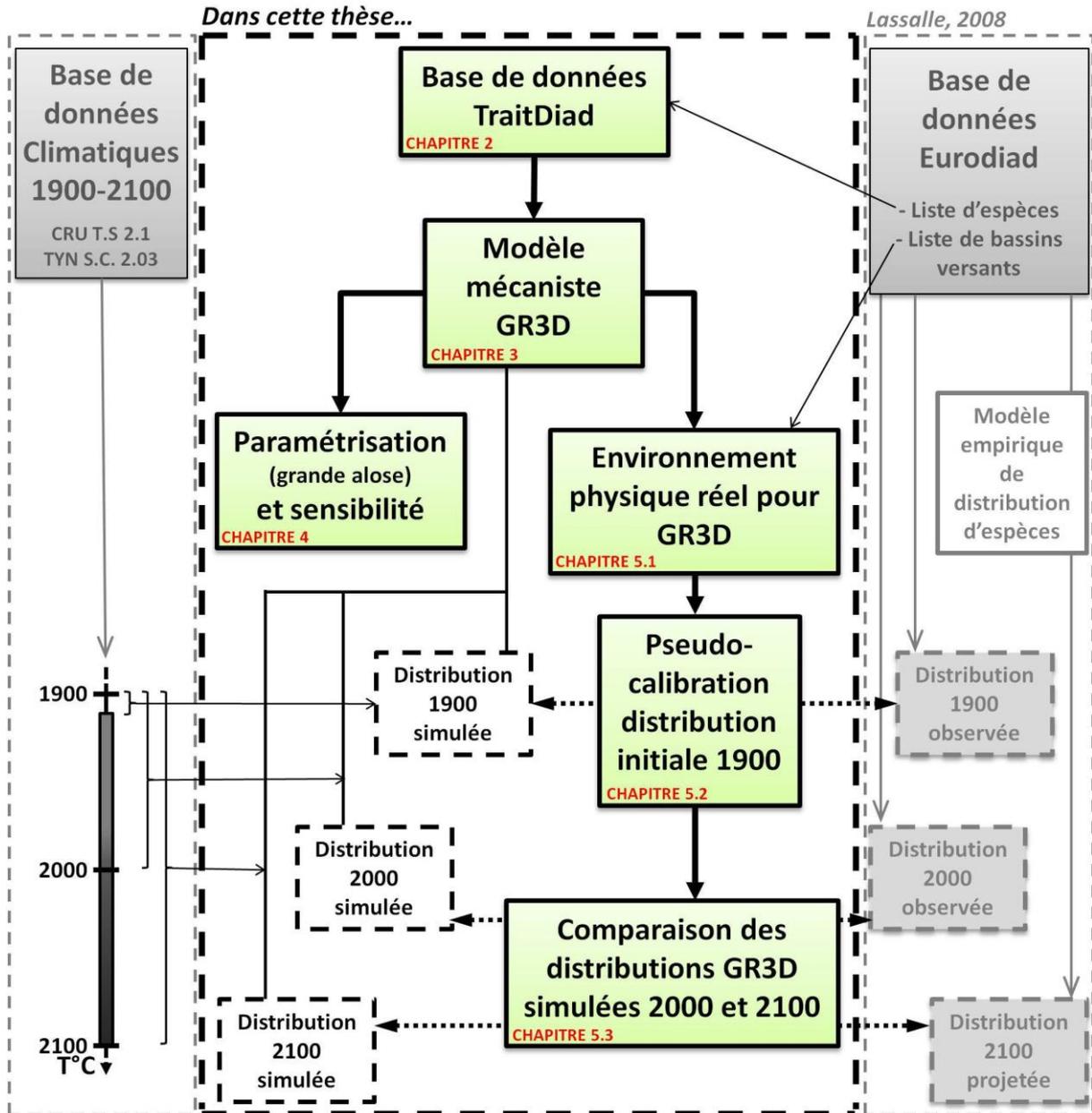
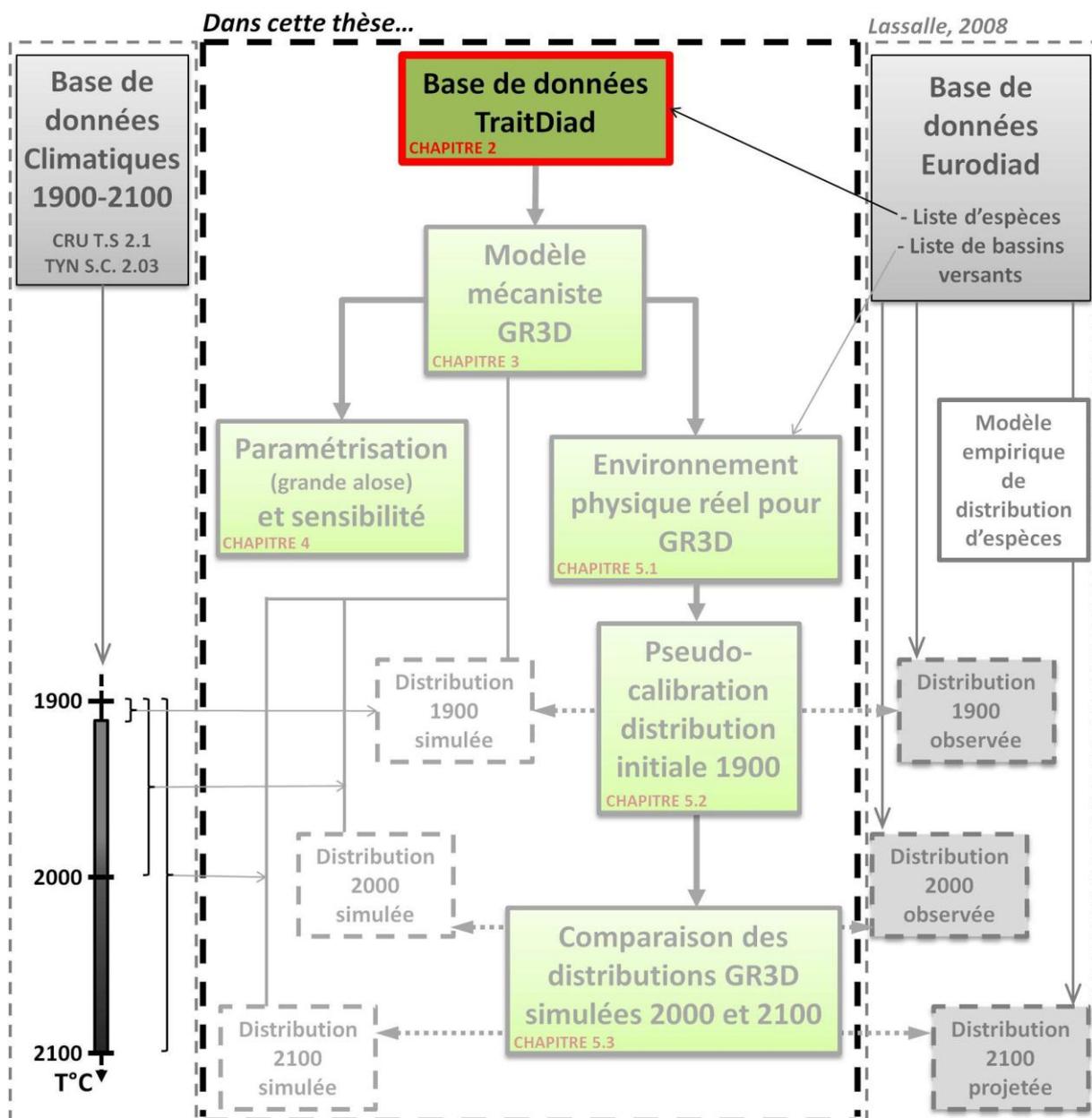


Figure 1.8 Schéma général de la thèse représentant l'articulation des différentes parties entre elles et les données extérieures mobilisées.

CHAPITRE II – VARIABILITÉ DES TRAITS DE VIE ET POTENTIEL DE REPOSITIONNEMENT DES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS



Ce chapitre vise à démontrer l'intérêt d'étudier les traits caractérisant l'histoire de vie et l'écologie des migrateurs amphihalins dans le cadre d'une approche de modélisation. En premier lieu, je m'attacherai à décrire la variabilité des histoires de vie, et par conséquent des traits de vie, des migrateurs amphihalins. J'identifierai ainsi clairement le défi que cette variabilité implique en termes de modélisation, et je positionnerai mon approche dans un cadre non évolutif de plasticité phénotypique. Puis je présenterai la base de données TraitDiad 1.0 établie au cours de cette thèse et répertoriant des informations sur les principaux traits de vie des migrateurs amphihalins. Enfin, je proposerai une méthode consensuelle et participative pour développer une métrique composite basée sur des traits de vie visant à évaluer le potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines de manière qualitative et complémentaire aux approches de modélisation.

En préambule de cette partie, il semble essentiel de bien préciser ce que j'appellerai « traits de vie » tout au long de ce chapitre. L'étude des traits de vie est une question centrale en écologie et il existe souvent une distinction entre les « traits d'histoire de vie », définis comme l'ensemble des caractères impliqués dans la reproduction et la survie des organismes, et donc dans la contribution en termes de descendance (Cole, 1954), et d'autres traits de vie dits biologiques, écologiques, phénologiques permettant de caractériser le cycle de vie, les potentialités de résistance ou de résilience, la morphologie, le comportement ou encore les préférences en matière d'habitats ou de conditions du milieu des organismes considérés. Dans ce travail, par souci de simplification, j'ai choisi de regrouper ces deux catégories sous l'appellation « traits de vie ».

1 Variabilité des traits de vie des poissons migrateurs amphihalins et dynamique de population

1.1 Une variabilité multi-échelles des traits de vie chez les poissons migrateurs amphihalins

Les poissons migrateurs amphihalins se distinguent principalement par deux stratégies d'histoire de vie pour lesquelles croissance et reproduction ont lieu dans des milieux de salinité différente. Ces stratégies d'histoire de vie originales leur confèrent un réel potentiel pour explorer et coloniser de nouveaux environnements comparativement aux espèces dulçaquicoles évoluant tout au long de leurs vies dans une même rivière voire un même tronçon de rivière. Cela leur a notamment déjà permis d'ajuster efficacement leur distribution au cours de différents épisodes paléo-climatiques (McDowall, 1997; McDowall, 2009) et pourrait leur permettre de faire de même dans le contexte du changement climatique actuel et à venir. A titre d'exemple, la latitude moyenne de l'aire de distribution du flet *Platichthys flesus* se serait déjà déplacée de 1,4° vers le Nord depuis les années 70 (Nicolas et al., 2011). Cependant, une autre espèce migratrice amphihaline, l'éperlan

Osmerus eperlanus, a déjà subi de plein fouet les effets du réchauffement depuis les années 50 et a disparu de l'estuaire de la Gironde au cours des 15 dernières années (Pronier and Rochard, 1998).

Les migrateurs amphihalins sont donc par nature adaptés à des environnements contrastés et ceci à différentes échelles : (i) à l'échelle du cycle de vie avec notamment la nécessité de tolérer des eaux de salinité différente, (ii) à l'échelle inter-populationnelle et enfin (iii) à l'échelle intra-populationnelle. Face à ces contrastes environnementaux, une grande variabilité des traits de vie des espèces est observée, à la fois entre les différentes populations mais également au sein même de certaines populations.

Ainsi, des variations de traits de vie à l'échelle inter-populationnelle ont été mises en évidence pour plusieurs espèces de migrateurs amphihalins en s'intéressant notamment à la variabilité de certains traits de vie en fonction de la latitude. Leggett & Carscadden (1978) ont par exemple montré des relations entre la fécondité, le pourcentage de géniteurs répétitifs et la latitude chez les aloses savoureuses *Alosa sapidissima* en Amérique du Nord. Ces résultats ont été confirmés dans une étude plus récente menée à l'échelle de l'aire de répartition de cette espèce et mettant en évidence une corrélation positive entre taux de croissance des juvéniles, taux d'itéroparité et latitude (Limburg et al., 2003). Pour les salmonidés, Scarnecchia (1983) ainsi que Jonsson & L'Abée-Lund (1993) ont mis en évidence une relation positive entre la durée du séjour en mer (lié à la maturation) et la latitude respectivement chez le saumon atlantique *Salmo Salar* et la truite de mer *Salmo trutta*. De même, dans une étude préliminaire Trancart (2007) s'est intéressé à la variabilité des traits de vie de quatre espèces migratrices amphihalines, la grande alose *Alosa alosa*, le saumon atlantique, la lamproie marine *Petromyzon marinus* et le flet, le long de la façade atlantique européenne. Une corrélation négative significative entre latitude et âge et taille à maturité chez la grande alose a été démontrée à l'échelle de son aire de répartition (Lassalle et al., 2008c).

Comme évoqué précédemment, cette variabilité se retrouve également à l'échelle intra-populationnelle. On peut par exemple citer le cas de la variabilité migratoire observée chez le saumon atlantique. En effet, chez cette espèce, certains mâles appelés « sneakers » s'affranchissent de la migration vers les habitats de croissance en mer et parviennent à atteindre la maturité précocement au stade tacon ($\gamma+1$) en restant en milieu dulçaquicole (Jones and King, 1952; Thomaz et al., 1997; Garcia-Vazquez et al., 2001). Chez la truite de mer, il a également été constaté que l'anadromie était une stratégie d'histoire de vie facultative pour certains individus (Elliott, 1994); la même chose se vérifiant pour la catadromie chez l'anguille européenne *Anguilla anguilla* (Daverat and Tomás, 2006). Chez la grande alose, on observe, en fonction du sexe, une variabilité des âges et tailles à la maturité qui sont plus élevés chez les femelles. Les femelles remontent également en rivière plus tardivement (environ un mois) que les mâles (Menesson-Boisneau et al., 2000a, b; Aprahamian et al., 2002; Baglinière et al., 2003; Mota and Antunes, 2011).

Au travers de ces quelques exemples, l'objectif était de mettre en évidence la variabilité des traits de vie chez les migrateurs amphihalins à différentes échelles. Il en résulte une grande diversité de stratégies d'histoire de vie et de dynamiques de population. En modélisation, les traits de vie jouent un rôle important car ils peuvent être utilisés pour paramétrer des modèles de dynamique de population intégrant des processus biologiques. Ainsi, lorsqu'une telle approche de modélisation se positionne à l'échelle de l'aire de répartition d'une espèce, intégrer cette variabilité intra- et inter-populationnelle peut s'apparenter à un réel défi en termes de modélisation. Le défi réside dans le développement de modèles restant le plus parcimonieux possible tout en permettant de simuler de façon réaliste la complexité observée. Ainsi, la question du choix du type de modèle à utiliser est essentielle et doit être considérée *a priori* (cf. Chapitre III, § 1). Dans ce sens, pour tenter de prendre en compte la variabilité observée de manière efficace, il convient dans un premier temps de s'intéresser aux mécanismes pouvant être à son origine.

1.2 Les mécanismes à l'origine de la variabilité des traits de vie

A partir de la littérature, deux mécanismes principaux peuvent être à l'origine de la variabilité des traits de vie observée au sein d'une même espèce. Selon le concept fondamental de l'étude des traits de vie, le répertoire de variabilité des traits de vie d'une espèce est avant tout déterminé par le génome (Pigliucci, 2001). Le polymorphisme génétique est donc une première origine possible. Dans ce cadre, les différences de traits de vie constatées résultent directement de l'expression génétique et aboutissent à un ensemble de traits observables propres à chaque individu. Parallèlement, un même génotype peut, dans différents environnements, produire un ensemble de phénotypes différents. Ce deuxième mécanisme se place donc dans un cadre de monomorphisme génétique. On parle dans ce cas de plasticité phénotypique ou plasticité des traits de vie (Pigliucci, 2001).

Le polymorphisme génétique et la plasticité phénotypique font intervenir des mécanismes relativement distincts pour répondre à un environnement donné potentiellement soumis à des pressions. En effet, le polymorphisme génétique est associé à des réponses à long terme impliquant de la transmission et de la sélection génétique. On parle dans ce cas d'adaptation. Ce concept est au cœur de la théorie de l'évolution par sélection naturelle énoncée par Charles Darwin (1859). L'adaptation peut se définir comme l'ensemble des corrélations internes et externes (relations milieu-organisme) qui font qu'un organisme peut vivre d'une certaine manière dans un habitat donné, et y contribuer à la perpétuation de l'espèce à laquelle il appartient (Simonet, 2009). La réponse à l'environnement est donc dans ce cas complètement passive et à un pas temps *a minima* générationnel. Des études menées en Colombie-Britannique sur le saumon nerka du Pacifique *Oncorhynchus nerka* ont mis en évidence des divergences génétiques entre les populations sympatriques potamotoques (sockeye) et non potamotoques (kokanee) se reproduisant dans les affluents du lac Takla. Ces divergences ont notamment permis

d'expliquer la variabilité observée de la taille des œufs ou encore de la croissance des individus (Wood and Foote, 1990, 1996).

A l'opposé, la plasticité phénotypique s'inscrit dans des processus courts voire immédiats qui conditionnent l'adaptabilité des espèces à leur environnement. L'adaptabilité se définit comme la capacité de modification du développement individuel en lien avec un certain nombre de mécanismes physiologiques acquis dans l'histoire d'une espèce donnée (Gause, 1942). La variabilité des traits de vie résultera dans ce cas d'une réponse rapide à l'environnement. L'anguille européenne est une des espèces migratrices amphihalines chez laquelle la plasticité phénotypique a été constatée et étudiée. L'hypothèse de panmixie, qui signifie que tous les individus appartiennent à une même population, a conduit à considérer que les anguilles européennes avaient toutes le même génotype (Als et al., 2011). Par conséquent, il peut être admis que la variabilité phénotypique observée chez cette espèce est le fait de la plasticité phénotypique. Ainsi, d'après une étude menée sur cette espèce, le déterminisme du sexe et la croissance sont influencés par la densité d'individus présents au moment des jeunes stades de développement (Huertas and Cerdà, 2006). Des mécanismes densité-dépendants ont également été évoqués pour expliquer la variabilité observée dans la dispersion des anguilles et la colonisation des rivières (Ibbotson et al., 2002) ou encore la mortalité (Vollestad and Jonsson, 1988; Lobon-Cervia and Iglesias, 2008). De la variabilité dans l'utilisation d'habitats aux conditions de croissance et de survie différentes a également été mise en évidence chez cette espèce (Daverat et al., 2006; Daverat and Tomás, 2006) ainsi qu'une variabilité de la longueur à l'argenture en fonction du sexe (Vollestad, 1992). La plasticité phénotypique se traduit donc par des relations reliant les facteurs environnementaux biotiques mais également abiotiques aux traits de vie.

Après avoir identifié les principaux mécanismes potentiellement à l'origine de la variabilité des traits de vie, il convient de s'intéresser à l'intégration de ce phénomène primordial du vivant dans des modèles de dynamique de population. En effet, le réalisme écologique de ces modèles peut encore être amélioré en tenant compte notamment de la variabilité naturelle des histoires de vie induisant des vulnérabilités populationnelles différentes face au stress.

1.3 La modélisation de la variabilité des traits de vie dans des approches de dynamique de population

En termes de modélisation, la variabilité des traits de vie due au polymorphisme génétique peut être représentée, entre autres, par des mécanismes de type flux de gènes entre les différentes populations impliquant une transmission génétique des traits de vie. Ainsi des modèles individus-centrés avec une structure démo-génétique, c'est-à-dire permettant de prévoir à la fois la composition génétique d'une population et son effectif au cours du temps, ont déjà été développés chez le saumon Pacifique, *Oncorhynchus nerka* (Reed et al., 2011), le saumon atlantique (Piou and Prévost, 2012) et la truite de mer (Frank and Baret, 2013). Cependant, dans ce travail de thèse, j'ai fait le choix de ne pas prendre en

compte cet aspect et de ne pas intégrer de dimension évolutive dans mon approche de modélisation. Je ne disposai pas d'éléments de connaissances suffisants sur la génétique des poissons migrateurs amphihalins (en général) à l'échelle de leurs aires de répartition ni sur la modélisation de ce type de processus.

En revanche, la plasticité phénotypique sera intégrée dans mon modèle en faisant notamment intervenir directement un facteur climatique important dans la détermination de traits de vie, à savoir la température. Pour ce faire, il existe un cadre théorique bien défini. Empiriquement, on retrouve le cas particulier de l'effet d'un gradient de température sur la taille des homéothermes sous le nom de loi de Bergman (Bergmann, 1847). Cette loi vaut à l'échelle inter- ou intraspécifique. La loi de Bergmann interspécifique indique que les espèces les plus grandes vivent vers le nord et les espèces les plus petites vivent vers le sud (James, 1970). Parallèlement, la loi de Bergmann intraspécifique indique que pour une espèce couvrant une large aire géographique, les individus des climats froids tendent à être plus grands que les individus vivant dans les régions chaudes de l'aire de distribution (Mayr, 1956). Les mécanismes potentiellement impliqués dans la loi de Bergmann ont fait l'objet de revues complètes à l'échelle interspécifique (Blackburn et al., 1999) et intraspécifique (Angilletta and Sears, 2004). Le pendant de la loi de Bergmann pour les poikilothermes, comme ici les poissons, a été énoncée par Ray (1960).

Par ailleurs, la théorie des normes de réactions (Stearns, 2000; Fischer and Fiedler, 2002; Heino et al., 2002) permet d'expliquer de quelles façons une espèce peut, pour maximiser sa réponse à l'environnement, ajuster ses traits de vie le long d'un gradient. Il s'agit en fait de décrire la relation entre la valeur d'un trait de vie et une gamme de valeurs d'une variable environnementale à laquelle l'organisme est exposé (Nijhout, 2003). Du point de vue des mécanismes sous-tendant ces relations, la modification des traits de vie des espèces par la température peut souvent être expliquée par des théories métaboliques énergétiques (Brown et al., 2004). Ces théories sont notamment centrales dans les modèles de type Dynamic Energy Budget (modèle DEB) (Kooijman, 2009) quantifiant les échanges et les transformations d'énergie et de matière entre un être vivant et son environnement ainsi que leur allocation aux différentes fonctions (croissance, reproduction et maintenance). Cependant, je n'irai pas jusqu'à ce degré d'investigation dans ce travail de thèse.

Ainsi, après avoir précisé les mécanismes à l'origine de la variabilité des traits de vie des migrateurs amphihalins, j'ai identifié le défi en termes de modélisation et placé mon approche de modélisation dans un cadre non évolutif intégrant uniquement de la plasticité phénotypique. Mon approche de modélisation se voulant générique et multi-spécifique, il est apparu essentiel de recenser dans une base de données, pour l'ensemble des espèces migratrices amphihalines présentes à l'échelle de l'Europe, des traits de vie caractérisant entre autres leurs histoires de vie et leurs cycles de vie. Cela permettra notamment de distinguer les espèces pour lesquelles peu d'informations existent de celles qui sont au contraire bien documentées.

2 La base de données TraitDiad 1.0

TraitDiad 1.0 est la première version d'une base de données regroupant des traits de vie caractérisant l'histoire de vie et l'écologie de 27 espèces de poissons migrateurs amphihalins présents à l'échelle du continent Européen (présentées en Tableau 2.1).

Tableau 2.1 Liste des 27 espèces renseignées dans la base de données TraitDiad 1.0.

Nom Latin	Nom Commun	Famille
<i>Caspiomyzon wagneri</i> (Kessler, 1870)	Lamproie Caspienne	Petromyzontidae
<i>Lampetra fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)	Lamproie fluviatile	Petromyzontidae
<i>Petromyzon marinus</i> (Linnaeus, 1758)	Lamproie marine	Petromyzontidae
<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	Anguille européenne	Anguillidae
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> (Brandt & Ratzeburg, 1833)	Esturgeon Russe (Osetra)	Acipenseridae
<i>Acipenser naccarii</i> (Bonaparte, 1836)	Esturgeon adriatique	Acipenseridae
<i>Acipenser stellatus</i> (Pallas, 1771)	Esturgeon étoilé (Sevruga)	Acipenseridae
<i>Acipenser sturio</i> (Linnaeus, 1758)	Esturgeon européen	Acipenseridae
<i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758)	Beluga	Acipenseridae
<i>Alosa algeriensis</i> (Regan, 1916)	Alose d'Afrique du Nord	Clupeidae
<i>Alosa alosa</i> (Linnaeus, 1758)	Alose vraie (ou grande alose)	Clupeidae
<i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838)	Alose de la Caspienne	Clupeidae
<i>Alosa fallax</i> (Lacepède, 1803)	Alose feinte	Clupeidae
<i>Alosa immaculata</i> (Bennett, 1835)	Alose pontique de la mer Noire	Clupeidae
<i>Alosa kessleri</i> (Grimm, 1887)	Alose caspienne potamotoque	Clupeidae
<i>Alosa tanaica</i> (Grimm, 1901)	Alose de la mer Noire	Clupeidae
<i>Alosa volgensis</i> (Berg, 1913)	Alose de la Volga	Clupeidae
<i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758)	Vimbe	Cyprinidae
<i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758)	Eperlan	Osmeridae
<i>Coregonus oxyrinchus</i> (Linnaeus, 1758)	Corégone oxyrinque (Houting)	Salmonidae
<i>Salmo caspius</i> (Kessler, 1877)	Truite de la Caspienne	Salmonidae
<i>Salmo labrax</i> (Pallas, 1814)	Saumon de la mer Noire	Salmonidae
<i>Salmo salar</i> (Linnaeus, 1758)	Saumon atlantique	Salmonidae
<i>Salmo trutta</i> (Linnaeus, 1758)	Truite de mer	Salmonidae
<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	Omble chevalier	Salmonidae
<i>Liza ramada</i> (Risso, 1827)	Mulet porc	Mugilidae
<i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	Flet commun	Pleuronectidae

Les 27 espèces retenues proviennent de la base de données EuroDiad 3.0 (disponible sur le site du réseau Diadfish², <http://www.diadfish.org/>) développée successivement par Mélanie Béguer (Béguer et al., 2007), Géraldine Lassalle (Lassalle, 2008) puis complétée par Adeline Laplaud. Cette base regroupe des données de distribution de 28 espèces de poissons migrateurs amphihalins sur 260 bassins versants répartis en Europe, Afrique du Nord et Moyen Orient, à deux périodes définies (autour de 1900 et autour de 2000). Dans mon travail, j'ai retiré une des 28 espèces présentes dans EuroDiad 3.0 qui correspondait en réalité à un complexe d'espèces de corégones de la mer Baltique confondant *C. albula* et *C. maraena*. Ces deux espèces avaient été regroupées en raison de confusions et de difficultés

² Réseau créé en 2001 rassemblant des instituts de recherche européens spécialisés sur les poissons migrateurs amphihalins

historiques à les distinguer qui se retrouvaient régulièrement dans la littérature (voir par exemple Østbye et al., 2006).

La base de données TraitDiad 1.0 renseigne 25 traits de vie de chaque espèce en plus de leurs noms communs, nom latin et famille. De plus, j'ai collecté trois caractéristiques complémentaires sur l'aire de distribution de chaque espèce, les différentes mesures de protection dont les espèces font l'objet et la coexistence ou non des géniteurs et des juvéniles en milieu continental. Concernant le choix des traits de vie, j'ai retenu ceux utiles pour décrire la dynamique de population des espèces en prêtant particulièrement attention aux traits de vie sensibles à la température et aux traits de vie que j'ai jugés pertinents concernant le potentiel de repositionnement des espèces. La base se présente actuellement au format tableur et chaque trait de vie est renseigné par des informations aussi exhaustives que possible, à l'échelle de l'espèce, et parfois, à l'échelle des populations lorsque les informations étaient disponibles. Les informations renseignées dans la base sont associées à des références bibliographiques permettant de retrouver l'origine des informations. Les principales sources bibliographiques utilisées au cours de ce travail ont été les travaux encyclopédiques de Kottelat & Freyhof (2007), le site fishbase.org et la base bibliographique de l'unité de recherche « Ecosystèmes estuariens et poissons migrateurs amphihalins » d'Irstea Bordeaux, régulièrement mise à jour, et contenant plus de 8300 références bibliographiques sur les migrateurs amphihalins.

Cette version 1.0 de la base de données TraitDiad sera à court terme organisée et gérée à l'aide du système de gestion de base de données relationnelle PostgreSQL. Les traits de vie que j'ai retenus sont :

- **(1) Le type de diadromie** qui indique si l'espèce est potamotoque ou thalassotoque et si la diadromie est parfois facultative pour certains individus ou absente pour certaines populations
- **(2), (3), (4) La longueur totale aux jeunes stades de vie** (*i.e.* à la naissance, au stade larve et au stade juvénile)
- **(5), (6) La longueur totale moyenne et l'âge moyen à la première migration** que j'ai considérée comme étant la migration durant laquelle les individus migrent pour la première fois de l'eau douce vers la mer pour les espèces potamotoques ou l'inverse pour les espèces thalassotoque
- **(7), (8) La longueur totale moyenne et l'âge moyen à la première reproduction**
- **(9) L'âge maximal moyen** des individus
- **(10) La longueur totale asymptotique** moyenne des individus
- **(11) La durée moyenne du séjour en mer**
- **(12) Le coefficient de croissance** de la relation de von Bertalanffy (1938)
- **(13) La période de reproduction** en essayant *a minima* d'identifier la saison
- **(14), (15) La présence ou l'absence de comportement itéropare et le nombre moyen de reproductions d'un individu au cours de sa vie**
- **(16) La durée moyenne de l'intervalle entre deux reproductions**

- **(17) La fécondité** correspondant à un nombre d'œufs produits par une femelle
- **(18) Le sex-ratio**
- **(19), (20), (21) Les préférendums thermiques en termes de croissance, survie et reproduction**
- **(22), (23) Les distances de migration en mer** (au large ou simplement côtière, des informations sur l'éloignement maximal par rapport à la rivière de provenance des individus) **et en rivière** (les individus restent en rivière, dans le cours d'eau principal ou remonte très haut dans les différents affluents du bassin versant)
- **(24) La présence ou l'absence de comportements grégaires**
- **(25) Le niveau de Homing** (de strict à lâche)

Le trait de vie 25 de la base de données TraitDiad concernant le homing fait référence à un phénomène important, non systématique, mais très souvent associé à la notion de migration amphihaline : la philopatrie (*homing*, en anglais). Ce terme désigne une stratégie de reproduction qui consiste à retourner sur le site de naissance pour se reproduire (Gerking, 1959; Cury, 1994). Compte tenu de la problématique de cette thèse, ce phénomène est d'importance majeure car il est nécessairement associé à son phénomène antagoniste appelé errance (*straying*, en anglais). Bien que concernant généralement peu d'individus au sein des espèces migratrices amphihalines, l'errance est pourtant essentielle d'un point de vue évolutif et biogéographique. C'est effectivement l'errance qui permet des échanges entre différentes populations et qui permet également à certains individus d'explorer, et potentiellement de coloniser, de nouveaux environnements de façon naturelle.

Compte tenu, entre autres, de leurs différences d'importance économique et écologique, les 27 espèces sélectionnées ont fait l'objet d'un nombre très variable d'études. Par conséquent, la disponibilité des informations fluctue considérablement en fonction de l'espèce considérée. Ainsi, pour certaines espèces telle que la grande alose, l'existence de travaux de synthèse (Bagliniere and Elie, 2000; Aprahamian et al., 2002; Baglinière et al., 2003) a permis d'obtenir des informations pour chaque trait de vie, et ce, même pour plusieurs populations illustrant ainsi la variabilité inter-populationnelle. En revanche, pour d'autres espèces, je n'ai pas pu renseigner tous les traits de vie car je n'ai pas été en mesure de trouver les informations dans la littérature. Pour ces espèces, il s'avérera donc probablement compliqué de paramétrer un modèle mécaniste de dynamique de population pour étudier leurs réponses potentielles au changement climatique. D'autres outils doivent donc être envisagés pour étudier l'impact des changements environnementaux sur ces espèces.

Plusieurs études ont démontré que les traits de vie des espèces peuvent souvent représenter des prédicteurs importants en termes de réponse des espèces au changement climatique (Jiguet et al., 2007; Diamond et al., 2011; Chessman, 2013). Les indicateurs, et plus particulièrement les composites métriques (*i.e.* métrique construite à partir d'une

combinaison de plusieurs métriques), sont des outils largement répandus et utilisés en gestion des populations (voir par exemple en halieutique Cheung et al., 2005; Cury and Christensen, 2005; Rice and Rochet, 2005) et en écologie de la conservation (Winemiller and Rose, 1992; Magle et al., 2009; Fuentes et al., 2013). Ainsi, en considérant des traits de vie jugés en lien avec le potentiel de repositionnement des espèces, la base de données TraitDiad 1.0 pourrait être exploitée de manière à construire une composite métrique basée sur différents traits de vie permettant de définir un potentiel de repositionnement *a priori* des espèces.

3 Proposition d'une méthode consensuelle et participative pour définir une métrique composite basée sur des traits de vie pour caractériser le potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines

Il s'agit ici de proposer une méthode pour développer un indice basé sur des caractéristiques intrinsèques des espèces migratrices amphihalines tels que leurs traits de vie ou des caractéristiques écologiques pour définir qualitativement le potentiel de repositionnement de ces espèces. Un tel indice peut être nommé métrique composite. Ainsi, dans la littérature, on trouve par exemple le cas d'une composite métrique de « soins parentaux » (*i.e.* « *parental care* ») définie par Winemiller et Rose (1992). Cet indice est calculé comme une somme de trois métriques caractérisant l'effort fourni pour l'aménagement de lieux de reproduction (ex. enfouissement des œufs ou construction de nids), l'effort fourni par les parents pour protéger leur progéniture (présence ou absence de protection des œufs, larves ou juvéniles), et la présence ou non d'une contribution alimentaire des parents à leur descendance. Depuis sa création, cet indice a été réutilisé dans plusieurs études (Vila-Gispert and Moreno-Amich, 2002; Jager et al., 2008). Dans le cas du potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines, j'ai recherché une méthode générique, flexible, consensuelle et participative pour définir, à terme, un indice nommé PRI pour « *Potentiel for Repositioning Index* ». J'ai ainsi sélectionné une méthode d'analyse multicritère hiérarchique (Saaty, 1980; 2008). Dans le cadre de cette thèse, cette méthode n'a pas pu être menée intégralement, c'est pourquoi, seul le principe de son fonctionnement et de sa mise en place sont présentés dans cette section.

3.1 La méthode d'analyse multicritère hiérarchique (Saaty 1980, 2008)

3.1.1 Etape 1 et 2 : la définition d'un panel d'experts et d'une liste d'espèces

La méthode d'analyse multicritère hiérarchique proposée par Saaty peut se décomposer en plusieurs étapes distinctes. Etant donné qu'il s'agit d'une méthode

consensuelle basée sur de l'expertise, la première étape consiste à définir un panel d'experts. Dans le cas de l'indice PRI, les experts devront avoir une certaine connaissance de la biologie et de l'écologie des migrateurs amphihalins et une idée de l'impact potentiel du changement climatique sur ces espèces.

La deuxième étape consiste à s'accorder sur une liste d'espèces et une limite géographique. Dans le cas de l'indice PRI, le choix pourrait par exemple être arrêté dans un premier temps sur l'ensemble des espèces migratrices amphihalines présentes en Atlantique Nord (façade européenne et américaine).

3.1.2 Etape 3 : La définition de la hiérarchie du problème

La troisième étape de cette méthode consiste à définir la hiérarchie du problème abordé. Il s'agit de l'étape la plus importante au cours de laquelle sont sélectionnées les métriques à retenir pour la construction de l'indice. Dans le cas de l'indice PRI, c'est donc au cours de cette étape que seront sélectionnés les traits de vie et caractéristiques écologiques jugés pertinents pour caractériser le potentiel de repositionnement des poissons migrateurs amphihalins.

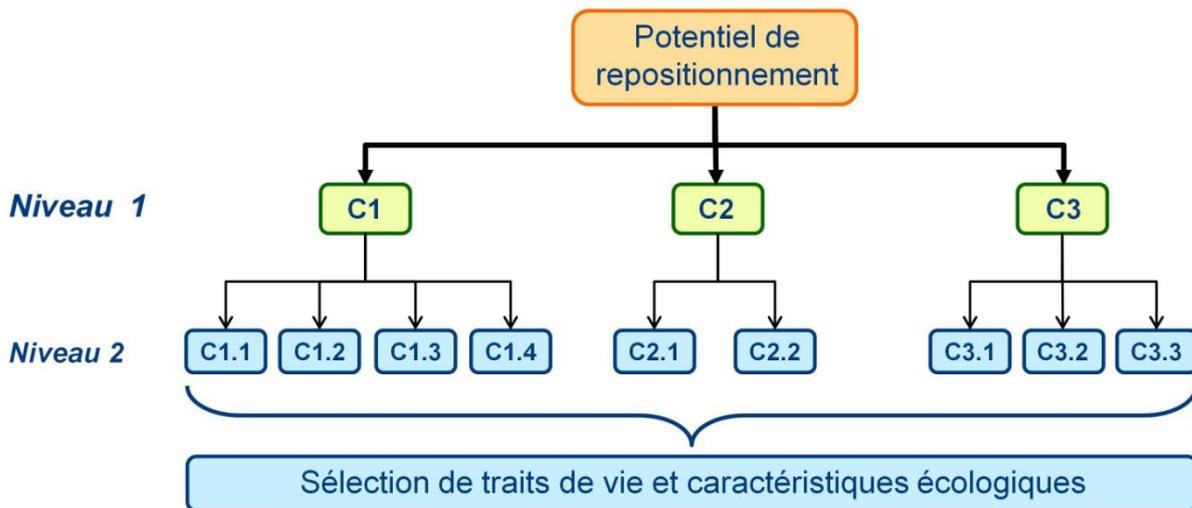


Figure 2.1 Illustration d'une hiérarchie hypothétique du potentiel de repositionnement des poissons migrateurs amphihalins. Le nombre de niveaux hiérarchiques et de critères de niveau 1 et 2 a ici été fixé arbitrairement mais devra être fixé par le groupe d'experts participant à la méthode d'analyse multicritère hiérarchique.

La Figure 2.1 illustre de façon hypothétique la forme de la hiérarchie que pourrait prendre l'indice PRI. On distingue dans cet exemple deux niveaux hiérarchiques. Un premier niveau est composé des critères *C1*, *C2* et *C3*. A titre d'exemple, je proposerai à la discussion du panel d'experts (i) la capacité à pouvoir se déplacer dans des bassins versants voisins, (ii) la capacité à pouvoir réaliser des dispersions « longues distances » et (iii) la capacité à se déplacer dans un timing compatible avec le changement climatique.

Le deuxième niveau hiérarchique se compose d'une sélection de traits de vie ou caractéristiques écologiques. La pertinence de ces variables est relative et conditionnelle au critère de niveau supérieur. A titre d'exemple, pour le critère C2.1, je proposerai au panel d'experts de retenir la longueur totale moyenne à la première reproduction des migrateurs amphihalins. En effet, la taille des individus est souvent présentée comme un facteur essentiel expliquant la propension et la capacité des individus à se disperser (Bowler and Benton, 2005; Benard and McCauley, 2008; Clobert et al., 2009; McCauley and Mabry, 2011). Chez les poissons, la taille des individus peut être considérée comme un proxy de leur capacité de nage d'où, selon moi, l'importance de ce facteur pour pouvoir réaliser des événements de dispersion longue-distance (*i.e.* critère C2 de niveau 1).

Lorsque les différents experts se seront accordés sur la hiérarchie du problème considéré, il s'agira ensuite de calculer la valeur de l'indice.

3.1.3 Etape 4 : Le calcul de l'indice

La quatrième étape de la méthode d'analyse multicritère hiérarchique est la phase de calcul de l'indice. Au cours de cette étape, chaque expert doit, pour un niveau hiérarchique donné, remplir des matrices de comparaison deux à deux des métriques retenues pour construire l'indice dans l'étape précédente. L'échelle de Saaty (2008) présentée dans le Tableau 2.2 pourra, à ce titre, être utilisée pour comparer les critères deux à deux pour une approche additive.

Tableau 2.2 Echelle de comparaison des critères deux à deux proposée par Saaty (2008).

Degré d'importance	Définition	Explication
1	Importance égale	Les deux éléments contribuent de la même façon au problème
2	Importance faible	
3	Importance modérée	L'expertise et l'appréciation favorisent légèrement un élément par rapport à l'autre
4	Importance plus modérée	
5	Importance forte	L'expertise et l'appréciation favorisent fortement un élément par rapport à l'autre
6	Importance plus forte	
7	Importance très forte ou démontrée	Un élément favorise très fortement par rapport à l'autre ; son importance a été démontrée en pratique
8	Importance très très forte	
9	Importance extrême	L'importance d'un élément par rapport à un autre est de l'ordre du plus important qui puisse être

	C1	C2	C3
C1	1	3	9
C2	1/3	1	3
C3	1/9	1/3	1

Figure 2.2 Illustration du remplissage hypothétique par un expert de la matrice de comparaison des critères de niveau 1. La matrice est remplie en considérant l'importance des critères en ligne par rapport à ceux en colonne, c'est-à-dire par exemple que l'on admettrait ici que le critère C1 a une importance modérée par rapport au critère C2 (i.e. $C1 = 3 \times C2$).

La Figure 2.2 illustre le remplissage hypothétique d'une matrice de comparaison deux à deux des critères de niveau 1. Ces matrices doivent être remplies par chacun des experts et pour tous les niveaux hiérarchiques (Figure 2.3). Le calcul d'un ratio de cohérence pour évaluer la cohérence des jugements des experts est fortement préconisé dans la méthode d'analyse multicritère hiérarchique, et ce, de manière à vérifier que les experts n'ont pas rempli les matrices de façon aléatoire et ont respecté une certaine logique. A partir de ces matrices, un poids est attribué à chaque critère relativement au critère de niveau supérieur (Figure 2.3). Pour cela, chaque colonne des matrices est normalisée et le poids d'un critère correspond à la somme de la ligne divisée par le nombre de critère de la matrice. Le poids final d'un critère est fixé en faisant la moyenne des résultats obtenus par chaque expert en prenant soin de vérifier que la variabilité des résultats obtenus par les experts n'est pas trop importante.

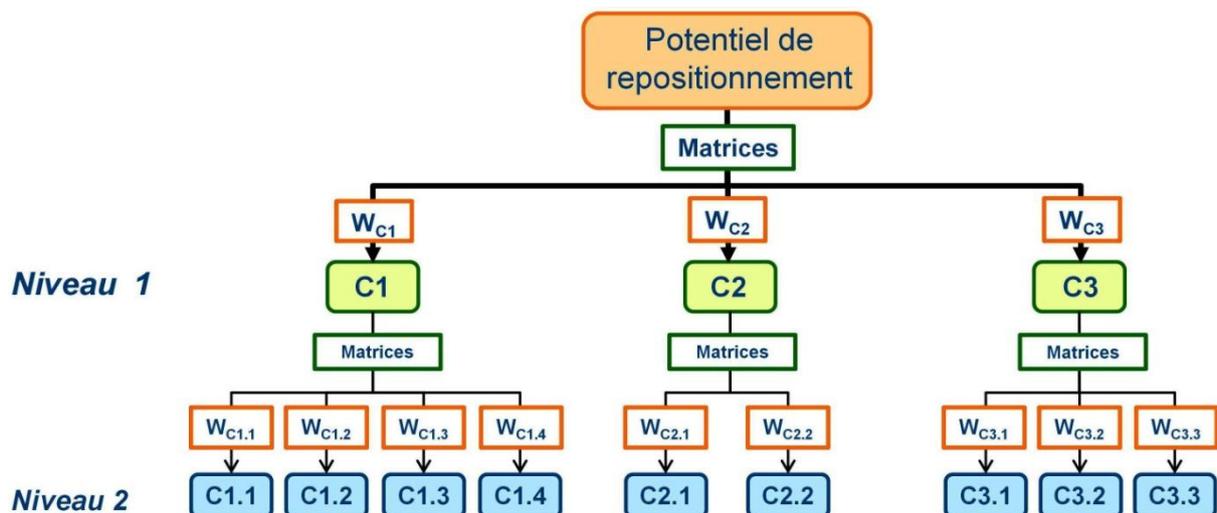


Figure 2.3 Illustration des différentes matrices à remplir par les experts dans le cas de la hiérarchie hypothétique proposée précédemment pour estimer le poids de chacun des critères (i.e. W_{xxx}).

Par ailleurs, les traits de vie et attributs écologiques sélectionnés, qu'ils soient qualitatifs ou quantitatifs, sont codés en modalités comprises entre 0 et 1. Le nombre de

modalités des variables n'est pas nécessairement identique. La modalité 0 doit cependant être associée à la caractéristique la plus défavorable relativement au critère de niveau supérieur et inversement pour la modalité 1.

Lorsque toutes les matrices de comparaison ont été remplies et que le poids de chaque critère a été déterminé, il est alors possible de déterminer la valeur finale de l'indice. Pour cela, les experts doivent s'accorder sur la formule de calcul de l'indice. Il s'agit de déterminer si les différents effets sont additifs, multiplicatifs, ou encore s'il existe des effets limitants.

3.1.4 Etape 5 : Une validation de l'indice défini ?

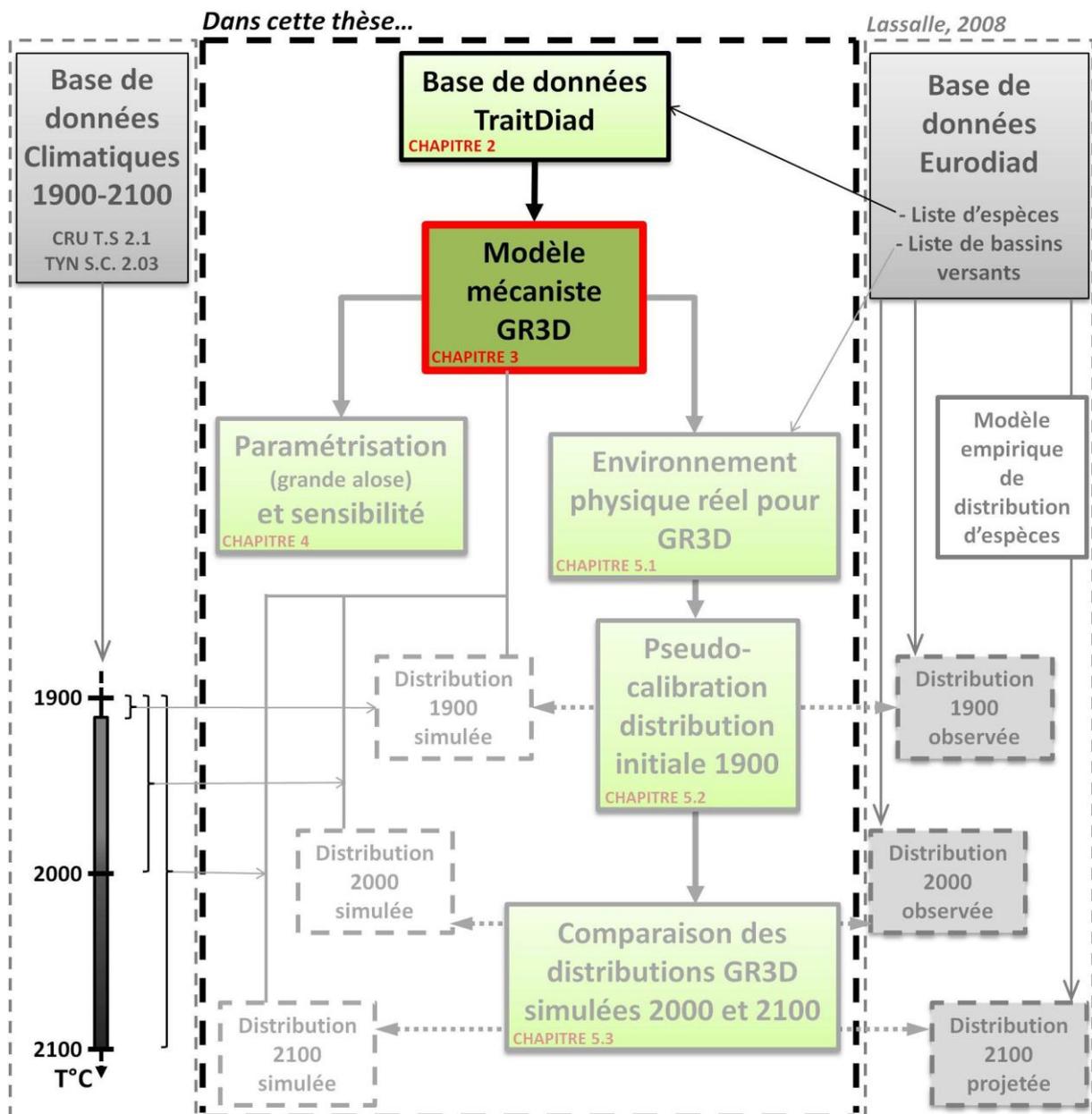
La cinquième et dernière étape de cette méthode consiste à essayer de chercher des moyens de juger de la pertinence de l'indice proposé pour pouvoir le valider. Concernant l'indice PRI, la valeur de l'indice pour une espèce pourrait par exemple être comparée à l'amplitude de son aire de distribution historique. L'hypothèse consiste ici à dire qu'une espèce avec une large amplitude de son aire de distribution historique devrait avoir une valeur élevée de son indice PRI. Un autre moyen de juger de la pertinence de l'indice PRI pourrait consister à le comparer à des résultats issus d'approche de modélisation empirique ou mécaniste (*cf.* modèle GR3D dans la suite de cette thèse).

3.2 Les points fort et faiblesses de la méthode d'analyse multicritère hiérarchique

La méthode d'analyse multicritère hiérarchique proposée ici est une méthode flexible et générique faisant appel à de l'expertise. Elle permet effectivement l'élaboration d'un compromis représentatif de divers avis d'experts. Elle permet également d'affiner la définition d'un problème par la décomposition, d'établir des priorités, de prendre en compte l'interdépendance des éléments et d'évaluer la cohérence logique des avis utilisés. Le côté participatif et consensuel de cette méthode représente néanmoins une de ses faiblesses. Il peut effectivement s'avérer difficile d'arriver à un consensus entre différents experts et d'adopter une approche parcimonieuse (*i.e.* limiter le nombre de traits de vie et attributs écologiques sélectionnés). De plus, intégrer de l'expertise dans la définition d'un indice amène nécessairement de la subjectivité. Il apparaîtra donc indispensable d'analyser la sensibilité de l'indice obtenu pour mesurer l'impact éventuel de cette subjectivité. Cependant, la méthode d'analyse multicritère hiérarchique permet la définition d'indices souvent opérationnels et compréhensibles par les gestionnaires. L'indice PRI défini par cette méthode pourra donc constituer un outil qualitatif et complémentaire des approches de modélisation pour évaluer les réponses potentielles des espèces migratrices amphihalines dans le contexte actuel de changement climatique.

L'indice PRI évoqué dans ce chapitre pourrait être une première tentative de définition du potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines. Disposer d'un tel indice, potentiellement applicable à un très grand nombre d'espèces, présente un intérêt évident dans un contexte climatique qui va certainement contraindre les espèces à se déplacer et à modifier leurs aires de distribution. Le côté opérationnel et compréhensible des indicateurs en font souvent des outils de communication très utilisés par les gestionnaires. L'ensemble des migrateurs amphihalins pourraient ainsi être résumé à quelques profils types différant par leur potentialité de repositionnement dans le contexte du changement climatique et donc dans les mesures de gestion auxquelles ils pourraient être soumis. Suite aux considérations théoriques sur les traits de vie et le potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines, il s'agit à présent de construire un modèle pour appréhender de façon mécaniste les possibilités de repositionnement de ces espèces dans un contexte de changement climatique.

CHAPITRE III – LA CONSTRUCTION D'UN MODELE MECANISTE POUR ETUDIER LE REPOSITIONNEMENT DES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS



Le chapitre précédent a permis d'illustrer la diversité des traits de vie et des histoires de vie des poissons migrateurs amphihalins et d'en apprécier les conséquences en termes de potentiel de repositionnement. Il s'agit maintenant de définir une approche de modélisation adaptée à la problématique principale de cette thèse à savoir l'effet du changement climatique sur le repositionnement des espèces migratrices amphihalines. Ainsi, ce chapitre vise dans un premier temps à présenter le choix effectué en matière d'approche de modélisation. Puis, je présenterai de manière générale le modèle que j'ai développé avec l'aide de Patrick Lambert : le modèle GR3D (« Global Repositioning Dynamics of Diadromous fish Distribution »). Enfin, je détaillerai plus finement les processus intégrés dans le modèle et les discuterai.

1 Le choix d'une approche de modélisation mécaniste individu-centrée

1.1 Les exigences *a priori* du modèle envisagé

Comme évoqué en introduction de cette thèse, mon approche de modélisation vise à dépasser les limitations des modèles statistiques couramment utilisés pour appréhender les effets du changement climatique sur les espèces. Cette approche de modélisation se veut donc être une approche de modélisation mécaniste de manière à prendre en compte la dynamique de population des espèces et à pouvoir introduire les effets du changement climatique directement dans les processus où il est susceptible d'intervenir. Une attention particulière doit être portée sur la modélisation d'un processus de dispersion permettant de rendre compte explicitement du repositionnement potentiel des espèces. Par ailleurs, sans être pluri-spécifique, mon approche de modélisation a l'ambition d'être générique et donc suffisamment flexible pour pouvoir s'appliquer à différentes espèces. Les paramètres du modèle pourront ainsi être reliés à des traits de vie des migrateurs amphihalins. Par conséquent, le modèle devra être en mesure d'intégrer la variabilité intra- et inter-populationnelle des traits de vie des migrateurs amphihalins évoqués dans le chapitre précédent (cf. Chapitre II, § 1). Afin de choisir une approche de modélisation adaptée aux ambitions du modèle que je souhaite construire, des recherches bibliographiques m'ont permis de référencer plusieurs travaux dont il a été possible de s'inspirer.

1.2 Le choix d'une approche de modélisation individu-centré

Les différentes approches de dynamique de type populations-métapopulations développées dans un cadre spatialement explicite ont constitué une première piste de réflexion (Hanski, 1994; Hanski, 1998; Hanski, 2001; Hanski and Ovaskainen, 2003). Ces approches traitent effectivement d'échange d'individus entre plusieurs populations d'une même espèce séparées spatialement. Elles sont notamment très utilisées chez les insectes

(Heino and Hanski, 2001; Ovaskainen and Hanski, 2004; Hanski et al., 2006) mais aussi pour d'autres taxons tels que les petits mammifères (Anderson et al., 2009). Les modèles utilisés sont généralement de type matriciel. Si ces modèles sont en général bien adaptés à des approches se situant à large échelle, ils intègrent cependant des mécanismes populationnels et ne sont pas en mesure d'intégrer la variabilité individuelle.

D'autres approches de modélisation mécaniste relativement récentes, les modèles hybrides, allient relations statistiques à large échelle et processus biologiques (Brook et al., 2009). Ces modèles constituent une bonne alternative pour améliorer les projections des modèles empiriques de distribution d'espèces notamment dans le cas des espèces invasives (Gallien et al., 2010). Les modèles hybrides les plus utilisés utilisent les prédictions des modèles statistiques pour contraindre les paramètres des modèles mécanistes (survie, taux de dispersion,...) (Gallien et al., 2010). Ils peuvent intégrer une représentation de l'environnement fragmentée, une estimation des capacités de colonisation (Dullinger et al., 2004; Engler and Guisan, 2009; Midgley et al., 2010) et des analyses de risque d'extinction (Anderson et al., 2009).

Cependant, des approches encore plus mécanistes se basant sur l'utilisation de modèles individus centrés sont également parfaitement adaptées pour étudier l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces et offrent de très bonnes perspectives. En effet, ces modèles permettent d'intégrer de la variabilité individuelle et des interactions individus-individus ou individus-environnement (par exemple intéressantes pour prendre en compte directement l'effet du changement climatique dans la dynamique de population) ainsi qu'une représentation explicite de l'environnement (Tyler and Rose, 1994; Wiegand et al., 2004; Jongejans et al., 2008; Bocedi et al., 2012). Récemment, ce type de modèle a été développé pour étudier l'impact du changement climatique sur le saumon nerka du Pacifique *Oncorhynchus nerka* (Reed et al., 2011) ou encore le saumon atlantique (Piou and Prévost, 2012). La principale difficulté de mise en œuvre de ces approches est qu'elles nécessitent une connaissance importante des processus en lien avec la survie et la démographie des populations ainsi qu'une connaissance de l'effet de l'environnement (T°C, Débit...) sur ces mêmes processus (Helmuth et al., 2005; Buckley et al., 2010). Cependant, ces modèles présentent l'avantage d'être conceptuellement facilement compréhensibles et par conséquent relativement faciles à enrichir. Cet avantage conduit d'ailleurs les utilisateurs de modèles individu-centrés à régulièrement tomber dans les travers de la tentation du modèle 1:1, c'est-à-dire à refuser de simplifier la réalité et à créer des modèles trop complexes pour être analysés de façon satisfaisante (Grimm, 1999).

La création de la base de données TraitDiad (cf. Chapitre II) a permis de recenser des éléments pertinents concernant les traits de vie, les histoires de vie et donc la dynamique de population des espèces migratrices amphihalines européennes. Ces données permettent d'être optimiste concernant la réalisation d'un modèle individu-centré pour explorer les possibilités de repositionnement des poissons migrateurs amphihalins dans un contexte de changement climatique. C'est donc cette approche de modélisation qui a été privilégiée et

j'ai ainsi développé, avec l'aide précieuse de Patrick Lambert, le modèle GR3D, « Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution ».

2 La présentation générale du modèle GR3D à l'aide du protocole « Overview, Design concepts, Details »

Le modèle GR3D a été développé en Java en utilisant le cadriciel « SimAquaLife », spécialement conçu pour la modélisation de la dynamique spatiale d'organismes aquatiques (Dumoulin, 2007). Cet outil est particulièrement adapté au développement de modèles individu-centrés basés sur des processus.

Récemment des progrès significatifs ont été réalisés pour améliorer la description et la communication autour des modèles individu-centrés avec notamment la définition d'une méthode de description standardisée : le protocole ODD (« Overview, Design concepts, Details » soit « une vue d'ensemble, les concepts de construction, les détails »; Grimm and Railsback, 2005; Grimm et al., 2006; Grimm et al., 2010). J'ai donc suivi ce protocole pour la description du modèle GR3D.

2.1 L'objectif du modèle

L'objectif général du modèle GR3D est de combiner de la dynamique de population incluant un processus de dispersion et des exigences climatiques pour évaluer à la fois la persistance locale, la persistance globale, et l'évolution potentielle de l'aire de distribution des poissons migrateurs amphihalins, en se plaçant dans un contexte de changement climatique et en travaillant à large échelle comme l'échelle européenne. La persistance locale est ici définie comme la probabilité pour une espèce de se maintenir dans un bassin versant donné alors que la persistance globale est définie comme la probabilité pour une espèce de se maintenir dans au moins un bassin versant (Jager et al., 2013).

2.2 Variables d'état et échelles

2.2.1 L'échelle temporelle

Le modèle GR3D simule un pas de temps saisonnier avec des processus distincts planifiés à chaque pas de temps. Les saisons ont été considérées de telle sorte que l'hiver se déroule du mois de janvier à la fin du mois de mars, le printemps du mois d'avril à la fin du mois de juin, l'été du mois de juillet à la fin du mois de septembre et l'automne du mois d'octobre à la fin du mois de décembre (cette précision est importante pour comprendre comment sont par la suite calculées les températures moyennes saisonnières dans l'environnement du modèle).

2.2.2 Les entités et les échelles spatiales

Trois types d'entités composent le modèle GR3D : une pour les individus (*i.e.* les poissons) et deux pour l'environnement. Le modèle GR3D est effectivement spatialement explicite avec un compartiment continental et un compartiment marin. Le compartiment continental se compose d'un réseau de Bassins Versants (BV). Chaque BV est caractérisé par un nom, une position (latitude et longitude de l'exutoire), une surface (km²) et des températures moyennes saisonnières à l'exutoire (Tableau 3.1).

En fonction de l'espèce étudiée, le compartiment marin se compose soit d'un réseau de Bassins Marins (BM) associés de façon unique à un des BV du compartiment continental, soit d'un bassin marin unique connecté à l'ensemble des BV du compartiment continental. Un BM est caractérisé par un nom et des températures moyennes saisonnières (Tableau 3.1).

Dans chaque compartiment, les températures sont mises à jour soit selon un scénario simple d'augmentation de la température, soit selon des projections issues de modèles climatiques. Le modèle GR3D présente l'avantage de pouvoir travailler avec des environnements pouvant aller d'environnements totalement virtuels (cf. Chapitre IV, cas d'application avec un environnement virtuel et un scénario simple d'augmentation de la température) à des environnements plus complexes construits à partir de données réelles (cf. Chapitre V, cas d'application avec un environnement représentant une partie de la façade atlantique européenne et des chroniques de température issues de bases de données climatiques).

2.2.3 Les variables d'état des individus

Chaque individu (*i.e.* poisson migrateur amphihaline) est décrit par un identifiant, un sexe, un état de maturation (mature ou immature), un âge, une taille totale, une position (un bassin versant ou un bassin marin), un bassin de naissance et un nombre de reproduction(s) déjà effectuée(s) (Tableau 3.1).

Tableau 3.1 Liste des agents et des entités intervenant dans le modèle GR3D avec leurs variables d'état associées et leurs statuts ou unité de mesure.

Agent	Variable d'état	Description	Statut/unité de mesure	
Bassin marin	nom	Identifiant du bassin	BM et un nombre	
	température saisonnière	Température d'eau	Valeur numérique (°C)	
Bassin versant	nom	Identifiant du bassin	BV et un nombre	
	longitude	Longitude à l'exutoire	Valeur numérique (°)	
	latitude	Latitude à l'exutoire	Valeur numérique (°)	
	surface	Surface du bassin versant	Valeur numérique (km ²)	
	température saisonnière	Température d'eau	Valeur numérique (°C)	
Poisson migrateur amphihaline	ID	Identifiant du poisson	Valeur numérique (-)	
	sexe	Sexe de l'individu	Mâle ou Femelle	
	état	Etat de maturation	Mature ou immature	
	âge	Age	Valeur numérique (-)	
	taille totale	Taille totale de l'individu	Valeur numérique (cm)	
	position	Position actuelle de l'individu	Nom du bassin	
	bassin de naissance	Bassin de naissance de l'individu	Nom du bassin de naissance	
	nombre de reproduction(s)	reproduction(s) déjà effectuée(s) par l'individu		Valeur numérique (-)

2.3 Vue d'ensemble des processus et de leur déroulement

Le modèle GR3D est développé de manière à couvrir l'intégralité du cycle de vie de n'importe quelle espèce de poisson migrateur amphihaline. Dans ce sens, le modèle est générique et prend en compte les différences entre les espèces potamotoques et thalassotoques. Par choix de modélisation, le modèle GR3D actuel ne considère pas la phase de dispersion des individus suivant la migration de dévalaison (cf. Chapitre I, § 5.4) mais considère uniquement la dispersion des individus précédant leur migration de montaison (cf. Chapitre I, § 5.4) et servant à déterminer le bassin versant vers lequel vont se diriger les individus. Ce choix peut se justifier si l'on admet que la variabilité en milieu continental est plus importante que la variabilité en milieu océanique et que, par conséquent, il était plus important de s'attarder sur le processus de choix d'un bassin versant que sur celui d'une zone de vie en mer.

Au final le modèle est donc structuré en six sous-modèles représentant les événements et les processus du cycle de vie de n'importe quelle espèce de poisson migrateur amphihaline : (i) reproduction, (ii) croissance, (iii) survie, (iv) migration de dévalaison, (v) maturation et (vi) migration de montaison couplée à une phase préliminaire de dispersion. La Figure 3.1 décrit l'ordre du déroulement du cycle de vie et des processus

tels qu'ils sont implémentés dans GR3D pour le cas d'une espèce potamotoque et thalassotoque.

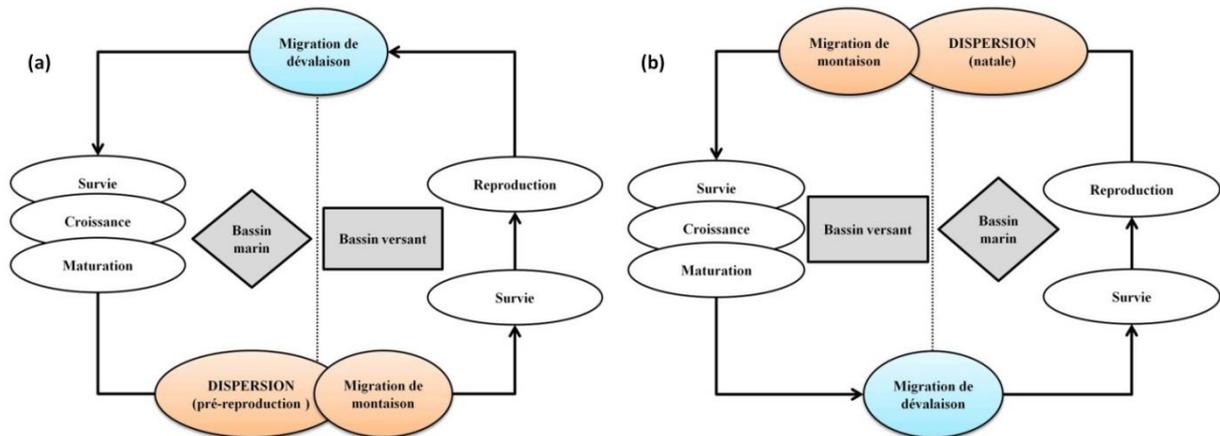


Figure 3.1 Simplification du Diagramme conceptuel du cycle de vie (Figure 1.7) illustrant le déroulement des processus biologiques d'une espèce potamotoque (a) et thalassotoque (b) dans le modèle GR3D.

2.4 Les concepts de construction du modèle

Faute de temps, les deux cas d'application de cette thèse traitent d'une espèce potamotoque (la grande alose). Par conséquent, par souci de simplification, je me place uniquement dans le cas d'une espèce potamotoque pour décrire les concepts de construction du modèle, puis pour décrire plus en détail les processus du modèle.

2.4.1 Les principes de base

Le modèle GR3D est un modèle de dynamique de population incluant explicitement des effets environnementaux dans les processus et contenant un processus original de dispersion des individus précédant la migration de montaison. En effet, préalablement à la migration de montaison des géniteurs des espèces potamotoques, deux types d'individus ont été distingués : ceux réalisant du homing natal (*i.e.* ceux venant se reproduire dans leur rivière natale) ou bien ceux réalisant le processus antagoniste d'errance/straying (*i.e.*, les individus ne se reproduisant pas dans leur rivière d'origine). En l'absence de données et d'informations sur la dispersion marine des individus et leur comportement de dispersion, j'ai considéré que le choix d'un bassin versant par un individu pour se reproduire était le résultat des trois composantes : (i) la capacité d'un individu à réaliser du homing (considérée comme une caractéristique spécifique), (ii) l'accessibilité du bassin versant et (iii) son attractivité.

2.4.2 Les interactions et la stochasticité

Des interactions indirectes sont incluses dans le processus de reproduction par l'intermédiaire d'un effet Allee démographique (Allee, 1931) et d'une mortalité densité-dépendante des œufs et des larves (cf. § 3.1, présentation du processus de reproduction). De la stochasticité démographique a été introduite dans les processus de croissance, de survie, de reproduction et de dispersion.

2.4.3 L'observation des simulations

L'interface graphique du logiciel « SimAquaLife » permet de définir de façon relativement simple des sorties graphiques illustrant directement l'évolution du niveau d'abondance des individus dans l'environnement ainsi que leur distribution spatiale. Par exemple, il est possible d'observer dans chaque bassin versant le nombre de géniteurs (en distinguant ceux originaires du bassin versant et réalisant du homing de ceux provenant de bassins versants voisins) et le nombre de juvéniles à chaque reproduction. Il est également possible, pour chaque bassin versant, d'enregistrer l'année de la première reproduction non nulle et la dernière année avec une reproduction nulle.

2.4.4 L'initialisation du modèle et les fichiers d'entrée

L'environnement, le début et le nombre d'années de simulation, l'abondance, l'âge et la distribution initiale des individus sont initialisés en fonction du cas d'application (cf. cas d'application des Chapitres IV et V). Les paramètres de dynamique de population sont initialisés en fonction de l'espèce étudiée (cf. Chapitre IV).

Dans la version actuelle du modèle GR3D, les conditions environnementales changent dans le temps par l'intermédiaire des températures, qui varient en fonction des bassins versants et des saisons. Le modèle est conçu pour intégrer des séries chronologiques de températures saisonnières selon différents scénarios. De la même façon, pour définir l'environnement, un fichier d'entrée contenant l'ensemble des caractéristiques des bassins versants peut être utilisé (cf. cas d'application des Chapitres IV et V).

3 Les processus du modèle GR3D

Le modèle GR3D contient 42 paramètres listés dans les Tableaux 3.2 à 3.7 selon les processus dans lesquels ils interviennent. En fonction de l'espèce utilisée, leurs valeurs sont obtenues soit à partir d'observations (littérature), soit à partir d'estimations raisonnables

(i.e. une valeur qui semble réaliste leur est donnée) soit par calibration. Je décris maintenant en détail les six sous-modèles du modèle GR3D représentant les processus biologiques fondamentaux d'un poisson migrateur amphihalien.

3.1 Le processus de reproduction

En dynamique des populations, le processus de reproduction constitue une étape critique dans le maintien et la survie d'une population. La modélisation mathématique de ce processus revêt par conséquent une importance fondamentale. Elle est généralement réalisée par l'intermédiaire de relations Stock-Recrutement (S-R) (Hilborn and Walters, 1992; Quinn II and Deriso, 1999). Je réalise dans cette partie une courte synthèse bibliographique sur ce type de relation en considérant quelques aspects théoriques, avant d'explicitement le choix de modélisation réalisé pour le modèle GR3D.

3.1.1 Les relations stock-recrutement

Une relation S-R vise à prédire, en fonction de différents paramètres, une quantité de recrues issues de la reproduction d'une quantité donnée de géniteurs. Classiquement, on considère dans une relation S-R une régulation du recrutement dépendant de la densité qui introduit une non-linéarité de la dynamique. Il existe aujourd'hui différentes relations S-R dont deux des plus utilisées sont (i) le modèle de Beverton & Holt (1957) (Figure 3.2 (a)),

$$R = \frac{\alpha_1 S}{\beta_1 + S}, \quad (3.1)$$

où α_1 représente la valeur du recrutement asymptotique et α_1/β_1 la pente à l'origine de la courbe (dans cette formulation, le paramètre β_1 représente le niveau de stock produisant la moitié du recrutement asymptotique), et (ii) le modèle de Ricker (1954) (Figure 3.2 (b)),

$$R = \alpha_2 S e^{-\beta_2 S}, \quad (3.2)$$

où α_2 représente la pente à l'origine de la courbe et $1/\beta_2$ la valeur du stock permettant d'atteindre le pic de recrutement (Eq. (3.2)). Parmi les relations S-R fréquemment utilisées, il existe également le modèle généralisé de Shepherd (1982) qui inclut un paramètre supplémentaire permettant de modifier la forme de la courbe en fonction des hypothèses biologiques de base réalisées.

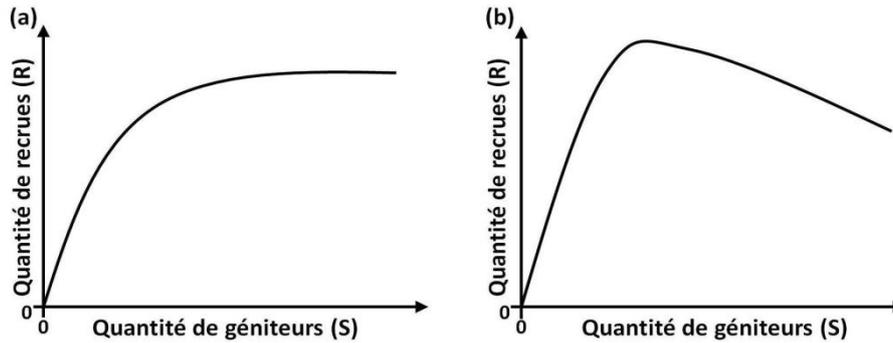


Figure 3.2 Modèles théorique classiques stock-recrutement de (a) Beverton & Holt (1957) et (b) Ricker (1954).

Depuis leur mise en place, ces modèles théoriques ont fait l'objet de multiples utilisations et beaucoup d'auteurs ont procédé à des changements de paramètres. Certains auteurs (voir par exemple Myers et al., 1999; Haddon, 2001; Michielsens and McAllister, 2004) font ainsi référence à la « steepness », souvent noté z , dans la paramétrisation de leurs relations S-R, terme dont la paternité revient à Mace & Doonan (1988) et dont la traduction en français est délicate (« obliquité » ou « déclivité » sans pour autant être confondu avec la pente à l'origine). L'intérêt principal de cette forme de paramétrisation est de pouvoir traiter avec un seul paramètre une variété de fonctions S-R usuelles tout en pouvant déduire les paramètres d'origine des fonctions à partir de la valeur de z (Hilborn and Walters, 1992). Formellement, z représente la fraction du recrutement à l'état vierge attendue quand le niveau de stock est à 20% du niveau de stock à l'état vierge (*i.e.* pristine). De leur côté, Schnute & Kronlund (1996) ont proposé une re-paramétrisation des courbes S-R usuelles permettant de substituer, aux paramètres classiques, des paramètres de gestion représentant directement le niveau de stock et le taux d'exploitation permettant de maximiser les captures à l'équilibre (voir par exemple Rivot et al., 2001; Prévost et al., 2003). Quoi qu'il en soit, les formes re-paramétrées de ces relations S-R repartent généralement systématiquement des modèles de Beverton & Holt ou de Ricker.

3.1.1.1 Une équation différentielle commune à l'origine des modèles de Beverton & Holt et de Ricker

Les relations de Beverton & Holt et de Ricker, comme toute relation S-R, permettent de suivre l'évolution (pendant une durée Δt) d'un recrutement initial (r_0) produit par une quantité de géniteurs S jusqu'au stade de développement « recrue » (R), et donne classiquement directement la relation $R = f(S)$. Elles diffèrent cependant dans leurs hypothèses biologiques fonctionnelles de base expliquant de fait leur différence de forme. En effet, dans le modèle de Beverton & Holt, le recrutement tend vers une valeur asymptotique lorsque la quantité de géniteurs augmente (cf. Figure 3.2 (a)). Ceci traduit l'existence d'une capacité limite de production du milieu entraînant une compétition des recrues pour l'accès à la ressource et, par conséquent, une régulation densité-dépendante

du recrutement. Par ailleurs, le recrutement initial est nécessairement soumis à une mortalité non-densité dépendante (*i.e.* liée par exemple aux conditions environnementales ou bien à la prédation).

Dans le modèle de Ricker, le recrutement décroît lorsque la quantité de géniteurs est élevée (cf. Figure 3.2 (b)). Cela traduit l'existence d'une régulation densité-dépendante mais induite dans ce cas par la quantité de géniteurs. Dans ce modèle, la mortalité non densité-dépendante du recrutement initial est donc liée à l'abondance des géniteurs qui est la cause d'une mortalité supplémentaire (liée par exemple à des phénomènes de cannibalisme ou bien encore des détériorations de frayères en présence d'une concentration trop importante de géniteurs). Par ailleurs, on peut considérer qu'il n'y a pas de mortalité densité-dépendante du recrutement dans le modèle de Ricker.

En partant de ces considérations, l'équation différentielle suivante permet de retrouver les équations classiques S-R de Beverton & Holt et Ricker

$$\frac{dr}{dt} = -(b_1 + b_2 S + cr)r, \quad (3.3)$$

avec b_1 représentant une mortalité non densité-dépendante du recrutement non liée à la quantité de géniteurs, b_2 une mortalité non densité-dépendante du recrutement liée à la quantité de géniteurs et c une mortalité densité dépendante du recrutement. En posant $b_2 = 0$, on retrouve les hypothèses biologiques de base du modèle de Beverton & Holt et en posant $b_1 = 0$ et $c = 0$, on retrouve celles du modèle de Ricker. Ainsi, en admettant que le recrutement initial dépend directement de la quantité de géniteurs (S) par l'intermédiaire d'un paramètre a (*i.e.* $r_0 = aS$), et en intégrant l'équation (3.3) entre $t = 0$ où $r = r_0$ et $t = \Delta t$ où $r = R$, on obtient, pour une courbe de Beverton & Holt (*i.e.* $b_2 = 0$), par analogie à l'équation (3.1)

$$\alpha_1 = \frac{b_1 e^{-b_1 \Delta t_{rec}}}{c(1 - e^{-b_1 \Delta t_{rec}})}, \quad (3.5)$$

$$\beta_1 = \frac{b_1}{ac(1 - e^{-b_1 \Delta t_{rec}})}, \quad (3.6)$$

et pour une courbe de Ricker (*i.e.* $b_1 = 0$ et $c = 0$), on obtient par analogie à l'équation (3.2) $\alpha_2 = a$ et $\beta_2 = b_2/\Delta t$.

A partir d'hypothèses biologiques différentes, il est donc possible de retrouver les relations stocks-recrutement classiques de Beverton & Holt en partant de la même équation différentielle de base. Ceci est particulièrement intéressant si l'on souhaite faire des hypothèses sur l'origine des différentes mortalités du recrutement initial. Par exemple, l'effet de l'environnement sur la mortalité non densité-dépendante du modèle de Beverton & Holt peut être représenté en reliant le paramètre b_1 à une covariable environnementale. Cependant, certaines formulations de relation stock-recrutement permettent déjà d'intégrer l'effet de variables telles que la température ou la surface (d'un bassin versant, d'une zone de frayère, ...) sur l'abondance du recrutement.

3.1.1.2 L'intégration d'effets environnementaux dans une relation stock-recrutement

L'effet de covariables environnementales dans une relation S-R est souvent réalisé par l'ajout d'un processus de mortalité surnuméraire du recrutement et implique l'apparition d'au moins un nouveau paramètre (voir par exemple Crecco and Savoy, 1987; Clark et al., 2003; Cook and Heath, 2005). En utilisant une paramétrisation de la relation de Ricker adaptée de Schnute & Kronlund (1996), Prévost et al. (2003) ont ainsi utilisé une analyse bayésienne hiérarchique pour estimer les points de référence biologiques de plusieurs stocks de saumons atlantique en intégrant l'effet de la surface en eau accessible dans les bassins versants et de la latitude (*i.e.* proxy de la température) sur la valeur du paramètre correspondant au recrutement produit lorsqu'on applique le taux d'exploitation maximisant les captures.

Dans mon approche de modélisation du repositionnement des poissons migrateurs amphihalins à large échelle, devant donc être en mesure de prendre en compte la dynamique de plusieurs populations, cette possibilité d'avoir des relations S-R différentes en fonction de covariables environnementales (par exemple d'un bassin versant à un autre) est particulièrement intéressante. De plus dans un contexte de changement climatique, intégrer l'effet de telles variables dans la dynamique de population semble indispensable.

3.1.1.3 L'intégration d'une dynamique dépendante dans une relation stock-recrutement

Les relations S-R usuelles ont également été modifiées de façon à inclure des dynamiques dépendantes se traduisant par une forme sigmoïdale des courbes S-R (voir par exemple Hilborn and Walters, 1992; Routledge and Irvine, 1999; Frank and Brickman, 2000; Chen et al., 2002). Une dynamique dépendante, autrement appelée effet Allee (Allee, 1931), correspond à une relation positive entre la fitness et la taille ou la densité d'une population pouvant conduire à une forte baisse de la productivité quand la taille d'une population diminue (Courchamp et al., 1999; Stephens et al., 1999). Ce type de dynamique a été reconnu comme un pattern clé en dynamique de population pouvant conduire à une rapide diminution des niveaux d'abondance (Walters and Kitchell, 2001; Chen et al., 2002; Barrowman et al., 2003). Un effet Allee dans une population est nécessairement associé à un ou plusieurs processus densité-dépendants sous-jacents (Stephens et al., 1999). Une synthèse des mécanismes pouvant entrer en jeu dans une dynamique dépendante a été proposée par Berec et al. (2007). Dans le présent cas d'étude du repositionnement des poissons migrateurs amphihalins, intégrer un effet Allee dans la modélisation du processus de reproduction permettrait de prendre en compte la difficulté pour des individus de se reproduire et d'installer des populations fonctionnelles dans des bassins versants non encore colonisés par l'espèce (*i.e.* difficulté de se rencontrer pour les géniteurs, ou encore, absence d'effet d'entraînement sur les zones de frayères). On se rapproche ici de

problématiques se rapportant aux conditions d'installation d'espèces invasives dans de nouveaux milieux. Il aurait peut-être été possible d'obtenir des éléments supplémentaires sur la façon de modéliser un effet dépensatoire dans une dynamique de population en regardant la littérature de ce champ d'application mais cela n'a pas été fait dans cette thèse par manque de temps.

L'ajout d'un effet dépensatoire dans une relation S-R se fait souvent par l'intermédiaire d'un paramètre généralement dénué de sens biologique lorsqu'on le ramène à sa signification dans les équations différentielles de base. En effet, pour intégrer un effet dépensatoire dans une relation stock-recrutement, Hilborn & Walters (1992) ajoutent un paramètre puissance (que j'appellerai ici d) permettant de rendre compte d'une baisse de productivité en présence d'un nombre trop faible de géniteurs et obtiennent ainsi, dans le cas du modèle de Beverton & Holt, l'équation S-R suivante

$$R = \frac{\alpha_1 S^d}{\beta_1 + S^d}. \quad (3.7)$$

Ramené à l'équation différentielle de base, l'ajout du paramètre puissance revient à faire dépendre la valeur du recrutement initial r_0 en fonction de la quantité de géniteurs élevée à la puissance d (*i.e.* $r_0 = aS^d$). D'un point de vue mathématique, la courbe S-R reproduit effectivement une dynamique dépensatoire. Cependant, l'hypothèse biologique derrière l'ajout du paramètre puissance consiste donc à dire que, en présence d'une dynamique dépensatoire, une population produit une quantité d'œufs nettement plus importante que dans une dynamique normale, ce qui est conceptuellement difficile à imaginer.

Pour ajouter de la dépensation dans une relation S-R, Frank & Brickman (2000) ont de leur côté proposé l'ajout d'un paramètre seuil (S_{offset}) en dessous duquel aucune reproduction n'a lieu. Dans le cas d'une relation de Beverton & Holt, la relation S-R s'écrit alors

$$\begin{cases} R = 0, \text{ si } S \leq S_{offset} \\ R = \frac{\alpha_1 (S - S_{offset})}{\beta_1 + (S - S_{offset})}, \text{ si } S > S_{offset}. \end{cases} \quad (3.8)$$

D'un point de vue biologique, cette paramétrisation pose moins de problèmes, mais d'un point de vue mathématique la relation S-R n'est plus continument dérivable et cela peut poser quelques soucis dans son utilisation, notamment pour l'ajuster à des données.

La modélisation du processus de reproduction en dynamique de population par l'intermédiaire de relations S-R a donc fait l'objet de nombreux travaux dont les modèles de Beverton & Holt (1957) et Ricker (1954) constituent généralement la base de départ. Plusieurs paramétrisations et formulations existent et permettent d'intégrer des mécanismes dépensatoires ainsi que l'effet de covariables environnementales dans les

dynamiques. Ces éléments ont servi de bases de réflexion pour la modélisation du processus de reproduction dans le modèle GR3D.

3.1.2 Le processus de reproduction du modèle GR3D

Dans GR3D, ce processus intervient tous les ans au moment de la saison de reproduction (définie comme un paramètre du modèle, Tableau 3.2) dans chaque bassin versant où des géniteurs sont présents. Ainsi, dans un bassin versant j , le nombre de recrues R_j produites par une quantité de géniteurs S_j est estimé à partir d'une relation stock-recrutement de type Beverton & Holt de paramètres α_j et β_j (Beverton and Holt, 1957). Cependant, nous sommes repartis de l'équation différentielle de base de cette équation pour en modifier la forme traditionnelle et y intégrer (i) une mortalité non densité-dépendante du recrutement dépendant de la température, (ii) une mortalité densité-dépendante liée à la surface du bassin versant considéré et (iii) un effet dépensatoire également lié à la surface du bassin versant considéré. Je détaille ici les étapes de la construction de la courbe stock-recrutement incluse dans le modèle GR3D.

La relation S-R de Beverton & Holt de GR3D représente l'évolution d'un recrutement initial (r_0) produit par une quantité S de géniteurs, d'un stade « œuf » au stade « recrue » pendant une durée Δt_{rec} définie comme un paramètre du modèle (Tableau 3.2). Nous avons considéré que le recrutement initial r_0 était un nombre d'œufs produits et dépendait directement de la fécondité, a (définie comme un paramètre du modèle, Tableau 3.2), de l'espèce considérée et de la quantité de géniteurs (*i.e.* $r_0 = aS$).

En se plaçant dans un bassin versant j , et en considérant un paramètre b_j représentant la mortalité non densité-dépendante du recrutement et un paramètre c_j représentant la mortalité densité-dépendante du recrutement, l'équation différentielle de base de la relation S-R de GR3D s'écrit

$$\frac{dr_j}{dt} = -(b_j + c_j r_j) r_j. \quad (3.9)$$

Ainsi, en intégrant l'équation entre $t = 0$ où $r_j = r_0$ et $t = \Delta t_{rec}$ où $r_j = R_j$, on obtient l'expression suivante des paramètres classiques d'une relation S-R de Beverton & Holt α_j et β_j en fonction des paramètres a , b_j et c_j

$$\alpha_j = \frac{b_j e^{-b_j \Delta t_{rec}}}{c_j (1 - e^{-b_j \Delta t_{rec}})}, \quad (3.10)$$

$$\beta_j = \frac{b_j}{ac_j (1 - e^{-b_j \Delta t_{rec}})}. \quad (3.11)$$

L'expression de la pente à l'origine de la courbe stock-recrutement (α_j/β_j) dépend donc de la fécondité de l'espèce a et du paramètre b_j lié à la mortalité non densité-dépendante du recrutement initial,

$$\frac{\alpha_j}{\beta_j} = a e^{-b_j \Delta t_{rec}} . \quad (3.12)$$

Le paramètre b_j , représentant la mortalité non densité-dépendante du recrutement, est supposé dépendre de la température par l'intermédiaire d'une relation en forme de cloche en utilisant la fonction de Rosso et al. (1995). Ainsi, le recrutement est nul si la température est en dessous de ou égale à la température minimale de survie des œufs T_{minRep} , augmente avec la température jusqu'à une valeur optimale ($surv_{optRep}$) à une température optimale de survie T_{optRep} , puis décroît rapidement jusqu'à atteindre une valeur nulle si la température continue d'augmenter et dépasse la valeur maximale limite de survie des œufs T_{maxRep} . La relation s'écrit

$$b_j = -\frac{1}{\Delta t_{rec}} \ln \left[surv_{optRep} \frac{(T_j - T_{minRep})(T_j - T_{maxRep})}{(T_j - T_{minRep})(T_j - T_{maxRep}) - (T_j - T_{optRep})^2} \right], \quad (3.13)$$

avec T_{minRep} , T_{optRep} , T_{maxRep} et $surv_{optRep}$ définis comme des paramètres du modèle (Tableau 3.2).

Par ailleurs, nous avons fait l'hypothèse que la mortalité densité-dépendante, représentée par le paramètre c_j , était liée à la surface du bassin versant considéré, $surf_j$, par l'intermédiaire d'un paramètre λ défini comme un paramètre du modèle (Tableau 3.2) considérant que la compétition inter-individuelle diminuait avec l'accroissement de la taille du bassin versant,

$$c_j = \frac{\lambda}{surf_j} . \quad (3.14)$$

Nous avons donc maintenant une relation S-R dont les paramètres classiques dépendent à la fois de la température et de la surface du bassin versant considéré (Figure 3.3) et dont la pente à l'origine ne dépend que de la fécondité de l'espèce et de la température du bassin versant considéré. L'intégration des différents effets sur l'abondance finale du recrutement provient d'hypothèses biologiques clairement formulées et intégrées directement dans l'équation différentielle de base à l'origine de la relation S-R de GR3D.

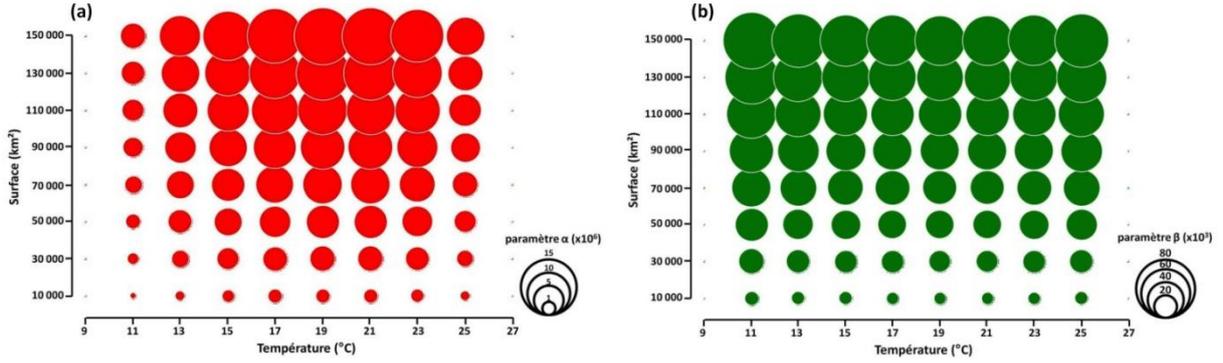


Figure 3.3 Représentation schématique de l'évolution des paramètres classiques α (a), et β (b) de la relation S-R du modèle GR3D en fonction de la température et de la surface d'un bassin versant pour une espèce hypothétique (valeur des paramètres utilisés : $a = 135\,000$; $surv_{optRep} = 0,002$; $T_{minRep} = 10$; $T_{optRep} = 20$; $T_{maxRep} = 26$; $\Delta t = 0,25$; $\lambda = 0,0004$).

De manière à prendre en compte la difficulté d'installer des populations dans des habitats vierges avec un faible nombre d'individus, nous avons également introduit un effet Allee dans la relation S-R. Là encore, nous avons formulé une hypothèse biologique claire qui consiste à dire qu'en présence d'une dynamique dépensatoire, lorsque la quantité de géniteurs est faible, seule une partie des géniteurs participe à la reproduction. Nous avons ainsi défini deux quantités seuils de géniteurs, $S_{95,j}$ et $S_{50,j}$, indiquant respectivement les niveaux d'abondance où 95% et 50% des géniteurs participent à la reproduction dans un bassin versant j . Ainsi la courbe représentant la proportion de géniteurs (p) participant à la reproduction en fonction de la quantité de géniteurs est une équation logistique s'écrivant

$$p = \frac{1}{1 + e^{\left(-\ln(19) \frac{S_j - S_{50,j}}{S_{95,j} - S_{50,j}} \right)}}, \quad (3.15)$$

et l'abondance du recrutement initial r_0 en fonction de la quantité de géniteurs s'écrit $r_0 = a \times S \times p$. De manière à faire varier l'intensité de l'effet Allee en fonction des bassins versants, nous avons fait l'hypothèse que le niveau de géniteurs $S_{95,j}$ était proportionnel à la surface du bassin versant considéré (*i.e.* $S_{95,j} = \eta \times surf_j$, avec η défini comme un paramètre du modèle, Tableau 3.2) et que le niveau de stock $S_{50,j}$ était relié à $S_{95,j}$ par un paramètre θ (*i.e.* $\theta = S_{95,j} / S_{50,j}$, avec θ défini comme un paramètre du modèle, Tableau 3.2). La Figure 3.4 représente la courbe logistique utilisée pour déterminer p ainsi que la conséquence sur la quantité d'œufs produits en comparaison avec une dynamique sans dépensation.

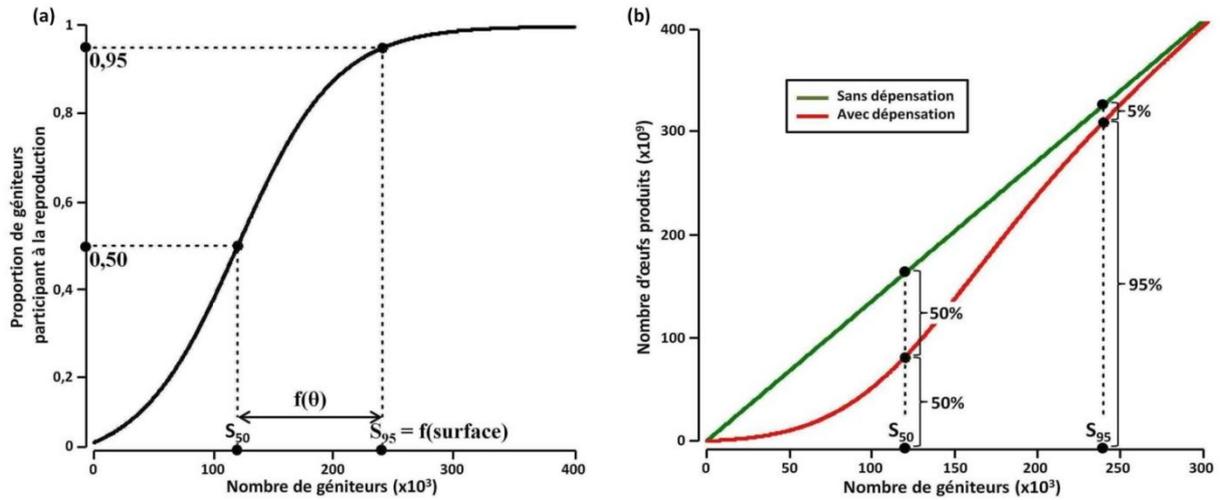


Figure 3.4 Dynamique dépendante incluse dans la relation S-R du modèle GR3D. (a) Courbe logistique permettant de déterminer la proportion de géniteurs participant à la reproduction (bassin versant hypothétique d'une surface de 100 000 km² et avec $\eta = 2,4$ et $\theta = 2$) ; (b) Comparaison de la quantité d'œufs produits par les géniteurs en présence et en l'absence de dépendance (bassin versant hypothétique d'une surface de 100 000 km² et avec $\theta = 2$, $\eta = 2,4$ et $a = 135\ 000$).

L'équation finale de la relation S-R dépendante du modèle GR3D (Figure 3.5) s'écrit

$$R_j = \frac{\alpha_j S_j \frac{1}{1 + e^{\left(\frac{-\ln(19)}{\eta \cdot surf_j - \eta / \theta \cdot surf_j} \right) S_j - \eta / \theta \cdot surf_j}}}{\beta_j + S_j \frac{1}{1 + e^{\left(\frac{-\ln(19)}{\eta \cdot surf_j - \eta / \theta \cdot surf_j} \right) S_j - \eta / \theta \cdot surf_j}}} \quad (3.16)$$

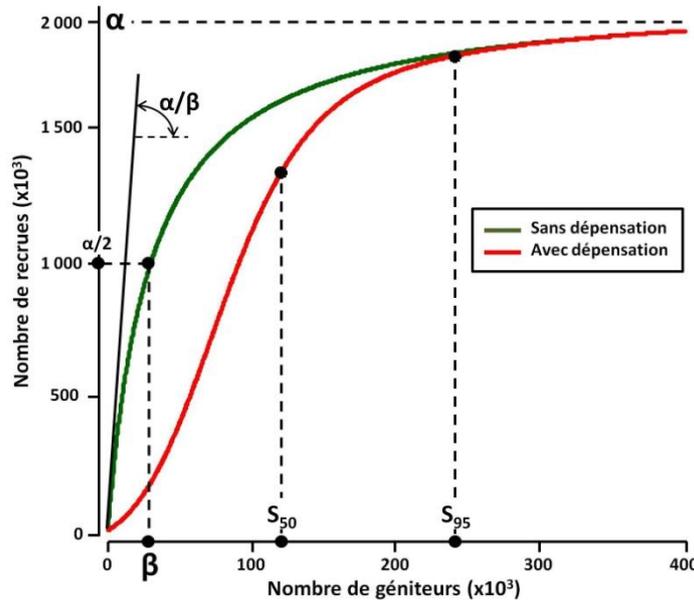


Figure 3.5 Illustration de la courbe S-R dépendante du modèle GR3D (en rouge) pour un bassin versant hypothétique d'une surface de 100 000 km² avec la valeur suivante des différents paramètres : $\alpha = 2 \times 10^6$; $\beta = 30\ 000$; $\eta = 2,4$; $\theta = 2$; et comparaison avec la courbe sans dépendance correspondante (en vert).

En incluant les paramètres compris dans α_j et β_j (i.e. Δt , $surv_{optRep}$, T_{minRep} , T_{optRep} , T_{maxRep} , a et λ), la relation stock-recrutement du modèle GR3D contient donc 9 paramètres contre 5 dans une relation classique de la littérature qui incorporerait une dynamique dépendante, un effet de la température et un effet de la surface du bassin versant considéré. Notre relation n'est donc pas parcimonieuse. Cependant, les effets introduits proviennent d'hypothèses biologiques clairement formulées et certains paramètres peuvent ainsi être fixés relativement facilement (par exemple : le paramètre a lié à la fécondité des individus). Dans le cas d'un modèle de simulation comme GR3D où les processus n'ont pas, dans un premier temps, nécessairement vocation à être ajustés sur des jeux de données réelles, le fait d'avoir des paramètres avec une réelle signification biologique paraît pertinent.

Pour finir, nous avons également introduit de la stochasticité dans notre processus de reproduction en tirant la valeur du recrutement effectif $R_{Eff,j}$ dans une distribution lognormale de paramètres R_j et σ_{rep} (avec σ_{rep} défini comme un paramètre du modèle, Tableau 3.2) et la survie d'un géniteur après la reproduction a été définie par le paramètre Sp_{sp} (défini comme un paramètre du modèle, Tableau 3.2) pour tenir compte de l'itéroparité éventuelle de l'espèce étudiée.

Tableau 3.2 Description des paramètres du processus de reproduction du modèle GR3D.

Nom du paramètre	Description
$repSeason$	Saison de reproduction
Δt_{rec}	Âge des recrues après la reproduction (an)
η	Paramètre permettant de définir l'intensité de l'effet Allee en reliant le niveau de stock où 95% des géniteurs participent à la reproduction (i.e. $S_{95,j}$) à la surface du bassin versant considéré (Individu/km ²)
θ	Ratio de $S_{95,j}$ sur $S_{50,j}$ définissant respectivement les niveaux de stock où 95% et 50% des géniteurs participent à la reproduction (sans dimension)
a	Paramètre définissant la fécondité d'un individu (nombre d'œufs produits par individu)
$surv_{optRep}$	Taux de survie optimale d'un individu du stade œuf à l'âge Δt_{rec}
T_{minRep} , T_{optRep} , T_{maxRep}	Température de l'eau minimale, optimale et maximale de survie d'un individu du stade œuf à l'âge Δt_{rec} (°C)
λ	Paramètre reliant la mortalité densité-dépendante du recrutement à la surface du bassin versant considéré
σ_{rep}	Ecart-type du logarithme du recrutement
Sp_{sp}	Probabilité de survie des géniteurs après la reproduction (i.e. taux d'itéroparité)

Le processus de reproduction du modèle GR3D est donc défini par une relation stock-recrutement. Ce type de courbe est couramment utilisé en dynamique de population. Cependant, nous avons adapté la relation classique de manière à obtenir des courbes différentes en fonction du bassin versant considéré avec des valeurs de recrutement asymptotique, des pentes et des intensités d'effet Allee variant en fonction de la température et de la surface du bassin versant considéré. La relation obtenue contient néanmoins un nombre élevé de paramètres. Par conséquent, la phase de paramétrisation de

cette relation ne devra pas être négligée. Enfin, nous avons introduit de la stochasticité dans ce processus et la survie des géniteurs post-reproduction est également gérée dans ce processus.

3.2 Le processus de migration de dévalaison

Il s'agit d'un processus simple du modèle GR3D. Il peut intervenir à différents stades de vie et à différentes saisons selon l'espèce étudiée. Les âges et les saisons à laquelle ces migrations ont lieu sont définis comme des paramètres du modèle (Tableau 3.3). Dans ce processus, les individus migrent du bassin versant dans lequel ils se trouvent vers le bassin marin associé.

Tableau 3.3 Description des paramètres du processus de migration de dévalaison du modèle GR3D.

Nom du paramètre	Description
<i>downMigAge</i>	Âge (s) d'un individu lorsqu'il réalise une migration de dévalaison jusqu'à la mer (an)
<i>downMigSeason</i>	Saison (s) à laquelle un individu effectue une migration de dévalaison jusqu'à la mer

3.3 Le processus de croissance

3.3.1 Les éléments de la littérature

Chez les poissons, le processus de croissance est classiquement représenté par une relation de croissance de von Bertalanffy (1938). Plusieurs auteurs ont modifié l'équation initiale de cette courbe de croissance de manière à y intégrer l'effet de covariables environnementales telles que la température (voir par exemple Mallet et al., 1999; Dion and Hughes, 2004; Kielbassa et al., 2010; Bal et al., 2011). La température joue le plus souvent sur la valeur du paramètre « L_{inf} » désignant la taille asymptotique des individus (Mallet et al., 1999; Dion and Hughes, 2004; Bal et al., 2011) mais peut parfois également influencer sur le paramètre de croissance de l'équation (Kielbassa et al., 2010). Cette forme d'équation est parfaitement adaptée à une utilisation dans des approches macroécologiques car elle permet d'introduire de la variabilité entre des populations d'une même espèce vivant à des latitudes (proxy de la température) différentes. De plus, une utilisation de ce modèle de croissance dans des modèles individus-centrés permet également d'introduire de la variabilité interindividuelle au sein des populations. L'utilisation d'une relation de croissance de von Bertalanffy intégrant l'effet de covariables environnementales nécessite cependant de connaître *a priori* les réponses des espèces aux variations de ces mêmes covariables. Même si des travaux de thermoécologie (Pörtner, 2001; Ficke et al., 2007) et des théories métaboliques (Brown et al., 2004) existent et fournissent une idée assez précise des phénomènes agissant à différentes échelles (des enzymes mitochondriales au comportement de l'individu), je ne suis pas rentré jusqu'à ce degré de détail dans le modèle

GR3D. Néanmoins, dans un contexte de changement climatique, où la diminution de la taille des individus est maintenant reconnue comme une réponse universelle des individus au changement climatique (Daufresne et al., 2009; Gardner et al., 2011b; Sheridan and Bickford, 2011), il semble pertinent d'inclure l'effet de la température dans le processus de croissance du modèle GR3D.

3.3.2 Le processus de croissance du modèle GR3D

Le paramètre du modèle L_{ini} (Tableau 3.4) détermine la taille initiale des individus (*i.e.* après la reproduction). Le processus de croissance du modèle GR3D est ensuite représenté par une fonction de von Bertalanffy. J'ai utilisé une forme de cette fonction permettant d'intégrer une variabilité saisonnière de la croissance (Fabens, 1965). Ainsi, chaque saison, la taille d'un individu est mise à jour en fonction de la valeur d'un incrément de croissance, ΔL , calculé à chaque pas de temps. De façon à introduire de la variabilité individuelle dans ce processus et pour éviter d'obtenir des incréments de croissance négatifs, celui-ci est tiré dans une loi lognormale de paramètres $\mu_{\Delta L}$ et $\sigma_{\Delta L}$

$$\Delta L = \text{LogN}(\mu_{\Delta L}, \sigma_{\Delta L}), \quad (3.17)$$

où $\mu_{\Delta L}$ et $\sigma_{\Delta L}$ représentent la moyenne et l'écart type du logarithme de l'incrément de croissance (Tableau 3.4). L'expression du paramètre $\mu_{\Delta L}$ est donc

$$\mu_{\Delta L} = \log\left((L_{\infty} - TL_t) \times (1 - \exp^{-\kappa \Delta t})\right) - \frac{\sigma_{\Delta L}^2}{2}, \quad (3.18)$$

avec TL_t la taille totale d'un individu à l'instant t , L_{∞} un paramètre du modèle correspondant à la taille asymptotique des individus (Tableau 3.4), et κ le coefficient de croissance. J'ai ensuite intégré un effet de la température sur le coefficient de croissance κ avec une relation en utilisant une nouvelle fois la fonction de Rosso et al. (1995). Ainsi, κ est nul si la température est en dessous ou égale à la température minimale de croissance $T_{minGrow}$, augmente avec la température jusqu'à une valeur optimale ($\kappa_{optGrow}$) à une température optimale de croissance $T_{optGrow}$, puis décroît rapidement jusqu'à atteindre une valeur nulle si la température continue d'augmenter et dépasse la valeur maximale limite de croissance $T_{maxGrow}$. La relation s'écrit

$$\kappa = \kappa_{optGrow} \frac{(T - T_{minGrow})(T - T_{maxGrow})}{(T - T_{minGrow})(T - T_{maxGrow}) - (T - T_{optGrow})^2}. \quad (3.19)$$

Les paramètres $T_{minGrow}$, $T_{optGrow}$, $T_{maxGrow}$ et $\kappa_{optGrow}$ sont définis comme des paramètres du modèle (Tableau 3.4).

Tableau 3.4 Description des paramètres du processus de croissance du modèle GR3D.

Nom du paramètre	Description
L_{ini}	Taille totale initiale des individus après le processus de reproduction (cm)
$\sigma_{\Delta t}$	Ecart type du logarithme de l'incrément de croissance
L_{∞}	Taille totale asymptotique des individus (cm)
$T_{minGrow}, T_{optGrow}, T_{maxGrow}$	Température de l'eau minimale, optimale et maximale pour la croissance d'un individu
$K_{optGrow}$	Taux de croissance optimal des individus (cm/saison)

3.4 Le processus de survie

A chaque pas de temps, la survie d'un individu est estimée en fonction de sa localisation et de son stade de vie. Pour les individus en mer, la probabilité de survie saisonnière, Sp_{sea} , est calculée en utilisant le coefficient annuel de survie en mer Z_{sea} (défini comme un paramètre du modèle, Tableau 3.5) et une équation de survie

$$Sp_{sea} = \exp^{-Z_{sea} \times \Delta t_{season}}, \quad (3.20)$$

où Δt représente la durée d'une saison (*i.e.* 0,25 an). J'ai considéré que le paramètre Z_{sea} intégrait toutes les sources de mortalité des individus en mer.

Pour les individus en rivière, la probabilité de survie saisonnière, Sp_{riv} , est calculée en utilisant deux coefficients de mortalité annuelle comme des paramètres du modèle M_{riv} (coefficient de mortalité naturelle, Tableau 3.5) et H_{riv} (coefficient de mortalité anthropique, Tableau 3.5) et une équation de survie

$$Sp_{riv} = \exp^{-(M_{riv} + Z_{riv}) \times \Delta t_{season}}. \quad (3.21)$$

Le coefficient de mortalité naturelle M_{riv} est considéré comme étant dépendant de la température de la rivière j dans laquelle se trouve l'individu et s'écrit

$$M_{riv} = -\frac{1}{\Delta t_{season}} \ln \left(SURV_{optRiv} \frac{(T_j - T_{minSurvRiv})(T_j - T_{maxSurvRiv})}{(T_j - T_{minSurvRiv})(T_j - T_{maxSurvRiv}) - (T_j - T_{optSurvRiv})^2} \right), \quad (3.22)$$

où $T_{minSurvRiv}$, $T_{optSurvRiv}$, $T_{maxSurvRiv}$ et $SURV_{optRiv}$ sont définis comme des paramètres du modèle (Tableau 3.5). J'ai considéré que le coefficient annuel de mortalité H_{riv} incorporait toutes les autres sources de mortalité en rivière (pêche, pollution, barrages...).

Tableau 3.5 Description des paramètres du processus de survie du modèle GR3D.

Nom du paramètre	Description
Z_{sea}	Coefficient annuel de mortalité en mer (an^{-1})
H_{riv}	Coefficient annuel de mortalité anthropique dans les bassins versants (an^{-1})
$T_{minSurvRiv}, T_{optSurvRiv}$	Température de l'eau minimale, optimale et maximale pour la survie des individus dans les bassins versants ($^{\circ}C$)
$T_{maxSurvRiv}$	
$SURV_{optRiv}$	Taux de survie naturelle optimale d'un individu en rivière (an^{-1})

3.5 Le processus de maturation

Dans la version actuelle du modèle, la maturation des individus n'est pas explicite et ne fait pas appel à des processus d'allocation d'énergie. Un individu devient mature dès lors que sa taille atteint la taille à première maturité L_{mat} définie comme un paramètre du modèle (Tableau 3.6) entraînant de fait un changement du stade de maturation de l'individu de « immature » à « mature ».

Tableau 3.6 Description des paramètres du processus de maturation du modèle GR3D.

Nom du paramètre	Description
L_{mat}	Taille totale à la première maturité d'un individu (cm)

3.6 Le processus de dispersion et migration de montaison

3.6.1 Etat de l'art sur la modélisation d'un processus de dispersion

Le processus de dispersion est souvent un point crucial dans les approches de modélisation dans des environnements spatialement explicites de par les impacts que ce processus peut avoir sur les dynamiques de populations locales et de métapopulations (Hanski, 2001). Dans des approches de modélisation mécanistes intégrant de la dispersion, ce processus est communément modélisé en trois étapes : le départ (« emigration »), le mouvement (« transience ») et l'installation (« settlement ») (Clobert et al., 2001; Clobert et al., 2012). Travis *et al.*, (2012) ont récemment proposé un canevas éco-évolutif pour la modélisation mécaniste de la dispersion en écologie (en incluant les coûts associés aux différentes étapes). Je présente ici quelques exemples de choix de modélisation possibles pour les différentes phases d'un processus de dispersion.

La phase de départ est, le plus souvent, représentée par une probabilité constante d'émigrer (voir par exemple Starrfelt and Kokko, 2010) mais elle peut également être conditionnée par différents facteurs tels que la densité d'individus dans un environnement (voir par exemple Travis et al., 2009) ou le sexe des individus (voir par exemple Enfjäll and Leimar, 2009).

La phase de mouvement, consistant à faire bouger un individu errant d'une zone de départ (zone source) vers une zone d'arrivée (zone puits), est très souvent modélisée comme une fonction de la distance de dispersion avec des stratégies variables de dispersion courte distance ou longue distance (voir par exemple Murrell et al., 2002; Rousset and Gandon, 2002). Des modèles récents ont par ailleurs modélisé cette phase de façon plus mécaniste en déterminant les mouvements des individus par marche aléatoire avec une attractivité des différentes zones de l'environnement pouvant varier (voir par exemple Barton et al., 2009).

Enfin, la phase d'installation n'a pas fait l'objet d'un intérêt important dans les différents travaux de modélisation sur la dispersion (Travis et al., 2012). Cependant, dans un modèle de métapopulation, Ruxton & Rohani (1999) ont considéré que les individus

s'installaient dans une zone en fonction d'une probabilité de succès et qu'ils pouvaient continuer de se déplacer tant qu'ils ne trouvaient pas une zone favorable à leur installation. Plus récemment, dans une approche individu-centrée, Poethke et al. (2011) ont montré que le succès d'installation dépendait souvent de la densité d'individus à la fois dans les zones sources et dans les zones puits.

Même si l'ensemble de ces travaux considèrent des espèces terrestres (très souvent végétales) et un environnement continu découpé en patch, ils permettent de fournir un cadre théorique pour la modélisation de la dispersion des poissons migrateurs amphihalins dont je me suis inspiré.

3.6.2 *Le processus de dispersion et de migration de montaison du modèle GR3D*

D'une manière générale, le processus de dispersion et de migration de montaison des espèces migratrices amphihalines intervient à différents stades de vie et à différentes saisons selon l'espèce étudiée. Les âges et les saisons à laquelle ces migrations ont lieu sont définis comme des paramètres du modèle (Tableau 3.7). Par similitude aux différentes approches évoquées précédemment, j'ai décomposé mon processus de dispersion en trois phases : émigration, mouvement et installation. Je rappelle que je me place ici dans le cas d'une espèce potamotoque pour présenter le processus.

3.6.2.1 *La phase d'émigration*

J'ai en premier lieu distingué les géniteurs adoptant un comportement de homing (*i.e.* revenant dans leur bassin versant d'origine pour se reproduire) de ceux faisant du straying (*i.e.* explorant potentiellement de nouveaux environnements). J'ai considéré que le homing était un trait d'histoire de vie spécifique et que, par conséquent, la proportion d'individus adoptant ce type de comportement n'avait pas de raison de varier d'une population à une autre. J'ai donc défini une probabilité fixe (p_{hom} , définie comme un paramètre du modèle, Tableau 3.7) pour un individu de revenir se reproduire dans son bassin d'origine, identique et constante pour tous les individus d'une même espèce. La probabilité d'errance ou d'émigration (p_{emig}) est donnée de manière complémentaire par

$$p_{emig} = 1 - p_{hom} \quad (3.23)$$

3.6.2.2 *La phase de mouvement*

Les individus adoptant un comportement de homing effectuent simplement leur migration de montaison dans leur bassin de naissance. Pour les individus errants, la probabilité (p_i^j) d'un individu i de migrer dans un bassin versant j dépend de l'attractivité et

de l'accessibilité de ce dernier. J'ai considéré que l'accessibilité d'un bassin versant dépendait de la distance de dispersion $D_{j-birthBasin_i}$ (cette distance étant celle séparant l'exutoire de la rivière d'origine de l'individu de l'exutoire du bassin versant considéré) et de la taille totale de l'individu TL_i (considérée comme un proxy de sa capacité de nage). J'ai ensuite fait l'hypothèse que l'attractivité d'un bassin versant dépendait de sa surface $surf_j$ (considérée comme un proxy de son débit). J'ai enfin attribué un poids à chaque bassin versant par l'intermédiaire de la fonction suivante

$$\text{logit}(w_i^j) = \alpha_{const} + \alpha_{dist} \left(\frac{D_{j-birthBasin_i} - \overline{D_{j-birthBasin}}}{\sigma_{j-birthBasin}} \right) + \alpha_{TL} \left(\frac{TL_i - \overline{TL}}{\sigma_{TL}} \right) + \alpha_{surf} \left(\frac{surf_j - \overline{surf}}{\sigma_{surf}} \right), \quad (3.24)$$

où α_{const} , α_{dist} , α_{TL} et α_{surf} sont quatre paramètres du modèle (Tableau 3.7). Le paramètre α_{const} permet de fixer le poids d'un « bassin versant moyen » (*i.e.* situé à une distance de dispersion moyenne et d'une surface moyenne par rapport à l'ensemble des bassins versants accessibles) pour un « individu moyen » (*i.e.* de taille totale moyenne par rapport à l'ensemble des individus errants). Les paramètres α_{dist} , α_{TL} et α_{surf} permettent de fixer respectivement l'importance de la distance de dispersion, de la taille des individus et de la surface sur la valeur du poids d'un bassin versant. De manière à pouvoir comparer ces paramètres entre eux, j'ai utilisé des valeurs centrées réduites de chaque facteur influençant le poids d'un bassin en définissant $\overline{D_{j-birthBasin}}$, $\sigma_{j-birthBasin}$, \overline{TL} , σ_{TL} , \overline{surf} , et σ_{surf} comme des paramètres du modèle (Tableau 3.7).

De manière à introduire un coût à la dispersion, j'ai considéré que les individus errants pouvaient se perdre en mer et mourir avant d'effectuer leur migration de montaison. Pour cela, j'ai introduit « un bassin versant virtuel mortel » dans l'environnement auquel j'ai attribué le poids $w^{deathBasin}$ défini comme un paramètre du modèle (Tableau 3.7).

Les poids de chaque bassin versant (y compris du bassin versant mortel) sont ensuite standardisés de façon à ce que leur somme soit égale à 1, fournissant ainsi l'expression de la probabilité p_i^j

$$p_i^j = \frac{w_i^j}{w^{deathBasin} + \sum_{k=1}^N w_i^k}, \quad (3.25)$$

et l'expression de la probabilité p_i^{death} de mourir pour les individus errants

$$p_i^{death} = \frac{w^{deathBasin}}{w^{deathBasin} + \sum_{k=1}^N w_k}, \quad (3.26)$$

où N correspond au nombre de bassins versants disponibles.

Pour finir, le choix d'un bassin versant par un individu errant correspond simplement à un tirage dans une distribution multinomiale. Les individus errants effectuent alors leur migration de montaison dans le bassin versant sélectionné.

3.6.2.3 La phase d'installation

Cette phase de la dispersion n'est pas explicitement modélisée mais dépend des processus de survie en rivière et de reproduction. En effet, les individus entrent dans le bassin versant qu'ils ont précédemment choisi, y survivent si les conditions sont favorables et se reproduisent si les conditions nécessaires sont réunies (*i.e.* présence d'autres géniteurs et température favorable à la reproduction). Le succès de l'installation ne peut pas être évalué directement étant donné la durée des cycles de vie généralement longue des migrateurs amphihalins. Il faut effectivement attendre de voir si des individus issus du recrutement de la reproduction d'individus errants reviennent se reproduire sur leur lieu de naissance et contribuent à l'installation durable d'une population.

Tableau 3.7 Description des paramètres du processus de dispersion et migration de montaison du modèle GR3D.

Nom du paramètre	Description
$upMigAge$	Age (s) d'un individu lorsqu'il effectue une migration de montaison dans un bassin versant (an)
$upMigSeason$	Saison (s) lors de laquelle un individu effectue une migration de montaison dans un bassin versant
P_{hom}	Probabilité de réaliser du homing natal
$\alpha_{const}, \alpha_{dist}, \alpha_{TL}, \alpha_{surf}$	Paramètres de la fonction logit utilisés pour déterminer le poids des bassins versants accessibles pour un individu errant
$\overline{D}_{j-birthBasin}, \sigma_{j-birthBasin}$ $\overline{TL}, \sigma_{TL}, \overline{surf}, \sigma_{surf}$	Moyennes et écarts types utilisés pour centrer-réduire les variables intégrées dans la fonction logit
$w^{deathBasin}$	Poids du bassin versant mortel utilisé pour introduire une mortalité des individus errants

Le processus de dispersion du modèle GR3D est donc modélisé en trois phases comme un processus de dispersion classique. Peu d'informations sont disponibles dans la littérature concernant la dispersion des poissons migrateurs amphihalins et j'ai donc formulé des hypothèses pour définir l'attractivité et l'accessibilité d'un bassin versant. L'absence de connaissance sur le comportement des individus en mer constitue également une contrainte importante en termes de paramétrisation de ce processus. Ce dernier permet cependant de tester plusieurs hypothèses concernant le comportement de dispersion des individus errants et sa paramétrisation peut également être modifiée en fonction des espèces considérées. Dans la partie suivante, je discute les choix conceptuels et théoriques qui ont été nécessaires pour représenter le processus de dispersion du modèle GR3D.

3.6.3 Discussion sur la modélisation du processus de dispersion et de migration de montaison de GR3D

3.6.3.1 Accessibilité et attractivité d'un bassin versant

Le processus de dispersion du modèle GR3D prend en compte à la fois la structure de l'environnement et les capacités de dispersion des individus. J'ai défini de façon générique l'accessibilité d'un bassin versant comme une composante dépendant à la fois d'une distance à parcourir et de la taille d'un individu (considéré comme un proxy de sa capacité de nage). La distance de dispersion a déjà été reconnue comme un facteur important dans la modélisation des processus de dispersion avec généralement plus de facilités pour les individus à atteindre des zones proches de leur position (Chesson and Lee, 2005; Slone, 2011; Bocedi et al., 2012). Par ailleurs, la taille des individus a également été reconnue comme étroitement liée à leur potentiel de dispersion avec des capacités de dispersion phénotype-dépendantes et des impacts potentiels importants sur la modification de l'aire de distribution des espèces (McCauley and Mabry, 2011). De plus, intégrer l'effet de la taille dans ce processus de dispersion semble particulièrement pertinent dans un contexte de changement climatique où la diminution de la taille des individus et ses conséquences sur le potentiel de dispersion des espèces (et d'autres traits de vie) ont été identifiées comme une réponse majeure des individus au changement climatique (Gardner et al., 2011b; Sheridan and Bickford, 2011). Le processus de dispersion de GR3D prend également en compte l'attractivité d'un bassin versant considérée comme une fonction de sa surface, elle-même considérée comme un proxy de son débit. Le débit d'une rivière peut effectivement être un vecteur de facteurs attractifs pour les poissons migrateurs amphihalins comme c'est le cas chez la lamproie marine avec la reconnaissance de phéromones larvaires (Vrieze and Sorensen, 2001), ou encore chez les saumons capables de reconnaître l'odeur naturelle de leurs rivières d'origine (Barinaga, 1999).

Les choix de modélisation que j'ai réalisés se basent donc sur des hypothèses biologiques. Cependant, il est parfaitement possible d'imaginer l'influence d'autres facteurs sur l'attractivité ou l'accessibilité d'un bassin versant. En ce sens, la fonction utilisée dans ce processus de dispersion a été construite de manière à pouvoir intégrer facilement l'effet éventuel d'autres facteurs sur la dispersion d'une espèce.

3.6.3.2 La phase de mouvement du processus de dispersion : autres possibilités de modélisation envisagées

Dans la version actuelle de la phase de mouvement du processus de dispersion de GR3D (cf. § 3.6.2.2), le choix du bassin versant de reproduction d'un individu se fait en standardisant les poids de chaque bassin versant (y compris du bassin versant mortel), puis en effectuant un tirage dans une distribution multinomiale. Cette phase du processus de dispersion a néanmoins fait l'objet de réflexions théoriques et d'autres choix de modélisation ont été envisagés. J'en présente ici deux et discute pourquoi ils n'ont pas été

retenus. Je considère ici le cas d'un individu errant i ayant la possibilité soit de venir se reproduire dans N bassins versants accessibles (dont les poids sont fixés préalablement par la fonction du processus de dispersion, Eq. (3.24)), soit de se « perdre » et donc de mourir.

La première règle de décision envisagée pour choisir le bassin versant de reproduction était de considérer qu'un individu essayait de rentrer dans le premier bassin versant accessible de sa liste (BV1 avec un poids w_i^1) avec une probabilité de succès égale à w_i^1 . En cas d'échec, l'individu essayait d'entrer dans un deuxième bassin versant accessible (BV2 avec un poids w_i^2) avec une probabilité de succès égale à w_i^2 et ainsi de suite. Cette règle est illustrée sur la Figure 3.6.

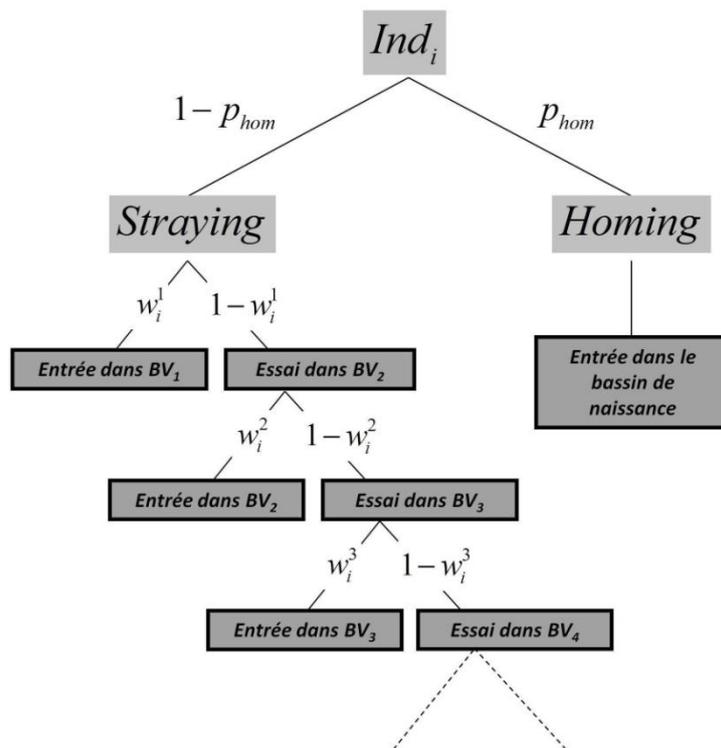


Figure 3.6 Arbre de décision de la première règle de décision envisagée pour le mécanisme de choix d'un bassin versant de reproduction.

Avec cette règle de décision, la probabilité p_i^j pour un individu i d'entrer dans un bassin versant j s'écrivait

$$p_i^j = w_j \prod_{k=1}^{j-1} (1 - w_i^k), \quad (3.27)$$

et l'expression de la probabilité de mourir était

$$p_i^{death} = \prod_{k=1}^N (1 - w_i^k). \quad (3.28)$$

Le principal intérêt de cette règle de décision était que la probabilité de mourir résultait d'un calcul et n'était pas fixée *a priori*. Cependant cette règle nécessite de balayer la liste des bassins versants dans un certain ordre et cet ordre a une influence énorme sur la probabilité

d'entrer dans un bassin ou un autre. De plus la probabilité pour un individu d'entrer dans deux bassins accessibles avec le même poids n'est pas identique. Ce sont ces considérations qui ont amené à ne pas retenir cette règle de décision.

La deuxième règle de décision envisagée consistait à imaginer qu'un individu puisse essayer d'entrer dans un bassin versant, échouer et réessayer dans un autre bassin versant. Le nombre d'essais possible E était alors fixé *a priori* tout en ne dépassant pas le nombre de bassins versants disponibles N (i.e. $E < N$). Une méthode simple pour mettre en œuvre cette règle de décision était de décomposer chaque essai en deux étapes avec (1) le choix aléatoire d'un bassin versant accessible basé sur une distribution uniforme entre 1 et N et (2) la tentative d'entrer dans le bassin versant sélectionné (avec une probabilité d'entrer égale au poids du bassin versant sélectionné). Cette règle de décision est illustrée dans la Figure 3.7 dans un cas de N bassins versants accessibles et deux essais possibles ($E = 2$).

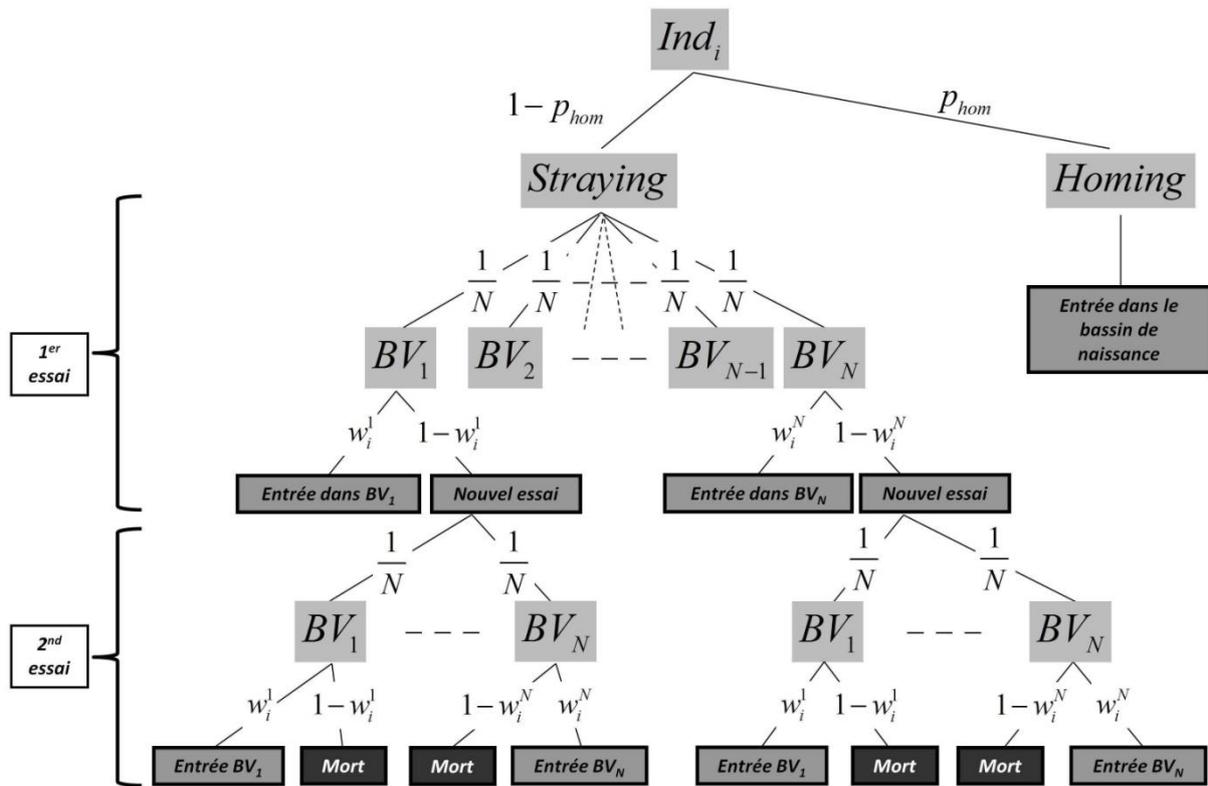


Figure 3.7 Arbre de décision de la deuxième règle de décision envisagée pour le mécanisme de choix d'un bassin versant de reproduction.

Dans ce cas, l'expression de la probabilité, p_i^j , d'un individu errant i de venir se reproduire dans un bassin versant j s'écrivait

$$p_i^j = \sum_{x=1}^E \frac{w_i^j}{N^x} \left(N - \sum_k w_i^k \right)^{x-1}, \quad (3.29)$$

et l'expression de la probabilité de mourir était

$$p_i^{death} = \frac{\left(N - \sum_{k=1}^N w_i^k\right)^E}{N^E}. \quad (3.30)$$

Cette règle de décision présentait deux avantages : (i) la probabilité de mourir n'était pas fixée *a priori* mais dépendait de N et de E ; (ii) l'ordre dans lequel les bassins versants étaient balayés n'avait pas d'importance. Cependant il existait des incohérences dans le raisonnement qui m'ont conduit à ne pas retenir non plus cette règle de décision.

En effet, avec cette règle de décision, dans certaines conditions, la probabilité de mourir augmente lorsqu'on ajoute des bassins versants accessibles dans le système. Considérons par exemple un cas très simple où il n'y a qu'un seul bassin accessible dans l'environnement (BV1 de poids w_i^1). La probabilité de mourir s'écrit alors $p_i^{death} = 1 - w_i^1$. Ainsi, lorsqu'on ajoute un bassin versant accessible dans le système (BV2 de poids w_i^2), que l'on conserve un nombre d'essais par individu égal à 1 (*i.e.* $E = 1$), alors la probabilité de mourir augmente $w_i^2 < w_i^1$. Ceci n'est pas acceptable. De plus, le problème persiste si on maximise la chance pour un poisson d'entrer dans un bassin versant en lui permettant d'utiliser le nombre maximum de tentatives (*i.e.* $E = 2$). En effet, si $w_i^2 < 2 - w_i^1 - (4 - 4w_i^1)^{0.5}$, alors la probabilité de mourir augmente. Cette simple démonstration peut être vérifiée dans d'autres cas ce qui affaiblit fortement cette règle de décision.

Le mécanisme de choix d'un bassin versant de reproduction dans le modèle GR3D a donc fait l'objet de réflexions préalables théoriques et la solution retenue, sans avoir l'ambition d'être la meilleure, semble néanmoins être la moins mauvaise parmi les différentes options envisagées.

4 Discussion sur l'applicabilité de la version actuelle du modèle GR3D aux espèces thalassotoques

Pour décrire les principes de construction et les processus du modèle GR3D, je me suis placé dans le cas d'une espèce potamotoque. De plus, les deux cas d'application de cette thèse traitent d'une espèce potamotoque. Cependant, j'ai cherché à construire un modèle générique qui à court terme devra être appliqué au cas d'une espèce thalassotoque. Par conséquent, je reviens ici sur l'applicabilité des différents processus au cas d'une espèce thalassotoque.

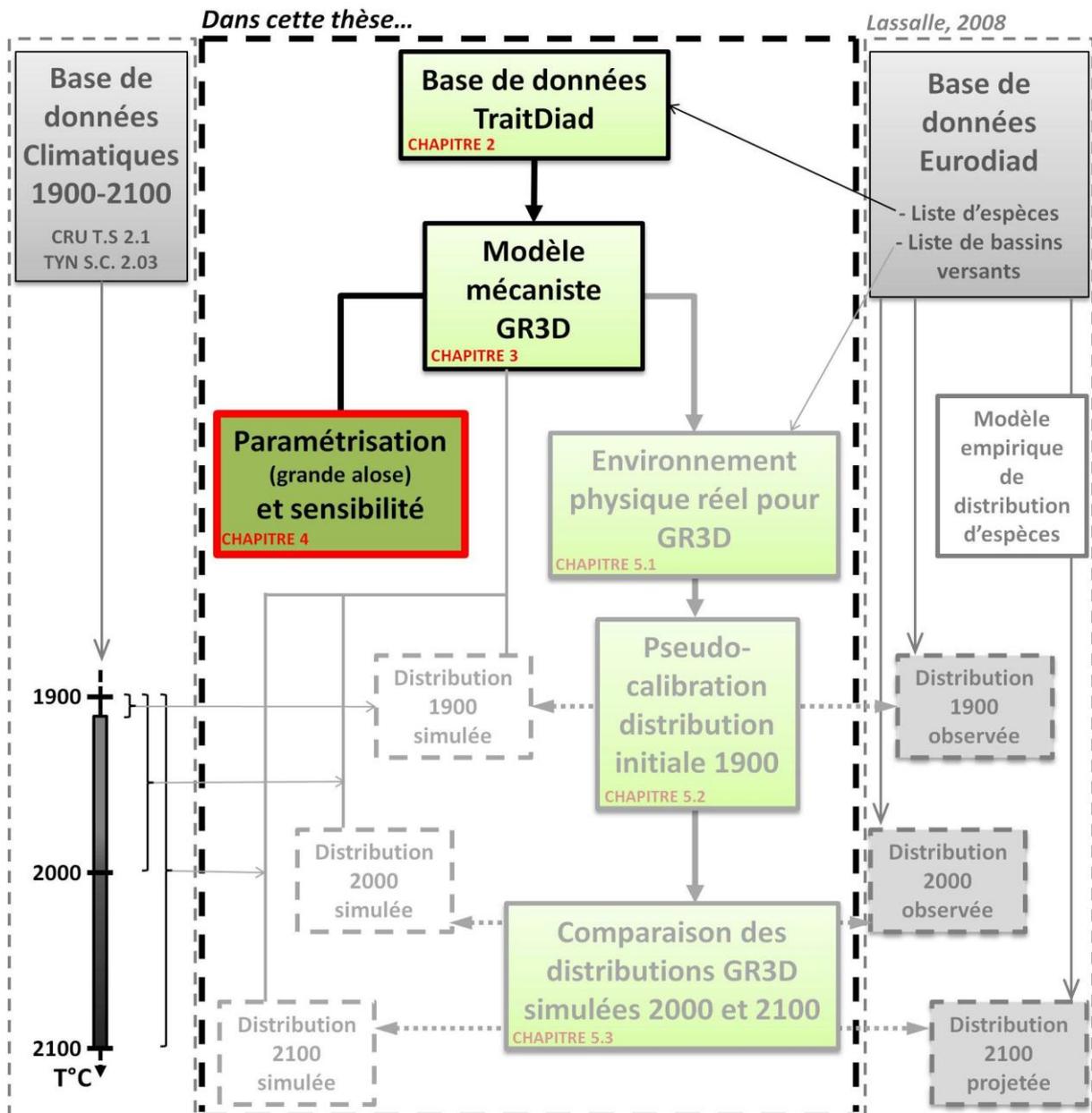
Certains processus tels que les processus de survie, croissance et maturation devraient pouvoir facilement être adaptables à une espèce thalassotoque compte tenu de leur relative simplicité actuelle. Concernant le processus de dispersion, dans le cas d'une espèce thalassotoque, il ne mettra plus en jeu une « dispersion pré-reproduction » des géniteurs avant d'effectuer leur migration de montaison mais une « dispersion natale » des juvéniles avant d'effectuer cette même migration (cf. Figure 3.1). Néanmoins, les enjeux resteront les

mêmes et consisteront à déterminer vers quels bassins versants se dirigeront les juvéniles. Si la phase d'émigration ne fera plus intervenir une probabilité de homing, elle pourra tout de même être définie par une probabilité d'émigration spécifique, représentant un paramètre du modèle (*i.e.* remplaçant la probabilité de homing des espèces potamotoques). Concernant la phase de mouvement et la phase d'installation du processus de dispersion, elles n'auront pas besoin d'être modifiées. Ce processus semble donc parfaitement applicable au cas d'une espèce thalassotoque. Une difficulté pourra en revanche intervenir dans le processus de dévalaison des géniteurs pour déterminer leur zone de reproduction car j'ai fait le choix de modélisation de ne pas représenter de processus de dispersion suivant la migration de dévalaison des individus. Or, c'est précisément à ce moment-là qu'intervient le processus de homing/straying des espèces thalassotoques. Un ajustement sera donc nécessaire pour prendre en compte ce processus.

Enfin, la principale difficulté concernera probablement le processus de reproduction. Maintenir une dynamique dépendante et un effet de la température sur la mortalité non-densité-dépendante du recrutement semble pertinent. En revanche, définir la surface d'une zone de reproduction en mer et son effet sur la mortalité densité-dépendante du recrutement et l'effet dépendant pourra s'avérer difficile, voire dénué de sens. L'ajustement de ce processus à une espèce thalassotoque devra donc faire l'objet de réflexions plus avancées. Une possibilité pourrait être de considérer la productivité des zones de vie en mer et de faire intervenir cette productivité sur la mortalité densité-dépendante du recrutement. Cependant la productivité d'un milieu étant souvent liée à sa température, cette variable pourrait directement intervenir en tant que telle sur la mortalité densité-dépendante du recrutement. Les réflexions portant sur la dynamique dépendante en milieu marin devront être poursuivies.

Le modèle GR3D est donc un modèle mécaniste individu-centré intégrant un processus original de dispersion des poissons migrateurs amphihalins. Ce modèle prend par ailleurs en compte la dynamique de population globale de ces espèces ainsi que l'effet de la température directement dans quelques processus clés de leur cycle de vie (croissance, survie, reproduction). Comme souvent dans les modèles mécanistes, le modèle GR3D est un modèle complexe comprenant un grand nombre de paramètres. Par conséquent, la phase de paramétrisation du modèle va être délicate et l'existence d'un nombre important de paramètres incertains justifient la réalisation d'une analyse de sensibilité globale du modèle.

CHAPITRE IV – PARAMETRISATION ET SENSIBILITE DU MODELE GR3D POUR LE CAS DE LA GRANDE ALOSE



Si la complexité est une caractéristique essentielle des modèles individu-centrés et peut conduire à des propriétés émergentes³, ces modèles apparaissent souvent surparamétrés comparativement à des modèles statistiques beaucoup plus parcimonieux. Ainsi, dans ce chapitre, il s'agit de présenter une première exploration du modèle GR3D qui vise à en améliorer la connaissance et la maîtrise. Dans une première partie, je discuterai de la nécessité de l'exploration des modèles complexes et identifierai les méthodes d'analyse et d'exploration à disposition. Puis, pour mener l'exploration du modèle GR3D, je présenterai le choix d'une espèce « support », la grande alose, dont l'étude de la dynamique de population dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne a fait l'objet d'une publication parue dans l'ICES journal of marine science (Rougier et al., 2012). Puis, je présenterai le cas d'application choisi pour réaliser une première exploration de GR3D au travers d'une analyse de sensibilité. Cette exploration ayant également fait l'objet d'une publication récemment soumise et acceptée (sous réserve de modifications mineures) dans la revue « Ecological Modelling », la troisième partie de ce chapitre sera structurée autour de cette dernière.

1 L'exploration et l'analyse des modèles complexes

1.1 Pourquoi explorer un modèle ?

En 1987, le statisticien anglais Georges Edward Pelham Box déclarait « Essentially, all models are wrong, but some are useful » (Box and Draper, 1987). Cette citation devenue célèbre rappelle qu'en modélisation, l'un des premiers principes est de ne jamais oublier qu'un modèle, aussi complexe soit-il, sera toujours faux. Un modèle ne reste en effet qu'une tentative de représentation d'un système réel, ou encore une approximation de la réalité. Dans sa deuxième partie, cette citation insiste cependant sur le fait que les modèles peuvent être des outils utiles, soit au progrès de la connaissance, soit pour orienter et recommander des actions comme la définition de mesures de gestion. Pour apprécier l'utilité de son modèle, un modélisateur doit avant tout l'explorer et apprendre à le connaître pour pouvoir ensuite l'employer avec vigilance et précaution, en ayant conscience de ses faiblesses et de ses limites. L'exploration d'un modèle peut consister à vérifier qu'un modèle reproduit « correctement » une vision de la réalité, à chercher quelles combinaisons de valeurs de paramètres permettent de reproduire au mieux cette réalité ou enfin à identifier les facteurs les plus influents sur une variable de sortie du modèle. C'est une étape indispensable afin de pouvoir en valider qualitativement les résultats, inférer de nouvelles connaissances ou évaluer l'impact précis d'une action sur le système

Dans des domaines tels que la biologie, l'écologie ou encore l'halieutique, les modèles développés constituent des outils importants d'aide à la décision et représentent des systèmes parfois très complexes. Dans son modèle, un modélisateur introduit souvent une

³ Une propriété émergente est une propriété d'un système non directement déductible des propriétés de ses parties isolées (Coquillard and Hill, 1996 ; Frontier et al. 2004).

synthèse de connaissances fines des processus en jeu, en couplant des ensembles de sous-modèles représentant des processus plus ou moins bien étudiés et dont le degré de connaissance des paramètres varie fortement. Par ailleurs, ces assemblages peuvent couvrir des niveaux d'organisation du vivant différents, des échelles spatio-temporelles variées et des informations hétérogènes. Ainsi, des incertitudes peuvent se retrouver à plusieurs niveaux : dans la structure du modèle (échelle, chronologie...), dans les processus (par exemple un manque de connaissance dans la biologie...), dans la valeur des paramètres (erreurs d'estimation, d'observation...) et dans les variables d'entrée (initiales, forçantes...) (Faivre et al., 2013). Au final, les modèles développés peuvent être assimilés à une boîte noire pouvant associer des entrées et des sorties sans qu'il soit possible de s'en faire une représentation globale.

Il existe une grande diversité de modèles mais tous sont composés des quatre mêmes éléments : des variables d'entrée, des variables de sortie, des valeurs de paramètres et des équations (Makowski, 2013). Ainsi, si l'on pose x le vecteur incluant l'ensemble des k facteurs (paramètres et variables d'entrée) incertains d'un modèle, $x=(x_1, \dots, x_k)$, et $G(x)$ le vecteur des variables de sortie du modèle obtenu pour une valeur de x donnée, explorer le modèle consiste à étudier le comportement de G en fonction de x . N'importe quel modèle peut donc en théorie être étudié de façon mathématique (table de variation, points singuliers, optimum, etc.). Cependant, la complexité des modèles rend très souvent difficile voire impossible leurs explorations analytiques du fait d'une absence de compétences du modélisateur ou d'une absence d'outils mathématique à disposition (Ginot et al., 2006). Le seul moyen d'appréhender les propriétés mathématiques de tels modèles, notamment leurs sensibilité et incertitude, est de procéder à une exploration numérique par simulations. Plusieurs méthodes statistiques à disposition des utilisateurs existent (cf. les ouvrages de Kleijnen (1987), Banks (1998), Saltelli *et al.* (2000) et Santner *et al.* (2003)). Parmi celles-ci, les méthodes d'analyse d'incertitude et de sensibilité sont reconnues comme des outils puissants pour décrire l'incertitude dans les sorties d'un modèle et hiérarchiser l'importance des différents éléments incertains (Makowski, 2013). Elles permettent de répondre à des questions différentes et complémentaires de façon à appréhender un modèle complexe dans sa globalité. Ces méthodes ont récemment fait l'objet d'une synthèse (Faivre et al., 2013) publiée par des chercheurs du réseau MEXICO⁴ (pour Méthodes d'EXploration Informatique de modèles Complexes ; <http://reseau-mexico.fr/>). En quelques mots, l'analyse d'incertitude est décrite comme une méthode permettant d'évaluer le niveau d'incertitude des sorties du modèle ($G(x)$) induite par l'incertitude des variables et paramètres d'entrée incertains (x) (Monod et al., 2006). Elle fournit donc au modélisateur des informations sur l'incertitude associée aux prédictions de son modèle. Dans le cas du modèle GR3D qui est encore un modèle inexploré, le premier cas d'exploration (cf. § 3) porte sur un cas d'étude virtuel. Par conséquent, j'ai choisi de réserver l'analyse

⁴ Réseau français scientifique pluri-organisme (INRA, Ifremer, Irstea, Cirad, Université du littoral) créé en 2006 et ayant pour objectif d'apporter des réponses et des règles d'analyse aux biologistes-modélisateurs pour les guider dans une exploration raisonnée du comportement de leurs modèles

d'incertitude à des cas d'études ultérieurs plus concrets et je privilégie dans ce travail l'analyse de sensibilité du modèle GR3D. Je présenterai les principes de base d'une analyse de sensibilité dans la partie suivante.

1.2 Principes de base de l'analyse de sensibilité

Une analyse de sensibilité a pour but de mesurer la façon dont une sortie de modèle réagit aux variations de valeurs des paramètres et variables d'entrée. Il s'agit d'une méthode importante pour le contrôle de la qualité d'un modèle donné, ainsi que d'un outil puissant pour contrôler la robustesse et la fiabilité de son analyse (Saltelli, 2000). En d'autres termes, elle permet au modélisateur d'identifier les paramètres et les variables d'entrée (x_1, \dots, x_K) qui ont une forte influence sur les sorties du modèle et, inversement. Les résultats d'une analyse de sensibilité peuvent ainsi aider le modélisateur à identifier les facteurs qu'il serait utile de connaître de manière plus précise (Makowski, 2013). Pour cela, une exploration numérique par simulation est très souvent privilégiée. Les facteurs influant les sorties du modèle peuvent être échantillonnés soit de façon aléatoire, soit de façon déterministe, mais dans tous les cas, les sorties du modèle font ensuite l'objet d'une analyse statistique.

1.2.1 Analyse de sensibilité locale versus globale

Tous les auteurs s'accordent sur le fait que la sensibilité d'un modèle est un concept simple qui reste néanmoins difficile à traiter (Ginot et al., 2006; Faivre et al., 2013). En effet, pour la plupart des modèles, et plus particulièrement pour ceux qui ne sont pas linéaires, la sensibilité de la sortie d'un modèle à un paramètre donné peut dépendre de la valeur de ce paramètre, de la valeur des autres paramètres, du temps et de la sortie même du modèle considérée.

Les méthodes d'analyse de sensibilité dite locale sont utiles pour comprendre le fonctionnement d'un modèle « autour » de certaines valeurs de paramètres et variables d'entrée mais ne permettent pas d'étudier les effets de facteurs incertains lorsque ces facteurs peuvent varier sur un domaine d'incertitude important (Makowski, 2013). Bien que de nombreux modélisateurs restent satisfaits d'analyses de sensibilité locale de type « un facteur à la fois » (ou OAT « *One factor At a Time* ») (Brooks et al., 2001; Esprey et al., 2004), et que cette méthode d'analyse soit l'une des plus utilisées dans la littérature, elle a récemment été critiquée par Saltelli & Annoni (2010). Ces auteurs considèrent que de telles analyses de sensibilité ne doivent, en théorie, pas être utilisées pour juger de la robustesse et de l'inférence d'un modèle tant que sa linéarité et son additivité n'ont pas été mises en évidence. En effet, en utilisant ce type d'analyse de sensibilité, un modélisateur modifie la valeur d'un facteur à la fois par rapport à sa valeur nominale et s'intéresse à l'effet de ce changement sur une sortie du modèle. Parallèlement, la valeur des autres paramètres incertains est maintenue à leur valeur nominale ou leur meilleure valeur estimée. Par

conséquent, un premier inconvénient est que tous les facteurs considérés sont supposés indépendants les uns des autres. Ce type d'analyse de sensibilité ne permet donc pas de détecter l'effet éventuel d'interactions entre les différents facteurs sur les sorties du modèle car pour cela il serait nécessaire de modifier simultanément la valeur de plusieurs paramètres. De plus, une analyse de sensibilité de type OAT ne réalise qu'une partie réduite et non uniforme de l'espace des combinaisons de facteurs possibles. Ainsi, en projetant ces réalisations dans la distribution réelle des combinaisons de facteurs, Saltelli & Annoni (2010) ont apporté une preuve géométrique de l'inefficacité de ce type d'analyse de sensibilité pour explorer un modèle.

Ainsi, un nombre croissant de modélisateurs se tournent vers des méthodes d'analyse globale qui permettent d'explorer l'ensemble de l'espace des paramètres et de quantifier les interactions entre les paramètres (Salvador et al., 2001; Fieberg and Jenkins, 2005; Lehuta et al., 2010). Les analyses de sensibilité globales (Saltelli et al., 2000), désormais bien connues, permettent ainsi de contribuer à la compréhension et à l'exploration de modèles complexes dans leur globalité. Ces méthodes, en faisant varier simultanément l'ensemble des paramètres incertains, permettent de déterminer les variables d'entrée du modèle qui influent le plus sur les sorties du modèle, celles qui n'ont pas d'influence et celles qui interagissent au sein du modèle. L'intérêt indéniable est de permettre à un modélisateur de simplifier son modèle, de mieux l'appréhender, voire de le valider. En outre, certains auteurs soulignent l'intérêt de parfois compléter des analyses globales par des analyses locales qui peuvent fournir des informations complémentaires, en particulier l'évolution au cours des simulations de la sensibilité d'une sortie de modèle par rapport à un paramètre (Ginot et al., 2006).

1.2.2 Le calcul d'indice de sensibilité

Les analyses de sensibilité globale permettent de calculer des indices de sensibilité pour plusieurs facteurs incertains relativement à une sortie du modèle ; une valeur élevée d'indice indiquant une forte influence du facteur sur la sortie, et inversement. L'influence des différents facteurs peut ainsi être hiérarchisée (Makowski, 2013). Pour les modèles complexes dans lesquels les facteurs peuvent agir de manière non indépendante, il est recommandé d'utiliser des indices de sensibilité basés sur une décomposition de la variance de la variable de sortie. Deux indices de ce type sont le plus souvent privilégiés : l'indice de sensibilité principale (*SI*) et l'indice de sensibilité totale (*TSI*) (Saltelli et al., 2000; Monod et al., 2006; Saltelli et al., 2008). Ils sont définis pour une variable de sortie y donnée, par :

$$SI(x_i) = \frac{Var[E(y|x_i)]}{Var(y)}, \quad (4.1)$$

$$TSI(x_i) = \frac{E[Var(y|x_j, j \neq i)]}{Var(y)}. \quad (4.2)$$

Dans les deux cas, $Var(y)$ mesure la variance totale de la sortie y du modèle lorsque tous les facteurs incertains varient sur leur domaine d'incertitude. L'indice SI mesure l'importance de la variance de l'espérance de y conditionnellement au facteur x_i alors que l'indice TSI mesure l'espérance de la variance de y sur les facteurs incertains autres que x_i . Ce dernier correspond donc à une mesure de l'effet principal de x_i plus l'effet des interactions de ce facteur avec les autres facteurs incertains. Les deux indices sont compris entre 0 et 1 mais l'indice TSI est supérieur à l'indice SI car il inclut l'effet des interactions. Des valeurs d'indice élevées indiquent en pratique qu'il est nécessaire de réduire l'incertitude du facteur x_i concerné (Makowski, 2013).

1.2.3 Les principales étapes d'une analyse de sensibilité

La réalisation d'une analyse de sensibilité d'un modèle doit avant tout prendre en compte le temps dont dispose le modélisateur. Ainsi, si la réalisation d'une simulation prend en moyenne d unités de temps et que le modélisateur dispose d'un budget de D unités de temps, il ne sera en théorie pas possible de réaliser plus de D/d simulations au cours de l'analyse. Ceci étant dit, une analyse de sensibilité requiert nécessairement la réalisation des quatre étapes suivantes :

- (1) la définition des gammes de valeurs possibles (bornes minimales et maximales) ou des distributions des facteurs incertains,
- (2) l'utilisation d'un plan d'expérimentation (complet versus fractionnaire) pour générer les valeurs des facteurs incertains qui seront utilisées dans les simulations,
- (3) le choix des variables de sortie à considérer,
- (4) le choix d'une méthode statistique pour analyser les sorties du modèle et calculer des indices de sensibilité.

Plusieurs méthodes existent pour la réalisation des étapes 2 et 4 et sont rigoureusement détaillées dans Faivre *et al.* (2013). Le choix des méthodes à utiliser dépend principalement du nombre de simulations à réaliser, du nombre de facteurs incertains et du type de facteurs incertains (continu ou discret).

Pour mener une première analyse de sensibilité globale du modèle GR3D, j'ai volontairement défini un cas d'application simplifié afin que les résultats restent accessibles et compréhensibles. Ce cas d'application met en jeu la dynamique de population d'une espèce migratrice amphihaline potamotoque, la grande alose. Dans la partie suivante, je présenterai cette espèce ainsi qu'une étude de sa dynamique de population dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne dont les résultats ont fourni des éléments pertinents pour paramétrer le modèle GR3D pour cette espèce.

2 La grande alose comme espèce support du premier cas d'application

2.1 Présentation de l'espèce

La grande alose *Alosa alosa* est un poisson téléostéen appartenant au genre *Alosa* de la famille des clupéidés (Baglinière, 2000) dont la biologie, l'écologie et la dynamique de population sont aujourd'hui bien connues. Comme l'illustre la Figure 4.1, cette espèce migratrice amphihaline potamotoque possède une phase de croissance en mer pélagique à la suite de laquelle les individus matures sexuellement (géniteurs) effectuent une migration en rivière (montaison) pour venir frayer, et meurent quasi-systématiquement à la suite de la reproduction. L'itéroparité est un phénomène rare chez cette espèce (Bagliniere and Elie, 2000).

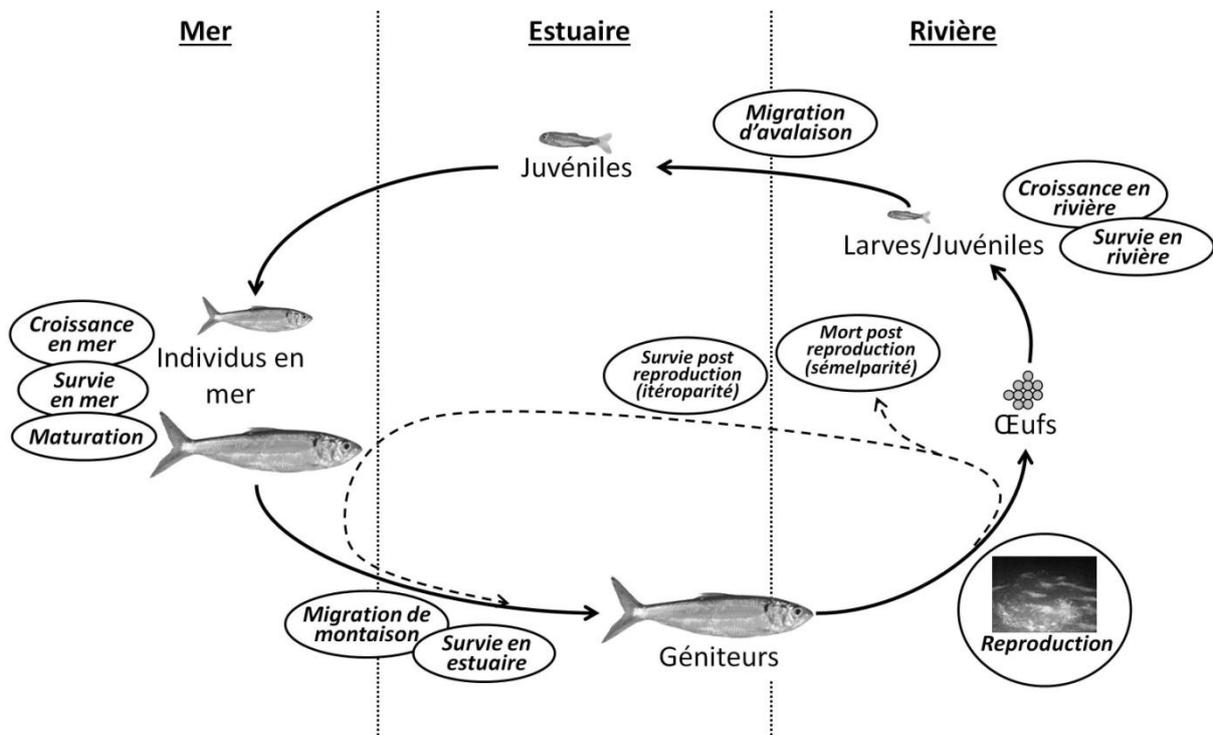


Figure 4.1 Cycle de vie de la grande alose *Alosa alosa*.

Plusieurs études (voir par exemple Lambert *et al.* (2001), Lassalle *et al.* (2008c)) et quelques travaux de synthèse au sujet de l'écobiologie et de la variabilité des populations d'aloses (Bagliniere and Elie, 2000; Aprahamian et al., 2002; Baglinière et al., 2003) ont mis en évidence la présence d'une variabilité inter et intra-populationnelle chez cette espèce notamment sur des traits d'histoire de vie tels que l'âge et la taille à maturité. De plus, au sein de l'unité de recherche « Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux » d'Irstea Bordeaux, cette espèce a historiquement fait l'objet de plusieurs travaux de recherches. Un travail de thèse (Lochet, 2006) a ainsi permis d'améliorer les connaissances concernant les jeunes stades de vie de grande alose et le timing de dévalaison des juvéniles en utilisant des

approches d'analyse microchimique rétrospectives (Lochet et al., 2008; Lochet et al., 2009). Sur les mêmes stades de vie, des travaux expérimentaux ont permis d'apporter des informations sur la sensibilité à la température des œufs et larves de grande alose en termes de survie (Charles and Jatteau, 2010). Une étude actuellement en cours basée sur l'étude de la microchimie des otolithes et menée sur plusieurs populations de grande alose de la façade atlantique devrait fournir des informations précieuses concernant le homing de cette espèce et compléter ainsi des travaux précédemment menés à l'échelle du bassin Gironde-Garonne-Dordogne (Tomas et al., 2005). Un travail de thèse avait déjà eu pour objet la modélisation de la dynamique de la population présente dans ce même bassin versant (Martin Vandembulcke, 1999). Des modèles empiriques de distribution d'espèces ont également permis de disposer de la distribution de cette espèce en 1900 et en 2000 et de projeter sa distribution potentielle en 2100 selon différents scénarios climatiques (Lassalle, 2008) permettant ainsi d'envisager des comparaisons entre des résultats issus de ces modèles empiriques et des résultats provenant du modèle GR3D (cf. Chapitre V).

La grande alose est donc une espèce bien étudiée pour laquelle il semble possible de paramétrer convenablement le modèle GR3D. De plus, dans le bassin de la Gironde, cette espèce fait l'objet de différents suivis depuis plus de 30 ans permettant d'estimer des indices d'abondance du stock de géniteurs et des juvéniles en estuaire. Ainsi, pour compléter les connaissances autour de la dynamique de population de cette espèce, j'ai exploité ces données de manière à pouvoir estimer des valeurs de coefficient de mortalité et des paramètres liés au processus de reproduction. Cette étude a fait l'objet d'une publication dont l'objectif principal était d'identifier l'origine de l'effondrement de cette population constaté depuis le début des années 2000.

2.2 L'article sur la dynamique de population de la grande alose dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne

2.2.1 Le résumé en français

A la fin du vingtième siècle, la population de grande alose de Gironde était la plus abondante d'Europe. Cependant, depuis le début des années 2000, les captures ont fortement diminué au point d'instaurer un moratoire sur la pêche en 2008. La détérioration du statut de ce stock a été confirmée par trois indices d'abondance indépendants : l'abondance du recrutement, le nombre de géniteurs effectif (*i.e.* se reproduisant effectivement) et le nombre de géniteurs potentiel (*i.e.* nombre de géniteurs effectif auxquels sont ajoutés les géniteurs capturés par la pêcherie). Trois hypothèses ont été émises pour expliquer le crash de cette population : (i) un changement environnemental majeur à l'échelle du bassin versant en eau douce ou en estuaire ; (ii) une augmentation de la mortalité en mer ou en estuaire ; et (iii) la présence d'un effet Allee dans la dynamique de cette population. Des changements dans les débits, la température et la qualité de l'eau sur

la période étudiée n'ont pas pu être mis en évidence mais une telle origine du crash ne peut cependant pas être totalement exclue. Les taux de mortalité instantanés en mer (moyen : $0,7 \text{ an}^{-1}$, écart type : $0,1 \text{ an}^{-1}$) et en estuaire (moyen : $2,6 \text{ an}^{-1}$, écart type : $0,1 \text{ an}^{-1}$) n'ont pas montré de tendance sur la période 1991-2003. Cependant, les mortalités élevées en estuaires des dernières années combinées à la présence d'un effet Allee démographique dans la dynamique de reproduction permettent de fournir une hypothèse plausible au crash de cette population et pourraient empêcher la reconstitution du stock actuellement sous moratoire. Cette conclusion reste cependant hypothétique étant donné qu'il n'a pas été possible de mettre en évidence des mécanismes densité-dépendants nécessairement associés à un effet Allee démographique.

2.2.2 L'article au format de la revue ICES journal of marine science

Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect?

Thibaud Rougier^{1*}, Patrick Lambert¹, Hilaire Drouineau¹, Michel Girardin¹, Gérard Castelnaud¹, Laurent Carry², Miran Aprahamian³, Etienne Rivot⁴, and Eric Rochard¹

¹*Irstea, UR EPBX Ecosystèmes estuariens et poissons migrateurs amphihalins, 50 avenue de Verdun, F-33612 Gazinet Cestas, France*

²*Association MIGADO, 18 Ter rue de la Garonne, BP 95, 47520 Le Passage, France*

³*Environment Agency, Richard Fairclough House, Knutsford Road, Warrington WA4 1HT, UK*

⁴*Agrocampus Ouest, Laboratoire écologie halieutique, 65 rue de Saint Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France*

*Corresponding Author: tel: +335 57 89 27 07; fax: +335 57 89 08 01; e-mail: thibaud.rougier@irstea.fr

Rougier, T., Lambert, P., Drouineau, H., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., Aprahamian, M., Rivot, E., and Rochard, E. 2012. Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? – ICES Journal of Marine Science, 69: 1802–1811.

Received 21 March 2012; accepted 26 July 2012.

At the end of the 20th century the allis shad population in the Gironde was the largest in Europe. During the first decade of the 21st century, catches declined dramatically by two orders of magnitude, and a fishery moratorium was implemented in 2008. This deterioration in the status of the stock was confirmed by three independent assessments (abundance of juveniles and of potential and effective spawners). Three hypotheses on the cause of the collapse were examined: (i) an environmental change in freshwater and/or in the estuary; (ii) an increase in marine and/or estuarine mortality; and (iii) the presence of an Allee effect. Changes in flow, temperature, and water quality over the period were inconclusive, but remain a possible causative factor. The instantaneous rate of marine (mean: 0.7 year⁻¹, s.e. 0.1 year⁻¹) and estuarine (mean: 2.6 year⁻¹, s.e. 0.1 year⁻¹) mortalities showed no trend between 1991 and 2003. Nevertheless, the past high estuarine (fishing) mortalities combined with a demographic Allee effect in the reproduction dynamics could explain the population collapse and hamper the stock recovery under the moratorium. This conclusion is, however, tentative as it was not possible to prove the presence of the density-dependent mechanism associated with the demographic Allee effect.

Keywords: Allee effect, allis shad, depensation, Gironde estuary, mortality, population dynamics, spawner–recruitment relationship.

Introduction

Allis shad (*Alosa alosa* L.) is an anadromous clupeid spawning in the higher middle watercourse of rivers. Fish migrate to sea during their first year, where they grow and return to freshwater to spawn at between 3 and 6 years for males and approximately a year later for females (Baglinière *et al.*, 2003).

Allis shad is included in appendix III of the Bern Convention (Ministère des affaires étrangères, 1990) and in Appendix II and V of the European Community Habitats Fauna and Flora Directive (CEE, 1992). Allis shad is classified as ‘least concern’ on the red list of the International Union for the Conservation of Nature (Freyhof and Kottelat, 2008), but was classified as

‘vulnerable’ by the French committee of the IUCN in 2010 (IUCN-France, MNHM, SFI, and ONEMA, 2010). Despite these protective measures, it appears to have been in serious decline for a number of years (Limburg and Waldman, 2009). Its distribution area (originally along the Atlantic coast from Norway to Morocco) has decreased considerably since the middle of the 20th century (Figure 1a) because of overfishing, dam construction, water quality degradation, and deterioration in spawning grounds (Baglinière, 2000; De Groot, 2002; Limburg and Waldman, 2009). Currently, populations of *A. alosa* exist along the northeastern Atlantic coasts in some large rivers of France (Loire, Gironde–Garonne–Dordogne, and Adour) and Portugal (Minho and Lima).

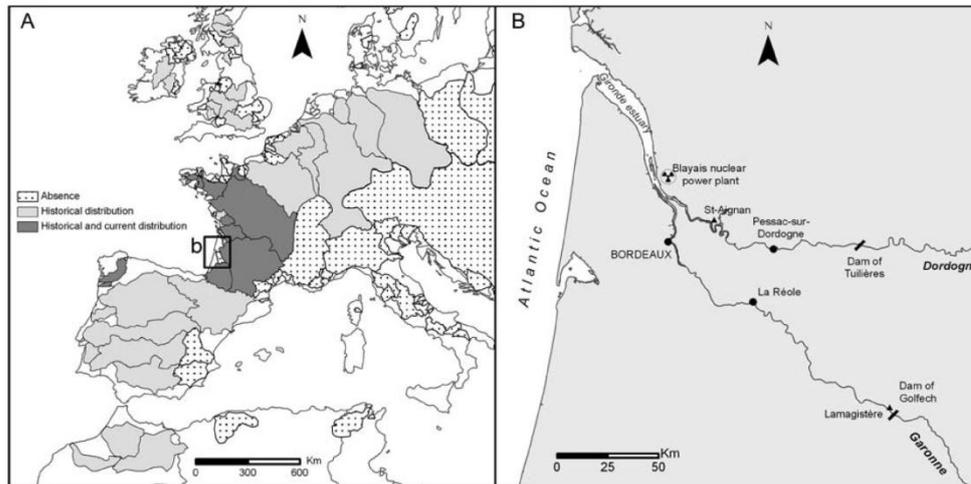


Figure 1. (a) Historical and current distribution of self-sustaining allis shad populations (G. Lassalle, database established by Irstea for the European Environment Agency). The rectangle represents the study area developed in b. (b) Downstream part of the Gironde basin.

Throughout its geographical range, allis shad is harvested by commercial and recreational fisheries in the estuaries and lower sections of rivers during the reproduction migration from marine feeding areas to freshwater spawning grounds (Baglinière *et al.*, 2003). In France, between 1989 and 1997, allis shad landings represented 33.1% of the total diadromous fish production, with an average annual value of €1.3 million (Castelnaud *et al.*, 2001). In 1997, ~20% of the commercial fishers were recorded as fishing for allis shad (Castelnaud *et al.*, 2001), but by 2003 Baglinière *et al.* (2003) indicated that the economic value of allis shad had seriously declined as a result of the elimination or decline of stocks. Today, this species has only local economic importance.

The biology and ecology of allis shad populations have received a great deal of attention in the last 30 years (Ménnesson-Boisneau and Boisneau, 1990; Prouzet *et al.*, 1994; Cassou-Leins *et al.*, 2000; Taverny *et al.*, 2000; Véron *et al.*, 2001; Aprahamian *et al.*, 2002; Acolas *et al.*, 2004, 2006; Lochet *et al.*, 2009). Nevertheless few studies have dealt with the population dynamics of this species (Martin Vandembulcke, 1999; Lambert *et al.*, 2001).

Until the end of the 20th century, the Gironde population was the largest allis shad population in Europe (Baglinière, 2000) and was still considered as a reference population (Martin Vandembulcke, 1999). A dramatic drop in landings led to the Gironde Basin's diadromous fish management committee implementing a total moratorium in 2008. This rapid decline in shad populations is not an isolated case and has been observed previously in other river basins (Table 1). The moratorium in the Gironde provides the opportunity for the stock to recover, but there is a need to examine the cause(s) of the population collapse and the formulation of a recovery plan.

In this study, we explore the relationship between stock and recruitment of the Gironde allis shad population. This kind of relationship has been the subject of many studies and controversies but still remains critical for setting biological or management

reference points, especially for semelparous species such as many salmonids (Chaput *et al.*, 1998; Schnute *et al.*, 2000) or allis shad. In the last decades, several authors have dealt with various sources of uncertainty and statistical pitfalls that exist in the estimation of the stock–recruitment model parameters (Walters, 1985; Hilborn and Walters, 1992). Research has been notably hampered by temporal autocorrelation in stock–recruitment data series (Walters, 1990; Korman *et al.*, 1995; Megrey *et al.*, 2005), measurement errors in both stock and recruitment data (Ludwig and Walters, 1981; Walters and Ludwig, 1981), or high variability in spawner–recruit data (Hinrichsen, 2001).

In a stock–recruitment relationship, the Allee effect (Allee, 1931), also known in the fishery literature as the depensation in fish stock productivity (Hilborn and Walters, 1992; Myers *et al.*, 1995; Gascoigne and Lipcius, 2004), can seriously accelerate population decline and drive a population to extinction, or at least heavily hamper its recovery (Walters and Kitchell, 2001). The Allee effect corresponds to a positive relationship between fitness and population size or density (Stephens and Sutherland, 1999), leading to a drop in the productivity when the stock size decreases. It has been recognized as a key pattern in population dynamics that may lead to a rapid decline in population abundance (Courchamp *et al.*, 1999; Stephens and Sutherland, 1999; Walters and Kitchell, 2001; Chen *et al.*, 2002; Gregory *et al.*, 2010).

In this study, we explore three possible, non-exclusive causes for the collapse in the Gironde allis shad population: (i) an environmental change which could affect the reproduction success or the survival of allis shad juveniles; (ii) an increase in mortality during either the juvenile marine phase or the estuarine adult phase; or (iii) the presence of an Allee effect in the population dynamics. To test our assumptions, we (i) analysed environmental dataserries to detect whether there had been a regime shift; (ii) used juvenile and spawner abundance estimates to determine any trend in mortality rates; and (iii) used the same abundance estimates to study stock–recruitment relationships.

Table 1. Three examples of shad population decline.

Species	Location	Causes of decline mentioned	Management plan	Current situation	Reference(s)
<i>Alosa alosa</i>	Morocco	Aquatic pollution Hydroelectric impoundments Industrial installations	No	Disappearance	Sabatié and Baglinière (2001)
<i>Alosa alosa</i>	Rhine river	Overfishing Destruction of spawning habitat	No	Disappearance	De Groot (2002)
<i>Alosa sapidissima</i>	Atlantic coast of both the USA and Canada	Overfishing Excessive predation Biotic and abiotic environmental changes Loss of spawning and nursery habitat (water quality degradation, dams, and other impediments)	Multiple management plans since the 1980s including a moratorium (Maryland waters in 1980; Virginia's rivers and the Virginia portion of Chesapeake Bay in 1994)	Absence of recovery or slow recovery (depending on the basin)	Olney and Hoenig (2001), ASMFC (2007, 2010)

Material and methods
Study area

The data used in our study were collected in the Gironde estuary and in the lower part of the Garonne and Dordogne rivers (Figure 1b). The Gironde estuary is located in the southwest of France, it is 75 km in length measured from the sea to the confluence of the Garonne and the Dordogne rivers, its width varies from 2 km at the confluence of the Garonne and Dordogne to 11 km at its widest point, and it has a total surface area of 625 km² (measured at high tide). On the Garonne and on the Dordogne, the first barrier is at 270 km (Golfech dam) and at 200 km (Tuilières dam), from the sea, respectively (Figure 1b). In 1987, fish passes together with video counting equipment were installed at these two dams (Travade *et al.*, 1998).

Environmental data

Daily estimates of estuarine water temperature (°C) close to the Blayais nuclear power plant and flow (m³ s⁻¹) of the Garonne (La Réole) and Dordogne (Pessac-sur-Dordogne) (Figure 1b) were provided by EDF (Electricité De France) and the Port of Bordeaux, respectively, between 1991 and 2009. Three statistics were calculated for temperature and flow: (i) the annual mean; (ii) the summer–autumn mean (between July and December) as it corresponds to the period of outmigration of the juveniles; and (iii) the spring mean (between April and June) when the adults are migrating upriver for spawning. Annual estimates of water quality [normalized global biological index (IBGN) AFNOR (1992)] between 1989 and 2007 were provided by the Adour-Garonne water agency for two allis shad spawning areas on the Garonne (Lamagistère) and on the Dordogne (Saint Aignan) (Figure 1b). IBGN is the French standard method used in applied ecology to determine the biological quality of rivers. The index ranges between 0 and 20, with a high index value indicating good water quality. The index is based on the presence or absence of some pollution-sensitive macroinvertebrate taxa. IBGN was used as a proxy for the status and composition of the benthic macroinvertebrate community.

Ordinary least squares-based CUSUM tests (Ploberger and Krämer, 1992) were used to detect the existence of a structural change in the time-series and *F* statistics (Andrews, 1993; Andrews and Ploberger, 1994) to identify the breakpoints in the time period. The analysis was undertaken using R software (R Development Core Team, 2011) and functions ‘efp’, ‘Fstats’, and ‘breakpoints’ of the ‘strucchange’ package (Zeileis *et al.*, 2002, 2003).

Stock–recruitment data

Juvenile abundance estimate (recruitment)

The size of the juvenile population was estimated from trawl surveys carried out between 1991 and 2008 (Pronier and Rochard, 1998; Girardin and Castelnaud, 2010). The survey consisted of four transects in the upper and middle estuary. Each transect consisted of three stations sampled on a monthly basis, one station close to each bank and one in the median axis of the estuary. At each station, one sample was taken at the surface and one on the bed of the estuary. Surface hauls were carried out using two 4.0 × 1.0 m rectangular frame subconical nets, fitted on both sides of the boat. The subconical nets had a stretched mesh of 18 mm in the main section and 1 mm in the terminal section. A dragnet with a 2.0 × 1.2 m frame was used for the

Downloaded from <http://icesjms.oxfordjournals.org/> at Cemagref on October 15, 2012

benthic haul. The frame was kept 0.2 m off the bed by runners. The net meshes were identical to those used at the surface. Fish caught were preserved in buffered formalin before being identified and counted in the laboratory (Pronier and Rochard, 1998).

Juvenile density at each station was estimated monthly from the filtered volume calculated using a flowmeter placed at the entrance of each net. The estimate of the size of the juvenile population in the whole estuary was calculated according to Lambert *et al.* (2001), for each month. The first juveniles enter the estuary in July, stay no more than 2 weeks, and no juveniles remain more than 1 year in freshwater (Lochet *et al.*, 2008). Hence for each cohort y (e.g. recruited in year y), the estimate of abundance, $R(y)$, was calculated as the sum of the abundance data between July of year y and June of year $y + 1$.

Adult abundance estimates (stock)

Annual estimate of potential spawners $N_p(y)$, corresponding to the total number of allis shad that enter in the estuary for a reproduction migration (natural mortality is assumed to be insignificant compared with fishing mortality during the migration), was calculated as

$$N_p(y) = N(y) + C(y) \tag{1}$$

where $C(y)$ is an estimate of the number of adult allis shad caught and $N_e(y)$ an estimate of the number of effective spawners.

The catch $C(y)$ was estimated by annual surveys of the fishery undertaken by the French National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea) until the implementation of the moratorium in 2008 (Chanseau *et al.*, 2005; Beaulaton, 2008). $N_e(y)$ was estimated from video counts of fish migrating through Golfech and Tuilleries fish passes, and counts on spawning areas located downstream of these obstacles which were provided by the MIGADO association (Chanseau *et al.*, 2005).

Population dynamics

Simplified age structure

We developed a three-stage model based on the abundance estimates of shad juveniles in the estuary, of potential spawners, and of effective spawners, Δt_{cat} , Δt_{mar} , and Δt_{ana} , representing the duration of the juvenile catadromous migration, the duration of the shads' marine phase, and the duration of the anadromous migration of the adults, respectively.

Since Lambert *et al.* (2001) showed that >75% of adult allis shad found in the Gironde estuary were 5 years old [confirming the results of previous studies (Douchement, 1981; Taverny, 1991)], a single age at reproduction of 5 years was adopted. Following Lochet *et al.* (2008), we assumed an average age of juveniles in the estuary (at the end of the catadromous migration) of 4 months ($\Delta t_{cat} = 0.33$ year). The reproduction anadromous migration (from the estuary to the spawning areas) lasts on average 4 months (Lochet, 2006). Hence, we fixed Δt_{ana} to 0.33 year. The average marine phase was thus 4 years and 4 months ($\Delta t_{mar} = 4.33$ years) to be consistent with a 5-year lifespan.

Mortality

The annual mortality $Z_{mar}(y)$ affecting a cohort born in year y during the marine phase (and assumed to be constant throughout this phase) was calculated from the abundance of juveniles $R(y)$ and of potential spawners $N_p(y + \Delta t_{mar})$ (corresponding to the

potential spawners issued from the cohort recruited in year y):

$$Z_{mar}(y) = -\ln[N_p(y + \Delta t_{mar})/R(y)]/\Delta t_{mar} \tag{2}$$

The estuarine mortality $Z_{est}(y)$ for a cohort born in year y corresponds to the mortality during the estuarine anadromous migration. It was calculated using the abundance of potential spawners $N_p(y + \Delta t_{mar})$ and effective spawners $N_e(y + \Delta t_{mar} + \Delta t_{ana})$:

$$Z_{est}(y) = -\ln[N_e(y + \Delta t_{mar} + \Delta t_{ana})/N_p(y + \Delta t_{mar})]/\Delta t_{ana} \tag{3}$$

$Z_{mar}(y)$ and $Z_{est}(y)$ were calculated for each cohort from 1991 to 2003. Average values \bar{Z}_{mar} and \bar{Z}_{est} were then used to calculate the theoretical number of potential ($\bar{N}_p(y + \Delta t_{mar})$) and effective spawners ($\bar{N}_e(y + \Delta t_{mar} + \Delta t_{ana})$) produced by a given number of juveniles (replacement lines of potential and effective spawners; Equation (4) and Equation (5), respectively):

$$\bar{N}_p(y + \Delta t_{mar}) = R(y)e^{-\Delta t_{mar}\bar{Z}_{mar}} \tag{4}$$

$$\bar{N}_e(y + \Delta t_{mar} + \Delta t_{ana}) = R(y)e^{-\Delta t_{mar}\bar{Z}_{mar} - \Delta t_{ana}\bar{Z}_{est}} \tag{5}$$

The replacement line of effective spawner corresponds to the situation before the moratorium was implemented, while the replacement line of potential spawner corresponds to the no-harvested situation.

Reproduction

Three spawner–recruit curves in abundance were tested:

a Ricker model (Ricker, 1954)

$$R_{pred,1}(y) = \alpha_1 N_e(y) e^{-\beta_1 N_e(y)} \tag{6}$$

a Beverton–Holt model (Beverton and Holt, 1957)

$$R_{pred,2}(y) = \frac{\alpha_2 N_e(y)}{\beta_2 + N_e(y)} \tag{7}$$

and a modified Beverton–Holt model allowing for an Allee effect (Myers *et al.*, 1995; Liermann and Hilborn, 1997)

$$R_{pred,3}(y) = \frac{\alpha_3 N_e(y)^d}{\beta_3^d + N_e(y)^d} \tag{8}$$

In the Ricker expression [Equation (6)], the parameter α_1 is the slope at the origin, while $1/\beta_1$ represents the maximum recruitment level. In the two Beverton–Holt models [Equations (7) and (8)], the parameters α_2 and α_3 are the asymptote that recruitment approaches at high spawner levels, and the parameters β_2 and β_3 are the level of spawners that produce half of the asymptotic recruitments. In the modified Beverton–Holt model [Equation (8)], d is the Allee effect parameter. For $d = 1$, the model displays the normal Beverton–Holt spawner–recruit relationship. A reduced rate of recruitment at low spawner levels, or demographic Allee effect, occurs for $d > 1$. This depensation parameter d has no straightforward biological interpretation and is not a particularly good measure of the intensity of depensation (Liermann and Hilborn, 1997).

The parameters for the stock recruitment relationship were estimated using the maximum likelihood assuming a lognormal

distribution of recruitment around the mean $R_{pred,k}$ (the recruitment predictions for the corresponding model). When assuming a lognormal distribution of recruitment, maximizing the log-likelihood function is equivalent to minimizing:

$$L_k(\theta_k) = \sum_y [\ln(R_{pred,k}(y) + \lambda) - \ln(R(y))]^2, \quad (9)$$

with L_k the function to be minimized for the model k , θ_k the unknown parameters of model k ($k = 1, 2$, and 3 for Ricker, Beverton–Holt, and modified Beverton–Holt models, respectively), and λ , a constant that was required to avoid convergence problems, fixed to 2.9×10^4 (around half of the observed minimum recruitment value). The minimization was carried out using the ‘optim’ function provided by R software (R Development Core Team, 2011).

The lognormality of process errors has been justified on theoretical grounds (Peterman, 1981; Hilborn and Walters, 1992; Shelton, 1992) and has been shown to be consistent with observed data for salmonids (Bradford, 1995). We deliberately ignored interannual dependence in random noise to simplify the problem formulation (graphical analysis of the model residuals and the first-order autocorrelation coefficient estimation were carried out to check this assumption). The correlation between model residuals and environmental dataseries was checked using Spearman correlation tests.

Standard errors and subsequent confidence intervals were estimated by inverting the Hessian matrix at the optimum.

To compare the model performances, we used the Akaike Information Criterion with small sample bias adjustment (AIC_c) (Burnham and Anderson, 2002) which is more appropriate for small datasets than the traditional Akaike Information Criterion (Akaike, 1981).

Results

Environmental data

Despite interannual fluctuations, flow and temperature between 1991 and 2009 did not show any significant regime shift during the period either for the annual statistic (Figure 2a and b, Table 2) or for the spring and summer–autumn statistics (Table 2). In contrast, ordinary least squares-based CUSUM tests were significant for the IBGN at the two spawning sites, with a structural change in 1995 and 1998 for Lamagistère and Saint Aignan, respectively (Table 2), showing an improvement of water quality for the two sites until 1995 and 1998 and then stabilization (Figure 2c).

Abundance estimates

There was a strong decline in juvenile abundance during the period analysed, with particularly low levels of recruitment (R) from 2003 onward (Figure 3, Table 3). Estimates of both potential spawners (N_p) and effective spawners (N_e) showed a similar decline of >98% when compared with the middle of the 1990s (Figure 3, Table 3).

Mortality

Estimated marine and estuarine mortality rates [mean values: \bar{Z}_{mar} , 0.7 year^{-1} (s.e. 0.1) and \bar{Z}_{est} , 2.6 year^{-1} (s.e. 0.1)] (Figure 4, Table 4) have shown interannual fluctuations, but no trend was detected during the period analysed (cohort 1991–2003). These average values were used to provide an indicative

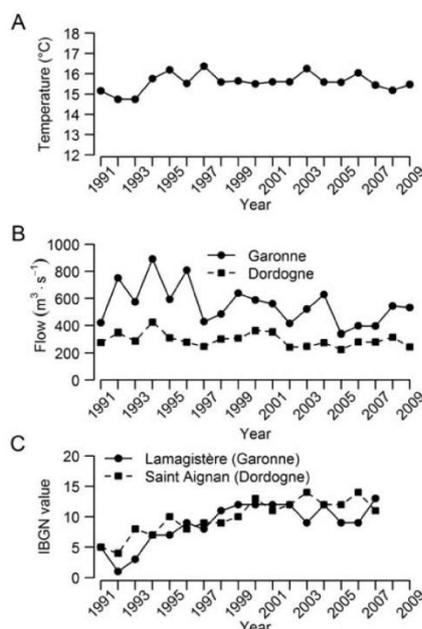


Figure 2. (a) Trend in the mean annual estuarine temperature, 1991–2009. (b) Trend in the mean annual flow in the Garonne and Dordogne, 1991–2009. (c) Trend in the IBGN index (normalized global biological index) at Lamagistère (Garonne) and Saint Aignan (Dordogne) spawning areas, 1991–2007.

Table 2. P -values of ordinary least squares-based CUSUM tests for environmental data for the period between 1991 and 2009.

	Annual mean (January– December)	Spring mean (April– June)	Summer– autumn mean (July–December)
Temperature	0.184	0.197	0.633
Garonne Flow	0.165	0.901	0.115
Dordogne Flow	0.135	0.768	0.0830
IBGN Lamagistère	0.00438* (1995)	–	–
IBGN Saint Aignan	0.00410* (1998)	–	–

Significance ($\alpha = 0.05$) is denoted by an asterisk, and the regime shift is denoted by the year in parentheses.

estimate for the \bar{N}_p (no-harvested situation) and \bar{N}_e (before moratorium implementation) replacement line in the stock–recruitment relationship (Figure 5).

Stock–recruitment

According to the AIC_c values, the Ricker model [Equation (6); $AIC_c = 194.1$], the classic Beverton–Holt model [Equation (7); $AIC_c = 194.1$], and the modified Beverton–Holt model [Equation (8); $AIC_c = 194.5$] have a very similar performance (Table 5). However, the classic Beverton–Holt and the Ricker model were not reliable because of an unlikely high estimate of

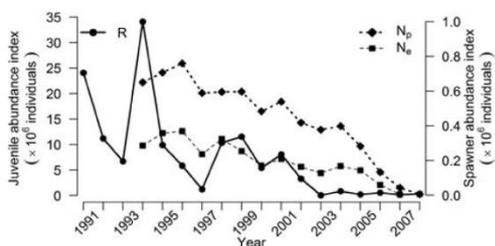


Figure 3. Abundance estimates of juveniles (left y-axis; R) and of potential and effective spawners (right y-axis; N_p and N_e , respectively), 1991–2008.

Table 3. Abundance estimates for juveniles (R), and effective (N_e) and potential (N_p) spawners.

Year	R (individuals)	N_e (individuals)	N_p (individuals)
1991	24 073 958	NA	NA
1992	11 217 243	NA	NA
1993	6 728 047	NA	NA
1994	34 120 025	285 918	650 610
1995	9 900 524	357 441	707 070
1996	5 849 145	369 053	759 858
1997	1 235 357	236 733	588 586
1998	10 345 208	323 647	594 676
1999	11 559 592	254 022	596 496
2000	5 400 373	170 777	483 092
2001	8 069 673	208 840	539 305
2002	3 294 436	163 593	418 306
2003	51 297	127 175	377 461
2004	842 125	168 051	398 406
2005	208 224	143 742	282 969
2006	564 378	59 054	133 578
2007	169 394	5619	42 862
2008	308 280	6429	6429

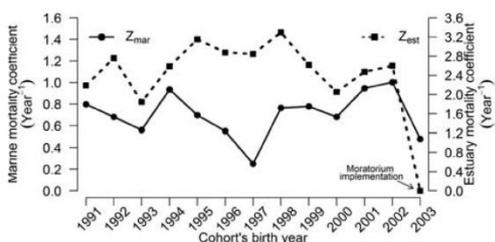


Figure 4. Trend in marine (Z_{mar} , left y-axis) and estuarine mortality rates (Z_{estr} , right y-axis), cohorts 1991–2003.

asymptotic recruitment (Table 5) and a poor fit to the data, leaving the modified Beverton–Holt model as the one that best described the population dynamics. Time-series of model residuals do not exhibit a specific pattern, and first-order autocorrelation of model residuals were not significant (Pearson $r=0.40$, $p=0.17$). Moreover, no correlations between model residuals and environmental data series were observed (Spearman $\rho < 0.43$, $p > 0.12$ for all series).

Table 4. Estimated instantaneous marine (Z_{mar}) and estuarine (Z_{est}) mortality rates.

Cohort's birth year	Z_{mar} (year ⁻¹)	Z_{est} (year ⁻¹)
1991	0.80	2.21
1992	0.68	2.78
1993	0.56	1.86
1994	0.93	2.62
1995	0.70	3.17
1996	0.55	2.89
1997	0.25	2.85
1998	0.76	3.32
1999	0.78	2.64
2000	0.68	2.07
2001	0.94	2.50
2002	1.00	2.60
2003	0.48	0

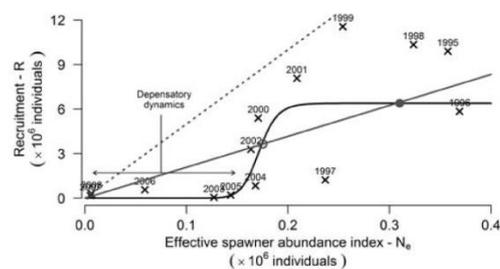


Figure 5. Selected stock–recruitment relationship for Gironde allis shad. The crosses correspond to the observations between 1995 and 2008. The solid curve is the fitted modified Beverton–Holt model [Equation (8)]. The solid grey line is the replacement line for the potential spawners (N_p) stock, and the broken grey line is the replacement line for the effective spawners (N_e) stock. In the no-harvest situation, a stable equilibrium is obtained at an effective spawners level of 0.31 million individuals (filled circle) and an unstable equilibrium at 0.17 million individuals (open circle), while no positive equilibrium point existed when the stock was harvested between 1995 and 2008.

The asymptotic recruitment (α_3) was estimated to be 6.40 [95% confidence interval (CI), 2.27–18.1] millions of individuals. Half the asymptotic recruitments occurs with a spawner abundance (β_3) of 0.172 (95% CI, 0.145–0.203) million individuals. The depensation parameter d was estimated at 19.2 (95% CI, 6.77–54.7); as the lower 95% CI was > 1 , this suggests the presence of a demographic Allee effect in the reproduction process (Figure 5).

The spawner–recruit curve and the two stock replacement lines (N_e and N_p) (Figure 5) show that when the stock was harvested in the estuary, there was no positive equilibrium point. This indicates that the initial phase of the population decline could be the result of overexploitation. In the no-harvest situation, a stable equilibrium is obtained at an effective spawners level of 0.31 million individuals and an unstable equilibrium at 0.17 million individuals. This theoretical approach indicates that in the no-harvest situation, the viability of the stock is threatened when the effective number of spawners is < 0.17 million.

Table 5. Results of model parameter estimates and AIC_c values for the three tested models.

	α		β		d		AIC _c
	Estimate	95% CI	Estimate	95% CI	Estimate	95% CI	
Modified Beverton–Holt model	6.40×10^6	$[2.27–18.1] \times 10^6$	0.172×10^6	$[0.145–0.203] \times 10^6$	19.2	6.77–54.7	194.5
Beverton–Holt model	8.73×10^6	X	6.80×10^5	X	–	–	194.1
Ricker model	1.28	0.62–2.63	2.74×10^{-9}	X	–	–	194.1

Parameter estimates cannot be directly compared between models since they do not have the same meanings. Note that the α estimate for the Beverton model and the $1/\beta$ estimate for the Ricker model which correspond to the asymptotic recruitment in millions of individuals are unrealistically elevated. X, the CI could not be estimated because of convergence problems; –, parameter not relevant in the corresponding model.

Discussion

The collapse of the allis shad population in the Gironde basin appears to be the consequence of high estuarine mortalities (due to the fishery) in an initial phase, combined with a depensation effect in the population dynamics that hampers stock recovery. At the current level of abundance, a self-sustaining population may not exist for much longer.

The fitting of a stock–recruitment relationship was not straightforward because of correlations between parameters which may explain the unreliable results generated using classic Beverton–Holt and Ricker models. The addition of a fixed λ in Equation (9) was needed to avoid the strong influence of years with low recruitments on the estimates (since the lognormal error distribution implies low standard deviations for small predicted values). Moreover, the juvenile abundance estimate is less reliable when the population is small, according to scientific experts (M. Girardin, pers. comm.). Moreover, estimating λ as a free parameter gives very similar results (not presented here). Without λ , no Allee effect was detected. However, the fits were graphically very poor (providing a biologically unrealistic high level of asymptotic recruitment), and the algorithm converged poorly (Table 5).

Despite difficulties with estimating the stock–recruitment relationship, ignoring a plausible Allee effect in the stock–recruitment process would be inconsistent with the precautionary approach to manage the Gironde basin allis shad. Consequently, awaiting further studies, the estimated threshold of 0.17 million effective spawners could be considered as a prerequisite before reopening the fishery. Nevertheless, given the uncertainty estimations in replacement line and in the stock–recruitment relationship, this threshold should be used with caution.

The collapse in the population was unlikely to have been caused by a change in marine or estuarine mortalities alone (which were stable from 1995 to 2008); rather, our results suggest a combination of a constant high level of mortalities and a depensation effect as the causes. In the absence of evidence of any anthropogenic mortality at sea, Z_{mar} can be compared with the natural mortality rates available for other shad species. Brown (1972) estimated an instantaneous rate of natural mortality of 0.5 year^{-1} for a freshwater alewife (*Alosa pseudoharengus*) population in Lake Michigan. For eight anadromous populations of the same species in eastern North America, Gibson and Myers (2003) used a low value of 0.4 year^{-1} in their age-structure model for immature alewife while at sea, which was simply derived from Hoenig’s (1983) empirical relationship between natural mortality and longevity. For *Alosa fallax*, Aprahamian et al. (2010) estimated sea mortality as 0.67 year^{-1} . In spite of clear ecological and biome-trical differences between the species, our value of 0.7 year^{-1} is consistent and close to these values. In contrast, Martin Vandembulcke (1999) used a value of 0.35 year^{-1} in her model

of the Gironde allis shad population. The difference resulted from an underestimation of the size of the juvenile population due to an incorrect assumption about the duration of residency of the juveniles in the estuary. Our method was adjusted following the study of Lochet et al. (2009) which demonstrated that allis shad juveniles stay on average only 2 weeks in the estuary, as opposed to 3–6 months assumed by Martin Vandembulcke (1999).

Estuarine natural mortality during the reproduction run is assumed to be negligible compared with fishing mortality. Z_{est} averaging 2.6 year^{-1} is therefore equivalent to an average exploitation rate of 58%. This value is close to those values reported for the same population by Martin Vandembulcke (1999) (67% between 1989 and 1996) and Chanseau et al. (2005) (61% between 1987 and 2001). These values are clearly associated with an overexploitation of the stock.

Modelling the population dynamics suggested evidence of a demographic Allee effect. This effect is associated with an underlying density-dependent process (Stephens et al., 1999). Among many hypotheses proposed in the literature (Berec et al., 2007), we suggest three possible explanations for such a density-dependent effect for the Gironde allis shad population. According to the low level of the population, a first density-dependent mechanism could be mate limitation (Gascoigne et al., 2009) when spawners have difficulties in finding a mate. A second explanation can be found in the spawning behaviour of this species. Allis shad spawn at night in a succession of characteristic behavioural sequences (rapid circular swimming near the surface) with the emission of a splashing known as the bull phenomenon (Cassou-Leins et al., 2000; Acolas et al., 2004). The second density-dependent mechanism could therefore be reproductive facilitation problems when individuals are less likely to reproduce if they do not perceive others reproducing. Finally, considering the schooling behaviour of juveniles and the resulting potential for cooperative antipredator behaviour during their seaward migration, a third possible density-dependent mechanism could also occur if juvenile mortality increases with decreasing stock size. It was not possible to prioritize one of these three mechanisms and we cannot exclude that they act simultaneously, as suggested by Berec et al. (2007).

Sakuramoto (2005) pointed to the importance of environmental factors in the explanation of density-dependent mechanisms commonly associated with stock–recruitment relationships. Our original hypotheses were that (i) a temperature or flow change, or a modification of the composition in the benthic macroinvertebrate community, might have resulted in a decrease in the survival of allis shad juveniles as the diet of the juveniles consists mainly of benthic macroinvertebrates such as worms, chironomids, or molluscs (Cassou-Leins, 1981; C. Buard, unpublished data); or (ii) a change in the flow or temperature of the Garonne or Dordogne could have impacted on the spawning migration. In relation to

Downloaded from <http://icesjms.oxfordjournals.org/> at Cemagref on October 15, 2012

temperature, laboratory experiments have shown that critical temperatures for juvenile allis shad are occasionally encountered in the Gironde basin but do not last long enough to have a significant impact (P. Jatteau, pers. comm.). Moreover, our analysis of river flow and estuarine temperature did not show any structural change that might be causing an increase in juvenile mortality, since 2000. Even if the year 2003 was marked by an exceptionally hot and dry summer, the normal climatic conditions in the following years could not simply explain the trend observed since 2003. The detected structural change in IBGN at the two spawning areas seems to reflect an increase in both indices before stabilizing in 1995 (for Lamagistère) and in 1998 (for Saint Aignan). However, it is unlikely that these shifts might be causing an increase in juvenile mortality as they indicate an improvement in water quality and an increase in the species richness of the macro-invertebrate community.

Despite our analysis of environmental data, it is not possible to exclude a population collapse due to environmental change. This is because our environmental data may not be representative of the entire Gironde basin, and local perturbations may have a significant impact on the stock. Also other environmental factors could explain the population decrease [hypoxia or high and persistent turbidity events in the estuary (González-Ortegón *et al.*, 2010)]. A recent study suggests a functional shift in the estuarine ecosystem of the Gironde, with a dramatic increase in the presence of certain marine fish species (notably the meagre *Argyrosomus regius*) in the lower estuary (Pasquaud *et al.*, 2012) which could result in an increase in predation of the shad juveniles. Predation might also be a factor in freshwater as Syväranta *et al.* (2009) have shown that anadromous fish (mainly *A. alosa* and the thin-lipped mullet *Liza ramada*) contributed >50% of the summer diet of European catfish (*Silurus glanis*) in the Gironde.

Currently it is not possible to reject the hypothesis that environmental or ecosystem change is the main factor responsible for the depensation observed in the reproduction dynamics. The precautionary approach leads us to consider the existence of a demographic Allee effect in the population dynamics of the Gironde allis shad, possibly in synergy with an environmental change. The Allee effect implies that the population is doomed, given its current abundance, unless the environment changes in a favourable way. Artificial restocking at a high (and probably unfeasible) level might be a way to support recovery of this stock. Allis shads from neighbouring watersheds (Adour or Charente) may also contribute to the recovery of the stock by colonizing the Gironde basin (natural restocking).

As there was no positive equilibrium point in the population dynamics until the implementation of the moratorium, we conclude that the high estuarine mortality together with a demographic Allee effect caused the Gironde allis shad population to collapse. However, this population has existed for centuries and has been harvested at high exploitation levels since the middle of the 20th century. Considering the population dynamics over the last 15 years, the Gironde allis shad population should never have existed. A regime shift therefore should have occurred at the beginning of the 1990s which probably affected the reproduction process as recruitment levels seem to be higher before that time (Table 3). This putative regime shift could have resulted in a decrease in the allis shad fecundity or a decrease of the basin's carrying capacity due to a functional change in the ecosystem. We cannot exclude the possibility that the establishment of fish passes on the Garonne and Dordogne dams at the end of the

1980s had influenced the dynamics through a stronger Allee effect. More precisely, establishment of fish passes at the end of the 1980s may have increased the surface of available spawning grounds. The density of allis shad may consequently have decreased in each spawning area ('dilution' of mature fish), and thus decreased the mating probabilities.

Currently, population levels are still very low, and the implementation of the moratorium in 2008 was essential to reduce anthropogenic mortality. A critical size of ~0.17 million effective spawners should be a prerequisite before reopening the fishery. An age-structure model could give more reliable estimates of thresholds, as would incorporating environmental data in the model (Arahamian *et al.*, 2010). However, despite the uncertainties around the estimated threshold, it would be unwise to ignore it (Brook *et al.*, 2011). If a demographic Allee effect conclusion is correct, the Gironde allis shad population is in critical danger of extinction, and management measures may not be sufficient (Walters and Kitchell, 2001).

Under the current circumstances, the allis shad population must be supported to ensure the return of the stock to acceptable levels. Extrapolating from the case for the American shad in Chesapeake Bay, the recovery of the populations may take decades. The essential decision to introduce a fishing moratorium should be only the first step in the management of the population. The moratorium should be maintained for at least one generation (4–6 years), with ongoing research to confirm precisely the reasons for the collapse of the allis shad population in the Gironde. According to the tenuous population dynamics at low abundance highlighted in this work and to the documented range contraction of this species (Baglinière *et al.*, 2003), the 'least concern' status (Freyhof and Kottelat, 2008) for allis shad should be reevaluated.

Acknowledgements

We thank the fishers and all the persons who took part in the sampling surveys. We thank Anais Just for her help in map drawing. We thank EDF (Electricité De France), the MIGADO association, the Adour-Garonne water agency, and the 'Grand Port Maritime de Bordeaux' for contributing to the data collection. This study was supported by the 'Région Aquitaine', the European fund for Regional Development (FEDER), the Adour-Garonne water agency and the French National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea).

References

- Acolas, M. L., Bégout Anras, M. L., Véron, V., Jourdan, H., Sabatié, M. R., and Baglinière, J. L. 2004. An assessment of the upstream migration and reproductive behaviour of allis shad (*Alosa alosa* L.) using acoustic tracking. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 1291–1304.
- Acolas, M. L., Véron, V., Jourdan, H., Bégout, M. L., Sabatié, M. R., and Baglinière, J. L. 2006. Upstream migration and reproductive patterns of a population of allis shad in a small river (L'Aulne, Brittany, France). *ICES Journal of Marine Science*, 63: 476–484.
- AFNOR. 1992. Essais des Eaux—Détermination de l'Indice Biologique Global Généralisé (IBGN). Association Française de Normalisation, norme homologuée T90.350. 8 pp.
- Akaike, H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics*, 16: 3–14.
- Allee, W. C. 1931. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago.

- Andrews, D. W. K. 1993. Tests for parameter instability and structural change with unknown change point. *Econometrica*, 61: 821–856.
- Andrews, D. W. K., and Ploberger, W. 1994. Optimal tests when a nuisance parameter is present only under the alternative. *Econometrica*, 62: 1383–1414.
- Aprahamian, M. W., Aprahamian, C. D., and Knights, A. M. 2010. Climate change and the green energy paradox: the consequences for twaite shad *Alosa fallax* from the River Severn, U.K. *Journal of Fish Biology*, 77: 1912–1930.
- Aprahamian, M. W., Bagliniere, J. L., Sabatié, M. R., Alexandrino, P., and Aprahamian, C. D. 2002. Synopsis of Biological Data on *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp. R&D Technical Report W1-014, Environment Agency, Warrington. 346 pp.
- ASMFC. 2007. American Shad Stock Assessment Report for Peer Review. Stock Assessment Report No. 07-01 (Supplement). Vol. I. Atlantic States Marine Fisheries Commission, Washington, DC.
- ASMFC. 2010. Amendment 3 to the Interstate Fishery Management Plan for Shad and River Herring (American Shad Management). Atlantic States Marine Fisheries Commission, Washington, DC. 158 pp.
- Baglinière, J. L. 2000. Le genre *Alosa* sp. In *Les Aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*, pp. 3–30. Ed. by Baglinière, J. L., and Elie, P. Cemagref Editions–INRA Editions, Paris.
- Baglinière, J. L., Sabatié, R., Rochard, E., Alexandrino, P., and Aprahamian, M. W. 2003. The allis shad *Alosa alosa*: biology, ecology, range, and status of populations. *American Fisheries Society Symposium*, 35: 85–102.
- Beaulaton, L. 2008. Systèmes de suivi des pêches fluvio-estuariennes pour la gestion des espèces: construction des indicateurs halieutiques et évaluation des impacts en Gironde. Thèse de Doctorat, Institut national polytechnique de Toulouse. 384 pp.
- Berec, L., Angulo, E., and Courchamp, F. 2007. Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 185–191.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Her Majesty's Stationery Office, London.
- Bradford, M. J. 1995. Comparative review of Pacific salmon survival rates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 1327–1338.
- Brook, B. W., Bradshaw, C. J. A., Traill, L. W., and Frankham, R. 2011. Minimum viable population size: not magic, but necessary. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 619–620.
- Brown, E. H. 1972. Population biology of alewives, *Alosa pseudoharengus*, in Lake Michigan. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29: 477–499.
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer Verlag, New York.
- Cassou-Leins, F. 1981. Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'aloise: *Alosa alosa* L. Thèse de Doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse, Toulouse.
- Cassou-Leins, J. J., Cassou-Leins, F., Boisneau, P., and Baglinière, J. L. 2000. La reproduction. In *Les Aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*, pp. 73–92. Ed. by Baglinières J. L. and E. P. Cemagref Editions–INRA Editions, Paris.
- Castelnaud, G., Rochard, E., and Le Gat, Y. 2001. Analyse de la tendance de l'abondance de l'aloise *Alosa alosa* en Gironde à partir de l'estimation d'indicateurs halieutiques sur la période 1977–1998. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 362/363: 989–1015.
- CEE. 1992. Directive 92/43/CEE du conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages. *Official Journal L 206*, 22/07/1992 P. 0007–0050.
- Chanseau, M., Castelnaud, G., Carry, L., Martin Vandembulcke, D., and Belaud, A. 2005. Essai d'évaluation du stock de géniteurs d'aloise *Alosa alosa* du bassin versant Gironde–Garonne–Dordogne sur la période 1987–2001 et comparaison de différents indicateurs d'abondance. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 374: 1–19.
- Chaput, G., Allard, J., Caron, F., Dempson, J. B., Mullins, C. C., and O'Connell, M. F. 1998. River-specific target spawning requirements for Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on a generalized smolt production model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 246–261.
- Chen, D. G., Irvine, J. R., and Cass, A. J. 2002. Incorporating Allee effects in fish stock–recruitment models and applications for determining reference points. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 242–249.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., and Grenfell, B. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 405–410.
- De Groot, S. J. 2002. A review of the past and present status of anadromous fish species in the Netherlands: is restocking the Rhine feasible? *Hydrobiologia*, 478: 205–218.
- Douchement, C. 1981. Les aloses des fleuves français *Alosa fallax* Lacépède, 1803 et *Alosa alosa* Linné, 1758—Biométrie, écobiologie : autonomie des populations. Thèse de Doctorat, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier. 377 pp.
- Freyhof, J., and Kottelat, M. 2008. *Alosa alosa*. In IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <http://www.iucnredlist.org> (last accessed 25 April 2012).
- Gascoigne, J., Berec, L., Gregory, S., and Courchamp, F. 2009. Dangerously few liaisons: a review of mate-finding Allee effects. *Population Ecology*, 51: 355–372.
- Gascoigne, J., and Lipcius, R. N. 2004. Allee effects in marine systems. *Marine Ecology Progress Series*, 269: 49–59.
- Gibson, A. J. F., and Myers, R. A. 2003. A meta-analysis of the habitat carrying capacity and maximum reproductive rate of anadromous alewife in eastern North America. In *Biodiversity, Status, and Conservation of the World's Shads*, pp. 211–222. Ed. by K. E. Limburg, and J. R. Waldman. American Fisheries Society Symposium, Bethesda, MD.
- Girardin, M., and Castelnaud, G. 2010. Surveillance Halieutique de l'Estuaire de la Gironde—Suivi des Captures 2009—Étude de la Faune Circulante 2009. Rapport Pour EDF CNPE du Blayais. Etude Cemagref, groupement de Bordeaux, Cestas. 248 pp.
- González-Ortegón, E., Subida, M. D., Cuesta, J. A., Arias, A. M., Fernández-Delgado, C., and Drake, P. 2010. The impact of extreme turbidity events on the nursery function of a temperate European estuary with regulated freshwater inflow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87: 311–324.
- Gregory, S. D., Bradshaw, C. J. A., Brook, B. W., and Courchamp, F. 2010. Limited evidence for the demographic Allee effect from numerous species across taxa. *Ecology*, 91: 2151–2161.
- Hilborn, R., and Walters, C. J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2: 177–186.
- Hinrichsen, R. A. 2001. High variability in spawner–recruit data hampers learning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 769–776.
- Hoening, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fisheries Bulletin*, 82: 898–903.
- IUCN-France MNHM, SFI, and ONEMA. 2010. La Liste Rouge des Espèces Menacées en France. Chapitre Poissons d'eau douce de France métropolitaine. Paris, France.
- Korman, J., Peterman, R. M., and Walters, C. J. 1995. Empirical and theoretical analyses of correction of time-series bias in stock–recruitment relationships of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 2174–2189.
- Lambert, P., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E., Bellariva, J. L., and Castelnaud, G. 2001. Age à la migration de reproduction des

- générateurs de trois cohortes de grandes aloses (*Alosa alosa*) dans le bassin versant de la Garonne (France) la (France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 362/363: 973–987.
- Liermann, M., and Hilborn, R. 1997. Depensation in fish stocks: a hierarchical Bayesian meta-analysis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 54: 1976–1984.
- Limburg, K. E., and Waldman, J. R. 2009. Dramatic declines in north Atlantic diadromous fishes. Bioscience, 59: 955–965.
- Lochet, A. 2006. Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes de la grande alose *Alosa alosa* et de l'aloise feinte *Alosa fallax*: apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I, Bordeaux. 205 pp.
- Lochet, A., Boutry, S., and Rochard, E. 2009. Estuarine phase during seaward migration for allis shad *Alosa alosa* and twaite shad *Alosa fallax* future spawners. Ecology of Freshwater Fish, 18: 323–335.
- Lochet, A., Jatteau, P., Tomàs, J., and Rochard, E. 2008. Retrospective approach to investigating the early life history of a diadromous fish: allis shad *Alosa alosa* (L.) in the Gironde–Garonne–Dordogne watershed. Journal of Fish Biology, 72: 946–960.
- Ludwig, D., and Walters, C. J. 1981. Measurement errors and uncertainty in parameter estimates for stock and recruitment. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38: 711–720.
- Martin Vandembulcke, D. 1999. Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde–Garonne–Dordogne (France): analyse et prévision par modélisation. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Polytechnique, Toulouse. 155 pp.
- Megrey, B. A., Lee, Y. W., and MacKlin, S. A. 2005. Comparative analysis of statistical tools to identify recruitment–environment relationships and forecast recruitment strength. ICES Journal of Marine Science, 62: 1256–1269.
- Mennesson-Boisneau, C., and Boisneau, P. 1990. Migration, répartition, reproduction, caractéristiques biologiques et taxonomie des aloses (*Alosa* sp) dans le bassin de la Loire. Thèse de Doctorat, Université Rennes I et Paris XII. 143 pp.
- Ministère des affaires étrangères. 1990. Décret n° 90/962 portant publication de la convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage, faite à Bonn le 23 juin 1979, telle qu'amendée à Bonn le 16 octobre 1985. Journal officiel de la République Française.
- Myers, R. A., Barrowman, N. J., Hutchings, J. A., and Rosenberg, A. A. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. Science, 269: 1106–1108.
- Olney, J. E., and Hoenig, J. M. 2001. Managing a fishery under moratorium: assessment opportunities for Virginia's stocks of American shad. Fisheries, 26: 6–18.
- Pasquaud, S., Brind'Amour, A., Berthelé, O., Girardin, M., Elie, P., Boët, P., and Lepage, M. 2012. Impact of the sampling protocol in assessing ecological trends in an estuarine ecosystem: the empirical example of the Gironde estuary. Ecological Indicators, 15: 18–29.
- Peterman, R. M. 1981. Form of random variation in salmon smolt-to-adult relations and its influence on production estimates. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38: 1113–1119.
- Ploberger, W., and Krämer, W. 1992. The CUSUM test with OLS residuals. Econometrica, 60: 271–285.
- Pronier, O., and Rochard, E. 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 350–351: 479–497.
- Prouzet, P., Martinet, J. P., and Badia, J. 1994. Biological characteristics and catch variation of allis shad (*Alosa alosa*) from commercial catches in the Adour River (Pyrenees atlantiques, France). Aquatic Living Resources, 7: 1–10.
- R Development Core Team 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 11: 559–623.
- Sabatié, M. R., and Baglinière, J. L. 2001. Some ecobiological traits in Moroccan shads; a cultural and socio-economic value interest which has disappeared. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 362/363: 903–917.
- Sakuramoto, K. 2005. Does the Ricker or Beverton and Holt type of stock–recruitment relationship truly exist? Fisheries Science, 71: 577–592.
- Schnute, J. T., Cass, A., and Richards, L. J. 2000. A Bayesian decision analysis to set escapement goals for Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57: 962–979.
- Shelton, P. A. 1992. The shape of recruitment distributions. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 49: 1754–1761.
- Stephens, P. A., and Sutherland, W. J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. Trends in Ecology and Evolution, 14: 401–405.
- Stephens, P. A., Sutherland, W. J., and Freckleton, R. P. 1999. What is the Allee effect? Oikos, 87: 185–190.
- Syväranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Martino, A., Céréghino, R., and Santoul, F. 2009. Contribution of anadromous fish to the diet of European catfish in a large river system. Naturwissenschaften, 96: 631–635.
- Taverny, C. 1991. Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloises (*Alosa alosa* et *alosa fallax*) dans le système fluvio-estuarien de la Gironde: pêche, biologie et écologie—Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I. p. 451.
- Taverny, C., Belaud, A., Elie, P., and Sabatie, M. R. 2000. Influence des activités humaines. In Les Aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.), pp. 227–248. Ed. by J. L. Baglinière, and P. Elie. Cemagref Editions–INRA Editions, Paris.
- Travade, F., Larinier, M., Boyer-Bernard, S., and Dartiguelongue, J. 1998. Performance of four fish pass installations recently built on two rivers in south-west France. In Fish Migration and Fish Bypasses, pp. 146–170. Ed. by M. Jungwirth, S. Schmutz, and S. Weiss. Fishing News Books–Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Véron, V., Sabatié, M. R., Baglinière, J. L., and Alexandrino, P. 2001. Première caractérisation morphologique, biologique et génétique des populations de grande alose (*Alosa alosa*) et d'aloise feinte (*Alosa fallax* spp.) de la Charente (France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 362/363: 1037–1057.
- Walters, C., and Kitchell, J. F. 2001. Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: implications for the theory of fishing. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58: 39–50.
- Walters, C. J. 1985. Bias in the estimation of functional relationships from time series data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 42: 147–149.
- Walters, C. J. 1990. A partial bias correction factor for stock–recruitment parameter estimation in the presence of autocorrelated environmental effects. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47: 516–519.
- Walters, C. J., and Ludwig, D. 1981. Effects of measurement errors on the assessment of stock–recruitment relationships. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38: 704–710.
- Zeileis, A., Kleiber, C., Krämer, W., and Hornik, K. 2003. Testing and dating of structural changes in practice. Computational Statistics and Data Analysis, 44: 109–123.
- Zeileis, A., Leisch, F., Hornik, K., and Kleiber, C. 2002. Strucchange: an R package for testing for structural change in linear regression models. Journal of Statistical Software, 7: 1–38.

2.2.3 Utilisation de l'étude menée sur la Gironde pour la paramétrisation du modèle GR3D

Pour aborder la problématique de l'origine du crash de la population de grande alose du bassin Gironde-Garonne-Dordogne, il a été nécessaire de modéliser l'ensemble du cycle de vie de cette population. Les résultats de ce travail permettent d'obtenir des valeurs cohérentes de plusieurs paramètres que j'ai utilisées pour paramétrer la dynamique de population de la grande alose dans GR3D. Je retiendrai notamment les valeurs des différents taux instantanés de mortalité (en mer et en estuaire, avec ou sans exploitation par pêche) ainsi que les paramètres estimés de la relation stock-recrutement dépendant de la population de grande alose de Gironde.

En effet, GR3D englobe potentiellement la dynamique de plusieurs populations variant en fonction de la surface et de la température des bassins versants considérés (cf. Chapitre III, § 3.1). Ainsi, de façon à mieux appréhender l'effet de ces facteurs dans la dynamique de population de la grande alose, des études similaires à celle réalisée dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne menées sur d'autres populations auraient été nécessaires. Or, il semble qu'aucun bassin versant ne dispose de séries de données suffisamment longues et complètes pour l'étude de la dynamique de population de cette espèce. Par conséquent, j'ai extrapolé les résultats de mon étude pour paramétrer une partie de la dynamique de population de la grande alose dans le modèle GR3D. Plus particulièrement, les résultats concernant le processus de reproduction ont servi à réaliser une « offline calibration » du processus de reproduction de GR3D.

2.2.4 La paramétrisation du processus de reproduction de GR3D à partir de la dynamique observée en Gironde-Garonne-Dordogne

Pour réaliser l'étude de la dynamique du processus de reproduction de la grande alose dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne, j'ai utilisé une forme de relation Stock-Recrutement (S-R) dépendant de la population classique (Hilborn and Walters, 1992; Myers et al., 1995) dont l'équation, déjà évoquée dans le chapitre III (cf. Equation (3.7)), s'écrit

$$R = \frac{\alpha_1 S^d}{\beta_1^d + S^d}, \quad (4.3)$$

et j'ai ainsi obtenu une estimation par ajustement des paramètres α_1 , β_1 et d .

La relation S-R dépendant de la population que j'ai intégré dans le modèle GR3D n'a donc pas été utilisée dans cette étude. En effet, les réflexions sur la modélisation de ce processus dans le modèle GR3D était alors en cours de développement et la relation S-R finale implémentée dans GR3D n'était pas encore définie.

De manière à se servir de cette étude pour paramétrer la relation S-R de GR3D, j'ai dans un premier temps cherché la courbe S-R sans dépendance étant toujours supérieure à la courbe S-R dépendant de la population définie pour la Gironde et ayant la même asymptote (*i.e.* la même valeur de paramètre α). L'équation de cette courbe s'écrit donc

$$R = \frac{\alpha_1 S}{\beta_2 + S}. \quad (4.4)$$

Cette courbe ne peut exister que si on la contraint jusqu'à un certain niveau de stock (nommé S^*) où les deux courbes se coupent et où la courbe sans dépensations devient nécessairement inférieure à la courbe avec dépensations (*i.e.* passe sous la courbe dépensatoire). Les deux courbes étant égales en S^* , il est possible, en fixant la valeur de ce paramètre, d'obtenir une estimation du paramètre β_2 avec

$$\beta_2 = \frac{\beta_1^d}{S^{*d-1}}. \quad (4.5)$$

Pour la Gironde, j'ai défini S^* comme le niveau de stock permettant de produire environ 95% de la valeur du recrutement asymptotique, soit une valeur approximative de S^* fixée à 190 000, et j'ai ainsi obtenu une valeur de 28108 pour β_2 .

En faisant le parallèle avec la relation S-R du modèle GR3D (*i.e.* lien entre les paramètres α et β , et les paramètres de l'équation différentielle a , b et c), l'équation (4.4) donne

$$\frac{\alpha}{\beta_2} = ae^{-b\Delta t_{rec}}. \quad (4.6)$$

Des études ont permis de fixer raisonnablement les valeurs des paramètres du modèle GR3D a à 135 000 œufs par individus (Cassou-Leins et al., 2000; LANUV, 2010) et Δt_{rec} à 0,33 an si l'on considère le recrutement comme un nombre de juvéniles en estuaire (Lochet et al., 2008). Par conséquent, à partir des valeurs de α_1 et β_2 en Gironde, il est possible d'obtenir une estimation du paramètre b en Gironde ($b_{gironde} = 19.3$) en utilisant l'équation (4.6). Pour rappel, dans la relation S-R du modèle GR3D, le paramètre b a été défini comme une fonction de la température T et s'écrit dans le cas de la Gironde

$$b_{gironde} = -\frac{1}{\Delta t_{rec}} \ln \left[\text{surv}_{optRep} \frac{(T_{gironde} - T_{minRep})(T_{gironde} - T_{maxRep})}{(T_{gironde} - T_{minRep})(T_{gironde} - T_{maxRep}) - (T_{gironde} - T_{optRep})^2} \right]. \quad (4.7)$$

Des études ont permis là encore de fixer raisonnablement les paramètres du modèle GR3D T_{minRep} , T_{optRep} et T_{maxRep} à 14, 20 et 26°C respectivement (Cassou-Leins et al., 2000; Kottelat and Freyhof, 2007; Charles and Jatteau, 2010). De plus, des données de températures journalières dans l'estuaire de la Gironde (proche de la centrale nucléaire du Blayais) fournies par Electricité De France, ont permis de fixer la valeur de $T_{gironde}$ à 20,2°C (en considérant la moyenne des températures moyennes printemps-été de 1991 à 2009). J'ai ainsi pu estimer la valeur du paramètre du modèle GR3D surv_{optRep} à 0,0017.

Enfin en repartant de l'expression du paramètre α dans la relation S-R du modèle GR3D en fonction des paramètres a , b et c (cf. Chapitre III, Equation (3.10)), on obtient l'expression suivante du paramètre c en Gironde

$$c_{gironde} = \frac{b_{gironde} e^{-b_{gironde} \Delta t_{rec}}}{\alpha_1 (1 - e^{-b_{gironde} \Delta t_{rec}})}, \quad (4.8)$$

et une valeur de $c_{gironde}$ estimée à $5,1 \times 10^{-9}$. On obtient ainsi une estimation du paramètre du modèle GR3D λ égale à 0,00041.

Pour paramétrer l'intensité de l'effet dépensatoire dans la Gironde, j'ai considéré que le niveau de stock S_{95} (cf. Chapitre III, Equation (3.15)) correspondait au niveau de stock S^* . A partir de la valeur de la surface du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne, j'ai ainsi pu estimer la valeur du paramètre du modèle GR3D η à 2,4.

Le dernier paramètre de la relation S-R du modèle GR3D, θ , a ensuite été considéré comme un paramètre incertain du modèle dont l'influence sera testée dans l'analyse de sensibilité du modèle.

L'étude de la dynamique de la population de grande alose du bassin Gironde-Garonne-Dordogne a donc permis de fournir des éléments pertinents pour paramétrer le processus de reproduction du modèle GR3D. Le reste de la paramétrisation du modèle pour cette espèce, présentée dans la publication de la partie suivante, a en grande partie été réalisé en se basant sur des éléments disponibles dans la littérature.

3 Une première exploration du modèle GR3D

Cette première exploration du modèle GR3D a fait l'objet d'une publication soumise en décembre 2013 et acceptée le 6 février 2014 (sous réserve de modifications mineures) dans la revue scientifique « Ecological Modelling ». Le modèle n'ayant jamais été publié, cette publication avait pour premier objectif de présenter le modèle GR3D afin de ne pas avoir à le présenter en détail dans les études futures utilisant le modèle. La partie 2.1 de la section matériel & méthode de cette publication reprend donc une bonne partie des éléments de présentation du modèle GR3D déjà exposés en français dans le chapitre III de cette thèse, sans cependant entrer autant dans les détails. Cette redondance aurait probablement pu être évitée mais il me semblait tout de même important, pour les utilisateurs potentiels futurs du modèle GR3D, de le présenter également en français et de discuter plus en détail les réflexions et les choix de modélisation effectués.

Le second objectif de cet article était de tester le modèle GR3D sur un cas d'application virtuel simplifié et de conduire l'analyse de sensibilité globale du modèle associée de manière à identifier les paramètres influant les sorties du modèle. Dans ce cas d'application, je détaille également la paramétrisation du modèle effectuée pour reproduire la dynamique de population de grande alose. La paramétrisation « offline » du processus de reproduction du modèle GR3D étant présentée succinctement, j'ai également fait le choix de la présenter plus en détail en français dans la partie précédente de ce chapitre (cf. § 2.2.4).

3.1 Le résumé de l'article en français

Dans le contexte actuel de changement climatique, l'histoire de vie des poissons migrateurs amphihalins, de par les migrations qu'elle impose, leur confère un vrai potentiel pour explorer et coloniser de nouveaux environnements. L'utilisation d'approches dynamiques pour évaluer comment ces espèces vont répondre au changement climatique est un réel défi et les modèles mécanistes pouvant incorporer des processus biologiques et évolutifs représentent des outils prometteurs. Dans ce but, nous avons développé le modèle individu-centré GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution) combinant des exigences climatiques et de la dynamique de population incluant un processus explicite de dispersion pour évaluer l'évolution potentielle de l'aire de distribution des poissons migrateurs amphihalins dans un contexte de changement climatique. Cet article décrit soigneusement la structure du modèle et présente un cas d'application exploratoire où nous avons cherché à évaluer le repositionnement d'une population virtuelle de grande alose (*Alosa alosa*) entre deux bassins versants dans un scénario d'augmentation de la température. L'analyse de sensibilité globale a révélé que la disposition de l'environnement et les paramètres liés à la durée de vie en mer et à la survie des individus en mer jouaient un rôle majeur dans le succès de colonisation des individus. Ces résultats sont cohérents avec l'écologie de cette espèce. L'intégration de facteurs climatiques directement dans les processus et le processus de dispersion explicite marquent l'originalité du modèle GR3D et sa pertinence en tant qu'outil destiné à évaluer la persistance et la dynamique du repositionnement des poissons migrateurs amphihalins confronté au changement climatique.

3.2 L'article soumis dans la revue *Ecological Modelling*

Pour alléger le manuscrit, les références citées dans cet article n'ont pas été explicitées directement après la version soumise de l'article mais pourront être retrouvées à la fin de cette thèse.

The GR3D model, a tool to explore the Global Repositioning Dynamics of Diadromous fish Distribution

Thibaud ROUGIER^a, Hilaire DROUINEAU^a, Nicolas DUMOULIN^b, Thierry FAURE^b, Guillaume DEFUANT^b, Eric ROCHARD^a, Patrick LAMBERT^a

^aIrstea, UR EPBX Ecosystèmes estuariens et poissons migrateurs amphihalins, 50 avenue de Verdun, Gazinet Cestas, F-33612 Cestas, France

thibaud.rougier@irstea.fr

^bIrstea, Laboratoire d'Ingénierie des Systèmes Complexes, 9 avenue Blaise Pascal – CS 20085, 63178 Aubière, France

ABSTRACT

Within the context of ongoing environmental changes, the life history of diadromous fish represents a real potential for exploring and colonizing new environments due to high potential dispersal abilities. The use of dynamic approaches to assess how these species will respond to climate change is a challenging issue and mechanistic models able to incorporate biological and evolutionary processes are a promising tool. To this end we developed an individual-based model, called GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution), combining climatic requirements and population dynamics with an explicit dispersal process to evaluate potential evolution of their distribution area in the context of climatic change. This paper describes thoroughly the model structure and presents an exploratory test case where the repositioning of a virtual allis shad (*Alosa alosa* L.) population between two river catchments under a scenario of temperature increase was assessed. The global sensitivity analysis showed that landscape structure and parameters related to sea lifespan and to survival at sea were crucial to determine the success of colonization. These results were consistent with the ecology of this species. The integration of climatic factors directly into the processes and the explicit dispersal process make GR3D an original and relevant tool to assess the repositioning dynamics and persistence of diadromous fish facing climate change.

Keywords: Climate change, Diadromous fish, Dispersal, Distribution, Individual-based model, Population dynamics

1. Introduction

Organisms have two ways to survive to the current major biodiversity threats such as habitat loss and fragmentation, land use changes and more recently climate change. They may adapt to new conditions on site through phenotypic plasticity or evolution, but this might not be possible within the modification ranges or the timescales imposed by climate change (Gienapp et al., 2008; Visser, 2008). Alternatively, species may shift their range, searching for new suitable habitats. Regarding this last option, many studies have now highlighted

changes in distribution and community structure in various species (Thomas and Lennon, 1999; Walther et al., 2002; Parmesan and Yohe, 2003; MacKenzie et al., 2007; Nicolas et al., 2011). The success of these relocations or repositioning are contingent upon the dispersal ability of the studied species and the availability of new suitable habitats (Gaston and Blackburn, 2002; Thomas et al., 2004).

Many studies using statistical approaches and species distribution models (Guisan and Zimmermann, 2000) have analysed the geographical distribution of species or community with respect to their present environment and used the results to predict expected distribution areas under climate change scenarios. This type of analysis has been carried out for many taxa such as plants (Midgley et al., 2002; Thuiller, 2003; Zimmermann et al., 2009), reptiles and amphibians (Segurado and Araújo, 2004; Araújo et al., 2006), birds (Huntley et al., 2006), mammals (Thuiller et al., 2006), insects (Heikkinen et al., 2007; Barrows et al., 2008), fish (Buisson, 2009) or diadromous fish (Lassalle, 2008). However, such projections do not consider populations' abilities to adapt to changing environmental conditions (Pulliam, 2000; Guisan and Thuiller, 2005; Jackson et al., 2009).

Despite a call by the scientific community in the last decade for developing a new generation of models (Guisan and Thuiller, 2005; Keith et al., 2008; Thuiller et al., 2008; Franklin, 2010) combining climatic suitability, population dynamics and dispersal (Huntley et al., 2010), few studies have developed mechanistic or semi-mechanistic models to deal with population dynamics and dispersal limitations of species under climate change scenarios (but see Brooker *et al.*, (2007), Keith *et al.*, (2008), Engler and Guisan (2009), Midgley *et al.*, (2010), Hein *et al.* (2011), Fennell *et al.*, (2012)). Mechanistic models aim to incorporate the processes by which a species disperses through an environment (Merow *et al.*, 2011) and, unlike correlative models, allows one to compare potential and realized distributions (Franklin, 2010; Gallien *et al.*, 2010; Merow *et al.*, 2011). Such models would be a key point for guiding management and conservation of species in a period of rapid environmental changes (Kinnison and Hairston, 2007) especially in fragmented and heterogeneous environments. However, the development of these sorts of models is generally limited by the lack of knowledge about population dynamics and on processes involved in dispersal of the studied species.

The dispersal process is often a critical issue in modelling species movements (Travis *et al.*, 2012). Dispersal is generally defined as (non-returning) movements of individuals away from where they are born, from where they have once reproduced to another breeding site, or between social groups with potentially impacts on gene flow (Clobert *et al.*, 2001; Ronce, 2007; Clobert *et al.*, 2009). It is described as a three-stage process with departure (= emigration), transience (= transfer), and settlement as elementary components (Clobert *et al.*, 2009; Travis *et al.*, 2012). Travis *et al.*, (2012) recently proposed an eco-evolutionary framework for modelling dispersal. However, it is not straightforward to transpose these definitions of dispersal and to define dispersers for diadromous fish according to the diversity and complexity of their life cycles.

Diadromous fishes rely on freshwater, estuarine and marine ecosystems to complete their life cycles (McDowall, 2009; Quinn et al., 2009b). Anadromous species achieve most of their growth at sea and migrate to freshwater to reproduce either in their natal river (natal homing behavior) or in other rivers (straying) while catadromous species spend most of their life in freshwaters and migrate to sea in order to reproduce (McDowall, 1988). Diadromous life history strategies have evolved in phylogenetically diverse fish groups (McDowall, 1997). This original life history characteristic has enabled them to adjust their distribution to cope with environmental changes (McDowall, 1997; McDowall, 2009) and could allow them to do the same in future changing environments (Lassalle et al., 2009). Since diadromous species have a real potential to explore and colonize new environments with a part of their life cycle at sea, a diadromous strategy is an adaptive asset compared to a holobiotic life history strategy in a context of global change. In this paper, we will only focus on anadromous species, for which we assume that dispersers are strayed spawners (*i.e.* strayers) not making natal homing behavior (*i.e.* not returning to their natal stream for spawning). However, processes involved in the determination of strayers as well as the behavior of the strayers remain unknown for diadromous species. As dispersal is closely linked to individual behavior, individual-based-models (IBMs) appear to be a promising approach to address the question of dispersal and repositioning dynamics of diadromous fishes. IBMs also offers a flexible and easy way to simulate different behaviors.

Despite their complexity often seen to hamper interpretation of their results, the use of IBMs in ecological modelling has increased exponentially (Grimm, 1999) from the seminal works of Huston *et al.* (1988). Moreover, recent progresses have been made to allow complex IBMs to be better communicated and described (Grimm et al., 2006; Grimm et al., 2010). Many IBMs have already involved fish populations (Van Winkle et al., 1993; Van Winkle et al., 1998; Grimm, 1999; Charles et al., 2008) and more especially diadromous fish such as chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Jager et al., 1997), European eel, *Anguilla anguilla* (Lambert and Rochard, 2007) or more recently Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka* (Reed et al., 2011), brown trout, *Salmo trutta* (Frank and Baret, 2013) and Atlantic salmon, *Salmo salar* (Piou and Prévost, 2012, 2013). Furthermore, IBMs are powerful tools to represent biological and habitat mechanisms, individual behavior and variability (Grimm, 1999). They also allow analysing potential climate change effects on natural systems (Reed et al., 2011; Piou and Prévost, 2013) as environmental effects can be directly incorporated in processes. Although complexity is an essential feature of IBMs and can result in unforeseen emergent properties, they may appear over-parameterized if compared to much more parsimonious statistical models. Furthermore, a number of population dynamics parameters are often imprecise and poorly estimated. Hence, it is important to carry out sensitivity analyses (Saltelli, 2004) of this kind of model. Global sensitivity analysis methods are now well known to advance the comprehension and exploration of system modelled (Faivre et al., 2013). In such an analysis, parameters are varied simultaneously allowing identification of interactions by statistical analysis of the simulation results. These methods have already been used in industry (Kleijnen, 1998),

ecology (Cariboni et al., 2007) or fishery science (Drouineau et al., 2006; Drouineau et al., 2008; Lehuta et al., 2010).

For diadromous species, developing a model combining climatic requirements and population dynamics with explicit dispersal processes is a real challenge and will be a major step forward for guiding management policies. If successful, it could help to determine in which catchment and for which species restoration and restocking actions will be relevant. Moreover, the development of this kind of model for diadromous fish does not appear to be limited by the knowledge of their ecology and their population dynamics which are now well documented (at least for the continental phase) for several species such as Atlantic salmon *Salmo salar* (Peterson et al., 1977; Bagliniere and Maisse, 1985; Fleming, 1996; Friedland, 1998; Hutchings and Jones, 1998; Forseth et al., 2001; Jonsson and Jonsson, 2009; Buoro et al., 2010), European eel *Anguilla anguilla* (Gatto and Rossi, 1979; Vollestad and Jonsson, 1988; De Leo and Gatto, 1995; Dekker, 2000; Lambert, 2005; Lambert and Rochard, 2007; Bevacqua et al., 2011), European sturgeon *Acipenser sturio* (Rochard and Lambert, 2011) or allis shad *Alosa alosa* (Lambert et al., 2001; Acolas et al., 2006; Lassalle et al., 2008c; Mota and Antunes, 2011; Rougier et al., 2012).

In this context, we developed an exploratory simulation model (GR3D: Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution) integrating the whole population dynamics of diadromous fish (reproduction, growth, survival, maturation, downstream and upstream migrations). The GR3D model is individual-based, stochastic and spatially explicit. To test climate change effect on population dynamics, we introduced temperature variations and their effects on demographic traits, such as growth, reproduction and survival. We introduced individual variability through growth, survival, reproduction and migration. Models of high complexity require a substantial exploration phase to avoid misinterpretation of simulation results (Grimm and Railsback, 2005). The more complex a model is, the more its calibration, and the extrapolation and analysis of its results are difficult (Levins, 1966; Caswell and John, 1992). From this consideration, testing a complex model with simple exploratory cases is a reasonable and rational approach (Faivre et al., 2013).

Here, we present the GR3D model and show how this generic model may be relevant to study the repositioning dynamics and persistence of diadromous fish in a context of climate change. To illustrate the potential of the model, we applied GR3D in a virtual exploratory study where we assess the repositioning of a virtual anadromous allis shad population between two river catchments under a scenario of temperature increase. We run the associated sensitivity analysis in order to identify parameters influencing model outputs.

2. Materials and methods

2.1 Model description

The GR3D model has been developed in Java using the "SimAquaLife" framework (Dumoulin, 2007) which is an individual-based, process-oriented toolkit for aquatic life simulation.

The description of the GR3D model follows the ODD protocol (Overview, Design concepts, Details) for describing individual- and agent-based models (Grimm and Railsback, 2005; Grimm et al., 2006; Grimm et al., 2010).

2.1.1 Purpose

The general purpose of GR3D is to evaluate diadromous fish local persistence (defined as the probability for a species to maintain a population in a specific river catchment) (Jager et al., 2013), global persistence (defined as the probability for a species to maintain a population in at least one catchment) and concomitant potential evolution of their distribution area, in the context of climatic change at a European scale combining population dynamics, repositioning behaviors through dispersal processes and climatic requirements.

2.1.2. State variables and scales

Temporal scales: GR3D simulates a seasonal time step with distinct processes and scheduling in each of these steps.

Entities and spatial scales: Three types of entities compose the GR3D model: one for fish agents and two for environment elements. GR3D is spatially explicit with a continental compartment and a sea compartment. The continental compartment is split up in "River Basins". Each "River Basin" (RB) is characterized by a name, a position (latitude and longitude at the mouth), a catchment area (km²) and seasonal mean water temperatures at the mouth (Table 1).

According to the studied species, the sea compartment is either split into "Sea Basins" (SB) associated with one of the river basins, or composed of a unique "sea basin" connected to all the river basins. Each SB is characterized by a name and seasonal mean water temperatures (Table 1).

Temperatures in compartments are updated at each time step according to a virtual scenario of water temperature increase or according to a real projection of climate change. Actually, GR3D is designed to work either with virtual environments or real environments such as the Atlantic coast.

State variables of diadromous fish individuals: Each diadromous fish is described by an ID, a gender, a maturation stage (mature or immature), an age, a body length, a location (a river basin or a sea basin), a birth place and a number of reproductions.

Table1. List of agents intervening in the GR3D individual-based model, with their state variables and corresponding status or measure unit.

Agent	State Variable	Description	Status/unit of measure
Sea basin	name	Name ID	SB and a number
	seasonal temperature	Water temperature	Numeric (°C)
River basin	name	Name ID	RB and a number
	longitude	Longitude at the mouth	Numeric (°)
	latitude	Latitude at the mouth	Numeric(°)
	watershed area	Watershed area of the river basin	Numeric (km ²)

Diadromous fish	seasonal temperature	Water temperature	Numeric (°C)
	ID	Fish identification	Numeric (-)
	gender	Sex	M, F
	stage	Stage	Mature, immature
	age	Age	Numeric (-)
	body-length	Body length	Numeric (cm)
	location	Current location	Name of the compartment
	birth place	Birth place	Name of the birth compartment
	number of reproduction	Number of reproduction	Numeric (-)

2.1.3. Process overview and scheduling

GR3D is developed to cover the entire life cycle of any diadromous fish species trying to be the more generic as possible and taking into account the differences between anadromous and catadromous species. Hence, we structured the model in six submodels consistent with the life cycle events and processes of any diadromous species (reproduction, growth, survival, downstream migration, maturation, and upstream migration including dispersal). As the present test case deals with an anadromous species (see section 2.2.), we only presented the computational order of life cycle events and processes in a conceptual diagram for an anadromous species with allis shad as an illustrative case (Fig. 1).

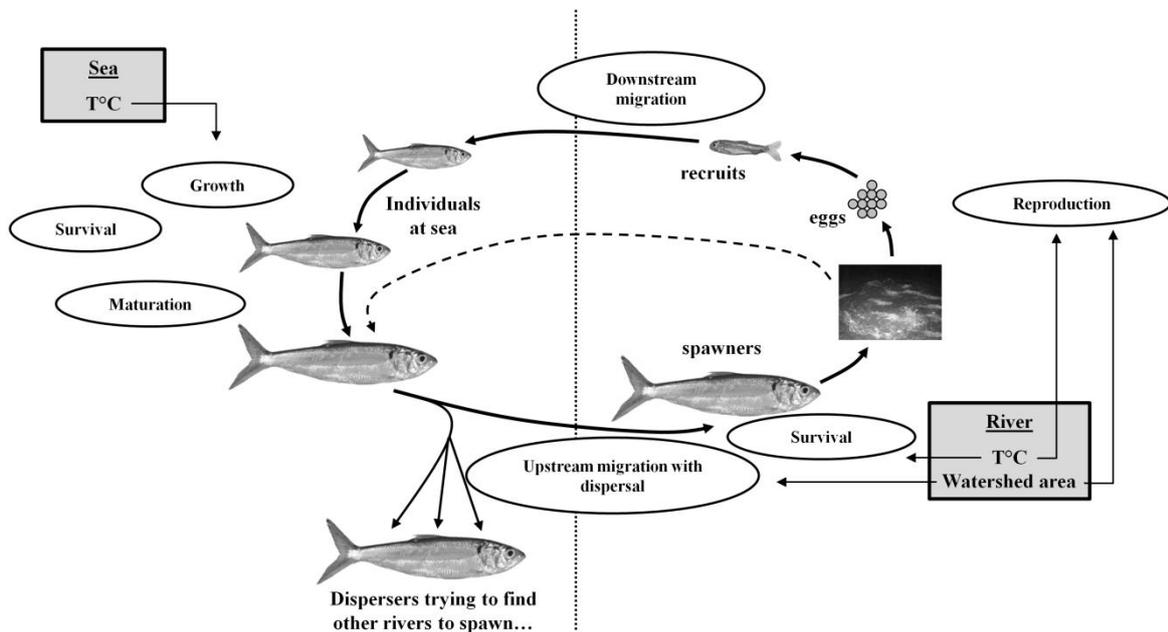


Fig. 1. Conceptual diagram of the life cycle of anadromous species (adapted for allis shad) represented in the GR3D individual-based model.

2.1.4. Design concepts

Basic principles: GR3D is a population dynamic model that explicitly includes environmental effects in processes and that incorporates an original dispersal process. During the upstream migration of anadromous fish, we distinguished two kinds of

individuals: individuals having a homing behavior (*i.e.* returning to their natal river to spawn) or having a straying behavior (*i.e.* not returning to their natal stream). In the absence of information on marine dispersion behavior, we assumed that the choice of a river basin by an individual is the result of three components: 1) a propensity to adopt a homing behavior (characteristic of the species), 2) the accessibility of the river basin, and 3) its attractiveness.

Interactions: Indirect interactions are included in the reproduction process (see Section 2.1.7.1) through a demographic Allee effect (Allee, 1931; Stephens et al., 1999) and through a density-dependant survival of eggs and larvae.

Stochasticity: Demographic stochasticity was incorporated for growth, survival, reproduction and dispersal.

Observation: Graphical outputs from "SimAquaLife" interface directly show population-level variables (declared as observable in GR3D) as well as spatial distribution of the individuals. As example, the number of spawners (distinguishing those exhibiting natal homing behavior from those exhibiting straying) and juveniles at each reproduction for each river basin can be recorded as well as the year of the first non-null reproduction and the last year without reproduction.

2.1.5. Initialization

The environment, the start and the number of year of simulations, the abundance, the age and the initial distribution of the individuals are initialised according the application case. Population parameters are initialised according to the studied species (see section 2.2.).

2.1.6. Input

In the current version of GR3D, environmental conditions changed over time via temperature, which changed over space and season. The model is designed to integrate any kind of seasonal temperature temporal series. In a same way, to define the environment, an input file containing river basins characteristics (cf. § 2.1.2) can be used.

2.1.7. Submodels

GR3D contains 42 parameters, which are listed in Table 2 according to the submodel they are involved in. According to the studied species, their values are obtained either from observations (literature) or are reasonable guessed (*i.e.* we have only an idea of what would be a realistic value of the parameter) or are calibrated. GR3D is based on six submodels representing fundamental biological processes.

Table 2. GR3D parameters description and selected nominal values for the test case with allis shad.

Parameter name	Description	Value	Reference or remarks
Reproduction			
repSeason	Season of the reproduction	Spring	(Mennesson-Boisneau et al., 2000b)
Δt_{rec}	Assumed age of juvenile produced by the reproduction (Year)	0.33	As we assumed that recruitment were juveniles in estuary, we used the study from Lochet et al. (2008)
η	Parameter to relate $S_{95,j}$ and the surface of a spawning place (Ind/km ²)	2.4	Offline calibration using the study from Rougier et al. (2012)
θ	Ratio between $S_{95,j}$ and $S_{50,j}$ in each spawning place	1.9	Offline calibration using the study from Rougier et al. (2012)
a	Parameter of the S-R relationship linked to the fecundity of the studied species (Eggs/individual)	135000	(Cassou-Leins et al., 2000; LANUV, 2010)
$surv_{optRep}$	Optimal survival rate of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	$1.7 \cdot 10^{-3}$	Offline calibration using the study from Rougier et al. (2012)
$T_{minRep}, T_{optRep}, T_{maxRep}$	Water temperature (°C) regulating survival of an individual from eggs to the age Δt_{rec}	14, 20, 26	(Cassou-Leins et al., 2000; Kottelat and Freyhof, 2007)
λ	Parameter to relate c_j and the watershed area of j	$4.1 \cdot 10^{-4}$	Offline calibration using the study from Rougier et al. (2012)
σ_{rep}	Standard deviation of log-normal distribution of the recruitment	0.2	Reasonable guessed
Sp_{sp}	Survival probability of spawners after reproduction (<i>i.e.</i> iteroparous rate)	0.1	(Mennesson-Boisneau et al., 2000b)
Downstream migration			
downMigAge	Age of individual when it runs toward the sea (Year)	0.33	(Lochet et al., 2008); In the test case, this migration concerns also spawners which survive after reproduction but, as mature individuals, they migrate automatically at sea the season following the reproduction
downMigSeason	Season of the run of individuals toward the sea	summer	In the test case, both juveniles and spawners which survive after reproduction migrate in summer (Cassou-Leins et al., 2000)
Growth			
L_{ini}	Initial length of juvenile in estuary (cm)	2	As we considered juveniles in estuary, we used the study from Lochet et al. (2008)
$\sigma_{\Delta L}$	Standard deviation of log-normal distribution of the growth increment	0.2	Reasonable guessed
L_{∞}	Asymptotic length of the individual (cm)	60	(Mennesson-Boisneau et al., 2000a)

$T_{minGrow}$, $T_{maxGrow}$	$T_{optGrow}$	Water temperature (°C) regulating the growth	3, 17, 26	Reasonable guessed
$K_{optGrow}$		Optimal growth coefficient (cm/season)	0.3	(Bagliniere and Elie, 2000; Aprahamian et al., 2002)
Survival				
Z_{sea}		Annual mortality coefficient at sea (Year ⁻¹)	0.4	Reasonable guessed based upon Rougier et al. (2012)
H_{riv}		Annual mortality (different from natural) coefficient in river (Year ⁻¹)	0	Reasonable guessed to 0 to limit the complexity of the test case
$T_{minSurvRiv}$, $T_{maxSurvRiv}$	$T_{optSurvRiv}$	Water temperature (°C) regulating survival of individual in river	10, 20, 23	In the test case, it concerns only spawners during the reproduction run and this phase has been shown highly dependent of water temperature (Cassou-Leins et al., 2000; Kottelat and Freyhof, 2007)
$surv_{optRiv}$		Optimal natural survival rate of individuals in river (Year ⁻¹)	1	Natural mortality was assumed to be negligible at optimal conditions during the reproduction run as it concerns a short period of 3 months (Cassou-Leins et al., 2000)
Maturation				
L_{mat}		Length at first maturity (cm)	40	(Cassou-Leins et al., 2000; Lassalle et al., 2008c)
Upstream migration				
upMigAge		Age of individual when it runs toward the river (Year)	-	In the test case, this migration concerns only mature individuals and is not age-specific consequently
upMigSeason		Season of the return of spawners in river for spawning	spring	All mature individuals at sea migrate in river at this season
P_{hom}		Probability to do natal homing behavior	0.75	(Tomas et al., 2005)
α_{const} , α_{WA}	α_{dist} , α_{TL}	Parameters of the logit function used to determine the weight of each accessible basin for dispersers	-2.9, 19.7, 0, 0	Reasonable guessed assuming a weight of 0.95 and 0.05 for a basin located at a distance of 10km and 300km respectively and assuming no effect of individual size and surface of basins on dispersal
$\overline{D}_{j-birthPlace}$, $\overline{\sigma}_{j-birthPlace}$, \overline{WA} , σ_{WA}	\overline{TL} , σ_{TL}	Mean and standard deviation used for standard core values in the logit function	300, 978,-,-,-	Reasonable guessed assuming that 300 km was close to the maximal distance of allis shad dispersal and from EuroDiad 2.0 database (Lassalle, 2008). Parameters linked to fish length and surface basin were not relevant in the test case.
$w^{deathBasin}$		Weigth of the death basin used to introduced a mortality of dispersers	0.4	Reasonable guessed

2.1.7.1. Reproduction:

Reproduction occurs yearly during the reproduction season (defined as a population parameter, [Table 2](#)) in each river basin when spawners are present. We assumed that numbers of recruits R_j produced by S_j spawners in a spawning basin j follows a Beverton & Holt stock-recruitment relationship of parameters α_j and β_j (BH S-R) ([Beverton and Holt, 1957](#)). However we modified the traditional BH S-R:

- We included an Allee effect (Eq. (1)) to take into account difficulties to settle a population with limited numbers of fish in new habitats. Depensation strength is modeled as a function of river basin watershed area through two species specific parameters: η a parameter linking the basin watershed area WA_j to its carrying capacity (the higher η is, the higher the stock level to reach 95% of the asymptotic recruitment) and θ which controls the Allee effect strength (a high θ corresponds to a strong depensation, *i.e.* the stock level to produce half of the asymptotic recruitment is close to the stock level producing 95% of the asymptotic recruitment).

$$R_j = \frac{\alpha_j S_j \frac{1}{1 + e^{\left(\frac{-\ln(19) S_j - \eta / \theta \cdot WA_j}{\eta \cdot WA_j - \eta / \theta \cdot WA_j} \right)}}}{\beta_j + S_j \frac{1}{1 + e^{\left(\frac{-\ln(19) S_j - \eta / \theta \cdot WA_j}{\eta \cdot WA_j - \eta / \theta \cdot WA_j} \right)}}} \quad (1)$$

- By comparison to the traditional BH S-R, we considered that the non-density dependent mortality from egg to recruit (duration Δt_{rec} , [Table 2](#)) is a function of temperature, consequently parameters α_j and β_j depend on temperature (Eq. (2) and Eq. (3)). Egg survival is optimal ($surv_{optRep}$, [Table 2](#)) at T_{opt} and there is no recruitment when temperature is out of the range $T_{min} - T_{max}$ (Eq. (4), [Table 2](#)). The density dependent mortality of the BH S-R is assumed to be dependent on the basin surface (through a population parameter λ , [Table 2](#)) to take into account resource limitations in small basins (Eq. (5)).

$$\alpha_j = \frac{b_j e^{-b_j \Delta t_{rec}}}{c_j (1 - e^{-b_j \Delta t_{rec}})}, \quad (2)$$

$$\beta_j = \frac{b_j}{a c_j (1 - e^{-b_j \Delta t_{rec}})}, \quad (3)$$

The parameter a is linked to the fecundity of the species ([Table 2](#)),

$$b_j = -\frac{1}{\Delta t_{rec}} \ln \left[surv_{optRep} \frac{(T_j - T_{minRep})(T_j - T_{maxRep})}{(T_j - T_{minRep})(T_j - T_{maxRep}) - (T_j - T_{optRep})^2} \right], \quad (4)$$

and

$$c_j = \frac{\lambda}{WA_j}. \quad (5)$$

We introduce stochasticity in this process by drawing the value of the effective recruitment $R_{Eff,j}$ in a lognormal distribution of standard deviation σ_{rep} around the stock-recruitment relationship (Table 2).

After the reproduction, the population parameter Sp_{sp} (Table 2) defined the survival probability of the spawners to take into account the iteroparity of the studied species.

2.1.7.2. Downstream migration.

This process occurs at different life stage and season according to the studied species. The age and the season at which this migration occurs are defined as population parameters (Table 2). In this process, individuals migrate from their river location to a determined sea compartment according to the studied species.

2.1.7.3. Growth.

The population parameter L_{ini} determines the initial length of individuals at age Δt_{rec} (*i.e.* after reproduction). We then use a von Bertalanffy growth function (von Bertalanffy, 1938) derived from Fabens (1965) for modelling of the growth process. Each season, each individual length is updated according to its previous length. In order to introduce individual variability and to avoid negative growth, we use a lognormal distribution to determine the growth increment

$$\Delta L = \text{LogN}(\mu_{\Delta L}, \sigma_{\Delta L}), \quad (6)$$

with $\mu_{\Delta L}$ the mean and $\sigma_{\Delta L}$ the standard deviation of the variable's natural logarithm (Table 2). So, $\mu_{\Delta L}$ is expressed

$$\mu_{\Delta L} = \log\left((L_{\infty} - TL_t) \times (1 - \exp^{-\kappa \Delta t})\right) - \frac{\sigma_{\Delta L}^2}{2}, \quad (7)$$

where TL_t is the total length of a fish at time unit t , L_{∞} is a population parameter corresponding to the asymptotic length of fish (Table 2) and κ is the growth coefficient. Since temperature is known to affect growth rate (Brown et al., 2004), Rosso's function (Rosso et al., 1995) is used to correlate the growth coefficient to temperature and introduce seasonal variability (Mallet et al., 1999; Dion and Hughes, 2004; Kielbassa et al., 2010; Bal et al., 2011). According to this function, the growth coefficient κ and temperature are linked by a bell-shaped relationship. In fact, κ is equal to 0 if the temperature is lower or equal to the minimal growth temperature $T_{minGrow}$; it increases with temperature up to an optimum $\kappa_{optGrow}$ at the optimal growth temperature $T_{optGrow}$. If temperature continues to increase, the growth coefficient κ rapidly decreases down to 0 at the maximal growth temperature $T_{maxGrow}$. The relationship is expressed

$$\kappa = \kappa_{optGrow} \frac{(T - T_{minGrow})(T - T_{maxGrow})}{(T - T_{minGrow})(T - T_{maxGrow}) - (T - T_{optGrow})^2}. \quad (8)$$

Parameters $T_{minGrow}$, $T_{optGrow}$, $T_{maxGrow}$ and $\kappa_{optGrow}$ are population parameters (Table 2).

2.1.7.4. Survival.

At each time step, the survival of each individual is assessed depending on its location and stage.

For individuals at sea, the seasonal survival probability, Sp_{sea} , is calculated using the annual mortality coefficient at sea, Z_{sea} , defined as a population parameter (Table 2) and a survival equation

$$Sp_{sea} = \exp^{-Z_{sea} \times \Delta t_{season}}, \quad (9)$$

where Δt_{season} is the duration of a season (*i.e.* 0.25 year⁻¹). We assumed that Z_{sea} incorporates all sources of individual mortality at sea.

For individuals in river, the seasonal survival probability, Sp_{riv} , is calculated using two annual mortality coefficients M_{riv} (natural mortality coefficient) and H_{riv} (human-induced mortality coefficient) defined as population parameters (Table 2) and a survival equation

$$Sp_{riv} = \exp^{-(M_{riv} + H_{riv}) \times \Delta t_{season}}. \quad (10)$$

The natural mortality coefficient M_{riv} is assumed to be dependent on the river temperature T_j and was computed as follows

$$M_{riv} = \frac{-\ln \left(surv_{optRiv} \frac{(T_j - T_{minSurvRiv})(T_j - T_{maxSurvRiv})}{(T_j - T_{minSurvRiv})(T_j - T_{maxSurvRiv}) - (T_j - T_{optSurvRiv})^2} \right)}{\Delta t_{season}}, \quad (11)$$

where $T_{minSurvRiv}$, $T_{optSurvRiv}$, $T_{maxSurvRiv}$ and $surv_{optRiv}$ were population parameters (Table 2). We assumed that the other mortality coefficient H_{riv} incorporates the other sources of mortality in river (fishery, pollution, dams...).

2.1.7.5. Maturation.

In the current version of GR3D, individual maturation is not explicit and did not involve energy allocation processes. An individual becomes mature as soon as its length reached the length at first maturity L_{mat} (defined as a population parameter, Table 2) and its maturation stage changed from *immature* to *mature*.

2.1.7.6. Upstream migration.

This submodel is essential in the model since we assumed that dispersal is linked to this migration. This process occurs at different life stages and seasons depending on the studied species. The age and the season at which the downstream migration occurs are defined as

population parameters (Table 2). It has been designed as a three-stage process with emigration, movement and settlement phases.

1. *The emigration phase:* in this phase, individuals have a probability to adopt a homing (p_{hom}) or a straying behavior ($1 - p_{hom}$) which is assumed to be a characteristic of the species. p_{hom} is defined as a population parameter (Table 2).

2. *The movement phase:* Individuals that do not become strayers simply migrate in their natal river (homing behavior). For strayers, the probability to migrate in each river basin is assumed to be a function of its accessibility and its attractiveness. We assumed that accessibility depends on the dispersal distance $D_{j-birthPlace_i}$ between basin j and the birth place of an individual i , and on the total length TL_i of the individual i . The basin attractiveness is assumed to be a function of its watershed area WA_j as a proxy of the river flow. Then, the “weight” of each basin relative to an individual i is computed using a logit function

$$\begin{aligned} \text{logit}(w_i^j) = & \alpha_{const} + \alpha_{dist} \left(\frac{D_{j-birthPlace_i} - \overline{D_{j-birthPlace}}}{\sigma_{j-birthPlace}} \right) \\ & + \alpha_{TL} \left(\frac{TL_i - \overline{TL}}{\sigma_{TL}} \right) + \alpha_{WA} \left(\frac{WA_j - \overline{WA}}{\sigma_{WA}} \right), \end{aligned} \quad (12)$$

where α_{const} , α_{dist} , α_{TL} and α_{WA} are four population parameters (Table 2). In order to have comparable parameters, we used standard cores values of each factor influencing the function and we defined $\overline{D_{j-birthPlace}}$, $\sigma_{j-birthPlace}$, \overline{TL} , σ_{TL} , \overline{WA} and σ_{WA} as population parameters (Table 2).

We assumed that individuals may also not find any basin so we introduce a virtual “death basin” with a fixed weight $w^{deathBasin}$. Then w_i^j are standardized so that their sum equals 1, providing probabilities to choose each river basin (including death basin). The choice is then modelled by a simple multinomial process.

3. *The settlement phase:* Individuals enter in the selected destination, survive if conditions are suitable and reproduce if they find mating requirements.

2.2. The test case

2.2.1. Description of the studies species

Allis shad (*Alosa alosa* L.) is an anadromous clupeid spawning in the higher middle watercourse of rivers. Fish migrate to sea during their first year, where they grow and return to freshwater to spawn at between 3 and 6 years (Bagliniere and Elie, 2000; Baglinière et al., 2003). Currently, populations of allis shad exist along the northeastern Atlantic coasts in some large rivers of France (Loire, Gironde-Garonne-Dordogne, and Adour) and Portugal (Minho and Lima) (Lassalle et al., 2008c) and despite some protective measures, this species appears to have been in serious decline for a number of years (Limburg and Waldman, 2009; Rougier et al., 2012). Biology and ecology of allis shad have therefore received a great deal

of attention in the last 30 years (Mennesson-Boisneau and Boisneau, 1990; Prouzet et al., 1994; Bagliniere and Elie, 2000; Acolas et al., 2004; Acolas et al., 2006) and several studies also dealt with its population dynamics (Martin Vandembulcke, 1999; Lambert et al., 2001; Rougier et al., 2012).

2.2.2. Environment, time and initialization

An environment with two rivers basins (RB1 and RB2) and two sea basins (SB1 and SB2) highly associated to the river basins (*i.e.* RB1 with SB1 and RB2 with SB2) was used for the test case. Our experiment mimics a situation where temperature increase opened the opportunity for a stable allis shad population in RB1 to expand into a new suitable river RB2. Two environmental parameters were defined to determine the initial configuration of the environment: WA_{RB2} corresponding to the watershed area of the uninhabited river basin RB2 and $intDist$ describing the distance between RB1 and RB2.

Each simulation starts in summer and lasts 200 years (*i.e.* 800 time steps). During the first fifty years of simulation, a virtual population of allis shad was created in RB1 by introducing there 500000 juveniles at the first time step. From the year 50 to the year 150, we introduced in the two basins a linear water temperature increase of 3°C in 100 years (*i.e.* water temperature increase by 0.0075°C at each time step) and RB2 becomes suitable for allis shad reproduction. At the end of the temperature increase, only RB2 is suitable for allis shad for the last 50 years of simulations. Temperatures in RB1 and RB2 were initialized with the same values except for the spring temperature as we used it to control the suitability of each river during the simulation. In order to work with realistic values, we used daily estimates of Gironde estuarine water temperature (°C) provided by EDF (Electricité De France) between 1991 and 2009 to initialize the winter, summer and autumn temperatures in RB1 and RB2 as the Gironde basin is located at the center of the allis shad distribution area (Baglinière, 2000; Lassalle, 2008). Spring temperature of RB1 was set to 3°C below $T_{maxSurvRiv}$ and set to T_{minRep} in RB2. The watershed area of RB1 was set to 40000 km². The environmental parameters WA_{RB2} and $intDist$ were included in the global sensitivity analysis to assess the influence of the environment configuration on model outputs (see section 2.2.4.).

The seasonal mean water temperatures of SB1 and SB2 were calculated as the mean between 12°C and the seasonal mean water temperatures of RB1 and RB2, respectively.

Initial length of each individual is set at 2 centimetres. The individual state variables were initialized as follows for each new individual: gender was assigned according to a sex ratio of 1:1; stage was set to “immature”, the number of reproduction was set to 0; and the birth place was set according to their birth location.

2.2.3. Model parameterisation

For this test case with allis shad, 20 population dynamics parameters were obtained from literature, 18 were parameterized as reasonable guesses (based upon expertise), and 4 were estimated using off-line calibration (Table 2).

For the off-line calibration, we used a previous work (Rougier et al., 2012) about the population dynamics of allis shad in the Gironde basin for the parameterization of the reproduction process (*i.e.* parameter η , θ , $surv_{optRep}$ and λ of the BH S-R relationship, Table 2) and used their estimates of $\alpha_{Gironde}$, $\beta_{Gironde}$ and η . We assumed that the recruitment was a number of juveniles in estuary and set Δt_{rec} to 0.33 year (4 months) as it corresponds to the average duration of the juvenile downstream migration towards the sea (Lochet et al., 2008).

We assumed dispersal of allis shad was only dependant of the distance between the suitable habitats. Hence, α_{TL} and α_{WA} were set to 0. We set $\sigma_{j-birthPlace}$ to 978 km (using the EuroDiad 2.0 database of European river basins from Lassalle (2008)). We set $\overline{D_{j-birthPlace}}$ to 300 km as we assumed that this value was close to the maximal distance of dispersal for allis shad. Then we assumed a weight of 0.95 and 0.05 for a basin located at a distance of 10 km and 300 km respectively. In consequence, α_{const} and α_{dist} were set to -2.9 and 19.7 respectively (Table 2).

2.2.4. Sensitivity analysis

For these simulations, we mainly focused on the success of the colonization of RB2. Hence, we recorded the following 2 output variables: (i) fs was a qualitative variable describing the final state of RB2 using the value of the coefficient of variation (CV) of the recruitment in RB2 during the last ten years of simulations, *i.e.* that it took either the value 0 if the CV was null, or the value 1 if the CV was higher than a threshold arbitrarily set to 5%, or the value 2 if the CV was positive and lower than the threshold; (ii) mlr was the mean of the recruitment in RB2 during the last ten years of simulations.

We defined two variables using the fs output variable. fsP indicated the presence/absence of fish in RB2 (*i.e.* $fs = 0$ for absence and $fs > 0$ for presence). Considering only positive values of fs , we defined fsS as a variable describing a kind of stability of the RB2 population (*i.e.* relatively unstable for $fs = 1$ because it means that there is high variation in the recruitment values in the ten last year of simulation, and stable for $fs = 2$ because it means that recruitment values are stable in the ten last years of simulation). Hence, we used these two variables to analyze the influence of parameters on both the presence/absence of fish in RB2 and on the stability of the population in RB2. mlr was a metric indicating the abundance of fish in RB2. As the null values described absence of fish in RB2, we only used positive values of mlr to analyze the influence of parameters on abundance in RB2.

In order to screen non-influential and influential parameters on GR3D model outputs, we conducted a global sensitivity analyses by varying both the model and the environmental parameters. We identified 20 uncertain population dynamics parameters of the GR3D model to incorporate in the sensitivity analysis and we added 2 environmental parameters in the analysis (WA_{RB2} the watershed area of RB2 and $intDist$ the distance between RB1 and RB2; Table 3). Considering a maximal range of variation of 20% often used in sensitivity analysis (Drouineau et al., 2006; Lehuta et al., 2010), we set a low and a high value for each

population parameter based on our own expertise and knowledge of allis shad population dynamics (Table 3). Concerning environmental parameters, we considered three modalities for *WA_RB2* and four for *intDist* (Table 3). As a complete design would have taken too much time since it would involve more than 12 million simulations without replicates ($2^{20} \times 3 \times 4$), we first used an experimental design to identify the most influential parameters on model outputs. Regarding the number of factors and modalities, the most appropriate experimental design are D-optimal designs (Drouineau et al., 2006; Faivre et al., 2013). In this type of design, the estimations of the effects are partially correlated (*i.e.* that contrary to factorial design, confusion between effects estimates may exist, but an algorithm is used to find the set of experiments), maximizing the determinant of the information matrix (XX' with X , the matrix of the different combinations of modalities for each experiment) of the design, equivalent to maximizing the efficiency of the estimation (Droesbeke et al., 1997; Drouineau et al., 2006). We use the AlgDesign R package (Wheeler, 2011) to generate our D-Optimal design and, finally, the resulting experimental design consisted of 1300 simulations that we replicated 10 times. Only main effects were estimated with this design using a logistic regression model for *fsP* and *fsS* and analysis of variance (ANOVA) for *mlr*. For each model output response y , first order indices (SI) of a parameter x_i measuring the importance of the deviance (or variance for *mlr* output) of the y mean conditionally on factor x_i , were considered as a sensitivity index (Saltelli, 2004; Saltelli et al., 2008; Faivre et al., 2013) and were calculated as follows

$$SI(x_i) = \frac{Dev[E(y|x_i)]}{Dev(y)}. \quad (18)$$

Focusing on the ten highest SI of the 3 model outputs, we selected the most influential parameters. For computation time reasons, we were not able to select more than 13 parameters. Then with the most influential selected parameters, we used a complete sampling with 10 replicates in order to estimate main effects and first order interactions effects on the sensitivity of model outputs. We used the same models as those used with the experimental design to estimate SI and global sensitivity indices (TSI). TSI , that measured the mean of the y deviance (or variance for *mlr* output) on the uncertain parameters different from x_i (Saltelli, 2004; Saltelli et al., 2008; Faivre et al., 2013), were calculated for each parameter as follows

$$TSI(x_i) = \frac{E[Dev(y|x_j, j \neq i)]}{Dev(y)}. \quad (19)$$

TSI corresponds also to a measure of the sum of the main effect of a parameter x_i and the effects of interactions of this parameter with all the other uncertain parameters (Saltelli, 2004; Saltelli et al., 2008; Faivre et al., 2013). Both indices SI and TSI are between 0 and 1 but TSI is higher than SI as it includes interaction effects. Estimating the impact of first order interaction was necessary to assess the combined effect of uncertainties on two parameters, which may be different from the sum of the main effects of the two parameters. We

expressed SI and TSI in percentage and we assumed the more distant from 0 they were, the more impact they have on model results.

Statistical analyses of model outputs were carried out using R (R Core Team, 2013). To run all our simulations of the sensitivity analysis, we used OpenMOLE which is a workflow engine specifically tailored for the distributed exploration of simulation models (Reuillon et al., 2013).

Table 3. Uncertain population dynamics parameters of the GR3D model and environmental parameters tested in the sensitivity analysis of the test case.

Parameter name	Tested values	Selected for complete sampling (Yes or No)
Reproduction SM1		
η	[2.2; 2.6]	N
θ	[1.8; 2]	Y
$surv_{optRep}$	[$1*10^{-3}$; $2*10^{-3}$]	Y
T_{minRep}	[13.3; 14.6]	N
T_{optRep}	[19.3; 20.6]	Y
T_{maxRep}	[25.3; 26.6]	N
λ	[$3*10^{-4}$; $5*10^{-4}$]	Y
σ_{rep}	[0.1; 0.3]	N
Growth SM2		
$\sigma_{\Delta L}$	[0.1; 0.3]	N
$T_{minGrow}$	[2.3; 3.6]	N
$T_{optGrow}$	[16.3; 17.6]	Y
$T_{maxGrow}$	[25.3; 26.6]	N
$\kappa_{optGrow}$	[0.2; 0.4]	Y
Survival SM3		
Z_{sea}	[0.3; 0.5]	Y
$T_{minSurvRiv}$	[9.3; 10.6]	N
$T_{optSurvRiv}$	[19.3; 20.6]	Y
$T_{maxSurvRiv}$	[22.3; 23.6]	N
Maturation SM5		
L_{mat}	[36; 44]	Y
Anadromous migration SM6		
P_{hom}	[0.6; 0.9]	Y
$W^{deathBasin}$	[0.2; 0.6]	N
Environmental parameters		
WA_{RB2}	[20000; 40000; 80000]	Y
$intDist$	[100; 300; 600; 900]	Y

3. Results

We present in Fig 2 an illustrative example of model output where we followed the dynamics over time in RB1 and RB2 of the recruitment for a same set of parameters by just varying the value of the distance between RB1 and RB2.

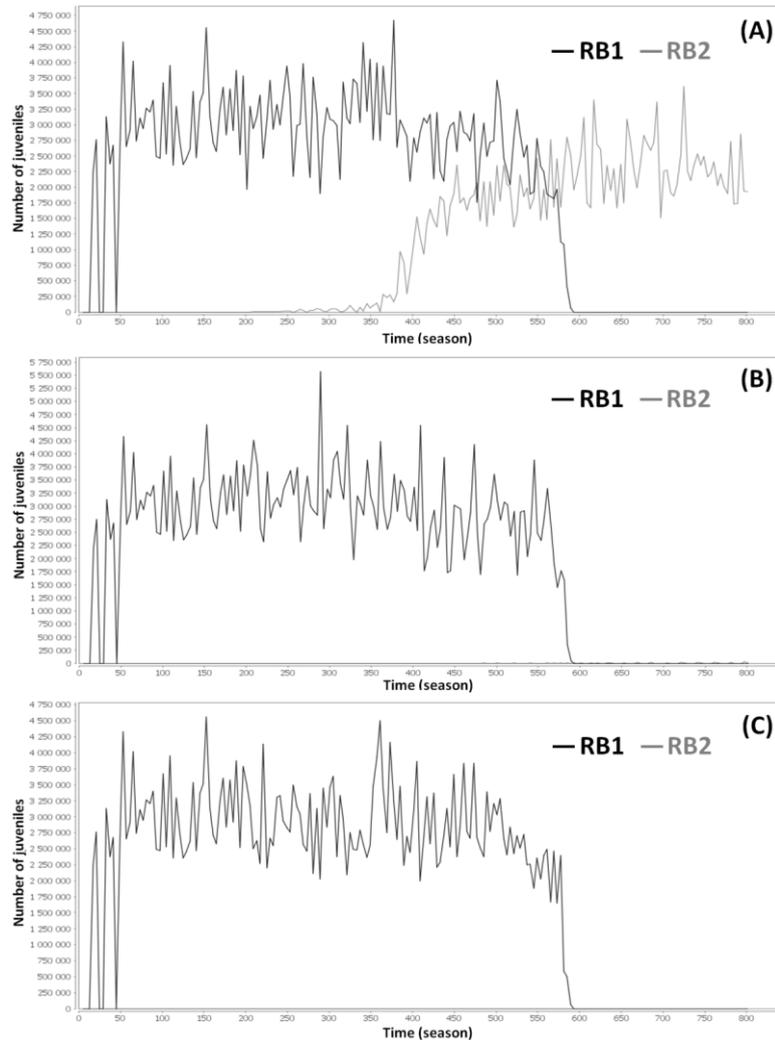


Fig. 2. Illustrative example of simulation results over 200 years showing the dynamics over time of the recruitment in RB1 and RB2 using the nominal values of the model parameters and with (A) a distance of 300 km between RB1 and RB2 and a success of the colonization of RB2 ($fs = 2$), (B) a distance of 600 km between RB1 and RB2 and very low recruitments in RB2 at the end of simulation ($fs = 1$), and (C) a distance of 900 km between RB1 and RB2 and no colonization of RB2 ($fs = 0$).

3.1. Selection of the most influential parameters

Among the 13000 simulations with the D-Optimal design, we observed failure of colonization of RB2 in 48% of simulations (*i.e.* $fs = 0$). Thirteen percent of simulations led to an unstable population (*i.e.* $fs = 1$) and 39% led to stable situations in RB2 (*i.e.* $fs = 2$). The logistic regression applied to fsP and fsS explained 78% and 70% of the null deviance respectively and the analysis of variance of mI_r explained 60% of the null variance (Table 4). Focusing on the ten highest SI of the three model outputs, we identified 13 different parameters meaning that model outputs are relatively sensitive to the same parameter (Fig. 3). It was

especially true for fsP and fsS which were very sensitive to the distance between RB1 and RB2 that explained around 50% of the deviance for these two variables (Fig. 3). These two variables were also sensitive to parameters of the growth ($\kappa_{optGrow}$), maturation (L_{mat}), and survival processes (Z_{sea}) which are highly linked to the duration of the individual life at sea (Fig. 3). So, the success of colonization and the stability of the population were, not surprisingly, negatively linked to $intDist$, but also to parameters that increased the duration of the life at sea. mlr was mainly sensitive to the watershed area of RB2 (Fig. 3) with a positive correlation between mlr and WA_{RB2} as this parameter is involved in the reproduction process to determine the production capacity of RB2. mlr was also sensitive to the other parameters of the reproduction process ($Surv_{optRep}$, λ and T_{optRep}) and to the environmental parameter $intDist$. To select the most influential parameters, we kept 12 of the 13 parameters identified in the ten highest SI of the three model outputs. Actually, as the outputs were not very sensitive to $T_{maxSurvRiv}$ which was a parameter used to control the suitability of RB1 in our test case, we did not select this parameter and rather selected the parameter $w^{deathBasin}$ involved in dispersal. Among the 13 selected parameters, four concerned the reproduction process, two concerned the growth, survival and upstream migration (*i.e.* dispersal) processes, one concerned the maturation process and the last two were environmental parameters (Table 3). Consequently, in the second step of the sensitivity analysis, the complete sampling consisted in 24576 simulations that we replicated 10 times.

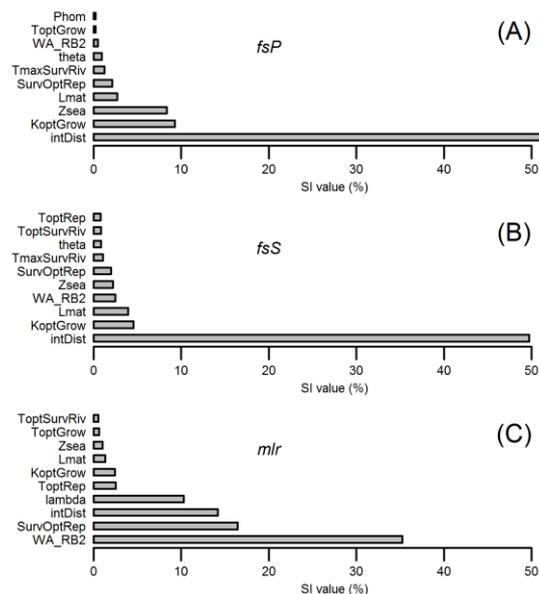


Fig. 3. Ten highest SI values (in %; the higher the percentage, the more sensitive the model is to the considered parameter) for the fsP (A), fsS (B) and mlr (C) output variables calculated from logistic regression for fsP and fsS and ANOVA for mlr with the D-Optimal experimental design (theta and lambda correspond to the parameters θ and λ of the reproduction process respectively).

Table 4. Percentage of explained deviance (for fsP and fsS) and explained variance (for mlr) by the model applied to outputs variables according to the experimental design.

Design	Output variable		
	fsP	fsS	mlr
D-Optimal design	78%	70%	60%
Complete sampling			
Without interaction effects	81%	69%	54%
With interaction effects	90%	85%	79%

3.2. Analysis of interaction effects

Among the 245760 simulations, we observed 49% of unsuccessful colonization, 11% of simulations led to an unstable population in RB2 and 40% led to a stable situation. Although we considered fewer parameters than with the D-Optimal design, the explained deviance and variance of the outputs analysis increased in this second step of the sensitivity analysis because we took first order interactions effects into account. We explained 90% and 85% of the deviance for fsP and fsS respectively and 79% of the variance for mlr (Table 4). The output variables were globally sensitive to the same parameters than those observed with the D-Optimal design (Fig. 4). This sensitivity analysis confirmed that the model outputs fsP and fsS were particularly sensitive to the environmental parameter $intDist$ and to parameters increasing the duration of the life at sea ($\kappa_{optGrow}$, L_{mat} , and Z_{sea}) and that mlr was sensitive to the two environmental parameters and to parameters of the reproduction process. Additionally, we observed a great importance of the interaction effects for two parameters: the homing probability p_{hom} and the parameter θ of the reproduction process which is linked to the strength of the Allee effect (Fig. 4). This was especially true for the fsS output where the main effect of the homing probability and the parameter θ were very low (0.02% and 0.03% respectively) while the interaction effects of these factors with other parameters explained 6.3% and 4.9% of the null deviance respectively (Fig. 4). Interaction effects of the homing probability were particularly high with the distance between RB1 and RB2 and the optimal growth coefficient $\kappa_{optGrow}$. For the parameter θ , interaction effects were high with the length at first maturity, the optimal growth coefficient and the annual mortality coefficient at sea. We also observed a high interaction between the weight of the death basin and the distance between RB1 and RB2 to explain the stability of the population in RB2.

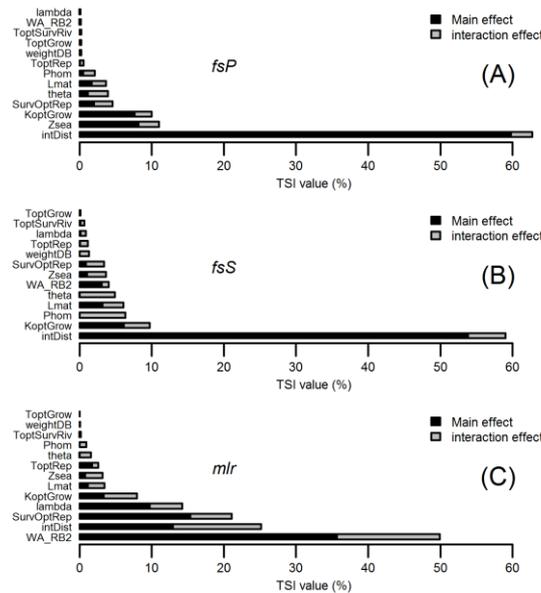


Fig. 4. TSI values (in %; the higher the percentage, the more sensitive the model is to the considered parameter) for the *fsP* (A), *fsS* (B) and *mlr* (C) output variables calculated from logistic regression on *fsP* and *fsS* and ANOVA on *mlr* with the complete sampling design (theta, lambda, weightDB correspond to the parameters θ , λ and $w^{deathBasin}$ respectively).

To summarize, the success and the stability of the colonization of RB2 are very sensitive to the landscape structure represented through the distance between RB1 and RB2 and to parameters related to the duration of the life at sea and the survival condition in this compartment. Interaction effects mainly highlighted that the role of the homing and the Allee effect should be considered with attention. Concerning the abundance of the recruitment in RB2, it is sensitive to parameters of the reproduction process and to the watershed area of RB2.

4. Discussion

We developed, implemented and tested an individual-based model combining population dynamics, dispersal and temperature requirements. GR3D has been designed to assess the persistence of diadromous fish and the evolution of their distribution area in a context of global warming. To our knowledge, this is the first attempt to incorporate dispersal abilities of diadromous fish within a dynamic approach at the scale of their distribution range. This article focuses on the individual-based model description and its exploration with a basic virtual test case. We deliberately chose to run our simulations in a simple, virtual environment in order to clearly disentangle the effect of the environment and the effect of uncertainties in population dynamics on model outputs using a global sensitivity analysis. We demonstrated the sensitivity of the outputs to some key population dynamics parameters and to environmental parameters which were consistent with our knowledge of this species. We considered our results are satisfactory enough to address more precisely, in further studies, the issue of allis shad persistence in a context of global change at the real scale of its distribution range. GR3D has been designed as a flexible and generic model and

can represent an integrative tool to study persistence of diadromous fish whose population dynamics is well documented. After discussing the innovations and the structure of the model, we come back to the understandings brought by our test case and its associated sensitivity analysis.

4.1. Innovations and model structure

The GR3D model incorporates an explicit dynamic model of diadromous fish dispersal process at large scale. This is particularly relevant in a context of climate change since [Brooker *et al.* \(2007\)](#) has demonstrated that dispersal ability of individuals interacts with the rate of climate change to determine range shifting dynamics. To model dispersal in GR3D, we took both landscape structure and individual dispersal abilities into account. We defined a generic accessibility model for available habitats (*i.e.* river basins) that depends on the dispersal distance and the size of the individuals (as it represents a proxy of their swimming capacities). Dispersal distance has already been recognized as an important factor in dispersal processes and is often represented through dispersal kernels in dispersal modelling approaches ([Chesson and Lee, 2005](#); [Slone, 2011](#); [Bocedi *et al.*, 2012](#)). Moreover the individual size has been recognized as closely linked to dispersal potential of individuals with potential impacts on species' range shifts through phenotype dependent dispersal processes ([McCauley and Mabry, 2011](#)). Furthermore, incorporating the size of individuals in a context of climate change is relevant as shifts in body size and its consequences in dispersal (and also in a lot of other life history parameters) have been identified as the third major response to climate change ([Gardner *et al.*, 2011b](#)). In our dispersal process, we also modelled the attractiveness of the available habitats as a function of their watershed area as we assumed it was a proxy of the river flow. River flow has already been showed as being the vector of attractive factors for diadromous species such as larval pheromone by the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) ([Vrieze and Sorensen, 2001](#)) or natural stream odor by salmon ([Barinaga, 1999](#)). The function we used for dispersal modelling can then be parameterized and calibrated according to the studied species and the knowledge of its population dynamics. This process has been designed in order to integrate easily other effects that could potentially influence dispersal of a species.

Moreover, although our test case dealt with an anadromous species, the GR3D model could also be adapted to catadromous species assuming for these species that dispersers are strayed juveniles that do not use the same growing area (river catchment or estuary) than their parents and have to choose consequently another river basin for their freshwater life. However, the high heterogeneity of diadromous fish species life histories ([McDowall, 1988](#); [McDowall, 1997](#)) imply that further specific and local adjustments might be required for different species. For instance, in its current version, GR3D is not able to deal with the diversity and complexity of Atlantic salmon life cycle. A large amount of literature is available for this species describing its population dynamics in many catchments ([Mangel, 1994](#); [Rivot *et al.*, 2004](#); [Reed *et al.*, 2011](#)). Recently, [Piou and Prevost \(2012\)](#) developed and parameterized IBASAM, a complex individual-based model to simulate population dynamics

of Atlantic salmon in the Scorff River (Brittany, France). Despite the high complexity of this model, it does not incorporate all phenotypes of Atlantic salmon life histories and further developments would also be needed according to the Atlantic salmon population studies. The IBASAM model, described as a tool for the investigation of potential climate change effects on Atlantic salmon population structure, did not consider individual dispersal and so potential modification of distribution range in response to environmental change. Consequently, the GR3D and IBASAM models might be complementary dynamic approaches in order to study Atlantic salmon response to climate change.

As GR3D is a complex model integrating numerous parameters, our study dealt also with the question of the degree of complexity that should be incorporated in modeling approach as the more the complexity is high in a model, the more the model is able to reproduce the observed reality but the more it is difficult to calibrate, to extrapolate and to analyze the model results (Levins, 1966; Caswell and John, 1992). Some authors consider that simple models are the best way to lead to generality in ecology (Holling, 1966) while other authors argue that this point of view may be an obstacle to the progress of ecological research and demonstrate that in some cases at least, complex models are desirable, general, and can be linked with simple models (Lassalle, 2008; Evans et al., 2013). In the GR3D model, several simplifications were made in the structure of the model. First, in its current version, GR3D does not deal with genetic and evolution issues although future works have already been envisaged in this aim. Second, we did not represent explicit movements of individuals within compartments (e.g. with a random walk process (O'Sullivan and Perry, 2009)) and we assumed homogeneous conditions within a compartment. Third, despite the expected impact of climate change on precipitation and therefore river discharge, we did not incorporate the effect of discharge on population dynamics processes as we were not able to link the effect of this parameter on life history traits, largely because models linking precipitation to river flow are complex and focus mostly at local scales (Milly et al., 2005; Qi et al., 2009; Beyene et al., 2010). Finally, GR3D is a generic mono-species model and thus does not take into account potential interactions between or among species. There are thus opportunities for further improvements of the model. However, these improvements would undoubtedly lead to a significant increase in model complexity and consequently of the computation time. In our opinion, our mechanistic representation is realistic enough to address the issue of diadromous fish dispersal and their persistence under climate change at a large scale. Consequently, GR3D appears as a great step forward in management of diadromous fish species. It could be used as an integrative tool to assess potential impact of climate change on endangered diadromous fish species. For instance, we might be able to identify for an endangered population if demographic rescue from neighboring populations will be likely or if restocking program would be relevant and necessary (Seddon et al., 2009; Loss et al., 2011). The GR3D model is able to generate predictions of change in the distribution of species but also predictions of population abundances under defined climate change scenario.

4.2. Model parameterization and sensitivity

GR3D was parameterized to reproduce dispersal and population dynamics of a virtual allis shad population between two river catchments in a context of temperature increase. After 50 years of simulations to initialise an abundant and stable population in RB1, temperature started to increase and RB2 became gradually suitable while suitability of RB1 gradually decreases. This scenario was a way to mimic a situation where a population threatened by temperature warming had an opportunity to colonize a new suitable habitat. Consequently for analyzing model results, we mainly focused on the colonization of previously uninhabited river basin RB2. With a more complex environment, it would have been difficult to clearly disentangle the effect of the environment and the effect of uncertainties in population dynamics on model outcomes. We chose therefore this simple test case.

GR3D is a complex model incorporating a high number of parameters. Consequently, several analyses were necessary to further understand the relative role of different parameters in the model outputs. Such analyses are essential for complex models to avoid misinterpretation of simulation results (Grimm and Railsback, 2005). From this consideration, the fast computation time of the GR3D model is a real advantage. Actually, in our simple test case, the model dealt with millions of individuals but each simulation of 200 years took less than one second with a mean duration of simulations around 0.3 second. We tested the model with more complex virtual environment (e.g. with 25 river basins) and the duration of simulation was always below one minute.

In the test case, we assumed that dispersal depended only on the dispersal distance. We did not incorporate an effect of the individual length as we considered only one population and as the length of allis shad spawners (*i.e.* potential dispersers for this species) has always been observed as relatively homogeneous within a population (Bagliniere and Elie, 2000). We also ignored the effect of the watershed area in the dispersal function, as only one river was available for dispersers.

Analyzing the success of the colonization of RB2 and the stability of the population in RB2, our sensitivity analyses showed the importance of dispersal distance and of parameters related to the duration of the life at sea ($\kappa_{optGrow}$, L_{mat}) and the survival condition in this compartment (Z_{sea}). These results were consistent with our expectation and reproduced the expected dynamics of the model. We populated the environment initially in order to have an abundant and stable population in RB1. Consequently, a high number of dispersers were able to colonize the uninhabited river and were only limited by the distance they have to cross. The duration of the life at sea is highly linked to the resilience of diadromous species (*i.e.* the more the individuals stay at sea, the more the mortality of individuals is high and the resilience of the studied species is low) and so unsurprisingly influences dispersal and stability of population as well as the survival conditions at sea. The analysis of interactions effects showed the importance of the homing (p_{hom}) and of the Allee effect (parameter θ). As the probability of homing determines the number of dispersers, it was also not surprising to obtain a high interaction effect with the dispersal distance. In a same way, we introduced

an Allee effect in the reproduction dynamics in order to take into account potential difficulties to establish a population in an uninhabited river basin such as mate limitation and reproductive facilitation problems or a decrease of juvenile mortality with decreasing stock size (Berec et al., 2007). It explains consequently the high effect of the interactions of this parameter. Concerning the abundance of the RB2 population, the most influential parameters were, as expected, parameters linked to the success of the reproduction. Actually, parameters $surv_{optRep}$, λ and T_{optRep} defined the survival of individuals between egg and recruit stages and the watershed area of RB2 were directly linked to its production capacity.

Furthermore, model outcomes were not very sensitive to thermal parameters. This result might be explained by a high thermal tolerance of the allis shad species and by the use of the Gironde basin temperature to initialize temperature of RB1 and RB2 (except the spring temperature that we modified to control the suitability of the two rivers). The Gironde system is located in the middle of the allis shad distribution range and, although the Gironde allis shad population is endangered, this might not be because of an environmental change (Rougier et al., 2012).

The results of this test case are a good way to illustrate the dynamics included in the GR3D model. This step was necessary before applying GR3D to a more complex case study to avoid misinterpretation on the model results. Simulation results of the GR3D model might also be compared with results of a species distribution model applied to the same species by Lassalle (2008). We could quantify the divergence in prediction of future potential distribution between static and dynamic approaches as has already been done for two virtual plant species by Engler and Guisan (2009), who showed significant differences between the two kind of approach. Recently, Estes et al. (2013) also compared mechanistic and empirical model projections for the suitability of a crop species and concluded that both approaches might be complementary. Lassalle et al. (2008a) described the 1900 observed distribution of European diadromous fish species. Using this 1900 distribution in GR3D as an input defining the initial distribution of individuals, and then, simulate population dynamics from 1900 to today might be a way to validate the GR3D model. We could thus compare projected distributions of GR3D simulation results with the current distribution of European diadromous fish species to analyze whether species have responded in the way that the GR3D model suggests (Kerr and Dobrowski, 2013).

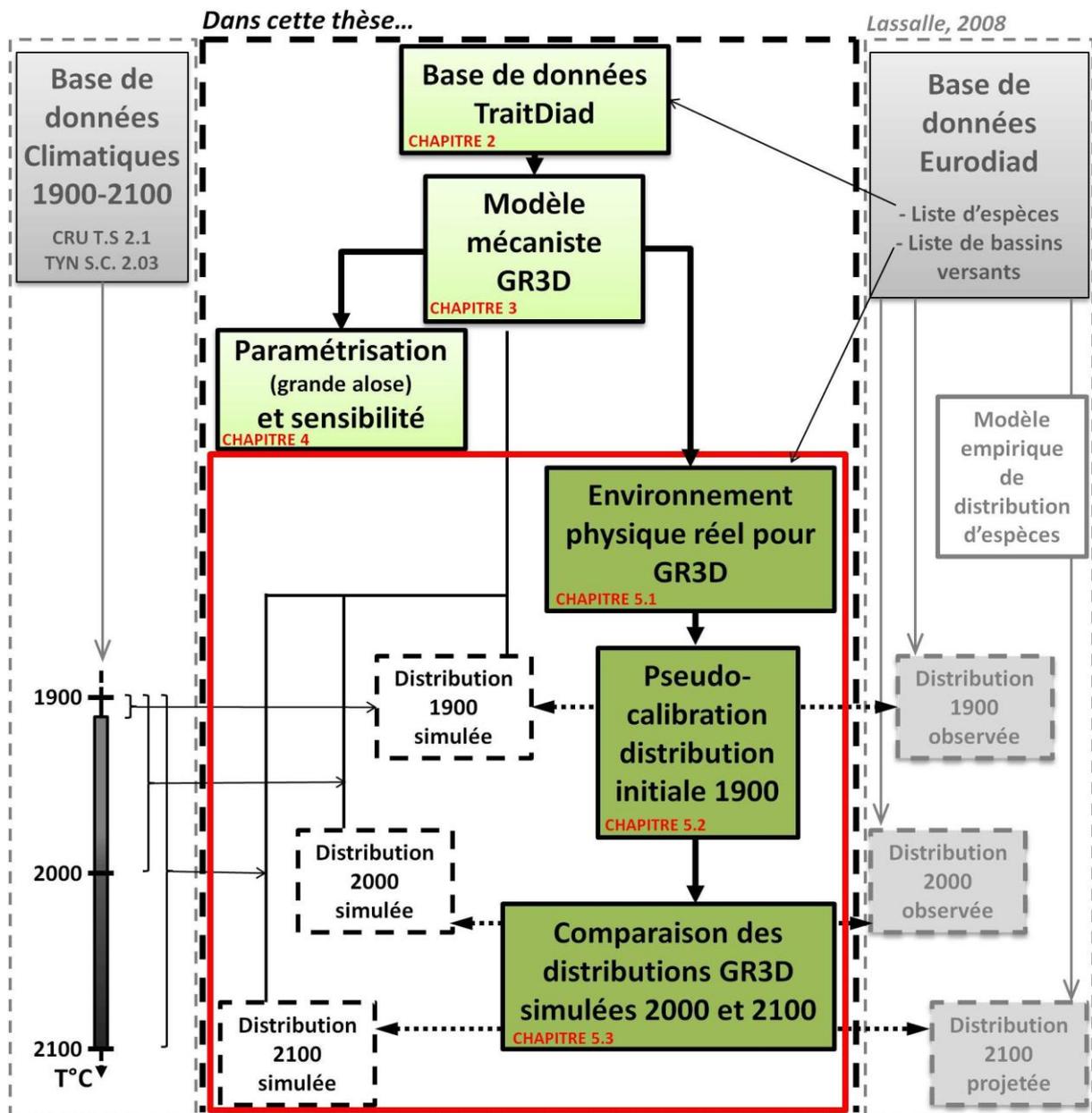
Acknowledgments

We wish to thank G. Lassalle, F. Daverat and N. Séon-Massin for fruitful discussions helping in developing the model. Sincere thanks are due to Karin Limburg for English corrections and some valuable comments and suggestions. This study was supported by grants from the French National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea) and the French National Agency for Water and Aquatic Environments (ONEMA).

3.3 Ce qu'il faut retenir

La première exploration du modèle GR3D a mis en évidence des résultats cohérents avec l'écologie et la biologie connue de la grande alose. Ces résultats sont en quelque sorte une première forme de validation d'apparence (Bart, 1995) de la dynamique incluse dans le modèle GR3D. De par sa complexité, de nombreuses explorations sont encore nécessaires pour améliorer la connaissance du modèle GR3D. Cependant, de manière à illustrer une partie du potentiel du modèle, j'ai choisi dans cette thèse d'utiliser le modèle sur un cas d'application plus concret portant sur l'étude de l'évolution de l'aire de distribution de la grande alose entre 1900 et 2100.

CHAPITRE V – ETUDE DE L'AIRES DE DISTRIBUTION DE LA GRANDE ALOSE ENTRE 1900 ET 2100 : EVOLUTION OBSERVEE VERSUS EVOLUTIONS POTENTIELLES SIMULEES



Le premier cas d'application du modèle GR3D a permis de présenter le modèle et d'explorer son fonctionnement sur un cas d'application virtuel simple. Dans cette partie, il s'agit d'illustrer le potentiel du modèle GR3D en l'utilisant dans un environnement construit à partir de données réelles de façon à étudier les possibilités de repositionnement de la grande alose à l'échelle de son aire de distribution. Dans un premier temps je présenterai la construction de l'environnement de travail défini pour ce cas d'application. Puis, en m'appuyant sur la distribution observée de cette espèce autour de 1900, je chercherai à reproduire cette distribution en jouant sur la valeur de quelques paramètres sélectionnés du modèle GR3D. Enfin, en me servant d'un jeu optimisé de paramètres incertains, je réaliserai des simulations jusqu'en 2000 et 2100 et comparerai les résultats avec la distribution observée de l'espèce en 2000 et la distribution potentielle de l'espèce en 2100 simulée à l'aide d'un modèle empirique de distribution d'espèces.

1 La construction d'un environnement physique de simulation à l'échelle de l'aire de distribution de la grande alose

L'aire de distribution des différents poissons migrateurs amphihalins européens a déjà fait l'objet d'une première étude. Ainsi, la constitution de la base de données Eurodiad par Lassalle (2008) permet de disposer d'une aire de distribution observée de ces espèces autour de 1900 et autour des années 2000. De plus, en considérant la distribution observée autour de 1900 comme une distribution « pristine » des espèces, Lassalle et al. (2009) et Lassalle & Rochard (2009) ont calibré des modèles empiriques de distribution d'espèces et réalisé des projections permettant d'estimer l'aire potentielle de distribution des espèces migratrices amphihalines en 2100. Ces éléments, disponibles pour la grande alose, constituent une base de connaissances et de comparaison possible pour travailler avec le modèle GR3D. Il s'agit notamment d'une bonne opportunité pour confronter le modèle GR3D à des données réelles objectives et apporter des éléments sur la complémentarité entre des résultats issus de modèles empiriques et ceux issus d'un modèle mécaniste. Dans un premier temps, j'ai donc exploité la base de données Eurodiad pour implémenter un environnement construit à partir de données réelles dans le modèle GR3D.

1.1 La sélection des bassins versants intégrés dans l'environnement physique

Afin de sélectionner les bassins versants à intégrer dans l'environnement, j'ai utilisé la dernière version de la base de données Eurodiad. La version 3.0 de cette base contient des données sur plus de 260 bassins versants répartis du Maroc à la Scandinavie et de l'Islande à l'Iran. Les Figure 5.1 (a) et (b) présentent la distribution observée de la grande alose autour de 1900 et autour de 2000. En 1900, la grande alose était répertoriée présente dans 81

bassins versants dont 20 où elle était répertoriée comme « rare » signifiant ainsi que, dans ces 20 bassins, il n'y a probablement jamais eu de reproduction de l'espèce observée à cette époque. En 2000, la grande alose était répertoriée présente dans 67 bassins versants dont 57 où elle était notifiée comme « rare ». En l'espace d'un siècle, l'aire de distribution de cette espèce a donc subi une forte contraction. Elle est aujourd'hui principalement présente dans quelques bassins versants de la côte atlantique française.

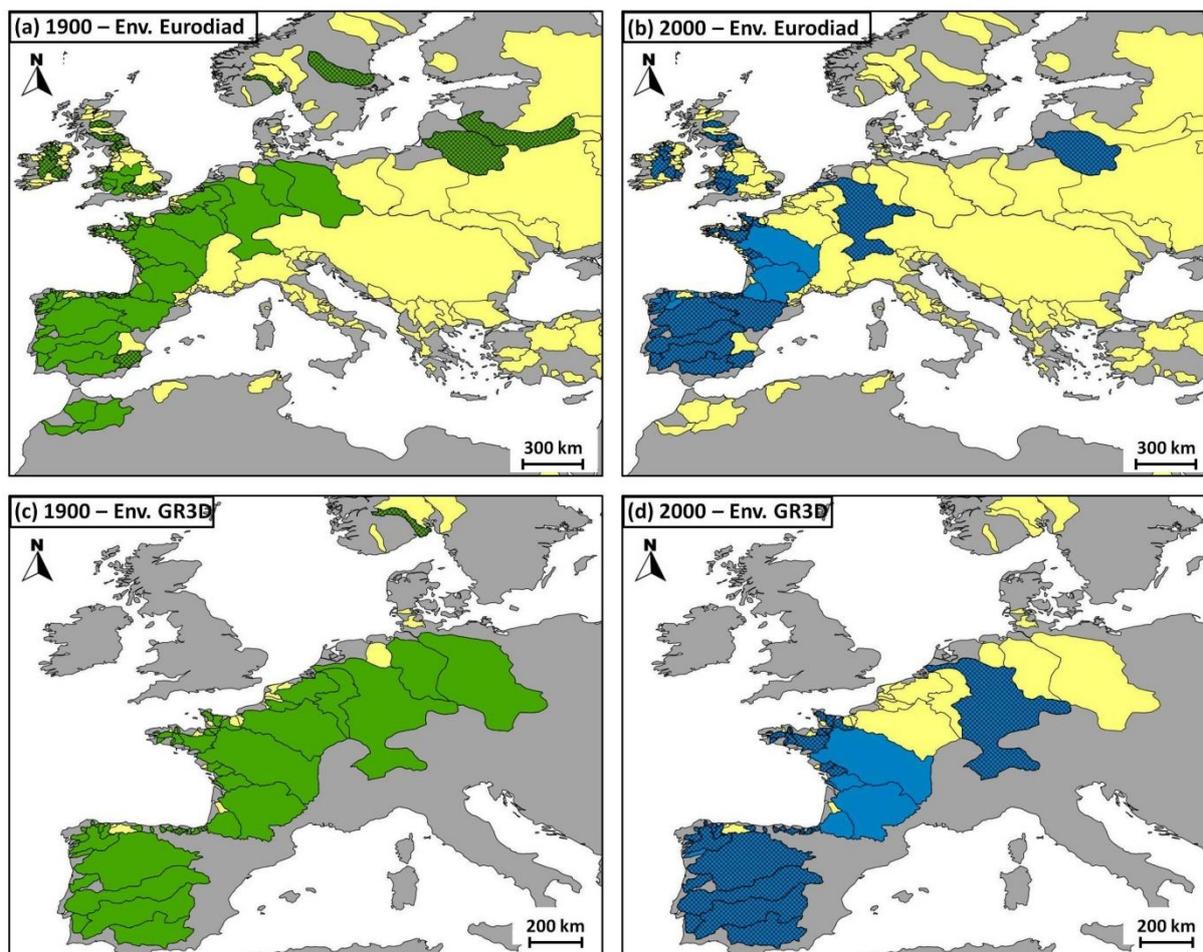


Figure 5.1 Aire de distribution observée de la grande alose (a) en 1900 et (b) en 2000 en considérant l'ensemble des données disponibles dans la base de données Eurodiad 3.0, et (c) en 1900 et (d) en 2000 en considérant uniquement l'environnement retenu pour le modèle GR3D. Dans chaque carte, les bassins versants en jaune sont les bassins versants où la grande alose est répertoriée absente, les bassins versants en vert sont les bassins où l'espèce est répertoriée présente en 1900, les bassins en bleu sont les bassins où l'espèce est répertoriée présente en 2000 et les bassins quadrillés sont les bassins où la grande alose est répertoriée comme « rare » dans la base de données Eurodiad 3.0 (Lassalle, 2008).

Pour définir l'environnement de travail du cas d'application, j'ai décidé de me restreindre à la façade atlantique européenne à laquelle j'ai volontairement retiré les bassins versants des îles britanniques. Ce choix a été fait pour limiter le nombre de bassins versants et conserver des temps de calcul raisonnables (< 10 minutes) lors des simulations effectuées avec le modèle GR3D. Ainsi, à partir de la base de données Eurodiad 3.0, seuls les bassins

versants dont l'embouchure se trouve dans l'Océan Atlantique, la mer Cantabrique, la Manche et la mer du Nord ont été sélectionnés en prenant soin de retirer les bassins versants britanniques et nord africains. Avec ces contraintes, l'environnement de travail, présenté dans la carte de la Figure 5.2, est constitué de 73 bassins versants répartis entre la latitude 35° (le Guadalquivir en Espagne) et la latitude 60° (le Drammenselva en Norvège). Même si historiquement la grande alose était présente dans quelques bassins versants d'Afrique du Nord (ex : le Sebou au Maroc), de la Baltique (ex : le Dalälven en Suède) et qu'elle est encore répertoriée comme rare dans quelques rivières de Grande Bretagne (ex : la Severn au Pays de Galles), l'environnement sélectionné pour ce cas d'application couvre l'essentiel de l'aire historique de distribution de la grande alose. Afin d'illustrer ces propos, la Figure 5.1 présente des cartes comparatives de distribution où l'on considère soit l'ensemble des bassins versants de la base Eurodiad 3.0 (carte (a) et (b)), soit uniquement les bassins versants constituant l'environnement construit pour être intégré au modèle GR3D (carte (c) et (d)).

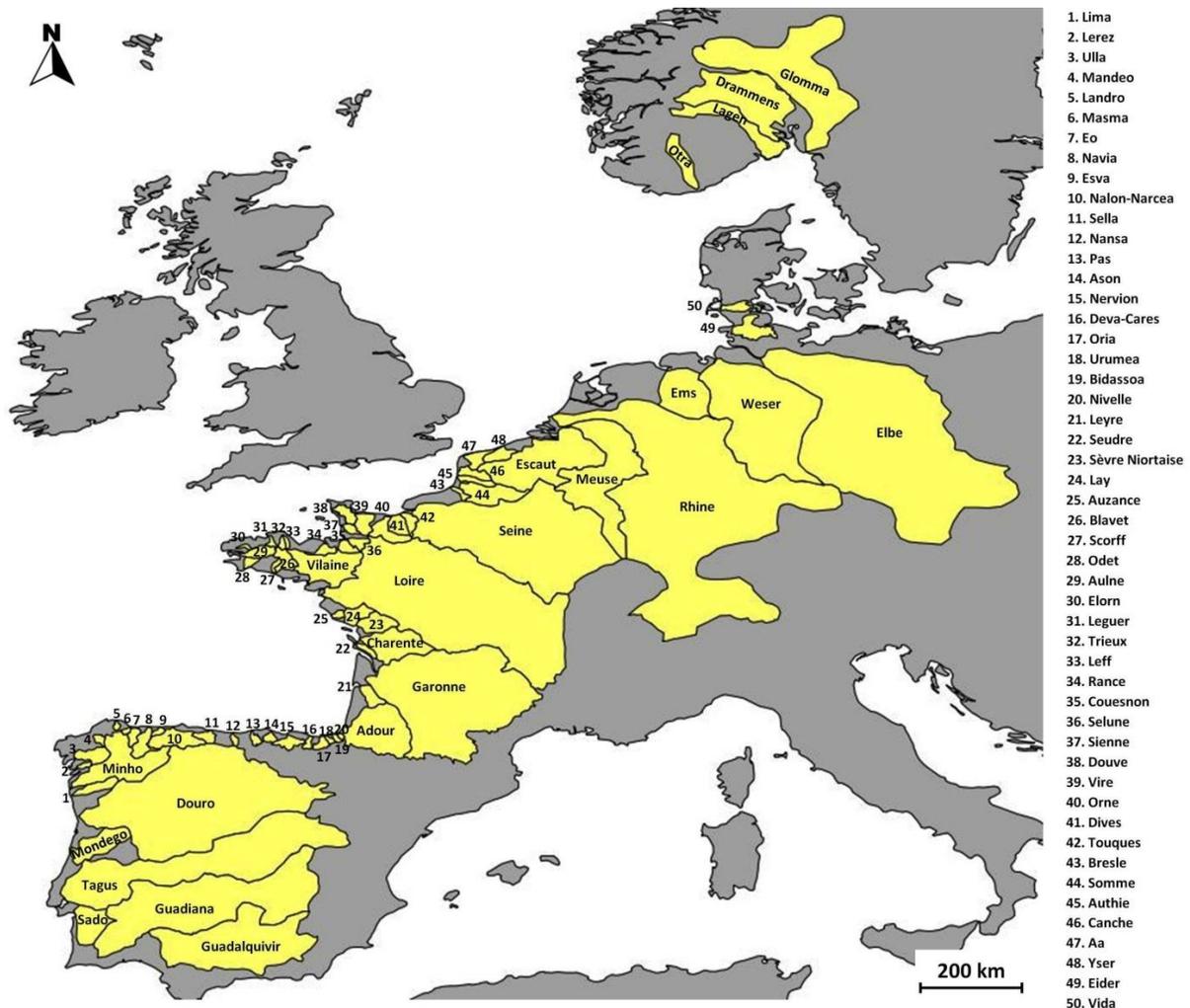


Figure 5.2 Ensemble des bassins versants sélectionnés pour constituer l'environnement de travail du modèle GR3D dans ce cas d'application.

D'un point de vue pratique, l'environnement est intégré dans GR3D sous la forme d'un fichier « shape ». Ce fichier a été construit à partir du système d'information géographique libre Quantum GIS et contient les coordonnées géographiques exactes de l'exutoire de chacun des bassins versants et des polygones délimitant la surface de chacun des bassins versants. Ce logiciel a également été utilisé pour évaluer la distance des bassins versants deux à deux. Ainsi, la distance entre deux bassins versants voisins a été approximée par une ligne droite tirée entre l'exutoire des deux bassins. Puis, la distance entre deux bassins versants non voisins a été approximée par la somme des distances deux à deux des bassins les séparant. Tout ceci a abouti à la construction d'une matrice de distance permettant d'obtenir la distance entre deux bassins versants quelconque de l'environnement. Cette matrice constitue un fichier d'entrée du modèle indispensable au déroulement des simulations car elle est « appelée » par le modèle GR3D à chaque pas de temps où le processus de dispersion est impliqué. Un fichier d'entrée contenant les caractéristiques des bassins versants (longitude et latitude de l'exutoire, surface, et température saisonnière) est également nécessaire au bon déroulement des simulations.

1.2 La construction de l'environnement marin : les « bassins en mer »

Afin de pouvoir localiser les individus lorsqu'ils sont en mer au cours des simulations, j'ai intégré dans l'environnement graphique de GR3D des « bassins marins ». Un « bassin marin » a ainsi été associé à chacun des bassins versants. Cependant la position de ces « bassins marins », contrainte par l'environnement graphique, est approximative même si les bassins marins sont, autant que possible, proches du bassin versant auquel ils sont associés. Seules les coordonnées géographiques de l'exutoire des bassins versants sont exactes et utilisées dans les processus du modèle GR3D. D'un point de vue pratique, ces « bassins marins » ont été dessinés avec le logiciel Quantum GIS et sont intégrés dans le modèle sous la forme d'un fichier « shape ». La capture d'écran présentée en Figure 5.3 montre l'aspect de la représentation graphique de l'environnement intégré au modèle GR3D pour le présent cas d'application. La température d'un « bassin marin » évolue à chaque pas de temps et est calculée comme une moyenne entre une constante (12°C) et la valeur de la température dans le bassin versant associé au « bassin marin ».

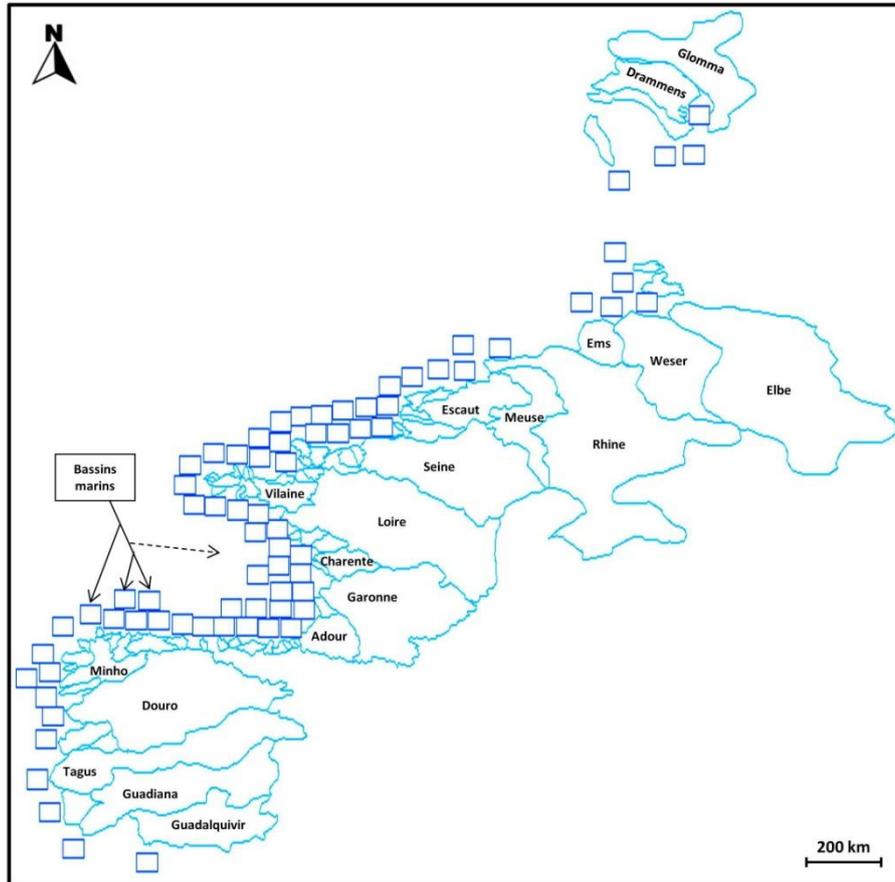


Figure 5.3 Interface graphique de l'environnement intégré au modèle GR3D pour ce cas d'application. Aucun n'individu n'est présent dans le système. Les noms de quelques bassins versants et la légende pointant quelques bassins marins ont été ajoutés *a posteriori* sur la capture d'écran.

1.3 La construction de l'environnement thermique du cas d'application

Afin de déterminer les séries de température saisonnières à intégrer dans le modèle GR3D pour fixer l'évolution des valeurs de température dans les différents bassins au cours des simulations de ce cas d'application, deux types de données ont été utilisées : (i) des chroniques reconstituées de températures mensuelles d'air pour la période 1901-2000 extraites de la base de données climatiques CRU T.S 2.1 (Mitchell and Jones, 2005) et (ii) des projections de températures mensuelles d'air issues de modèles climatiques pour la période 2001-2100 extraites de la base de données climatiques TYN S.C. 2.03⁵ (Mitchell et al., 2004). Pour cela, l'outil d'extraction TETYN a été utilisé (Solymosi et al., 2008). En particulier, cet outil autorise le calcul de descripteurs du climat, dans le cas présent les températures de l'air, en choisissant parmi plusieurs modèles climatiques globaux et scénarios socio-économiques, et en sélectionnant une période et une zone d'intérêt. Dans ce cas

⁵ Bases développées par le Climatic Research Unit, University of East Anglia, Norwich, UK.

d'application, le scénario A2 de l'IPCC et le modèle climatique global HadCM3⁶ ont été sélectionnés pour évaluer les températures de l'air sur la période 2000-2100. Ce modèle climatique global est l'un des plus employés dans les prédictions météorologiques et les projections climatiques. Le scénario d'émission de gaz à effet de serre A2 est l'un des plus pessimistes et l'un des plus fréquemment utilisés pour réaliser des projections. De plus, il s'agit du modèle climatique global et de l'un des scénarios d'émission employés par Lassalle & Rochard (2009) pour réaliser des projections avec des modèles empiriques de distribution d'espèces.

Les chroniques de température concernent donc la température de l'air. Or, jusqu'alors, le modèle GR3D intègre des températures d'eau. Plus particulièrement, les paramètres thermiques décrivant la tolérance de la grande alose lors des processus de croissance, reproduction et survie sont issus d'observations et d'études expérimentales et sont renseignés en température d'eau. Plutôt que de modifier les chroniques de température en °C d'air en les transformant en °C d'eau, j'ai simplement modifié la valeur des paramètres thermiques en faisant l'hypothèse de travail générale suivante : une valeur de température de X °C dans l'eau correspond à une valeur de X + 2°C dans l'air (Morrill et al., 2005).

A partir de l'environnement précédemment décrit et des chroniques de température à disposition, il s'agit maintenant d'utiliser le modèle GR3D pour tenter de reproduire la distribution observée de la grande alose autour 1900. La distribution reproduite permettra ainsi de définir une distribution initiale cohérente de l'espèce pour réaliser des simulations de l'évolution de l'aire de distribution à l'horizon 2000 et 2100.

2 Une pseudo-calibration du modèle GR3D pour reproduire la distribution observée de la grande alose en 1900

Pour réaliser cette partie du travail, il est avant tout nécessaire de poser le postulat de travail suivant : la distribution historique de la grande alose observée en 1900 correspond à une distribution « pristine » de l'espèce où toutes les populations de grande alose sont à l'équilibre. Cela sous-entend qu'à cette époque la grande alose se trouvait partout où les conditions lui étaient favorables aussi bien abiotiques (conditions environnementales) que biotiques (ex : compétition éventuelle avec d'autres espèces) et qu'elle n'était pas limitée par ses capacités de dispersion. Nous considérerons également qu'au début du 20^{ème} siècle, l'effet de l'anthropisation était encore faible. En effet, bien que Hoffmann (1996, 2005) ait démontré que durant le moyen-âge l'augmentation de la population humaine et donc de la demande avait déjà modifié de façon conséquente des pêcheries européennes et altéré la

⁶ Hadley Centre Climate Model, version 3 Pope, V.D., Gallani, M.L., Rowntree, P.R., Stratton, R.A., 2000. The impact of new physical parametrizations in the Hadley Centre climate model: HadAM3. *Climate Dynamics* 16, 123-146.. Hadley centre for climate predictions and research, bracknell, Berkshire, UK.

biodiversité aquatique, on se situe tout de même autour de 1900 avant l'accélération (*i.e.* à partir de 1950) de la dernière grande crise d'érosion de la biodiversité encore en cours (Leakey and Lewin, 1996; Brook et al., 2008). De plus, la première période de réchauffement mondial du climat a eu lieu entre 1910 et 1945, avec une augmentation de 0,15°C par décennie (IPCC, 2007). Enfin, la politique de développement de grands barrages (hauteur de plus de 15 mètres) en Europe a commencé dans les années 1950 (GIGB/ICOLD, 2003). A partir de ce postulat de travail et compte tenu de la dynamique incorporée dans le modèle GR3D qui, en l'état actuel, ne prend pas en compte l'effet d'actions anthropiques régionales, il semble possible de reproduire une distribution proche de la distribution observée en 1900. Le modèle étant déjà paramétré pour reproduire la dynamique de population de la grande alose, j'ai dans un premier temps observé les résultats de simulations du modèle en utilisant les valeurs nominales (*i.e.* de référence) des différents paramètres.

2.1 La distribution 1900 de la grande alose simulée avec les valeurs nominales des paramètres incertains du modèle GR3D

2.1.1 Méthodologie et description des simulations réalisées

Il s'agit ici d'observer les résultats de simulation du modèle GR3D en utilisant les valeurs de référence des paramètres incertains du modèle obtenues soit par des observations issues de la littérature, soit par des estimations ou calibrations faisant intervenir une part d'expertise. En considérant des conditions climatiques autour de 1900, l'objectif de ces simulations est de déterminer l'intégralité des bassins versants de l'environnement du modèle GR3D où les conditions étaient favorables à l'établissement de population de grande alose afin de comparer l'aire de distribution 1900 simulée avec celle observée. Dans ce but, tous les bassins versants du système sont initialement peuplés avec 500 000 juvéniles de grande alose et une simulation de 100 ans est ensuite réalisée (*i.e.* 400 pas de temps) de façon à observer une situation finale à l'équilibre. Les conditions climatiques sont maintenues identiques durant toute la durée de la simulation. De manière à éviter d'appliquer la situation 1900 aux conditions thermiques de la seule année 1901, une moyenne des valeurs saisonnières sur la première décennie du siècle a été utilisée (par exemple : $T^{\circ}C(hiver)_{simul} = \frac{T^{\circ}C(hiver)_{1901} + T^{\circ}C(hiver)_{1902} + \dots + T^{\circ}C(hiver)_{1910}}{10}$).

Deux types de sortie de modèle ont été considérées pour chaque bassin : (i) son état final, f_s , à savoir « colonisé » (*i.e.* $f_s=1$ correspondant à la présence de reproductions effectives (*i.e.* non nulles) dans le bassin au cours des dix dernières années de simulation) ou « non colonisé » (*i.e.* $f_s=0$ traduisant une absence de reproduction au cours des 10 dernières années de simulations) et (ii) le pourcentage moyen de géniteurs participant à la reproduction et provenant du même bassin (*i.e.* géniteurs autochtones), P_{aut} . Cette dernière

variable de sortie permet d'observer l'importance éventuelle de dynamiques de métapopulation de type source-puits à l'intérieur d'un bassin versant (Pulliam, 1988, 2000). Afin de comparer l'aire de distribution 1900 simulée et observée, j'ai rempli une matrice de confusion permettant d'identifier les bassins versants où la distribution simulée était en accord ou en désaccord avec la distribution observée en 1900. A partir de ces matrices, j'ai estimé un indice Kappa de Cohen (Cohen, 1960). Cet indice est une mesure statistique utilisée comme un coefficient d'accord et reconnue comme plus robuste que le calcul d'un simple pourcentage d'accord, car il évalue l'accord observé en tenant compte de l'accord aléatoire (Carletta, 1996). Dans le cas présent, cet indice permet d'évaluer la concordance entre les présences-absences observées et celles issues des résultats de simulations du modèle GR3D. La Figure 5.4 présente la méthode pour remplir la matrice de confusion et le détail du calcul de l'indice κ qui en découle. L'indice Kappa varie entre -1 et +1, avec +1 indiquant une concordance parfaite entre prédictions et observations et une valeur de 0 ou moins indiquant une concordance en fort désaccord. Le Tableau 5.1 présente une table proposé par Landis & Koch (1977) pour interpréter le κ de Cohen.

Matrice de confusion			Calcul de l'indice κ	
GR3D	Obs. 1900		$\kappa = \frac{\Pr(a) - \Pr(e)}{1 - \Pr(e)}$ avec, $\Pr(a) = VN + VP$ et, $\Pr(e) = (VN + FN) * (VN + FP) + (FN + VP) * (FP + VP)$	
		Absence		Présence
	Absence	<i>VN</i>		<i>FN</i>
	Présence	<i>FP</i>		<i>VP</i>

Figure 5.4 Détail de la matrice de confusion et du calcul de l'indice Kappa. *VN*: pourcentage d'absences correctement prédites par GR3D ; *FN*: pourcentage d'absences mal prédites par GR3D ; *FP*: pourcentage de présences mal prédites par GR3D ; *VP*: pourcentage de présences correctement prédites par GR3D ; $\Pr(a)$: pourcentage d'accord entre GR3D et les données observées ; $\Pr(e)$: pourcentage d'accord entre GR3D et les données observées qui serait intervenu par l'effet de la chance seule.

Tableau 5.1 Table proposée par Landis & Koch (1977) pour interpréter la valeur de l'indice κ de Cohen.

κ	Interprétation
< 0	Désaccord
0,0 – 0,20	Accord très faible
0,21 – 0,40	Accord faible
0,41 – 0,60	Accord modéré
0,61 – 0,80	Accord fort
0,81 – 1,00	Accord presque parfait

2.1.2 Résultats et discussion

Les résultats de la comparaison entre la distribution 1900 observée de la grande alose et de la distribution 1900 simulée avec les valeurs nominales des paramètres du modèle GR3D sont présentés en Figure 5.5. On observe une aire de distribution simulée très différente de celle observée avec seulement 6 bassins versants colonisés dans l'aire de distribution simulée (contre 51 dans l'aire observée). La valeur de 0,07 de l'indice kappa indique logiquement un accord très faible entre observation et simulation.

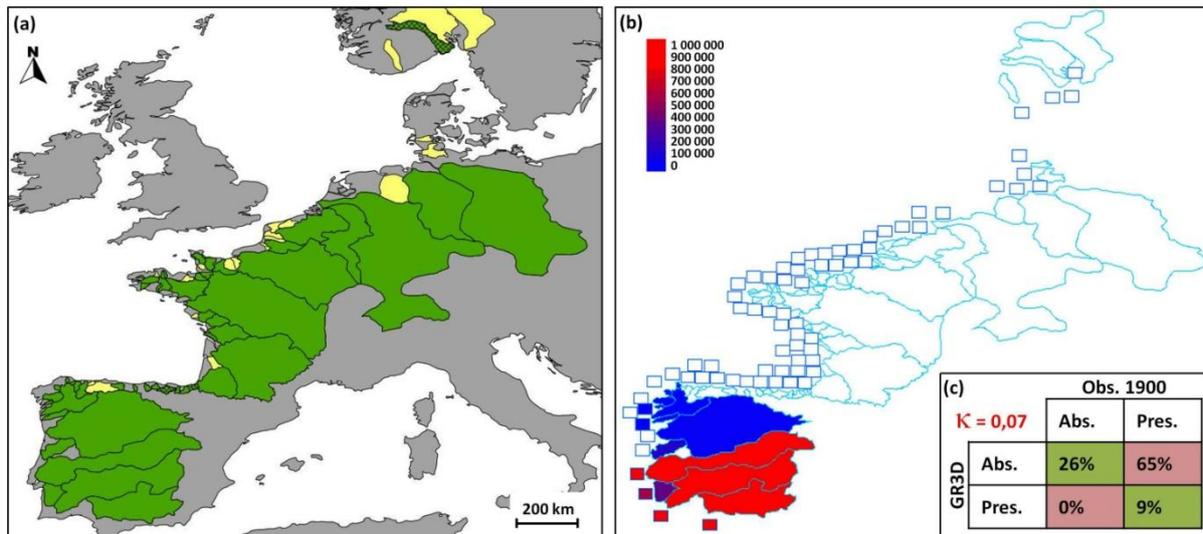


Figure 5.5 (a) Carte de la distribution 1900 observée de la grande alose ; (b) Carte de la distribution 1900 simulée avec les valeurs nominales des paramètres incertains du modèle GR3D (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants) ; (c) présentation des résultats de la comparaison entre les deux résultats.

Les valeurs nominales des paramètres du modèle GR3D ne permettent absolument pas de reproduire la distribution observée en 1900. On observe que les bassins versants colonisés à la fin des simulations sont localisés au sud de l'environnement, dans les régions les plus chaudes. La température pourrait donc être à l'origine de ces résultats très décalés par rapport aux observations. Cette hypothèse est renforcée par les observations du déroulement des simulations qui montrent que, dans la quasi-majorité des bassins versants, aucune reproduction n'a lieu. Deux températures limites intégrées dans le modèle GR3D peuvent expliquer cela : (i) la température minimale limite de survie des œufs, T_{minRep} (cf. Chapitre III, Tableau 3.2), en dessous de laquelle les reproductions produisent des œufs non viables et (ii) la température minimale limite nécessaire pour déclencher la remontée des géniteurs jusqu'aux zones de reproduction, $T_{minGenRiv}$ (cf. Chapitre III, Tableau 3.5), en dessous de laquelle aucune reproduction n'a lieu. Tel que le modèle est paramétré, ces deux températures interviennent chacune dans des processus se déroulant au printemps et, en considérant la température de l'air, sont fixées à 14°C pour T_{minRep} (Charles and Jatteau, 2010) et 12°C pour $T_{minGenRiv}$. (Cassou-Leins et al., 2000; Kottelat and Freyhof, 2007). La température T_{minRep} est donc la plus contraignante et peut potentiellement empêcher les

reproductions fonctionnelles. La Figure 5.6 confirme que cette température limite n'est dépassée que dans 9 bassins versants du système. Quatre bassins versants (le Guadalquivir, le Gadiana, le Sado et le Tage) dépassent largement cette valeur et sont colonisés. Les cinq autres bassins versants dépassent à peine la valeur limite et peuvent être séparés en deux groupes : (i) le Lima et le Lerez, colonisés et se situant à proximité des quatre autres bassins colonisés, et (ii) l'Adour, la Leyre et la Garonne non colonisés et éloignés des quatre autres bassins versants colonisés. L'importance des quatre bassins versants colonisés et dépassant largement la température limite T_{minRep} est confirmée par les résultats présentés dans le Tableau 5.2.

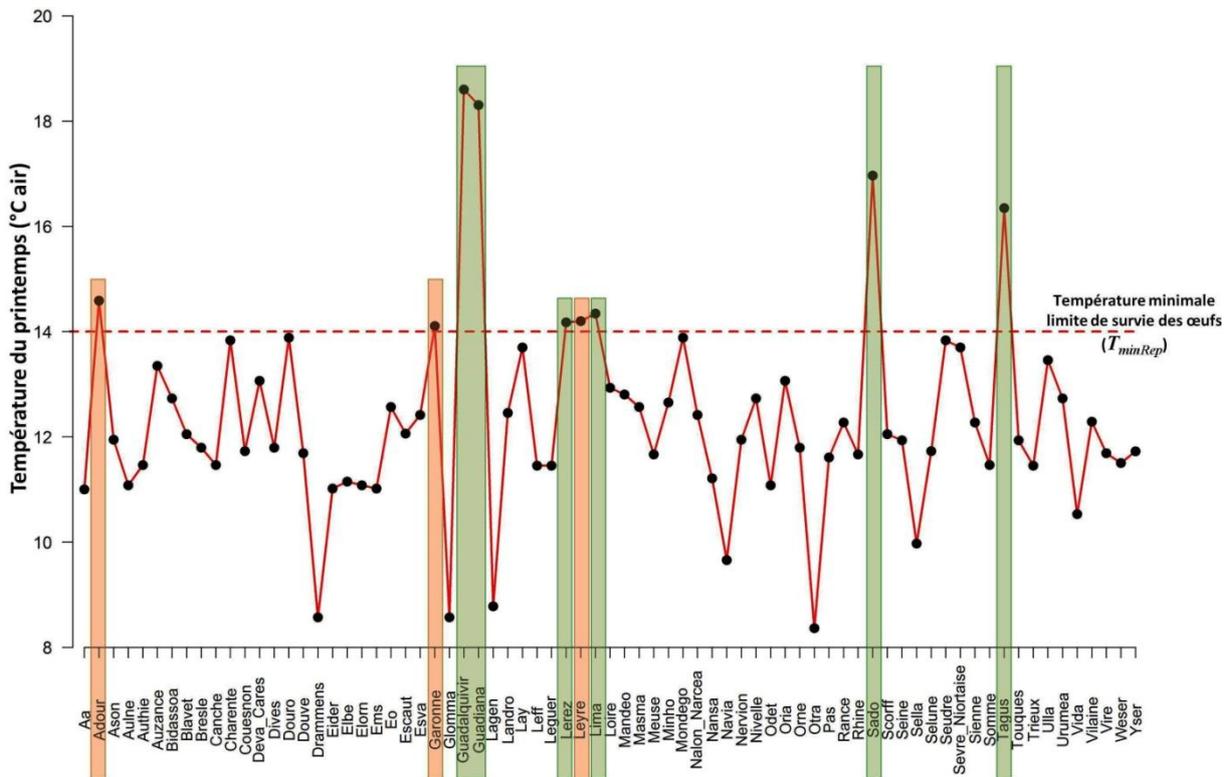


Figure 5.6 Valeur de la température (en °C d'air) au printemps dans chacun des bassins versants au cours des simulations. La ligne en pointillé montre la température minimale limite intervenant dans le processus de reproduction et correspondant à celle de survie des œufs de grande alose (T_{minRep}). Les encadrés montrent les bassins versants dans lesquels une reproduction est possible ; en vert, les bassins versants effectivement colonisés en fin de simulation et orange les bassins versants non colonisés.

Tableau 5.2 Tableau présentant, pour chacun des bassins versants colonisés, le pourcentage moyen de reproducteurs issus du même bassin versant au cours des 10 dernières reproductions (P_{aut}).

Nom du bassin versant	Pourcentage moyen de reproducteurs issus du bassin au cours des 10 dernières reproductions
Guadalquivir	89%
Guadiana	83%
Sado	38%
Tage	96%
Lima	36%
Lerez	16%

Dans le Lima et le Lerez, on observe effectivement un faible pourcentage de reproducteurs issus de ces mêmes bassins versants au cours des reproductions (respectivement 36% et 16%). Cela sous-entend nécessairement une contribution importante de géniteurs allochtones au maintien de populations dans ces deux bassins versants. Ceci a été vérifié par des simulations effectuées en fixant la probabilité de homing à 1 (il n'y a donc plus de dispersion et les bassins versants ne peuvent pas recevoir de géniteurs issus de bassins versants voisins). Ces simulations ont montré que le Lima et le Lerez avaient alors une dynamique de population similaire à celle observée dans l'Adour, la Leyre et la Garonne, à savoir des reproductions au cours des premières années de simulations suivies d'une disparition rapide de la population. En effet, les reproductions sont possibles mais avec une très faible survie des œufs et par conséquent une quantité potentielle de futurs géniteurs faible ne permettant pas, seule, d'assurer le renouvellement de la population. L'effet Allee inclus dans le processus de reproduction contribue également à renforcer la difficulté d'installation d'une population viable dans ces bassins versants. En revanche, lorsque ces bassins versants reçoivent un soutien en géniteurs des bassins versants voisins, une population s'y maintient. En outre, on remarque que la valeur de P_{aut} pour le Sado est également faible (38%) mais cela est uniquement dû à sa petite surface (comparativement aux bassins qui l'entourent) qui limite sa capacité de production et donc la quantité de géniteurs qu'il produit. Les bassins versants voisins du Sado étant de grande taille, ils produisent de nombreux géniteurs et donc potentiellement de nombreux individus errants pouvant soutenir la reproduction dans d'autres bassins versants. Cependant, dans l'expérience avec une probabilité de homing fixée à 1, la population du Sado est aisément maintenue démontrant que ce bassin n'a pas nécessairement besoin d'un soutien des bassins versants voisins à l'inverse du Lerez et du Lima.

Ainsi, même si cette expérience utilisant les valeurs nominales des paramètres incertains du modèle GR3D n'a pas permis de reproduire la distribution 1900 observée de la grande alose, elle a permis de mettre en évidence l'effet limitant potentiel de deux paramètres thermiques du modèle (T_{minRep} et $T_{minGenRiv}$) et l'existence dans le modèle de dynamiques de type métapopulations impliquant des bassins versants sources et des bassins versants puits. Dans GR3D, cette dynamique est liée essentiellement à deux paramètres, le niveau de homing (P_{hom}) et le paramètre fixant l'intensité de l'effet Allee (θ). Il s'agit

maintenant de chercher une combinaison optimisée de ces quatre paramètres pour tenter de mieux reproduire la distribution observée de la grande alose en 1900.

2.2 La distribution 1900 de la grande alose simulée avec un jeu optimisé (mais non optimal) de paramètres

2.2.1 Méthodologie

A partir des quatre paramètres identifiés précédemment (T_{minRep} , $T_{minGenRiv}$, P_{hom} et θ), il s'agit ici de chercher un jeu optimisé de paramètres permettant de représenter au mieux la distribution observée en 1900. Il est important de préciser que nous cherchons ici un jeu optimisé de paramètres, et non pas, le jeu optimal de paramètres. Pour trouver le jeu optimal de paramètres, il s'agirait effectivement d'optimiser le modèle en prenant par exemple comme critère la maximisation de l'indice kappa et en considérant probablement d'autres paramètres incertains du modèle. On entre ici dans la problématique de la calibration des modèles complexes. En général ces procédures sont compliquées et très coûteuses en temps et il ne m'a pas été possible de la réaliser au cours de cette thèse. C'est pourquoi, je parle dans ce cas d'application d'une pseudo-calibration du modèle GR3D. Pour chacun des quatre paramètres sélectionnés, j'ai considéré deux modalités (Tableau 5.3). Concernant les deux paramètres de préférendums thermiques, ils ont été abaissés par seuil de 2°C et concernant les deux autres paramètres, des valeurs autour de la valeur nominales ont été retenus. J'ai ainsi réalisé 16 simulations similaires à celle réalisée dans la partie précédente en estimant pour chaque simulation la matrice de confusion et la valeur de l'indice kappa ; le jeu optimisé de paramètres retenu étant celui maximisant la valeur de l'indice kappa.

Tableau 5.3 Valeurs nominales et modalités testées des quatre paramètres retenus pour réaliser une pseudo-calibration du modèle GR3D.

	Valeur nominale	Modalités testées
T_{minRep}	14°C	[12°C ; 10°C]
$T_{minGenRiv}$	12°C	[10°C ; 8°C]
P_{hom}	0,8	[0,7 ; 0,9]
θ	1,9	[1,8 ; 2]

2.2.2 Résultats

La Figure 5.7 présente l'ensemble des résultats. On observe un indice kappa variant entre 0,26 et 0,42. D'une manière générale l'indice kappa augmente lorsque le paramètre T_{minRep} diminue et est plus faible lorsque l'intensité de l'effet Allee est plus forte (*i.e.* $\theta = 1,8$). L'indice kappa le plus élevé est obtenu avec la combinaison suivante de paramètres : $T_{minRep} = 10$, $T_{minGenRiv} = 8$, $P_{hom} = 0,7$ et $\theta = 2$. Dans cette situation, 51 bassins versants sont colonisés, le même nombre que dans l'aire de distribution observée. Cependant, des

divergences existent entre les deux distributions ce qui explique une valeur de l'indice Kappa indiquant seulement un accord modéré entre les deux distributions. La Figure 5.8 présente la comparaison entre l'aire de distribution observée en 1900 et l'aire de distribution simulée obtenue avec le jeu optimisé de paramètres.

		Température minimale limite pour déclencher la remontée des géniteurs ($T_{minGenRiv}$)									
		10		10		8		8			
Température minimale limite pour la survie des œufs (T_{minRep})	12	GR3D	Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		0,9
			$K = 0,30$		$K = 0,26$		$K = 0,26$		$K = 0,30$		
		Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.		
		22%	32%	22%	35%	20%	32%	22%	32%		
	4%	42%	4%	39%	6%	42%	4%	42%			
12	GR3D	Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		0,7	
	$K = 0,30$		$K = 0,26$		$K = 0,30$		$K = 0,30$				
	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.			
	22%	32%	22%	35%	22%	32%	22%	32%			
	4%	42%	4%	39%	4%	42%	4%	42%			
10	GR3D	Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		0,9	
	$K = 0,34$		$K = 0,36$		$K = 0,40$		$K = 0,40$				
	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.			
	17%	20%	19%	22%	14%	12%	14%	12%			
	9%	54%	7%	52%	12%	62%	12%	62%			
10	GR3D	Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		Obs. 1900		0,7	
	$K = 0,39$		$K = 0,34$		$K = 0,42$		$K = 0,39$				
	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.	Abs.	Pres.			
	17%	17%	17%	20%	15%	17%	17%	17%			
	9%	57%	9%	54%	9%	59%	9%	57%			
		2		1,8		2		1,8			
		Paramètre fixant l'intensité de l'effet Allee (θ)									

Figure 5.7 Matrice de confusion et valeurs des indices kappa pour toutes les combinaisons de paramètres testés.

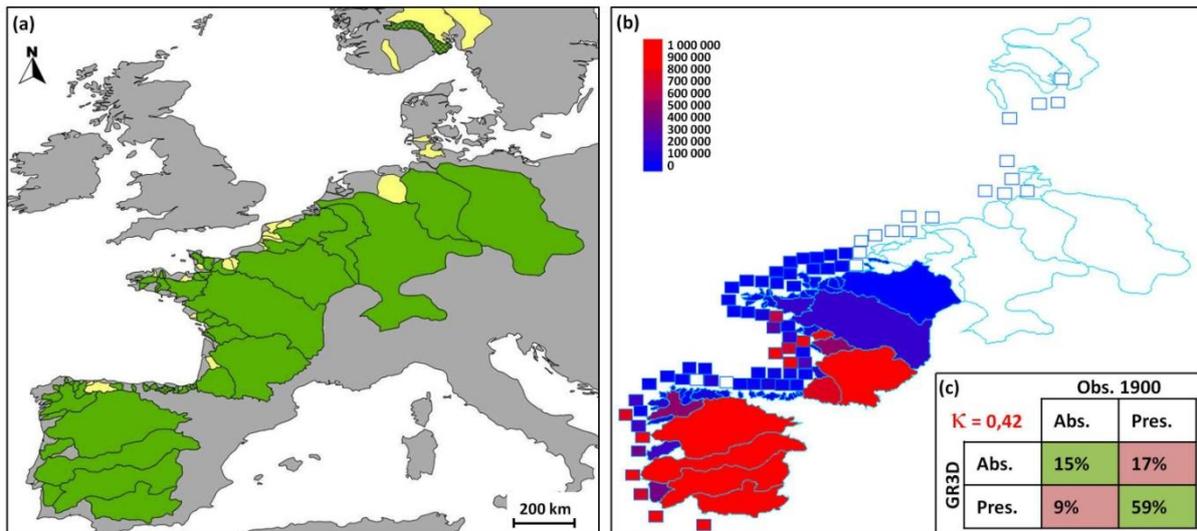


Figure 5.8 (a) Carte de la distribution 1900 observée de la grande alose ; (b) carte de la distribution 1900 simulée avec le jeu optimisé de paramètres (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants) ; (c) présentation des résultats de la comparaison entre les deux distributions.

On remarque que le modèle GR3D reproduit relativement bien la distribution observée jusqu'à la Seine, limite nord à partir de laquelle plus aucun bassin n'a de population installée alors que dans la distribution observée en 1900, les bassins versants plus au nord tel que le Rhin, la Weser ou l'Elbe sont peuplés. Compte tenu de la valeur des températures du jeu de paramètres sélectionné, des reproductions sont possibles dans ces bassins versants mais leur succès doit être relativement limité par les températures peu éloignées des valeurs limites. La Figure 5.9 montre l'importance de dynamiques de type sources-puits pour maintenir des populations dans plusieurs bassins versants du système puisqu'en l'absence de dispersion (probabilité de homing fixée à 1), seulement 36 bassins versants sont colonisés contre 51 lors que la probabilité de homing est fixée à 0,7.

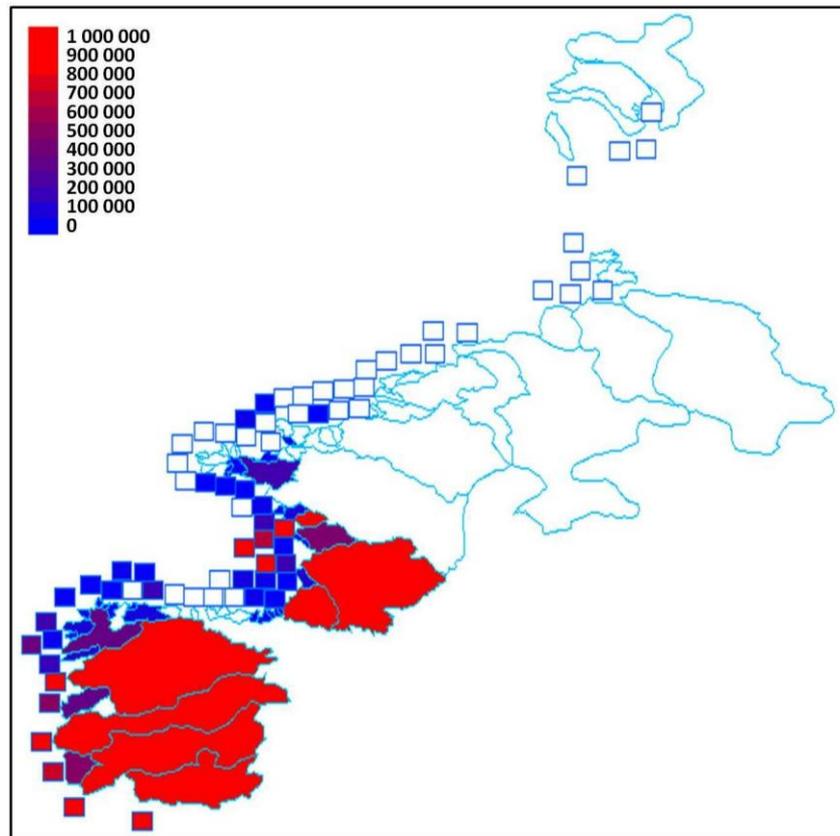


Figure 5.9 Carte de la distribution 1900 simulée avec les valeurs de T_{minRep} , $T_{minGenRiv}$ et θ égales à celle du jeu optimisé de paramètres et une probabilité de homing égale à 1.

2.3 Discussion sur la reproduction de la distribution observée 1900 à l'aide du modèle GR3D.

Le jeu optimisé de paramètres sélectionné permet d'améliorer nettement la distribution 1900 simulée de la grande alose comparativement à la simulation avec les valeurs nominales. Cependant les résultats pourraient être améliorés et plusieurs solutions peuvent être envisagées. Tout d'abord, la valeur des paramètres thermiques pourrait encore être abaissée pour tenter d'élargir l'aire de distribution simulée vers le nord. Cependant, les

valeurs des températures retenues dans le jeu optimisé de paramètres sont bien plus basses que celles renseignées dans la littérature issues d'observation pour $T_{minGenRiv}$ (fixée à 8°C contre 12°C dans Cassou-Leins et al. (2000) et Kottelat & Freyhof (2007)) et d'études expérimentales pour T_{minRep} (fixée à 10°C contre 14°C dans Charles & Jatteau (2010)).

Pour améliorer la distribution 1900 simulée avec GR3D, il serait également possible de jouer sur d'autres paramètres du modèle en s'appuyant notamment sur les résultats issus de l'analyse de sensibilité du modèle menée dans le chapitre IV. Il serait par exemple intéressant de tester l'influence des paramètres de mortalité (notamment la mortalité en mer) ou encore celle des paramètres de croissance (en intégrant notamment dans le modèle le gradient latitudinal de la taille à maturité des géniteurs mis en évidence par Lassalle *et al.* (2008c) ou une variabilité entre mâles et femelles).

Pour améliorer la distribution reproduite par le modèle GR3D, un autre moyen pourrait consister à jouer sur la phénologie de l'espèce. En effet, il est possible que dans des régions plus froides, les géniteurs de grande alose remontent les rivières plus tardivement pour se reproduire (Magnin, 1962). Ceci a notamment déjà été mis en évidence chez l'esturgeon européen dans une étude concernant les populations du Guadalquivir, de la Gironde et de l'Elbe. Dans le cas précis de l'alose, décaler la saison de reproduction du printemps à l'été pour les bassins versants les plus au nord permettrait d'accroître la survie des œufs (car les températures en été sont plus élevées qu'au printemps) et pourrait être une solution pour tenter de mieux reproduire la distribution 1900 observée. Cependant, une étude menée sur la phénologie des espèces migratrices amphihalines n'a pas permis de mettre clairement en évidence un gradient nord/sud dans la date de remontée des géniteurs de grande alose (Gaillard, 2010). De plus, un autre argument d'ordre sémantique ne va pas en faveur d'un tel gradient. En effet, dans plusieurs régions telles que la Grande Bretagne (« May fish ») ou l'Allemagne (« Maifisch »), la grande alose est également appelée « poisson de mai », ce qui, compte tenu de l'origine ancestrale probable de ces appellations, irait plutôt en faveur d'une remontée des géniteurs et d'une reproduction au printemps.

Concernant ces problématiques autour de la phénologie, on ne peut pas exclure l'effet potentiel de considérer des températures saisonnières moyennes dans le modèle GR3D. Cela ne permet effectivement pas de prendre en considération des effets de réchauffement plus ponctuels au sein même d'une saison qui pourraient expliquer la présence de la grande alose dans certaines régions. Plus concrètement, la reproduction de la grande alose intervient plutôt en fin de printemps (Cassou-Leins et al., 2000) et il est entendu que les mois de mai et juin sont généralement plus chauds que le mois d'avril. En ce sens, abaisser les valeurs nominales des paramètres thermiques du modèle GR3D pourrait permettre de compenser ce biais.

Une autre hypothèse consiste à remettre en cause les valeurs trouvées dans la littérature pour les paramètres thermiques, notamment la température minimale limite de survie des œufs (T_{minRep}). Dans ce cas, des différences génétiques entre les populations seraient à l'origine d'une tolérance accrue à des températures froides des jeunes stades de grande alose issue de populations situées au nord de l'aire de répartition. En effet, la valeur

du paramètre T_{minRep} a été obtenue par des études expérimentales visant à analyser la sensibilité des jeunes stades de grande alose (œufs et larves) aux facteurs environnementaux en milieu contrôlé (Charles and Jatteau, 2010). Or ces études ont été menées à partir d'embryons prélevés sur des géniteurs issus uniquement du bassin versant de la Nivelle. Les résultats issus de ces études ne sont donc peut-être pas généralisables à l'ensemble des populations de grande alose. Pour vérifier cela, il pourrait être envisageable de collecter des embryons de géniteurs provenant de différents bassins versants avec si possible un gradient latitudinal assez prononcé (par exemple des géniteurs du Minho, de la Nivelle, de la Garonne, de la Loire et de la Vire) et de réitérer les expériences menées de manière à vérifier si les embryons ont tous la même sensibilité à la température ou si des différences en fonction de leur provenance existent. Ce type d'expérience se rapproche des expériences de « common garden » fréquemment utilisée en écologie des plantes (voir par exemple Reich et al. (2005), Hobbie et al. (2006), Monty & Mahy (2010)) et pourrait fournir de précieuses informations pour paramétrer le modèle GR3D.

Toutes ces hypothèses et propositions soulèvent des problématiques liées, à la fois, au choix ou non d'intégrer toutes les sources de variabilité dans des modèles mécanistes évoquées en introduction du chapitre IV, et à la fois, à la calibration et l'optimisation des modèles complexes. Le premier problème soulevé est un problème de choix de modélisation. Comme tout choix est critiquable, le modélisateur s'expose nécessairement (et heureusement) à la critique. On pointe ici la difficulté du modélisateur qui se doit de résister à la tentation du modèle 1:1 (en acceptant des simplifications de la réalité) malgré une facilité apparente de développement conduisant inévitablement à un sentiment de frustration. Mais il faut garder à l'esprit que le fait de complexifier un modèle ne fait qu'augmenter la difficulté à l'appréhender et à en interpréter les résultats et ne le rendra pas nécessairement plus juste. De plus, la complexité d'un modèle devrait toujours être contrainte par les données disponibles (Ludwig and Walters, 1985; Adkison, 2009). On aborde ici le second problème soulevé ci-dessus concernant la calibration et l'optimisation des modèles complexes. Dans le cas du modèle GR3D, les données sont peu disponibles ce qui, de fait, réduit les chances de pouvoir un jour l'optimiser. La distribution observée en 1900 de la grande alose permet la calibration d'une distribution initiale pour ensuite réaliser des simulations. Cependant, les différents processus du modèle n'ont pas été calibrés simultanément. Les éventuelles calibrations sont faites processus par processus en extrapolant des résultats provenant d'études locales (par exemple : la calibration offline du processus de reproduction, cf. Chapitre IV, § 2.2.4). Il reste aujourd'hui un travail de réflexion à faire concernant la faisabilité de la calibration du modèle GR3D qui consistera notamment à rechercher les méthodes possibles et à enrichir les données utilisables.

3 Utilisation du modèle GR3D pour simuler l'évolution de l'aire de distribution de la grande alose à l'horizon 2000 et 2100 et éléments de comparaison

A partir d'une distribution observée de la grande alose en 1900, considérée comme une distribution pristine de l'espèce, j'ai réalisé une pseudo-calibration du modèle GR3D pour reproduire au mieux cette distribution. J'ai ainsi défini une distribution initiale cohérente de l'espèce pour pouvoir, à titre exploratoire et informatif, réaliser avec le jeu de paramètres optimisé, des simulations de l'évolution de l'aire de distribution de la grande alose à l'horizon 2000 et 2100 de façon à en étudier la dynamique de repositionnement.

3.1 Distribution observée de la grande alose autour de 2000 versus distribution potentielle simulée avec le modèle GR3D

Comme cela a déjà été évoqué dans la partie 1.1 de ce chapitre, l'aire de distribution de la grande alose a subi une très forte contraction sur la période 1900-2000 (cf. cartes comparatives présentées Figure 5.1). Cependant, les résultats de la distribution 2000 simulée avec le modèle GR3D (Figure 5.10 (b)) montrent que, comparativement à l'aire de distribution 1900 initiale simulée, on observe un repositionnement de l'aire de distribution avec une extension par le nord. Plus particulièrement, il y a une augmentation de l'aire de distribution sur la période 1900-2000 avec 7 bassins versants en plus colonisés et aucun bassin versant n'ayant perdu sa population. A partir de la dynamique incorporée dans le modèle GR3D et des préférences thermiques incluses dans les processus, il semble donc que le début de réchauffement climatique observé sur la période 1900-2000 ait été favorable à la grande alose d'un point de vue biologique et lui ait permis de gagner quelques habitats favorables. Il ne faut cependant pas oublier qu'en l'état actuel, aucune pression anthropique régionale n'est incorporée dans la dynamique du modèle GR3D. Les résultats obtenus par ces simulations tendent donc à montrer que l'impact de l'anthropisation sur la période 1900-2000 a été indéniable au regard de la contraction de l'aire de distribution de la grande alose effectivement observée sur la période 1900-2000 déjà évoquée dans la partie 1.1 de ce chapitre (cf. Figure 5.1). Les causes sont aujourd'hui bien connues (Limburg and Waldman, 2009) avec notamment l'apparition de pêcheries de plus en plus performantes, la construction de grands barrages sur les cours d'eau (ex barrage de Alcal de Rio sur le Guadalquivir) perturbant d'une part la remontée des géniteurs (limitation des zones de reproduction accessibles, diminution des débits des rivières) et d'autre part la dévalaison des juvéniles (mortalité dans les turbines) ou encore les nombreux problèmes liés à la pollution des cours d'eau (ex le Rhin, l'oued Sebou).

De façon peu surprenante, l'aire de distribution simulée en 2000 avec le modèle GR3D est donc très différente de l'aire de distribution de la grande alose observée autour des années 2000 (Figure 5.10). L'impact de l'anthropisation pourrait être incorporé dans le modèle GR3D. Dans le processus de mortalité en rivière, un paramètre est par exemple déjà prévu

pour intégrer une mortalité anthropique (paramètre fixé H_{riv} à 0 au cours de ces simulations). Par ailleurs, pour prendre en compte une partie de l'impact des barrages, la surface des bassins versants pourrait être simplement réduite à la surface accessible, ce qui aurait pour conséquence de diminuer la qualité des reproductions dans les bassins versants. Tout cela nécessiterait cependant un travail préliminaire d'acquisition de données et d'incorporation de ces données dans l'environnement de travail.

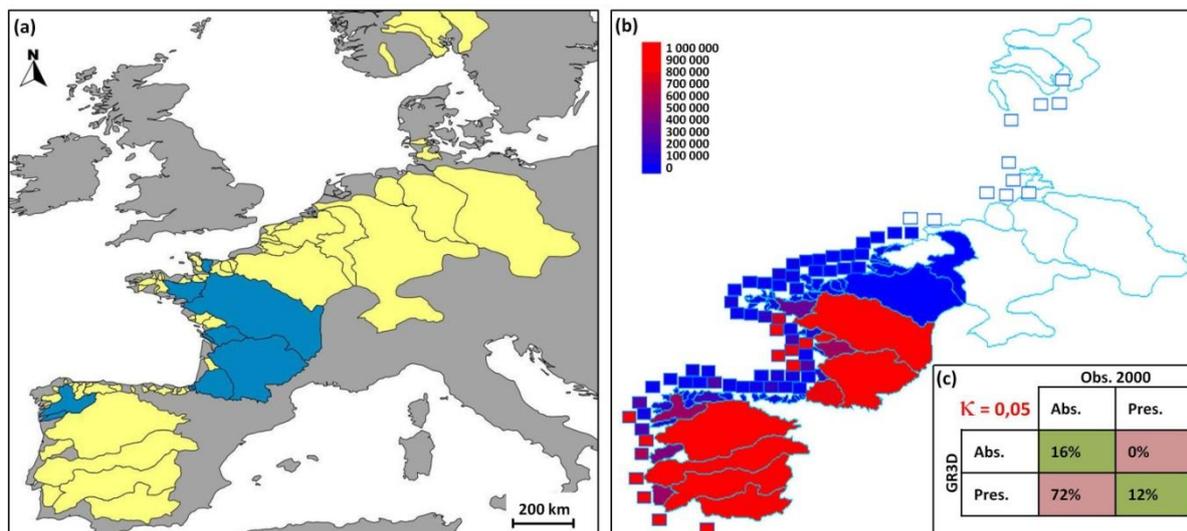


Figure 5.10 (a) Carte de la distribution 2000 observée de la grande alose avec uniquement les populations fonctionnelles; (b) Carte de la distribution 2000 simulée avec le jeu optimisé de paramètres et en considérant la distribution 1900 simulée comme la distribution initiale de l'espèce (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants); (c) présentation des résultats de la comparaison entre les deux distributions.

3.2 Distribution potentielle de la grande alose en 2100 issue d'un modèle empirique de distribution d'espèces versus distribution potentielle simulée avec GR3D

En premier lieu, si l'on compare l'aire distribution 2000 simulée avec GR3D (Figure 5.10 (b)) à celle simulée avec ce même modèle en 2100 (Figure 5.11 (b)), on observe un nouveau repositionnement de l'aire de distribution de la grande alose. Le résultat notable de la distribution 2100 simulée avec le modèle GR3D concerne les bassins versants du Sado et du Tage (bassins versants dont l'exutoire est au Portugal) dans lesquels, en fin de simulation, la température est trop élevée pour que des reproductions puissent avoir lieu. Il y a donc un début de contraction de l'aire de distribution par le sud. En revanche, la limite nord de l'aire distribution a encore été repoussée et, à l'exception des bassins versants scandinaves, l'ensemble des autres bassins versants du système présentent des conditions viables pour la grande alose et ont été colonisés. Avec ce repositionnement de l'aire de distribution de la grande alose simulée avec le modèle GR3D, il semble que le réchauffement climatique en cours ne représente pas une réelle menace pour cette espèce mais aurait au contraire un effet bénéfique en lui donnant accès à de nouveaux habitats favorables. La gamme de

tolérance thermique assez large de cette espèce lui permettrait également de se maintenir dans des régions chaudes même si un début de contraction de l'aire de distribution semble apparaître en fin de simulation.

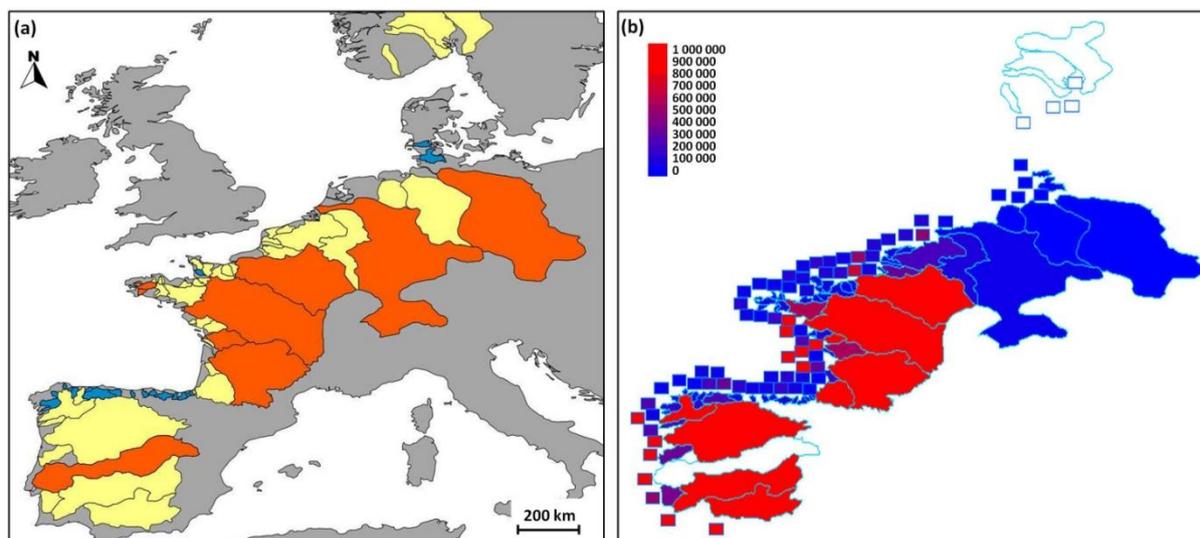


Figure 5.11 Cartes de la distribution 2100 simulée avec (a) un modèle empirique de distribution d'espèces (en jaune : les bassins versants non favorables à l'espèce en 2100 ; en orange : les bassins versants favorables à l'espèce en 2100 ; en bleu : les bassins versants qui étaient absents de la base de données Eurodiad lorsque les modèles ont été réalisés) , et (b) avec le modèle GR3D en partant du jeu optimisé de paramètres (l'échelle de couleur donne une idée seulement approximative du nombre d'individus présents dans les différents bassins versants).

Si les distributions observées et simulées en 2000 n'étaient en rien comparables du fait de l'absence de pression anthropique dans la dynamique du modèle GR3D, il semble cependant que les résultats de la distribution 2100 simulée avec le modèle GR3D puissent être comparés avec la distribution de la même espèce simulée par des modèles empiriques de distribution d'espèces. En effet, pour réaliser ces modèles, Lassalle & Rochard (2009) ont également fait l'hypothèse que la distribution observée de l'espèce en 1900 était une situation pristine et n'ont, par conséquent, pas intégré de variables anthropiques dans leurs modèles (seules la longitude à l'embouchure, la surface des bassins versants, l'altitude de la source, la température et les précipitations avaient été retenues pour décrire la distribution observée). Pour réaliser leurs prédictions, ils ont considéré le même modèle climatique global (HadCM3) et le même scénario d'émission de gaz à effet de serre (A2) que dans ce travail. Les cartes comparatives des distributions simulées avec les deux types de modèle sont présentées en Figure 5.11. Elles montrent des résultats assez différents notamment pour le nombre de bassins versants colonisés (seulement 9 bassins versants avec une présence de l'espèce pour les modèles empiriques de distribution d'espèces). En dehors du nombre de bassins versants colonisés, les deux modèles sont relativement en accord sur l'étendue des deux aires de distribution (limite sud et limite nord). En effet, les deux modèles semblent s'accorder sur le fait que la grande alose puisse trouver des conditions de vie favorables sur une zone s'étendant de bassins versants du sud de l'Europe jusqu'à des

bassins versants plus nordiques tels que le Rhin ou même l'Elbe. Les deux modèles sont donc en accord sur une gamme de tolérance thermique large de la grande alose même si les modèles empiriques de distribution d'espèces prédisent une forte contraction de l'aire de distribution de cette espèce sur la période 1900-2100.

Les modèles de Lassalle & Rochard (2009) avaient retenu la longitude à l'embouchure, la température et la surface des bassins versants comme variable significative pour décrire la distribution observée de la grande alose en 1900. Un élément permet en partie d'expliquer les différences observées entre les prédictions 2100 de chacun des modèles. En effet, au moment de la réalisation de leurs travaux, Lassalle & Rochard (2009) ne disposaient d'informations que pour 53 des 73 des bassins versants compris dans l'environnement GR3D. Plusieurs bassins versants, essentiellement de petites tailles (en bleu sur la Figure 5.11 (a)), ont depuis été rajoutés à la base de données Eurodiad. Les modèles empiriques de distribution d'espèces ayant retenu la variable surface comme explicative, il serait par conséquent intéressant de refaire des simulations avec ces modèles en intégrant ces nouvelles données et de comparer à nouveau les résultats avec ceux du modèle GR3D pour voir si les différences de prédiction sont toujours aussi importantes en termes de nombre de bassins versants colonisés.

Le fait que les modèles empiriques de distribution d'espèces aient retenu la surface (souvent fortement corrélée au débit) comme variable explicative de la distribution de la grande alose pose cependant la question de l'intégration à plus ou moins terme de l'effet des précipitations dans le modèle GR3D. La modification des précipitations par l'intermédiaire du changement climatique étant susceptible de provoquer des modifications de débits dans les bassins versants, il serait effectivement intéressant de réussir à intégrer l'effet de cette variable dans les processus de dynamique de population du modèle GR3D.

3.3 Synthèse des résultats et discussion générale

En partant d'une distribution initiale cohérente de l'espèce, pseudo-calibrée sur des données d'observations, j'ai réalisé des simulations à l'horizon 2000 et 2100 afin d'apporter des éléments concernant la dynamique de repositionnement de la grande alose. Ces simulations prédisent en 2100 une légère contraction de l'aire de distribution de cette espèce par le sud et une extension de l'aire de distribution vers le nord. Au travers de ce cas d'application, j'ai également illustré la complémentarité potentielle entre des approches de modélisation empiriques et mécanistes. L'étendue de l'aire de distribution obtenue en 2100 avec le modèle GR3D est effectivement cohérente avec celle obtenue à l'aide d'un modèle empirique de distribution d'espèces réalisé dans une étude précédente (Lassalle and Rochard, 2009). Cependant, par rapport aux résultats de modèles empiriques de distribution d'espèces, les résultats obtenus avec le modèle GR3D montrent en plus une espèce qui semble en mesure de coloniser de nouveaux habitats favorables. Ces résultats pourront être comparés à la valeur de son indice PRI défini par la méthode présentée dans le chapitre. Les

résultats du modèle GR3D ont également permis de montrer l'importance potentielle de dynamique de métapopulation de type sources-puits pour maintenir des populations fonctionnelles dans certains bassins versants.

L'environnement utilisé dans le modèle GR3D provient des informations contenues dans la base de données Eurodiad 3.0 (Lassalle, 2008). Pour étudier l'évolution de l'aire de distribution de la grande alose, j'ai restreint mon environnement de travail à une façade atlantique simplifiée en retirant certaines zones favorables ou potentiellement favorables à l'espèce dans le futur. Ces choix ont été faits de façon à limiter les temps de simulation du modèle GR3D qui avec toutes ces considérations restent compris entre 3 et 10 minutes. Cependant, avec la mise en évidence de dynamique de type de sources-puits, il est légitime de s'interroger sur l'impact que peuvent avoir ces choix de représentation de l'environnement. De la même façon, la base de données ne renseigne pas l'intégralité des bassins versants européens et il manque des bassins versants au sein même de l'environnement de travail retenu pour le modèle GR3D (majoritairement des bassins versants de petite surface notamment à partir du Rhin). Il est probable que tout ceci pourrait influencer sur la dynamique de repositionnement de la grande alose et plus particulièrement sur la vitesse de ce dernier. L'exploitation de bases de données très complètes sur les bassins versants telle que la CCM (Catchment Characterisation and Modelling, Vogt et al., 2007) pourrait *a minima* permettre de rendre compte des « erreurs » contenues dans l'environnement utilisé dans ce cas d'application du modèle GR3D.

Les temps de simulations du modèle GR3D sont passés de quelques dixièmes de seconde dans le premier cas d'application virtuel du modèle (cf. Chapitre IV) à plusieurs minutes (en moyenne entre 5 et 10 minutes) pour le présent cas d'application réel. Ceci s'explique par la complexification de l'environnement (augmentation significative du nombre de bassins versants) et la présence d'un très grand nombre d'individus dans le système (plusieurs dizaines de millions) qui constituent autant d'objets à gérer lors des phases de simulations. Ces temps de simulation relativement longs constituent une réelle contrainte pour pouvoir explorer le modèle. Ainsi, pour ce cas d'application, je n'ai pas eu le temps nécessaire pour répliquer mes expériences ainsi que pour mener une analyse de sensibilité. Ces phases ne pourront pourtant pas être négligées pour valider et valoriser ces résultats dans le futur. Quelques optimisations du code du modèle, notamment pour gérer la création et la disparition d'individus, devraient cependant permettre d'améliorer les durées des simulations.

En dehors des limites évoquées précédemment, l'ensemble des résultats et des prévisions effectués avec le modèle GR3D conduisent à un certain optimisme concernant la réponse de la grande alose au changement climatique. Néanmoins, ils ne prennent pas du tout en compte l'impact de l'anthropisation sur cette espèce au cours de la période 1900-2000. Pourtant l'aire de distribution de cette espèce a subi une très forte contraction sur cette période et l'étude de la dynamique de population dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (cf. section 2 du chapitre IV, Rougier et al., 2012) a montré que la

situation de la grande alose au cœur historique de son aire de distribution était critique. De ce fait, en considérant une distribution initiale proche de celle observée en 2000 pour simuler la dynamique de repositionnement de la grande alose à l'horizon 2100, il est probable que le modèle GR3D produise des résultats différents (moins optimistes) de ceux obtenus en partant de la distribution observée en 1900. Cependant, la difficulté de reproduire un état initial proche de celui observé en 2000 se pose. En effet, de nos jours, toutes les populations d'aloses qui existent sont probablement fortement impactées par l'anthropisation et très loin d'un équilibre biologique. Il faudrait donc disposer d'informations relativement précises sur les abondances de grande alose observées dans chaque bassin où elle est présente. La population de grande alose de Gironde est ainsi passée d'effectifs de plusieurs centaines de milliers d'individus jusqu'au milieu des années 90 à des effectifs de moins de 10 000 individus depuis le milieu des années de 2000. Ces données ont ainsi été utilisées pour calibrer le processus de reproduction du modèle GR3D mais il serait utile de posséder le même type de données dans d'autres bassins versants. Cela permettrait effectivement d'estimer la valeur de paramètres (par exemple, ceux de la relation stock-recrutement) dans plusieurs bassins versants et aiderait ensuite à extrapoler de façon plus juste les résultats à un ensemble de bassins versants en utilisant par exemple des méthodes bayésiennes hiérarchiques qui permettent de pallier les problèmes de déficit de données (data-poor). Une telle approche a par exemple déjà été utilisée pour estimer les paramètres de relations stock-recrutement pour des populations de saumon atlantique de 13 rivières européennes, (Prévost et al., 2003) en intégrant un effet de la température et de la surface des rivières.

Concernant la calibration des processus, des données sur les tailles et âges à maturité existent pour plusieurs populations de grande alose et pourraient être utilisées pour améliorer la calibration des processus de croissance et de maturation du modèle GR3D pour cette espèce. En revanche, aucune donnée n'est disponible pour calibrer le processus principal du modèle GR3D : le processus de dispersion. En effet, le comportement des individus en mer reste inconnu et peu d'informations concrètes sont disponibles concernant le homing de la grande alose. Cependant deux études en cours devraient prochainement apporter des éléments de connaissance sur ces deux points. Par l'utilisation d'analyses microchimiques, une première étude menée à l'échelle de plusieurs bassins versants s'étendant du Portugal à la Normandie devrait fournir des informations sur la fidélité des géniteurs de grande alose à leur bassin versant d'origine (Martin et al., in prep). Une autre étude en préparation menée en collaboration par des chercheurs du Muséum National d'Histoire Naturelle et de l'Ifremer s'intéresse à la distribution des grandes aloses en mer en utilisant des données de captures accidentelles de grande alose en mer récoltées dans le cadre du programme ObsMer (programme d'observation à bord des navires de pêches professionnels) menée par Ifremer depuis 2003 (Trancart et al., in prep.). Enfin, compte tenu des nombreuses similarités entre l'alose américaine (*Alosa sapidissima*) et la grande alose, l'étude de la dynamique de colonisation de *A. sapidissima* sur la côte ouest des Etats-Unis suite à son introduction par l'homme en 1871 (Hasselman et al., 2012a, 2012b) pourrait

également fournir des éléments de connaissance cohérents concernant la dynamique de repositionnement de la grande alose.

Le modèle GR3D est un modèle individu-centré potentiellement capable de reproduire la dynamique de population de n'importe quelle espèce migratrice amphihaline. De plus, son environnement physique de travail peut être défini à plus ou moins grande échelle et peut intégrer des degrés de complexité variables. Le modèle GR3D et ses prédictions pourraient donc à l'avenir constituer un outil pertinent pour guider des politiques de conservation des poissons migrateurs amphihalins aussi bien à l'échelle européenne qu'à l'échelle nationale ou régionale.

CHAPITRE VI – CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de ce dernier chapitre est de s'atteler à la tâche à la fois délicate et frustrante que constitue la conclusion d'un mémoire de thèse. Tâche délicate et frustrante car ayant pour but de mettre un point final à un travail nécessairement inachevé, au moment précis où l'on en saisit réellement l'intérêt, les applications potentielles et les pistes d'amélioration. Conclure une thèse n'est donc que rarement satisfaisant pour son auteur tant est présente la désagréable sensation d'abandonner un travail en cours et de laisser des questions sans réponse. Mais il faut pourtant accepter qu'une thèse ne soit généralement qu'une étape dans une dynamique de recherche. Etape dont la conclusion est obligatoire et nécessaire dans l'optique de constituer, pourquoi pas, un nouveau point de départ.

La problématique de ce travail énoncée dans le chapitre introductif était d'évaluer les possibilités effectives de repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens, autrement dit, leurs capacités à modifier leurs aires de distribution, dans un contexte et un timing marqués par le changement climatique. L'originalité et le défi de l'approche consistaient notamment à compléter les modèles statistiques classiquement utilisés depuis le début des années 2000 pour appréhender l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces en développant une approche de modélisation mécaniste basée sur des processus (Guisan and Zimmermann, 2000). La problématique de cette thèse se situait donc à l'interface entre conservation des espèces migratrices amphihalines européennes à l'échelle de leur aire de distribution, questionnement macroécologique autour de la dispersion de ces mêmes espèces dans un contexte d'environnement changeant, et développement d'une approche de modélisation mécaniste adaptée à cette étude. Pour cette conclusion générale, j'ai défini quatre grands thèmes à l'intérieur desquels j'ai replacé : la démarche adoptée dans ce travail, les résultats et les apports de cette thèse, les améliorations possibles à partir du travail déjà effectué, et les perspectives de recherches envisagées.

1 Trait de vie des migrateurs amphihalins et potentiel de repositionnement des espèces

1.1 La base de données TraitDiad

Développer un modèle mécaniste intégrant la dynamique de population d'une espèce requiert nécessairement une bonne connaissance de l'espèce étudiée, plus particulièrement, de son histoire de vie et des variables pouvant potentiellement influencer quelques processus-clés de son cycle de vie telles que la croissance, la survie ou la reproduction. Connaître l'influence de variables environnementales, telle que la température, sur les processus est essentiel dans un contexte de changement climatique. Dans mon cas d'étude où l'ambition était de développer un modèle générique, potentiellement applicable à plusieurs espèces, les exigences de connaissances des espèces étaient d'autant plus

cruciales. C'est pourquoi la première étape de ce travail de thèse (Chapitre II) a consisté à établir une base de données référençant les principaux traits de vie des espèces migratrices amphihalines européennes : la base de données TraitDiad. La version actuelle de la base de données nécessiterait cependant quelques améliorations. Il serait pertinent d'en définir une structure relationnelle pour la gérer à terme à l'aide du système de gestion de base de données PostgreSQL. Ceci permettrait de mieux structurer les informations qu'elle contient afin d'en faciliter l'exploitation et l'enrichissement, et d'en faciliter la communication et la diffusion éventuelles.

1.2 Un indice de potentiel de repositionnement des espèces

A partir des informations contenues dans la base de données TraitDiad, j'ai proposé une méthodologie basée sur une analyse multicritère hiérarchique pour définir un indice de potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines (l'indice PRI pour « *Potential for Repositioning Index* ») à partir d'une combinaison de certains traits de vie et attributs écologiques. Il s'agit d'une méthode générique, flexible et participative permettant d'intégrer l'avis de nombreux experts. Du fait de la généralité de la méthode définie, cet indice pourrait être calculé pour l'ensemble des espèces migratrices présentes à l'échelle du globe.

D'un point de vue opérationnel, cela permettrait : (1) de juger de la pertinence de cet indice à une échelle large, et (2) d'identifier des espèces dont la dynamique de population est suffisamment bien renseignée pour éventuellement paramétrer le modèle GR3D. D'un point de vue théorique, la généralisation de l'application de l'indice PRI amènerait à l'identification de combinaisons de traits d'histoire de vie qui ne sont jamais rencontrées dans la nature, et donc, à des réflexions en écologie évolutive sur les grandes stratégies de régulation des populations (voir par exemple Winemiller and Rose, 1992). Du point de vue de la gestion, le calcul de l'indice PRI pour des faunes de zones géographiques stratégiques tels que le Golfe de Guinée ou encore le Golfe du Mexique conduirait à l'estimation des migrants potentiels pouvant arriver sous nos latitudes dans un futur plus ou moins lointain. Plus généralement, l'indice PRI pourrait constituer un indicateur original et nouveau, facilement compréhensible, et donc, diffusable auprès de gestionnaires pour évaluer les possibilités de déplacement des espèces dans un contexte de changement climatique. Une note pourrait ainsi être facilement calculée pour l'ensemble des migrants amphihalins mondiaux et donnerait des indications qualitatives et complémentaires des approches de modélisation sur leur potentialité de repositionnement dans le contexte du changement climatique, et donc, sur les mesures de gestion auxquelles ils pourraient être soumis.

Pour le moment, un travail en collaboration avec des experts britanniques et américains des poissons migrants amphihalins est en cours pour élargir la base de données TraitDiad et calculer l'indice PRI pour l'ensemble des espèces migratrices amphihalines présentes en Atlantique Nord en appliquant la méthode proposée dans cette thèse. Cette étude permettra de confronter l'indice PRI aux résultats des modèles empiriques et

mécanismes de distribution d'espèces existant pour les espèces migratrices amphihalines européennes (*i.e.* Lassalle, 2008 et modèle GR3D). Il pourrait ainsi être possible de fournir un éclairage original sur le lien entre traits de vie des espèces et réponse au changement climatique (Angert et al., 2011).

2 Le modèle GR3D : construction, originalité et principaux apports

Suite aux considérations théoriques sur les traits de vie et le potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines, j'ai développé, avec l'aide de Patrick Lambert, le modèle GR3D « Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution » (Chapitre III). Il s'agit d'un modèle de simulation individu-centré et spatialement explicite construit pour évaluer à la fois la persistance des poissons migrateurs amphihalins et l'évolution de leur aire de distribution dans un contexte de changement climatique. Le modèle a été conçu pour reproduire l'ensemble du cycle de vie de n'importe quelle espèce migratrice amphihaline même si ce travail de thèse se concentre essentiellement sur l'application du modèle à une espèce potamotocque, la grande alose. Théoriquement, les caractéristiques du cycle de vie et les capacités de dispersion des poissons migrateurs amphihalins devraient pouvoir leur permettre de faire face avec succès au changement climatique en cours en se déplaçant dans des environnements thermiques favorables. Néanmoins, les processus mis en jeu dans la dispersion de ces espèces restent aujourd'hui très mal connus car ils interviennent en mer, milieu dans lequel il est pratiquement impossible de suivre les individus et d'analyser leur comportement. Dans cette étude, j'ai donc proposé une conceptualisation du processus de dispersion des espèces migratrices amphihalines (chapitre III). En mer, je distingue des individus adoptant un comportement d'errance, et qui, pour effectuer leur migration de montaison en rivière, peuvent potentiellement se diriger vers un bassin versant en fonction de son attractivité et de son accessibilité. Ce sont ces individus qui sont alors en mesure de coloniser des bassins versants encore inhabités ou très peu fréquentés, et donc, en mesure de modifier l'aire de distribution de l'espèce. Par conséquent, le modèle GR3D intégrant un processus original de dispersion est particulièrement pertinent pour réfléchir sur la façon dont les capacités de dispersion des espèces migratrices amphihalines et la disponibilité de nouveaux environnements thermiquement favorables interagissent dans la probabilité de persistance des espèces dans le contexte du changement climatique en cours.

Une particularité du modèle GR3D est la flexibilité de son environnement physique pouvant aller d'environnements totalement virtuels à des environnements plus complexes construits à partir de données réelles. Par conséquent, les applications potentielles du modèle sont multiples. En travaillant dans un monde virtuel, le modèle GR3D peut ainsi fournir des résultats théoriques intéressants pour un public allant des modélisateurs aux écologistes, alors qu'en travaillant dans un monde proche de la réalité, le modèle peut

fournir des résultats plus appliqués pouvant être intégrés dans la gestion des populations et la prise de décision.

Les cas d'application virtuels présentent également l'intérêt majeur de permettre de tester et d'explorer le modèle. Ils en facilitent la compréhension et évitent une mauvaise interprétation et utilisation des résultats issus de simulations réalistes. Cette étape d'exploration est particulièrement critique dans le cas du développement d'un modèle complexe intégrant un nombre élevé de paramètres incertains. Ainsi, dans une première application test, le modèle GR3D a été paramétré pour reproduire la dynamique d'une population virtuelle de grande alose. Afin de paramétrer le modèle GR3D de la façon la plus cohérente possible, j'ai analysé la dynamique d'une population de cette espèce dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne en cherchant notamment à identifier l'origine du crash de cette population (chapitre IV). Les résultats ont fourni des éléments pertinents pour la paramétrisation des processus de reproduction et de survie du modèle GR3D pour cette espèce.

Le premier cas d'application test du modèle GR3D visait à évaluer la capacité d'une population virtuelle de grande alose à coloniser et créer une population stable dans un nouveau bassin versant dans un scénario d'augmentation de la température. Ce cas d'application a permis d'effectuer une analyse de sensibilité globale du modèle afin d'identifier les paramètres de dynamique de population et environnementaux clés, et afin de comprendre leur influence sur les résultats du modèle (chapitre IV). Les résultats obtenus sont cohérents avec les connaissances actuelles de l'écologie de la grande alose et compatibles avec les résultats théoriques attendus.

Le modèle GR3D a ensuite été utilisé sur un cas d'application concret de manière à en confronter les résultats avec des données réelles objectives (chapitre V). J'avais effectivement la chance de disposer d'une base de données historique, Eurodiad (Lassalle, 2008), répertoriant la distribution des espèces migratrices amphihalines européennes autour de 1900 et autour de 2000. Ces données constituaient une véritable, et relativement rare, opportunité de pouvoir aider à l'interprétation et à la validation de résultats de simulations (Araújo et al., 2005; Kerr and Dobrowski, 2013). Pour ce faire, un environnement représentant la façade atlantique européenne a été intégré au modèle GR3D. Le modèle a ensuite été utilisé pour reproduire au mieux l'aire de distribution observée de la grande alose autour de 1900. Cette distribution simulée « 1900 » a constitué la situation initiale pour simuler l'évolution de l'aire de distribution de la grande alose aux horizons 2000 et 2100. Les distributions simulées ont pu être comparées à une distribution observée de la grande alose autour de 2000 et à une distribution potentielle de l'espèce en 2100 provenant des projections d'un modèle empirique de distribution d'espèces (Lassalle and Rochard, 2009). Les résultats semblent montrer que la grande alose possède une large gamme de tolérance thermique et des capacités de dispersion suffisantes qui devraient lui permettre d'affronter le réchauffement climatique. Néanmoins, faute de temps, je n'ai pas pu mener d'analyse de sensibilité sur les résultats obtenus, qui sont donc, pour l'heure, à considérer avec précaution. Les résultats ont également souligné quelques limites à la version actuelle

du modèle GR3D, notamment la non-intégration d'effets anthropiques dans la dynamique de population visiblement indispensables pour expliquer la contraction de l'aire de distribution de la grande alose survenue entre 1900 et 2000. Ce cas d'application a ainsi mis en évidence des perspectives d'amélioration du modèle et des pistes de recherches complémentaires. Je vais en partie développer ces aspects dans les parties suivantes.

3 Le modèle GR3D : pistes d'amélioration, d'enrichissement et d'évolution

3.1 Les améliorations possibles

- *Une diffusion du modèle*

Pour être valorisé, le modèle GR3D devrait avant tout être diffusable et utilisable par la communauté des modélisateurs intéressés par les impacts du changement climatique sur la distribution des espèces. Pour cela, le code du modèle devrait être en libre accès. Cependant, en l'état actuel, le modèle reste difficilement exploitable par des personnes n'ayant jamais travaillé avec GR3D. Il y a donc un travail de « nettoyage » du code à réaliser et surtout un travail de rédaction d'une documentation présentant l'implémentation du modèle et la façon dont il fonctionne.

- *Une optimisation du code du modèle*

Le cas d'application réel du modèle GR3D (chapitre V) a mis en évidence la nécessité d'optimiser le modèle pour diminuer la durée des simulations. Ceci permettrait notamment de coupler des cas d'application complexes à des analyses de sensibilité donnant plus de crédit à l'interprétation des résultats. Les points de blocage du modèle (*i.e.* les processus qui nécessitent un long temps de calcul) ont déjà été identifiés à l'aide d'outils de « profiling » évaluant les temps de calcul et les utilisations de mémoire associée aux méthodes des objets informatiques. La limite principale actuelle porte sur la gestion d'un nombre très élevé d'individus (par exemple plusieurs dizaines de millions dans le cas d'application du chapitre V), notamment lors de leur création au moment des reproductions. Il est prévu de minimiser ce problème en collaborant avec les collègues du « Laboratoire d'Ingénierie des Systèmes Complexes » (LISC) d'Irstea Clermont-Ferrand ayant développé le cadriciel SimAquaLife. Une piste consistant à recycler des objets déjà créés pour pallier les processus de destruction/création d'objets a déjà été évoquée mais son implémentation n'est pas encore effective.

- *Un métamodèle de GR3D*

La version actuelle du modèle GR3D n'exploite pas encore pleinement la puissance d'un modèle individu-centré et sa structure se rapproche encore de celle d'un modèle

matriciel. Il est donc possible d'inférer relativement facilement un modèle plus simple (*i.e.* métamodèle) au modèle individu-centré. Après avoir vérifié la cohérence de la dynamique des deux modèles, le métamodèle pourrait être utilisé pour explorer le modèle GR3D plus simplement et rapidement (Faivre et al., 2013). Des réflexions sur la structure de ce métamodèle ont déjà été menées et son implémentation (réalisée par un collègue du LISC d'Irstea Clermont-Ferrand) est en cours. Ce métamodèle sera de type matriciel, organisé en compartiments, avec des règles de déplacements régis par des fonctions de transferts. Sa structure pour une espèce potamotoque est présentée dans la Figure 6.1.

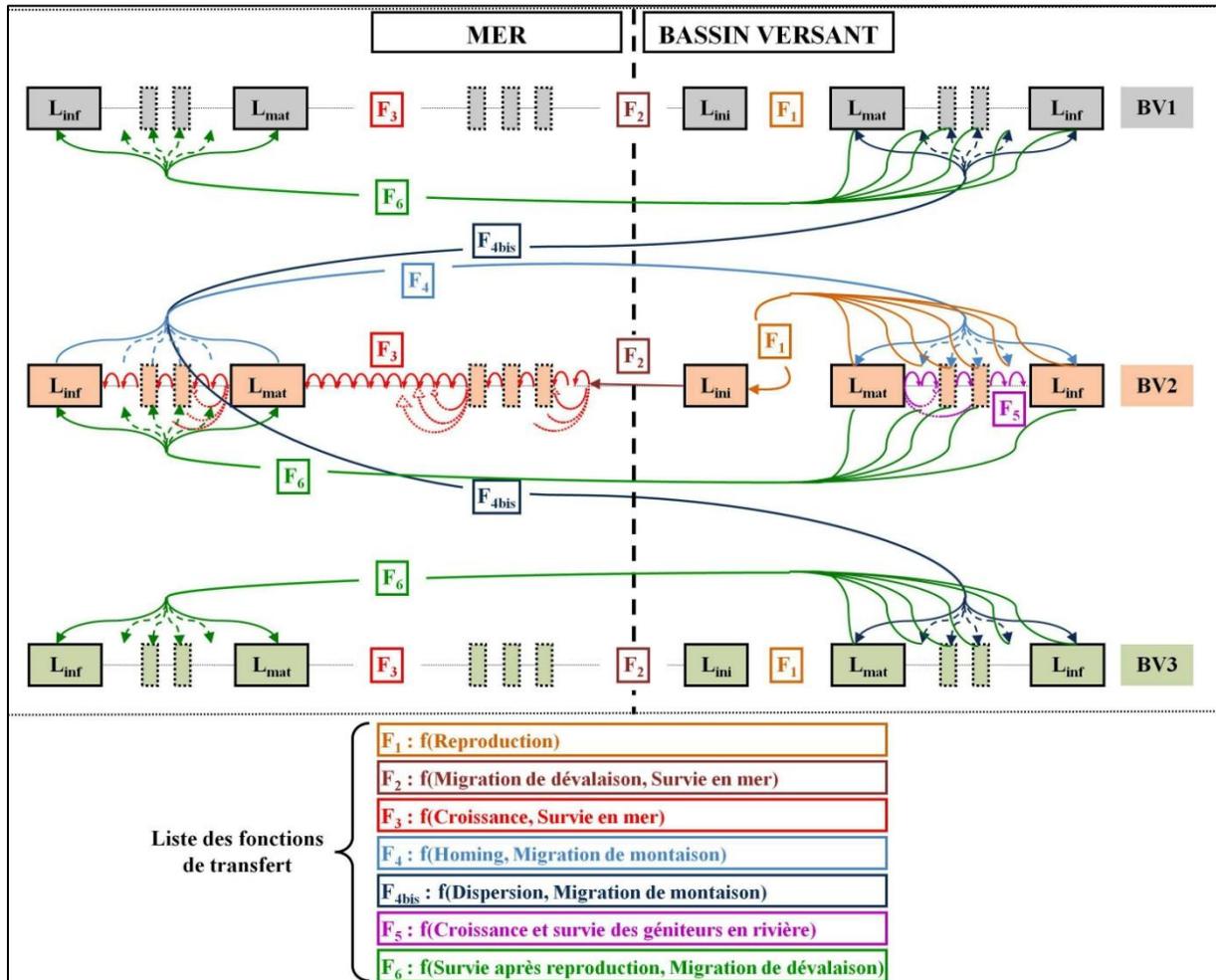


Figure 6.1 Schéma du métamodèle matriciel associé au modèle GR3D pour le cas d'une espèce potamotoque.

- *Un cas d'application avec une espèce thalassotoque*

Le modèle GR3D est présenté comme un modèle générique pouvant traiter aussi bien avec des espèces potamotoques que thalassotoques. Faute de temps, seul le cas d'une espèce potamotoque a été testé dans cette thèse. Si conceptuellement les bases posées dans le choix des différents processus permettent d'être confiant concernant la généricité du modèle, il n'en demeure pas moins qu'il faudrait rapidement réaliser des simulations avec une espèce thalassotoque. Pour cela, il serait en premier lieu nécessaire d'ajuster

quelques processus pour les rendre parfaitement fonctionnels pour une espèce thalassotoque. Le processus de reproduction faisant intervenir la surface et la température des bassins versants n'est, par exemple, pas utilisable en l'état pour une espèce thalassotoque. Ce travail pourrait correspondre à un travail de stage de fin d'étude d'un étudiant en Master ou d'un ingénieur halieutique.

3.2 Les enrichissements possibles

- *Une relation allométrique taille/poids*

Pour enrichir le modèle GR3D, intégrer une relation allométrique taille/poids des individus dans le modèle serait un bon moyen d'améliorer la prise en compte des variabilités inter-individuelles et inter-populationnelles de la taille des individus et de mieux en comprendre l'importance. Cela permettrait de travailler en biomasse dans la relation stock-recrutement et de faire intervenir l'importance du sexe-ratio. La modification à apporter dans le processus de reproduction serait mineure puisqu'il suffirait de modifier la valeur du paramètre de fécondité qui deviendrait un nombre d'œufs par kilogramme de femelles. Cette amélioration augmenterait ainsi le réalisme du modèle sans pour autant le complexifier car les données de relation allométrique taille/poids sont souvent disponibles dans la littérature. Cette donnée est, par exemple, disponible pour la grande alose dans plusieurs bassins versants (Mennesson-Boisneau et al., 2000a; Mota and Antunes, 2011).

- *Des effets anthropiques dans la dynamique de population*

Lors des simulations, le modèle GR3D n'a pas été en mesure de reproduire la forte contraction observée de l'aire de distribution de la grande alose entre 1900 et 2000. J'ai interprété ces résultats par l'absence de prise en compte de pressions anthropiques dans le modèle GR3D. Il serait par conséquent intéressant de réussir à intégrer de tels effets dans les simulations pour tenter de reproduire les trajectoires qu'ont suivies les différentes populations de grande alose en Europe sur cette période. Pour cela, il existe déjà un paramètre dans le modèle GR3D représentant la mortalité anthropique dans les bassins versants qu'il serait possible de faire évoluer sur la période 1900-2000 en fonction de chroniques historiques de captures par exemple. Ces chroniques seraient néanmoins difficiles à obtenir à grande échelle. De plus, l'effet de la mise en place de barrages sur la période 1900-2000 pourrait être inclus en renseignant la surface accessible des bassins versants, qui serait donc mise à jour lors de l'installation de barrages sur les bassins versants, de façon à diminuer la capacité de production des bassins versants. Intégrer ces pressions anthropiques dans le modèle pourrait donc permettre de tester nos hypothèses concernant l'origine de l'effondrement des populations de grande alose entre 1900 et 2000 ou pourrait mettre en évidence des incohérences dans la dynamique de population incorporée dans le modèle GR3D. Pour des simulations à plus long terme (horizon 2100), intégrer des variables

anthropiques peut en revanche être plus délicat du fait de l'absence de scénario d'évolution concernant ces variables (Millenium Ecological Assessment, 2005).

- *L'effet du débit dans la dynamique de population*

Le modèle GR3D actuel fait intervenir un effet de la température dans plusieurs processus-clés de dynamique de population ce qui semble pertinent pour prendre en compte les effets du changement climatique sur la persistance des espèces étudiées. Cependant, le changement climatique en cours devrait également fortement modifier la répartition des précipitations. A l'échelle d'un bassin versant, les précipitations influent de façon non-négligeable sur l'intensité des débits qui eux-mêmes jouent sur la dynamique de population des poissons migrateurs amphihalins (Piou and Prévost, 2013). Un réel défi pour enrichir le modèle GR3D serait donc de travailler à l'intégration de l'effet des débits dans la dynamique de population du modèle. Par ailleurs, pour évaluer l'effet de la modification des précipitations suite au changement climatique sur les débits, il serait avant tout nécessaire d'améliorer les modèles liant les précipitations au débit, qui, à l'heure actuelle, sont souvent complexes et réduits à des échelles locales (Milly et al., 2005; Qi et al., 2009; Beyene et al., 2010). Il s'agit ici d'un sujet complexe souvent évoqué et qui ne semble pas avoir de solution simple.

3.3 Les évolutions possibles du modèle GR3D

- *Vers une prise en compte de changements phénologiques*

Trois grands types de réponses universelles des espèces au changement climatique ont aujourd'hui été identifiés : la modification de leur distribution, de leur taille corporelle et de leur phénologie (Walther et al., 2002; Sheridan and Bickford, 2011). Si le modèle GR3D permet d'appréhender les deux premiers points, sa conception actuelle ne permet pas de rendre compte finement de changements phénologiques des espèces du fait du pas de temps saisonnier choisi dans le modèle alors que ces processus peuvent avoir une importance majeure sur les réponses des espèces au changement climatique (voir par exemple le modèle PHENOFIT, Chuine and Beaubien, 2001). Cependant, il pourrait être possible de modifier le pas de temps en le rendant mensuel sans trop de répercussions sur le fonctionnement du modèle GR3D car la plupart des processus, notamment le processus de survie, ont été implémentés en prenant en compte la durée du pas de temps comme un attribut des fonctions. Un pas de temps plus fin que mensuel serait en revanche difficile à obtenir car les bases de données climatiques utilisées actuellement ne sont pas en mesure de fournir des données à une échelle plus fine que l'échelle mensuelle. En plus d'une modification du pas de temps, prendre en compte des modifications de phénologie imposerait également de réfléchir à des processus permettant de modifier, selon des critères choisis, les mois de déroulement des différents processus. Cet enrichissement du

modèle le complexifierait donc d'une façon non-négligeable et allongerait probablement la durée des simulations.

- *Vers une structure démogénétique du modèle GR3D*

Enfin, une piste d'évolution souhaitable pour le modèle GR3D serait de réussir à en développer une structure génétique, ne serait-ce que pour permettre une simple transmission de quelques traits de vie. Cela permettrait la simulation de changements évolutifs dans l'histoire de vie des espèces migratrices amphihalines étudiées. Se déplacer dans des environnements thermiques plus favorables et s'adapter sont effectivement deux réponses naturelles que les espèces peuvent proposer pour faire face au changement climatique. Dans sa version actuelle, le modèle est capable d'estimer la probabilité de persistance d'une population en danger par des processus démographiques mais pas par l'intermédiaire de processus évolutifs (*i.e.* les évolutions pourraient permettre d'accélérer les processus de colonisation ou de ralentir les processus d'extinction). Le défi de modélisation serait donc de conserver la complexité des cycles de vie des espèces migratrices amphihalines tout en intégrant des processus évolutifs influençant la plasticité de certains traits de vie. Les modèles individus-centrés sont parfaitement adaptés pour intégrer cette source de variabilité supplémentaire des individus. Des modèles individus-centrés avec une structure démogénétique ont notamment été récemment développés sur le saumon atlantique (Piou and Prévost, 2012) et la truite de mer (Frank and Baret, 2013). Un des intérêts de développer une structure génétique dans le modèle GR3D serait d'isoler plus rigoureusement les populations au cours des simulations. Dans la version actuelle du modèle, seul le pourcentage de géniteurs autochtones et allochtones dans un bassin versant au moment de la reproduction permet d'avoir une idée des populations en présence.

4 Le modèle GR3D : Les futures applications possibles

Quelques pistes d'améliorations, d'enrichissements et d'évolutions possibles du modèle GR3D viennent d'être développées. La version actuelle du modèle permet néanmoins d'ores et déjà d'envisager plusieurs cas d'application. Je me propose pour finir d'en développer ici quelques-uns.

4.1 Des cas d'application virtuels

L'utilisation du modèle GR3D sur des cas d'application virtuels a pour objectif d'approfondir les connaissances théoriques concernant le repositionnement des différentes espèces migratrices amphihalines.

- *Configuration de l'environnement et vitesse de repositionnement*

Une première série d'expériences pourrait être menée avec un environnement virtuel dans l'objectif d'étudier l'impact de la configuration de l'environnement sur les vitesses de déplacement des espèces. A l'instar du cas d'application virtuel mené dans cette étude (chapitre IV), il pourrait ainsi être envisageable de définir un environnement avec un bassin « de départ » (BV_{dep}) dans lequel serait installée une population et un bassin final « de destination » (BV_{fin}) fixé à une distance constante de BV_{dep} . La distance serait choisie de telle sorte à être suffisamment élevée pour que la population de BV_{dep} ne puisse pas se déplacer dans BV_{fin} . Entre ces deux bassins, la configuration de l'environnement varierait en ajoutant un nombre de bassins versants variables et en veillant à conserver des « interdistances » constantes entre chaque bassin versant. L'objectif serait ensuite de déterminer dans chaque configuration si la population de BV_{dep} réussit à se déplacer et à s'installer dans BV_{fin} , et, si c'est le cas, en combien de temps. Les simulations seraient arrêtées lorsque BV_{fin} serait colonisé en fixant cela dit une durée maximale de simulation. BV_{fin} serait considéré comme « colonisé » à partir du moment où des reproductions régulières y auraient lieu (par exemple, chaque année pendant au moins dix ans) et où l'abondance du recrutement dépasserait un certain seuil. Pour simplifier l'interprétation des résultats, les caractéristiques des différents bassins versants (*i.e.* température et surface) seraient, dans un premier temps, identiques. Cette expérience identifierait la ou les configuration(s) maximisant la vitesse de colonisation de BV_{fin} et offrirait ainsi un premier éclairage sur l'importance de la configuration de l'environnement dans les vitesses de repositionnement des espèces. Dans un second temps, l'influence de la surface des différents bassins versants pourrait également être évaluée.

Ce type d'expérience cherchant à mieux appréhender l'effet de la configuration de l'environnement sur le repositionnement des espèces fournirait des éléments pertinents sur l'impact de l'utilisation d'une façade atlantique « simplifiée » dans le cas d'application réel du chapitre V de cette thèse. En effet, il manque des bassins versants dans cet environnement implémenté mais il est difficile d'avoir une idée des conséquences des choix réalisés.

En termes de gestion, ces expériences permettraient d'identifier quels types de bassins versants ont une importance majeure pour la persistance des espèces migratrices amphihalines. Est-ce que tous les bassins versants sont importants ? Est-ce que seuls les grands bassins versants jouent un rôle ? Ou bien, au contraire, est-ce que ce sont les petits bassins versants qui assurent un déplacement des espèces ? Ces résultats s'intégreraient dans la priorisation des actions de gestion concernant la restauration de certains cours d'eau. Peut-on aller jusqu'à imaginer la possibilité d'une gestion spatialisée des bassins versants en en condamnant ou sacrifiant quelques-uns pour en réserver l'usage à l'homme comme cela existe déjà au Québec (exemple : agriculture dans le bassin de la rivière Richelieu et conservation de l'environnement dans le bassin de la rivière Jacques Cartier) ou en Suède ?...

- *Utilisation d'espèces virtuelles*

Le modèle GR3D offre la possibilité de travailler avec des espèces virtuelles. En effet, parmi les paramètres du modèle, beaucoup représentent des traits de vie d'espèces migratrices amphihalines. Il est donc parfaitement envisageable de déterminer des combinaisons de traits de vie correspondant à des espèces totalement virtuelles qui n'existeraient pas dans la réalité. Ainsi, en évaluant leur dynamique de population et leur potentiel de repositionnement dans des cas d'application semblables au cas d'application virtuel de cette thèse (chapitre IV), il serait possible de fournir des éléments de réflexion pertinents sur le pourquoi de cette absence dans la biodiversité actuelle. Est-ce que cela correspond à une forme de sélection naturelle car ces espèces ne sont pas du tout adaptées pour faire face à des changements ou est-ce le simple fait du hasard ? L'indice PRI de ces espèces virtuelles pourrait également être évalué et sa valeur confrontée aux conclusions issues des simulations.

- *Complémentarité modèle GR3D et modèle empirique de distribution d'espèces*

Enfin, une dernière application virtuelle du modèle GR3D consisterait à s'en servir pour définir, dans un environnement donné et à une période donnée, la niche fondamentale d'une espèce au sens d'un modèle mécaniste (cf. Chapitre I, § 4.2, Kearney and Porter, 2009). Cette niche serait ensuite utilisée pour calibrer des modèles empiriques de distribution d'espèces. L'idéal serait de disposer, pour le même environnement, de modèles empiriques de distribution d'espèces déjà calibrés sur des distributions observées à la même période. Il serait ainsi intéressant de comparer les niches définies par le modèle mécaniste et le modèle empirique. Il serait également intéressant de noter si le modèle empirique de distribution d'espèces calibré sur une distribution observée sélectionne des variables qui ne jouent que très peu dans la dynamique de population. Plus concrètement, cette expérience apporterait des éléments sur la robustesse des modèles empiriques de distribution d'espèces souvent utilisés pour expliquer des distributions d'espèces déjà marquées par des processus de compétition spécifiques et façonnées par des barrières physiques à la dispersion (Thuiller et al., 2008; Franklin, 2010). Il s'agirait d'un bon moyen pour illustrer la complémentarité potentielle entre des approches de modélisation statistiques et mécanistes (Kearney et al., 2010).

4.2 Des cas d'application réels

Une série de cas d'application du modèle GR3D pourrait enfin consister à reproduire des colonisations naturelles d'espèces migratrices amphihalines observées dans la réalité. Ces cas d'applications valideraient la dynamique incorporée dans le modèle GR3D et fourniraient des éléments pour comprendre les facteurs influençant le repositionnement des espèces, notamment l'attractivité et l'accessibilité des bassins versants.

- *Le cas de la truite de mer dans les îles Kerguelen*

Depuis le début des années 1950, plusieurs espèces de salmonidés ont été introduites avec plus ou moins de succès dans les îles Kerguelen, archipel du sud de l’Océan Indien initialement dépourvu de poissons dulçaquicoles. La truite de mer, *Salmo trutta*, a été la seule espèce à coloniser un large nombre de bassins versants. L’historique de l’introduction de cette espèce et les causes de son succès ont déjà été bien étudiés et ont fait l’objet de plusieurs publications (voir par exemple Launey et al., 2010; Lecomte et al., 2013). Tenter de reproduire la dynamique de colonisation de la truite de mer dans les îles Kerguelen avec le modèle GR3D constituerait donc un cas d’application intéressant. Cependant, plusieurs travaux de modélisation se sont déjà intéressés à ce cas d’étude. Ainsi, Jarry et al. (1998) ont construit un modèle matriciel de dynamique de population. Plus récemment, Labonne et al. (2013) ont utilisé une approche de modélisation mécaniste avec un cadre métapopulationnel, basé sur une dispersion de propagules et une fonction de colonisation, pour analyser l’importance de la configuration spatiale et de facteurs temporels et écologiques dans le succès de la colonisation des îles Kerguelen par la truite de mer. Le modèle GR3D pourrait constituer une nouvelle approche basée sur une modélisation plus explicite des processus biologiques.

- *Le cas de l’alose américaine sur la côte Pacifique américaine*

L’alose américaine, *Alosa sapidissima*, espèce indigène de la côte atlantique américaine a été introduite à la fin du XIX^{ème} siècle dans deux rivières de la côte Pacifique américaine (Smith, 1893). Cette espèce s’est alors rapidement acclimatée aux conditions locales, avant d’étendre son aire de distribution sur plus de 5000 km de côte allant du Mexique à la Russie. Son abondance a considérablement augmenté au fil des années et cette espèce représente aujourd’hui l’espèce potamotome la plus importante dans la Columbia River avec des remontées annuelles de géniteurs dépassant les quatre millions d’individus (Hasselman et al., 2012a, 2012b). Dans le même temps, cette espèce a connu une forte diminution de son abondance sur la côte atlantique américaine et canadienne conduisant à la mise en place de multiples plans de gestion et moratoires concernant son exploitation depuis le début des années 80 (Olney and Hoenig, 2001). Malgré ces efforts de gestion, cette espèce ne retrouve pas ses niveaux d’abondance passés dans cette région (ASMFC, 2010). La biologie et l’écologie d’*A. sapidissima* sont très bien connues et très voisines de celles de la grande alose. Paramétrer le modèle GR3D pour cette espèce ne devrait donc pas poser de problèmes majeurs. Le modèle serait utilisé afin, d’une part, de reproduire la dynamique de colonisation de cette espèce sur la côte Pacifique américaine, et d’autre part, d’apporter des éléments de compréhension sur la dynamique observée sur la côte atlantique. Des projections à plus long terme permettraient d’appréhender l’effet du changement climatique sur l’évolution de l’aire de distribution de cette espèce.

De par ses nombreuses possibilités d'application et la relative facilité d'un modèle individu-centré à être enrichi, le modèle GR3D a une réelle vocation à devenir une plateforme de modélisation exploratoire originale avec de larges opportunités d'approfondissements dont, je l'espère, l'unité de recherche « Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux » d'Irstea Bordeaux saura faire bon usage dans le futur. Ce modèle offre effectivement de multiples perspectives de simulations... De là à en conclure que « la simulation est l'avenir de l'homme ! » (Mahevas, 2007), il n'y a qu'un pas que je ne saurais franchir...

TO BE CONTINUED

Bibliographie

- Abdoli, A., Pont, D., Sagnes, P., 2005. Influence of female age, body size and environmental conditions on annual egg production of the bullhead. *J. Fish Biol.* 67, 1327-1341.
- Abdoli, A., Pont, D., Sagnes, P., 2007. Intrabasin variations in age and growth of bullhead: the effects of temperature. *J. Fish Biol.* 70, 1224-1238.
- Acolas, M.L., Bégout Anras, M.L., Véron, V., Jourdan, H., Sabatié, M.R., Baglinière, J.L., 2004. An assessment of the upstream migration and reproductive behaviour of allis shad (*Alosa alosa* L.) using acoustic tracking. *ICES J. Mar. Sci.* 61, 1291-1304.
- Acolas, M.L., Véron, V., Jourdan, H., Bégout, M.L., Sabatié, M.R., Baglinière, J.L., 2006. Upstream migration and reproductive patterns of a population of allis shad in a small river (L'Aulne, Brittany, France). *ICES J. Mar. Sci.* 63, 476-484.
- Adkison, M.D., 2009. Drawbacks of complex models in frequentist and bayesian approaches to natural-resource management. *Ecol. Appl.* 19, 198-205.
- Allee, W.C., 1931. *Animal aggregations: a study in general sociology*. University of Chicago Press, Chicago 431 pp.
- Als, T.D., Hansen, M.M., Maes, G.E., Castonguay, M., Riemann, L., Aarestrup, K.I.M., Munk, P., Sparholt, H., Hanel, R., Bernatchez, L., 2011. All roads lead to home: panmixia of European eel in the Sargasso Sea. *Mol. Ecol.* 20, 1333-1346.
- Altermatt, F., 2010. Tell me what you eat and I'll tell you when you fly: diet can predict phenological changes in response to climate change. *Ecol. Lett.* 13, 1475-1484.
- Anderson, B.J., Akçakaya, H.R., Araújo, M.B., Fordham, D.A., Martinez-Meyer, E., Thuiller, W., Brook, B.W., 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 1415-1420.
- Angert, A.L., Crozier, L.G., Rissler, L.J., Gilman, S.E., Tewksbury, J.J., Chunco, A.J., 2011. Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecol. Lett.* 14, 677-689.
- Angilletta, M.J., Jr., Sears, M.W., 2004. Evolution of thermal reaction norms for growth rate and body size in ectotherms: An introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology* 44, 401-402.
- Angilletta, M.J.J., Wilson, R.S., Navas, C.A., James, R.S., 2003. Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends Ecol. Evol.* 18, 234-240.
- Aprahamian, M., Davidson, I., Cove, R., 2008. Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia* 602, 61-78.
- Aprahamian, M.W., Bagliniere, J.L., Sabatié, M.R., Alexandrino, P., Aprahamian, C.D., 2002. Synopsis of biological data on *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp., Warrington. 346 pp.
- Araújo, M.B., Pearson, R.G., Thuiller, W., Erhard, M., 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11, 1504-1513.
- Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G., 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *J. Biogeogr.* 33, 1712-1728.

- ASMFC, 2010. Amendment 3 to the Interstate Fishery Management Plan for Shad and River Herring (American Shad Management). Washington D.C.
- Baglinière, J.L., 2000. Le genre *Alosa* sp., in: Baglinière, J.L., Elie, P. (eds.), Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.). Cemagref Editions - INRA Editions, Paris, pp. 3-30.
- Bagliniere, J.L., Elie, P., 2000. Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.) : écobiologie et variabilité des populations. Cemagref, Inra Éditions, Paris 275 pp.
- Bagliniere, J.L., Maise, G., 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican massif, France. *Aquaculture* 45, 249-263.
- Baglinière, J.L., Sabatié, R., Rochard, E., Alexandrino, P., Aprahamian, M.W., 2003. The allis shad *Alosa alosa*: biology, ecology, range, and status of populations. *Am. Fish. Soc. Symp.* 35, 85-102.
- Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piou, C., Baglinière, J.L., 2011. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *J. Fish Biol.* 78, 1002-1022.
- Balmford, A., Green, R.E., Jenkins, M., 2003. Measuring the changing state of nature. *Trends Ecol. Evol.* 18, 326-330.
- Banks, J., 1998. *Handbook of Simulation: Principles, Methodology, Advances, Applications, and Practice*. Wiley & Sons, New York 849 pp.
- Barinaga, M., 1999. Salmon follow watery odors home. *Science* 286, 705-706.
- Barrowman, N.J., Myers, R.A., Hilborn, R., Kehler, D.G., Field, C.A., 2003. The variability among populations of coho salmon in the maximum reproductive rate and depensation. *Ecol. Appl.* 13, 784-793.
- Barrows, C.W., Preston, K.L., Rotenberry, J.T., Allen, M.F., 2008. Using occurrence records to model historic distributions and estimate habitat losses for two psammophilic lizards. *Biol. Conserv.* 141, 1885-1893.
- Bart, J., 1995. Acceptance criteria for using individual-based models to make management decisions. *Ecol. Appl.* 5, 411-420.
- Barton, K.A., Phillips, B.L., Morales, J.M., Travis, J.M.J., 2009. The evolution of an 'intelligent' dispersal strategy: biased, correlated random walks in patchy landscapes. *Oikos* 118, 309-319.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibañez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296, 1692-1694.
- Beebee, T.J.C., 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 374, 219-220.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford. 1068 pp.
- Béguer, M., Beaulaton, L., Rochard, E., 2007. Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecol. Freshw. Fish.* 16, 221-237.
- Benard, M.F., McCauley, S.J., 2008. Integrating across life-history stages: Consequences of natal habitat effects on dispersal. *Am. Nat.* 171, 553-567.

- Berec, L., Angulo, E., Courchamp, F., 2007. Multiple Allee effects and population management. *Trends Ecol. Evol.* 22, 185-191.
- Bergmann, C., 1847. About the relationships between heat conservation and body size of animals. *Göttinger Studien* 3, 595-708.
- Bevacqua, D., Andrello, M., Melià, P., Vincenzi, S., De Leo, G.A., Crivelli, A.J., 2011. Density-dependent and inter-specific interactions affecting European eel settlement in freshwater habitats. *Hydrobiologia* 671, 259-265.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Her Majesty's Stationery Office, London 553 pp.
- Beyene, T., Lettenmaier, D.P., Kabat, P., 2010. Hydrologic impacts of climate change on the Nile River Basin: Implications of the 2007 IPCC scenarios. *Clim. Change* 100, 433-461.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Loder, N., 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Divers. Distrib.* 5, 165-174.
- Bocedi, G., Pe'er, G., Heikkinen, R.K., Matsinos, Y., Travis, J.M.J., 2012. Projecting species' range expansion dynamics: sources of systematic biases when scaling up patterns and processes. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 1008-1018.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E., 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441, 81-83.
- Bowler, D.E., Benton, T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80, 205-225.
- Box, G.E.P., Draper, N.R., 1987. Empirical model-building and response surfaces. Wiley. 669 pp.
- Brook, B.W., Akçakaya, H.R., Keith, D.A., Mace, G.M., Pearson, R.G., Araújo, M.B., 2009. Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. *Biology Letters*.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.* 23, 453-460.
- Brooker, R.W., Travis, J.M.J., Clark, E.J., Dytham, C., 2007. Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *J. Theor. Biol.* 245, 59-65.
- Brooks, R.J., Semenov, M.A., Jamieson, P.D., 2001. Simplifying Sirius: sensitivity analysis and development of a meta-model for wheat yield prediction. *Eur. J. Agron.* 14, 43-60.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771-1789.
- Buckley, L.B., 2008. Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *The American Naturalist* 171, E1-E19.
- Buckley, L.B., Urban, M.C., Angilletta, M.J., Crozier, L.G., Rissler, L.J., Sears, M.W., 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecol. Lett.* 13, 1041-1054.

- Buisson, L., 2009. Poissons des rivières françaises et changement climatique : impacts sur la distribution des espèces et incertitudes des projections. Thèse de Doctorat. Institut National Polytechnique de Toulouse, Toulouse, p. 282.
- Buisson, L., Blanc, L., Grenouillet, G., 2008. Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecol. Freshw. Fish.* 17, 244-257.
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology* 16, 1145-1157.
- Buoro, M., Prévost, E., Gimenez, O., 2010. Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*): Incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution* 64, 2629-2642.
- Cariboni, J., Gatelli, D., Liska, R., Saltelli, A., 2007. The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecol. Model.* 203, 167-182.
- Carletta, J., 1996. Assessing agreement on classification tasks: The kappa statistic. *Computational Linguistics* 22, 248-254.
- Cassou-Leins, J.J., Cassou-Leins, F., Boineau, P., Baglinière, J.L., 2000. La reproduction, in: Baglinières, J.L., Elie, P. (eds.), *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*. Cemagref Editions - INRA Editions, Paris, pp. 73-92.
- Caswell, H., John, A.M., 1992. From the individual to the population in demographic models, in: DeAngelis, D.L., Gross, L.J. (eds.), *Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems*. Chapman et Hall, New York., pp. 36-61.
- Charles, K., Jatteau, P., 2010. Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement. Résultats 2009 / Synthèse 2008-2009. Rapport final Cemagref Bordeaux - ONEMA janvier 2010.
- Charles, S., Subtil, F., Kielbassa, J., Pont, D., 2008. An individual-based model to describe a bullhead population dynamics including temperature variations. *Ecol. Model.* 215, 377-392.
- Chen, D.G., Irvine, J.R., Cass, A.J., 2002. Incorporating Allee effects in fish stock-recruitment models and applications for determining reference points. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 242-249.
- Chessman, B.C., 2013. Identifying species at risk from climate change: Traits predict the drought vulnerability of freshwater fishes. *Biol. Conserv.* 160, 40-49.
- Chesson, P., Lee, C.T., 2005. Families of discrete kernels for modeling dispersal. *Theor. Popul. Biol.* 67, 241-256.
- Cheung, W.W.L., Pitcher, T.J., Pauly, D., 2005. A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biol. Conserv.* 124, 97-111.
- Cheung, W.W.L., Sarmiento, J.L., Dunne, J., Frolicher, T.L., Lam, V.W.Y., Deng Palomares, M.L., Watson, R., Pauly, D., 2013. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Clim. Change* 3, 254-258.

- Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecol. Lett.* 4, 500-510.
- Clark, R.A., Fox, C.J., Viner, D., Livermore, M., 2003. North Sea cod and climate change - modelling the effects of temperature on population dynamics. *Global Change Biology* 9, 1669-1680.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., Bullock, J.M., Ducatez, S., 2012. *Dispersal, Ecology and Evolution*. Oxford University Press 496 pp.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D., 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, New York 452 pp.
- Clobert, J., Le Galliard, J.-F., Cote, J., Meylan, S., Massot, M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.* 12, 197-209.
- Cohen, J., 1960. A Coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20, 37-46.
- Cole, L.C., 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29, 103-137.
- Cook, R.M., Heath, M.R., 2005. The implications of warming climate for the management of North Sea demersal fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 1322-1326.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends Ecol. Evol.* 14, 405-410.
- Crecco, V., Savoy, T., 1987. Review of recruitment mechanisms of the American shad: The critical period and match-mismatch hypotheses reexamined. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 455-468.
- Crick, H.Q.P., Dudley, C., Glue, D.E., Thomson, D.L., 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388, 526-526.
- Cury, P., 1994. Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 1664-1673.
- Cury, P.M., Christensen, V., 2005. Quantitative ecosystem indicators for fisheries management. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62, 307-310.
- Cushing, D.H., 1974. The natural regulation of fish populations, in: Harden Jones, F.R. (ed.), *Sea fisheries research*. John Wiley and Sons, New York, USA, pp. 399-412.
- Darimont, C.T., Bryan, H.M., Carlson, S.M., Hocking, M.D., MacDuffee, M., Paquet, P.C., Price, M.H.H., Reimchen, T.E., Reynolds, J.D., Wilmers, C.C., 2010. Salmon for terrestrial protected areas. *Conservation Letters* 3, 379-389.
- Darwin, C., 1859. *On the origin of the species by means of natural selection: or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray 502 pp.
- Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 12788-12793.
- Daverat, F., Limburg, K.E., Thibaut, I., Shiao, J.C., Dodson, J.J., Caron, F., Tzeng, W.-N., Iizuka, Y., Wickström, H., 2006. Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel

- species *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 308, 231-241.
- Daverat, F., Tomás, J., 2006. Tactics and demographic attributes of the European eel (*Anguilla anguilla*): the case study of the Gironde watershed (Southwest France). Mar. Ecol. Prog. Ser. 307, 247-257.
- De Leo, G.A., Gatto, M., 1995. A size and age-structured model of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52, 1351-1367.
- Dekker, W., 2000. A Procrustean assessment of the European eel stock. ICES J. Mar. Sci. 57, 938-947.
- Diamond, S.E., Frame, A.M., Martin, R.A., Buckley, L.B., 2011. Species' traits predict phenological responses to climate change in butterflies. Ecology 92, 1005-1012.
- Dion, C.A., Hughes, N.F., 2004. Testing the ability of a temperature-based model to predict the growth of age-0 arctic grayling. Trans. Am. Fish. Soc. 133, 1047-1050.
- Dormann, C.F., 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. Basic Appl. Ecol. 8, 387-397.
- Droesbeke, J.J., Fine, J., Saporta, G., 1997. Plans d'expériences: applications à l'entreprise. Editions Technip, Paris 509 pp.
- Drouineau, H., Mahévas, S., Bertignac, M., Fertin, A., 2008. Assessing the impact of discretisation assumptions in a length-structured population growth model. Fisheries Research 91, 160-167.
- Drouineau, H., Mahévas, S., Pelletier, D., Beliaeff, B., 2006. Assessing the impact of different management options using ISIS-Fish: The French *Merluccius merluccius* - *Nephrops norvegicus* mixed fishery of the Bay of Biscay. Aquat. Living Resour. 19, 15-29.
- Dullinger, S., Dirnböck, T., Grabherr, G., 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. J. Ecol. 92, 241-252.
- Dumoulin, N., 2007. SimAquaLife : un cadre pour la modélisation de la dynamique spatiale d'organismes aquatiques utilisant les métadonnées pour la production automatique de fonctionnalités. Techniques et Sciences Informatiques 26.
- Elliott, J.M., 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press 298 pp.
- Enfjäll, K., Leimar, O., 2009. The evolution of dispersal – the importance of information about population density and habitat characteristics. Oikos 118, 291-299.
- Engler, R., Guisan, A., 2009. MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. Divers. Distrib. 15, 590-601.
- Esprey, L.J., Sands, P.J., Smith, C.W., 2004. Understanding 3-PG using a sensitivity analysis. For. Ecol. Manag. 193, 235-250.
- Estes, L.D., Bradley, B.A., Beukes, H., Hole, D.G., Lau, M., Oppenheimer, M.G., Schulze, R., Tadross, M.A., Turner, W.R., 2013. Comparing mechanistic and empirical model projections of crop suitability and productivity: implications for ecological forecasting. Glob. Ecol. Biogeogr. 22, 1007-1018.

- Evans, M.R., Grimm, V., Johst, K., Knuuttila, T., de Langhe, R., Lessells, C.M., Merz, M., O'Malley, M.A., Orzack, S.H., Weisberg, M., Wilkinson, D.J., Wolkenhauer, O., Benton, T.G., 2013. Do simple models lead to generality in ecology? *Trends Ecol. Evol.* 28, 578-583.
- Fabens, A.J., 1965. Properties and fitting of the Von Bertalanffy growth curve. *Growth* 29, 265-289.
- Faivre, R., Iooss, B., Mahévas, S., Makowski, D., Monod, H., 2013. Analyse de sensibilité et exploration de modèles: application aux sciences de la nature et de l'environnement, Editions Quae ed, Versailles 352 pp.
- Fennell, M., Murphy, J.E., Armstrong, C., Gallagher, T., Osborne, B., 2012. Plant Spread Simulator: A model for simulating large-scale directed dispersal processes across heterogeneous environments. *Ecol. Model.* 230, 1-10.
- Ficke, A., Myrick, C., Hansen, L., 2007. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Rev. Fish Biol. Fish.* 17, 581-613.
- Fieberg, J., Jenkins, K.J., 2005. Assessing uncertainty in ecological systems using global sensitivity analyses: a case example of simulated wolf reintroduction effects on elk. *Ecol. Model.* 187, 259-280.
- Fischer, K., Fiedler, K., 2002. Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a test of the compound interest hypothesis. *Evol. Ecol.* 16, 333-349.
- Fitzpatrick, M., Hargrove, W., 2009. The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodivers. Conserv.* 18, 2255-2261.
- Fleming, I.A., 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: Ecology and evolution. *Rev. Fish Biol. Fish.* 6, 379-416.
- Forseth, T., Hurley, M.A., Jensen, A.J., Elliott, J.M., 2001. Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshw. Biol.* 46, 173-186.
- Frank, B.M., Baret, P.V., 2013. Simulating brown trout demogenetics in a river/nursery brook system: The individual-based model DemGenTrout. *Ecol. Model.* 248, 184-202.
- Frank, K.T., Brickman, D., 2000. Allee effects and compensatory population dynamics within a stock complex. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 513-517.
- Franklin, J., 2010. Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. *Divers. Distrib.* 16, 321-330.
- Fraser, D.J., Hansen, M.M., Østergaard, S., Tessier, N., Legault, M., Bernatchez, L., 2007. Comparative estimation of effective population sizes and temporal gene flow in two contrasting population systems. *Mol. Ecol.* 16, 3866-3889.
- Friedland, K.D., 1998. Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 119-130.
- Fuentes, M.M.P.B., Pike, D.A., Dimatteo, A., Wallace, B.P., 2013. Resilience of marine turtle regional management units to climate change. *Global Change Biology* 19, 1399-1406.
- Gaillard, M., 2010. Analyse de la phénologie des migrations de montaison des poissons migrateurs amphihalins. *Master II "systèmes écologiques". Université Bordeaux I.*

- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C.H., Boulangéat, I., Thuiller, W., 2010. Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Divers. Distrib.* 16, 331-342.
- García-Vázquez, E., Moran, P., Martínez, J.L., Pérez, J., de Gaudemar, B., Beall, E., 2001. Alternative mating strategies in Atlantic salmon and brown trout. *J. Hered.* 92, 146-149.
- Gardner, J.L., Kearney, M.R., Peters, A., Joseph, L., Heinsohn, R., 2011a. Mechanisms and consequences of changing body size: reply to Bickford et al. and McCauley and Mabry. *Trends Ecol. Evol.* 26, 555-556.
- Gardner, J.L., Peters, A., Kearney, M.R., Joseph, L., Heinsohn, R., 2011b. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends Ecol. Evol.* 26, 285-291.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., 2002. Large-scale dynamics in colonization and extinction for breeding birds in Britain. *J. Anim. Ecol.* 71, 390-399.
- Gatto, M., Rossi, R., 1979. A method for estimating mortalities and abundances of the Valli Di Comacchio eels. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia suppl.* 37, 107-114.
- Gause, G.F., 1942. The relation of adaptability to adaptation. *The Quarterly Review of Biology* 17, 99-114.
- Gerking, S.D., 1959. The restricted movement of fish populations. *Biological Reviews* 34, 221-242.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A., Merilä, J., 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Mol. Ecol.* 17, 167-178.
- GIGB/ICOLD, 2003. World register of dams. *Registre mondial des barrages*, D.8.3 100 EEA11784, Paris.
- Ginot, V., Gaba, S., Beaudouin, R., Aries, F., Monod, H., 2006. Combined use of local and ANOVA-based global sensitivity analyses for the investigation of a stochastic dynamic model: Application to the case study of an individual-based model of a fish population. *Ecol. Model.* 193, 479-491.
- Graherr, G., Gottfried, M., Pauli, H., 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369, 448-448.
- Graham, C.T., Harrod, C., 2009. Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *J. Fish Biol.* 74, 1143-1205.
- Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecol. Model.* 115, 129-148.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K., Huse, G., 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Model.* 198, 115-126.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The ODD protocol: A review and first update. *Ecol. Model.* 221, 2760-2768.
- Grimm, V., Railsback, S., 2005. *Individual-based modeling and ecology*. Princeton University Press 413 pp.

- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993-1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147-186.
- Haddon, M., 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall/CRC 424 pp.
- Hanski, I., 1994. A Practical model of metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* 63, 151-162.
- Hanski, I., 1998. Metapopulations dynamics. *Nature* 396, 41-49.
- Hanski, I., 2001. Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations, in: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D. (eds.), *Dispersal*. Oxford University Press, New York, pp. 283-298.
- Hanski, I., Ovaskainen, O., 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theor. Popul. Biol.* 64, 119-127.
- Hanski, I., Saastamoinen, M., Ovaskainen, O., 2006. Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *J. Anim. Ecol.* 75, 91-100.
- Hanspach, J., Kühn, I., Schweiger, O., Pompe, S., Klotz, S., 2011. Geographical patterns in prediction errors of species distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 779-788.
- Hasselman, D.J., Hinrichsen, R.A., Shields, B.A., Ebbesmeyer, C.C., 2012a. The rapid establishment, dispersal, and increased abundance of invasive american shad in the pacific northwest. *Fisheries* 37, 103-114.
- Hasselman, D.J., Hinrichsen, R.A., Shields, B.A., Ebbesmeyer, C.C., 2012b. American shad of the pacific coast: a harmful invasive species or benign introduction? *Fisheries* 37, 115-122.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Kuussaari, M., Toivonen, T., 2007. Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: Impacts of scale and statistical technique. *Landsc. Urban Plann.* 79, 347-357.
- Hein, C.L., Öhlund, G., Englund, G., 2011. Dispersal through stream networks: modelling climate-driven range expansions of fishes. *Divers. Distrib.* 17, 641-651.
- Heino, M., Dieckmann, U., Godo, O.R., 2002. Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* 56, 669-678.
- Heino, M., Hanski, I., 2001. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *The American Naturalist* 157, 495-511.
- Helmuth, B., Kingsolver, J.G., Carrington, E., 2005. Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Annu. Rev. Physiol.* 67, 177-201.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D., 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12, 450-455.
- Hilborn, R., Walters, C.J., 1992. *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, New York 570 pp.
- Hobbie, S.E., Reich, P.B., Oleksyn, J., Ogdahl, M., Zytkowski, R., Hale, C., Karolewski, P., 2006. Tree Species Effects on Decomposition and Forest Floor Dynamics in a Common Garden. *Ecology* 87, 2288-2297.

- Hoffmann, R.C., 1996. Economic development and aquatic ecosystems in medieval Europe. *American Historical Review*, 631-669.
- Hoffmann, R.C., 2005. A brief history of aquatic resource use in medieval Europe. *Helgolaender Meeresuntersuchungen* 59, 22-30.
- Holling, C.S., 1966. The strategy of building models of complex ecological systems, in: Watt, K.E.F. (ed.), *Systems Analysis in Ecology*. Academic Press, pp. 195-214.
- Hollister, R.D., Webber, P.J., Tweedie, C.E., 2005. The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses. *Global Change Biology* 11, 525-536.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., III, Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3-35.
- Huertas, M., Cerdà, J., 2006. Stocking density at early developmental stages affects growth and sex ratio in the European eel (*Anguilla anguilla*). *The Biological Bulletin* 211, 286-296.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15, 56-61.
- Huntley, B., Barnard, P., Altwegg, R., Chambers, L., Coetsee, B.W.T., Gibson, L., Hockey, P.A.R., Hole, D.G., Midgley, G.F., Underhill, L.G., Willis, S.G., 2010. Beyond bioclimatic envelopes: dynamic species' range and abundance modelling in the context of climatic change. *Ecography* 33, 621-626.
- Huntley, B., Collingham, Y.C., Green, R.E., Hilton, G.M., Rahbek, C., Willis, S.G., 2006. Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds. *Ibis* 148, 8-28.
- Huston, M., DeAngelis, D., Post, W., 1988. New computers models unify ecological theory. *Bioscience* 38, 682-692.
- Hutchings, J.A., Jones, M.E.B., 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 22-47.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427.
- Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P., Aprhamian, M., 2002. Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw. Biol.* 47, 1696-1706.
- IPCC, 2007. *Climate Change 2007: The physical science basis. Summary for policymakers. Contribution of working group I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Geneva, Switzerland, 104 pp.
- IPCC, 2013. *Climate change 2013: The physical science basis. Summary for policymakers. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*
- IUCN, 2013. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2.* <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 21 February 2013.

- Jackson, S.T., Betancourt, J.L., Booth, R.K., Gray, S.T., 2009. Ecology and the ratchet of events: Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 19685-19692.
- Jager, H.I., Cardwell, H.E., Sale, M.J., Bevelhimer, M.S., Coutant, C.C., Van Winkle, W., 1997. Modelling the linkages between flow management and salmon recruitment in rivers. *Ecol. Model.* 103, 171-191.
- Jager, H.I., Peterson, D.L., Farrae, D., Bevelhimer, M.S., 2013. A population model to assess influences on the viability of the Shortnose sturgeon population in the Ogeechee river, Georgia. *Trans. Am. Fish. Soc.* 142, 731-746.
- Jager, H.I., Rose, K.A., Vila-Gispert, A., 2008. Life history correlates and extinction risk of capital-breeding fishes. *Hydrobiologia* 602, 15-25.
- James, F.C., 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51, 365-390.
- Jarry, M., Davaine, P., Beall, E., 1998. A Matrix model to study the colonization by brown trout of a virgin ecosystem in the Kerguelen islands. *Acta Biotheor.* 46, 253-272.
- Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13, 1672-1684.
- Johnson, M.L., Gaines, M.S., 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 449-480.
- Jones, J.W., King, G.M., 1952. Spawning of the male salmon parr (*Salmo salar* Linn. juv.). *Nature* 169, 882-882.
- Jongejans, E., Skarpaas, O., Shea, K., 2008. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 153-170.
- Jonsson, B., Jonsson, N., 2003. Migratory Atlantic salmon as vectors for the transfer of energy and nutrients between freshwater and marine environments. *Freshw. Biol.* 48, 21-27.
- Jonsson, B., Jonsson, N., 2009. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *J. Fish Biol.* 75, 2381-2447.
- Jonsson, B., L'Abée-Lund, J.H., 1993. Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *J. Fish Biol.* 43, 1-16.
- Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115, 186-191.
- Kearney, M., Phillips, B.L., Tracy, C.R., Christian, K.A., Betts, G., Porter, W.P., 2008. Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography* 31, 423-434.
- Kearney, M., Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol. Lett.* 12, 334-350.

- Kearney, M., Porter, W.P., 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85, 3119-3131.
- Kearney, M.R., Wintle, B.A., Porter, W.P., 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters* 3, 203-213.
- Keith, D.A., Akçakaya, H.R., Thuiller, W., Midgley, G.F., Pearson, R.G., Phillips, S.J., Regan, H.M., Araújo, M.B., Rebelo, T.G., 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4, 560-563.
- Kerr, J.T., Dobrowski, S.Z., 2013. Predicting the impacts of global change on species, communities and ecosystems: it takes time. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 261-263.
- Kielbassa, J., Delignette-Muller, M.L., Pont, D., Charles, S., 2010. Application of a temperature-dependent von Bertalanffy growth model to bullhead (*Cottus gobio*). *Ecol. Model.* 221, 2475-2481.
- Kinnison, M.T., Hairston, N.G., 2007. Eco-evolutionary conservation biology: contemporary evolution and the dynamics of persistence. *Funct. Ecol.* 21, 444-454.
- Kleijnen, J.P.C., 1987. *Statistical tools for simulation practitioners*. Marcel Dekker, Inc., New York 429 pp.
- Kleijnen, J.P.C., 1998. Experimental design for sensitivity analysis, optimization, and validation of simulation models, in: Banks, J. (ed.), *Handbook of simulation. Principles, Methodology, Advances, Applications and Practise*. John Wiley, New York, pp. 173-224.
- Kooijman, S.A.L.M., 2009. *Dynamic energy budget theory for metabolic organisation*. Cambridge University Press 532 pp.
- Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany 646 pp.
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J.D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A.K., Augeri, D.M., Cheyne, S.M., Hearn, A.J., Ross, J., Macdonald, D.W., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A.J., Semiadi, G., Rustam, R., Bernard, H., Alfred, R., Samejima, H., Duckworth, J.W., Breitenmoser-Wuersten, C., Belant, J.L., Hofer, H., Wilting, A., 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Divers. Distrib.* 19, 1366-1379.
- Kubisch, A., Fronhofer, E.A., 2014. Dispersal, evolution and range dynamics – a synthesis. *Oikos* 123, 3-4.
- Kubisch, A., Holt, R.D., Poethke, H.-J., Fronhofer, E.A., 2014. Where am I and why? Synthesizing range biology and the eco-evolutionary dynamics of dispersal. *Oikos* 123, 5-22.
- Labonne, J., Vignon, M., Prévost, E., Lecomte, F., Dodson, J.J., Kaeuffer, R., Aymes, J.-C., Jarry, M., Gaudin, P., Davaine, P., Beall, E., 2013. Invasion dynamics of a fish-free landscape by brown trout (*Salmo trutta*). *PLoS ONE* 8, e71052.

- Lambert, P., 2005. Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. Thèse de Doctorat. Université Bordeaux I, Bordeaux, p. 224.
- Lambert, P., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E., Bellariva, J.L., Castelnaud, G., 2001. Age à la migration de reproduction des géniteurs de trois cohortes de grandes aloses (*Alosa alosa*) dans le bassin versant de la Garonne (France). Bull. Fr. Peche Piscic. 362/363, 973-987.
- Lambert, P., Rochard, E., 2007. Identification of the inland population dynamics of the European eel using a pattern-oriented modelling. Ecol. Model. 206, 166-178.
- Landis, R.J., Koch, G.G., 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. Biometrics 33, 159-174.
- LANUV, 2010. The reintroduction of the allis shad (*Alosa alosa*) to the Rhine System - Life project - LANUV-Fachbericht. Recklinghausen. 28 pp.
- Lassalle, G., 2008. Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins, une approche par modélisation à l'échelle continentale. Thèse de Doctorat. Université Bordeaux I, Bordeaux, p. 244.
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., Rochard, E., 2008a. Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. Biol. Conserv. 141, 1105-1118.
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., Rochard, E., 2009. Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous fish to climate change, in: Haro, A.J., Smith, K.L., Rulifson, R.A., Moffitt, C.M., Klauda, R.J., Dadswell, M.J., Cunjak, R.A., Cooper, J.E., Beal, K.L., Avery, T.S. (eds.), Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment, vol. Symposium 69. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 175-193.
- Lassalle, G., Crouzet, P., Rochard, E., 2008b. Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures. Freshw. Biol. 54.
- Lassalle, G., Rochard, E., 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. Global Change Biology 15, 1072-1089.
- Lassalle, G., Trancart, T., Lambert, P., Rochard, E., 2008c. Latitudinal variations in age and size at maturity among allis shad *Alosa alosa* populations. J. Fish Biol. 73, 1799-1809.
- Launey, S., Brunet, G., Guyomard, R., Davaine, P., 2010. Role of Introduction History and Landscape in the Range Expansion of Brown Trout (*Salmo trutta* L.) in the Kerguelen Islands. J. Hered. 101, 270-283.
- Leakey, R.E., Lewin, R., 1996. The sixth extinction: biodiversity and its survival. Phoenix 271 pp.
- Lecomte, F., Beall, E., Chat, J., Davaine, P., Gaudin, P., 2013. The complete history of salmonid introductions in the Kerguelen Islands, Southern Ocean. Polar Biol. 36, 457-475.

- Leggett, W.C., Carscadden, J.E., 1978. Latitudinal variation in reproductive characteristics of American shad (*Alosa sapidissima*): evidence for population specific life history strategies in fish. *Journal of fisheries research board of Canada* 35, 1469-1478.
- Lehuta, S., Mahévas, S., Petitgas, P., Pelletier, D., 2010. Combining sensitivity and uncertainty analysis to evaluate the impact of management measures with ISIS–Fish: marine protected areas for the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) fishery. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67, 1063-1075.
- Levins, R., 1966. The strategy of model building in population ecology. *Am. Sci.* 54, 421–431.
- Limburg, K.E., Hattala, K.A., Kahnle, A., 2003. American shad in its native range. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2003, 125-140.
- Limburg, K.E., Waldman, J.R., 2009. Dramatic declines in north Atlantic diadromous fishes. *Bioscience* 59, 955-965.
- Lobon-Cervia, J., Iglesias, T., 2008. Long-term numerical changes and regulation in a river stock of European eel *Anguilla anguilla*. *Freshw. Biol.* 53, 1832-1844.
- Lochet, A., 2006. Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes de la grande alose *Alosa alosa* et de l'alose feinte *Alosa fallax*: Apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes. Université Bordeaux I, Bordeaux, p. 205.
- Lochet, A., Boutry, S., Rochard, E., 2009. Estuarine phase during seaward migration for allis shad *Alosa alosa* and twaite shad *Alosa fallax* future spawners. *Ecol. Freshw. Fish.* 18, 323-335.
- Lochet, A., Jatteau, P., Tomàs, J., Rochard, E., 2008. Retrospective approach to investigating the early life history of a diadromous fish: Allis shad *Alosa alosa* (L.) in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *J. Fish Biol.* 72, 946-960.
- Loss, S.R., Terwilliger, L.A., Peterson, A.C., 2011. Assisted colonization: Integrating conservation strategies in the face of climate change. *Biol. Conserv.* 144, 92-100.
- Ludwig, D., Walters, C.J., 1985. Are age-structured models appropriate for catch-effort data? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 1066-1072.
- Mace, P.M., Doonan, I.J., 1988. A generalised bioeconomic simulation model for fish population dynamics. Ministry of Agriculture and Fisheries, N.Z. Fisheries assessment research document 21 pp.
- MacKenzie, B.R., Gislason, H., Möllmann, C., Köster, F.W., 2007. Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Global Change Biology* 13, 1348-1367.
- Magle, S., Theobald, D., Crooks, K., 2009. A comparison of metrics predicting landscape connectivity for a highly interactive species along an urban gradient in Colorado, USA. *Landsc. Ecol.* 24, 267-280.
- Magnin, E., 1962. Recherches sur la systématique et la biologie des Acipenséridés *Acipenser sturio* L., *Acipenser oxyrhynchus* Mitchill, *Acipenser fulvescens* Raf. Imprimerie nationale, Paris, France 242 pp.
- Mahevas, S., 2007. Causerie EMH. (en cas d'imprécision dans la référence, s'adresser à Hilaire Drouineau et Jérémy Lobry). Nantes.

- Makhrov, A.A., Verspoor, E., Artamonova, V.S., O'Sullivan, M., 2005. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America. *J. Fish Biol.* 67, 68-79.
- Makowski, D., 2013. Objectifs et principales étapes de l'analyse d'incertitude et de sensibilité, in: Faivre, R., Iooss, B., Mahévas, S., Makowski, D., Monod, H. (eds.), *Analyse de sensibilité et exploration de modèles*. Editions Quae, Versailles, pp. 3-30.
- Mallet, J.P., Charles, S., Persat, H., Auger, P., 1999. Growth modelling in accordance with daily water temperature in European grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 994-1000.
- Mangel, M., 1994. Climate change and salmonid life history variation. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 41, 75-106.
- Martin, J., Daverat, F., Feunteun, E., Bareille, G., Pécheyran, C., Bérail, S., in prep. Strategy of a depleted allis shad *Alosa alosa* population: dispersal or homing ?
- Martin Vandembulcke, D., 1999. Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (France): analyse et prévision par modélisation. Thèse de Doctorat. Ecole Nationale Polytechnique, Toulouse, p. 155.
- Mayr, E., 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10, 105-108.
- McCarty, J., 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conserv. Biol.* 15, 320-331.
- McCauley, S.J., Mabry, K.E., 2011. Climate change, body size, and phenotype dependent dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 26, 554-555.
- McDowall, R.M., 1988. Diadromy in fishes: migration between freshwater and marine environments. Croom Helm, London 308 pp.
- McDowall, R.M., 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7, 443-462.
- McDowall, R.M., 2009. Making the best of two worlds: diadromy in the evolution, ecology, and conservation of aquatic organisms, in: Haro, A.J., Smith, K.L., Rulifson, R.A., Moffitt, C.M., Klauda, R.J., Dadswell, M.J., Cunjak, R.A., Cooper, J.E., Beal, K.L., Avery, T.S. (eds.), *Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment*. American Fisheries Society, Symposium 69, Bethesda, Maryland, pp. 1-22.
- McInerney, G.J., Etienne, R.S., 2013. 'Niche' or 'distribution' modelling? A response to Warren. *Trends Ecol. Evol.* 28, 191-192.
- Menesson-Boisneau, C., Aprahamian, M.W., Sabatié, M.R., Cassou-Leins, J.J., 2000a. Caractéristiques des adultes, in: Baglinière, J.L., Elie, P. (eds.), *Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.)*. Cemagref Editions - INRA Editions, Paris, pp. 33-54.
- Menesson-Boisneau, C., Aprahamian, M.W., Sabatié, M.R., Cassou-Leins, J.J., 2000b. Remontée migratoire des adultes, in: Baglinière, J.L., Elie, P. (eds.), *Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.)*. Cemagref Editions - INRA Editions, Paris, pp. 55-72.

- Mennesson-Boisneau, C., Boisneau, P., 1990. Migration, répartition, reproduction, caractéristiques biologiques et taxonomie des aloses (*Alosa* sp) dans le bassin de la Loire. Université Rennes I et Paris XII, p. 143.
- Menzel, A., Fabian, P., 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397, 659-659.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-KÜbler, K., Bissolli, P., Braslavská, O.G., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., MÅGe, F., Mestre, A., Nordli, Ø., PeÑUelas, J., Pirinen, P., RemiŠOvÁ, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S., Zust, A.N.A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12, 1969-1976.
- Merow, C., Laflleur, N., Silander Jr, J.A., Wilson, A.M., Rubega, M., 2011. Developing dynamic mechanistic species distribution models: Predicting bird-mediated spread of invasive plants across northeastern North America. *Am. Nat.* 178, 30-43.
- Michielsens, C.G.J., McAllister, M.K., 2004. A Bayesian hierarchical analysis of stock–recruit data: quantifying structural and parameter uncertainties. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 1032-1047.
- Midgley, G.F., Davies, I.D., Albert, C.H., Altwegg, R., Hannah, L., Hughes, G.O., O'Halloran, L.R., Seo, C., Thorne, J.H., Thuiller, W., 2010. BioMove – an integrated platform simulating the dynamic response of species to environmental change. *Ecography* 33, 612-616.
- Midgley, G.F., Hannah, L., Millar, D., Rutherford, M.C., Powrie, L.W., 2002. Assessing the vulnerability of species richness to anthropogenic climate change in a biodiversity hotspot. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 11, 445-451.
- Millenium Ecological Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resource Institute, Washington (D.C), USA, 100 pp.
- Miller-Rushing, A.J., Høye, T.T., Inouye, D.W., Post, E., 2010. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3177-3186.
- Milly, P.C.D., Dunne, K.A., Vecchia, A.V., 2005. Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature* 438, 347-350.
- Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M., New, M., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901–2000) and 16 scenarios (2001–2100). 55.
- Mitchell, T.D., Jones, P.D., 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* 25, 693-712.
- Monod, H., Naud, C., Makowski, D., 2006. Uncertainty and sensitivity analysis for crop models, in: Wallach, D., Makowski, D., Jones, J.W. (eds.), *Working with dynamic crop models: evaluation, analysis, parameterization and applications*. Elsevier, pp. 55-100.

- Monty, A., Mahy, G., 2010. Evolution of dispersal traits along an invasion route in the wind-dispersed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos* 119, 1563-1570.
- Moritz, C., Patton, J.L., Conroy, C.J., Parra, J.L., White, G.C., Beissinger, S.R., 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322, 261-264.
- Morrill, J.C., Bales, R.C., Conklin, M.H., 2005. Estimating stream temperature from air temperature: Implications for future water quality. *Journal of Environmental Engineering-Asce* 131, 139-146.
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P., Wilbanks, T.J., 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463, 747-756.
- Mota, M., Antunes, C., 2011. First report on the status of Allis shad (*Alosa alosa*) in the Minho River (Northwestern Iberian Peninsula). *J. Appl. Ichthyol.* 27, 56-59.
- Murrell, D.J., Travis, J.M.J., Dytham, C., 2002. The evolution of dispersal distance in spatially-structured populations. *Oikos* 97, 229-236.
- Myers, G.S., 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, 89-97.
- Myers, R.A., Barrowman, N.J., Hutchings, J.A., Rosenberg, A.A., 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269, 1106-1108.
- Myers, R.A., Bowen, K.G., Barrowman, N.J., 1999. Maximum reproductive rate of fish at low population sizes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 2404-2419.
- Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A., Boët, P., 2011. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species. *Reg Environ Change* 11, 639-649.
- Nijhout, H.F., 2003. Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evolution & Development* 5, 9-18.
- O'Sullivan, D., Perry, G.L.W., 2009. A discrete space model for continuous space dispersal processes. *Ecological Informatics* 4, 57-68.
- Olney, J.E., Hoenig, J.M., 2001. Managing a fishery under moratorium: Assessment opportunities for Virginia's stocks of American shad. *Fisheries* 26, 6-18.
- Østbye, K., Amundsen, P.A., Bernatchez, L., Klemetsen, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Naesje, T.F., Hindar, K., 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Mol. Ecol.* 15, 3983-4001.
- Ovaskainen, O., Hanski, I., 2004. From individual behavior to metapopulation dynamics: unifying the patchy population and classic metapopulation models. *The American Naturalist* 164, 364-377.

- Ozgul, A., Childs, D.Z., Oli, M.K., Armitage, K.B., Blumstein, D.T., Olson, L.E., Tuljapurkar, S., Coulson, T., 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* 466, 482-485.
- Parmesan, C., 1996. Climate and species' range. *Nature* 382, 765-766.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637-669.
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.
- Perrier, C., Evanno, G., Belliard, J., Guyomard, R., Baglinière, J.-L., 2010. Natural recolonization of the Seine River by Atlantic salmon (*Salmo salar*) of multiple origins. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67, 1-4.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., Reynolds, J.D., 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308, 1912-1915.
- Peterson, R.H., Spinney, H.C.E., Sreedharan, A., 1977. Development of atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. *J. Fish. Res. Board Can.* 34, 31-43.
- Pigliucci, M., 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Johns Hopkins University Press 328 pp.
- Piou, C., Prévost, E., 2012. A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecol. Model.* 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.
- Poethke, H.J., Gros, A., Hovestadt, T., 2011. The ability of individuals to assess population density influences the evolution of emigration propensity and dispersal distance. *J. Theor. Biol.* 282, 93-99.
- Pope, V.D., Gallani, M.L., Rowntree, P.R., Stratton, R.A., 2000. The impact of new physical parametrizations in the Hadley Centre climate model: HadAM3. *Climate Dynamics* 16, 123-146.
- Porter, W.P., Kearney, M., 2009. Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 19666-19672.
- Pörtner, H., 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften* 88, 137-146.
- Pörtner, H.O., Farrell, A.P., 2008. Physiology and climate change. *Science* 322, 690-692.
- Prévost, E., Parent, E., Crozier, W., Davidson, I., Dumas, J., Gudbergsson, G., Hindar, K., McGinnity, P., MacLean, J., Sættem, L.M., 2003. Setting biological reference points for Atlantic salmon stocks: Transfer of information from data-rich to sparse-data situations by Bayesian hierarchical modelling. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 1177-1193.

- Pronier, O., Rochard, E., 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. Bull. Fr. Peche Piscic. 350-51, 479-497.
- Prouzet, P., Martinet, J.P., Badia, J., 1994. Biological characteristics and catch variation of allis shad (*Alosa alosa*) from commercial catches in the Adour River (Pyrenees atlantiques, France). Aquat. Living Resour. 7, 1-10.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks and population regulation. Am. Nat. 132, 652-661.
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. Ecol. Lett. 3, 349-361.
- Qi, S., Sun, G., Wang, Y., McNulty, S.G., Myers, J.A.M., 2009. Streamflow response to climate and landuse changes in a coastal watershed in North Carolina. Transactions of the ASABE 52, 739-749.
- Quinn II, T.J., Deriso, R.B., 1999. Quantitative fish dynamics. Oxford University Press., New York 560 pp.
- Quinn, T.P., Carlson, S.M., Gende, S.M., Rich, J., Harry B., 2009a. Transportation of Pacific salmon carcasses from streams to riparian forests by bears. Can. J. Zool. 87, 195-203.
- Quinn, T.P., Doctor, K., Kendall, N., Rich, H.B., 2009b. Diadromy and the life history of sockeye salmon: nature, nurture and the hand of man, in: Haro, A.J., Smith, K.L., Rulifson, R.A., Moffitt, C.M., Klauda, R.J., Dadswell, M.J., Cunjak, R.A., Cooper, J.E., Beal, K.L., Avery, T.S. (eds.), Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment. American Fisheries Society, Symposium 69, Bethesda, Maryland, pp. 23-42.
- R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing.
- Rahel, F.J., Olden, J.D., 2008. Assessing the Effects of Climate Change on Aquatic Invasive Species. Conserv. Biol. 22, 521-533.
- Ray, C., 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. J. Morphol. 106, 85-108.
- Reed, T.E., Schindler, D.E., Hague, M.J., Patterson, D.A., Meir, E., Waples, R.S., Hinch, S.G., 2011. Time to evolve? Potential evolutionary responses of Fraser river sockeye salmon to climate change and effects on persistence. PLoS ONE 6, e20380.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzynski, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M., Chorover, J., Chadwick, O.A., Hale, C.M., Tjoelker, M.G., 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. Ecol. Lett. 8, 811-818.
- Reuillon, R., Leclaire, M., Rey-Coyrehourcq, S., 2013. OpenMOLE, a workflow engine specifically tailored for the distributed exploration of simulation models. Future Generation Computer Systems 29, 1981-1990.
- Rice, J.C., Rochet, M.-J., 2005. A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 62, 516-527.
- Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board Can. 11, 559-623.

- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., 2001. How robust are bayesian posterior inferences based on a Ricker model with regards to measurement errors and prior assumptions about parameters? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 2284-2297.
- Rivot, E., Prevost, E., Parent, E., Bagliniere, J.L., 2004. A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecol. Model.* 179, 463-485.
- Rochard, E., Lambert, P., 2011. Chapter 30 Modelling the future of stocked fish. *Biology and conservation of the Atlantic European sturgeon Acipenser sturio L., 1758*, 417-424.
- Rodríguez-Trelles, F., Rodríguez, M., 1998. Rapid micro-evolution and loss of chromosomal diversity in *Drosophila* in response to climate warming. *Evol. Ecol.* 12, 829-838.
- Ronce, O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 231-253.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57-60.
- Rosso, L., Lobry, J.R., Bajard, S., Flandrois, J.P., 1995. Convenient model to describe the combined effects of temperature and pH on microbial growth. *Appl. Environ. Microbiol.* 61, 610-616.
- Rougier, T., Lambert, P., Drouineau, H., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., Aprahamian, M., Rivot, E., Rochard, E., 2012. Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 69, 1802-1811.
- Rousset, F., Gandon, S., 2002. Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal. *J. Evol. Biol.* 15, 515-523.
- Routledge, R.D., Irvine, J.R., 1999. Chance fluctuations and the survival of small salmon stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 1512-1519.
- Ruxton, G.D., Rohani, P., 1999. Fitness-dependent dispersal in metapopulations and its consequences for persistence and synchrony. *J. Anim. Ecol.* 68, 530-539.
- Saaty, T.L., 1980. *The Analytic Hierarchy Process: Planning, Priority Setting, Resource Allocation*. McGraw-Hill International, New York 287 pp.
- Saaty, T.L., 2008. Decision making with the analytic hierarchy process. *International Journal of Services Sciences* 1, 83-98.
- Sala, O.E., Stuart Chapin, F., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M.n., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Saltelli, A., 2004. What is sensitivity analysis?, in: Saltelli, A., Chan, K., Scott, E.M. (eds.), *Sensitivity Analysis. Probability and Statistics Series*. John Wiley, New york. 475 pp, pp. 3-13.
- Saltelli, A., Annoni, P., 2010. How to avoid a perfunctory sensitivity analysis. *Environmental Modelling & Software* 25, 1508-1517.

- Saltelli, A., Chan, K., Scott, E.M., 2000. Sensitivity analysis: Gauging the worth of scientific models. Wiley Series in Probability and Statistics.
- Saltelli, A., Ratto, M., Andres, T., Campolongo, F., Cariboni, J., Gatelli, D., Saisana, Tarantola, S., 2008. Global sensitivity analysis: the primer. Wiley, New York 304 pp.
- Salvador, R., Piñol, J., Tarantola, S., Pla, E., 2001. Global sensitivity analysis and scale effects of a fire propagation model used over Mediterranean shrublands. *Ecol. Model.* 136, 175-189.
- Santner, T.J., Williams, B.J., Notz, W.I., 2003. The design and analysis of computer experiments. Springer 283 pp.
- Scarnecchia, D.L., 1983. Age at sexual maturity in icelandic stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 1456-1468.
- Schloss, C.A., Nuñez, T.A., Lawler, J.J., 2012. Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Schnute, J.T., Kronlund, A.R., 1996. A management oriented approach to stock recruitment analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 1281-1293.
- Schtickzelle, N., Quinn, T.P., 2007. A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish. *Fish and Fisheries* 8, 297-314.
- Seddon, P.J., Armstrong, D.P., Soorae, P., Launay, F., Walker, S., Ruiz-Miranda, C.R., Molur, S., Koldewey, H., Kleiman, D.G., 2009. The risks of assisted colonization. *Conserv. Biol.* 23, 788-789.
- Segurado, P., Araújo, M.B., 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *J. Biogeogr.* 31, 1555-1568.
- Shepherd, J.G., 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. *ICES J. Mar. Sci.* 40, 67-75.
- Sheridan, J.A., Bickford, D., 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Clim. Change* 1, 401-406.
- Simonet, G., 2009. Le concept d'adaptation : polysémie interdisciplinaire et implication pour les changements climatiques. *Natures Sciences Société* 17, p.392-401.
- Slone, D.H., 2011. Increasing accuracy of dispersal kernels in grid-based population models. *Ecol. Model.* 222, 573-579.
- Smith, H.M., 1893. Fish acclimatization on the Pacific coast. *Science* 22, 88-89.
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10, 1115-1123.
- Solyosi, N., Kern, A., Maróti-Agóts, Á., Horváth, L., Erdélyi, K., 2008. TETYN: An easy to use tool for extracting climatic parameters from Tyndall data sets. *Environmental Modelling & Software* 23, 948-949.
- Starrfelt, J., Kokko, H., 2010. Parent-offspring conflict and the evolution of dispersal distance. *Am. Nat.* 175, 38-49.
- Stearns, S.C., 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87, 476-486.

- Stephens, P.A., Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., 1999. What is the Allee effect? *Oikos* 87, 185-190.
- Stoll, J.R., Ditton, R.B., Stokes, M.E., 2009. Sturgeon viewing as nature tourism: to what extent do participants value their viewing experiences and the resources upon which they depend? *Journal of Ecotourism* 8, 254 - 268.
- Thomas, C.D., 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Divers. Distrib.* 16, 488-495.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira De Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
- Thomas, C.D., Lennon, J.J., 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399, 213.
- Thomaz, D., Beall, E., Burke, T., 1997. Alternative reproductive tactics in atlantic salmon: factors affecting mature parr success. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264, 219-226.
- Thuiller, W., 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9, 1353-1362.
- Thuiller, W., 2007. Biodiversity: Climate change and the ecologist. *Nature* 448, 550-552.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E., 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 137-152.
- Thuiller, W., Broennimann, O., Hughes, G., Alkemade, J.R.M., Midgley, G.F., Corsi, F., 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology* 12, 424-440.
- Tomas, J., Augagneur, S., Rochard, E., 2005. Discrimination of the natal origin of young-of-the-year Allis shad (*Alosa alosa*) in the Garonne-Dordogne basin (south-west France) using otolith chemistry. *Ecol. Freshw. Fish.* 14, 185-190.
- Trancart, T., 2007. Variabilité des traits d'histoire de vie et des caractéristiques morphologiques de poissons migrateurs amphihalins au sein de leur aire de répartition, *Océanographie biologique*. Université Bordeaux I, Master II "Fonctionnement et dysfonctionnement des écosystèmes aquatiques", Bordeaux, France, p. 25.
- Trancart, T., Rochette, S., Acou, A., Lasne, E., Feunteun, E., in prep. Where are shads at sea? A modelling approach based on a French bycatch fishery survey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* under review.
- Travis, J.M.J., Mustin, K., Bartoń, K.A., Benton, T.G., Clobert, J., Delgado, M.M., Dytham, C., Hovestadt, T., Palmer, S.C.F., Van Dyck, H., Bonte, D., 2012. Modelling dispersal: an eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement

- behaviour and the multiple costs involved. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 628-641.
- Travis, J.M.J., Mustin, K., Benton, T.G., Dytham, C., 2009. Accelerating invasion rates result from the evolution of density-dependent dispersal. *J. Theor. Biol.* 259, 151-158.
- Tyler, J.A., Rose, K.A., 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Rev. Fish Biol. Fish.* 4, 91-123.
- Van Winkle, W., Jager, H.I., Railsback, S.F., Holcomb, B.D., Studley, T.K., Baldrige, J.E., 1998. Individual-based model of sympatric populations of brown and rainbow trout for instream flow assessment: model description and calibration. *Ecol. Model.* 110, 175-207.
- Van Winkle, W., Rose, K.A., Chambers, R.C., 1993. Individual-based approach to fish population dynamics: An overview. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122, 397-403.
- Vila-Gispert, A., Moreno-Amich, R., 2002. Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environ. Biol. Fishes* 65, 387-400.
- Visser, M.E., 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 649-659.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494-499.
- Vogt, J., Soille, P., de Jager, A., Rimavici, E., Melhl, W., Foisneau, S., Bodis, K., Dusart, J., Paracchini, M.L., Haastруп, P., Bamps, C., 2007. A pan-European river and catchment database. European Commission - Joint Research Centre (Report EUR 22920 EN). Luxembourg, 124 p.
- Vollestad, L.A., 1992. Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel - Environmental effects and phenotypic plasticity. 61, 41-48.
- Vollestad, L.A., Jonsson, B., 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: Evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *J. Anim. Ecol.* 57, 983-997.
- von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* 10, 181-213.
- Vrieze, L.A., Sorensen, P.W., 2001. Laboratory assessment of the role of a larval pheromone and natural stream odor in spawning stream localization by migratory sea lamprey (*Petromyzon marinus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 2374-2385.
- Walters, C., Kitchell, J.F., 2001. Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: implications for the theory of fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 39-50.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Warren, D.L., 2012. In defense of 'niche modeling'. *Trends Ecol. Evol.* 27, 497-500.
- Warren, D.L., 2013. 'Niche modeling': that uncomfortable sensation means it's working. A reply to McInerney and Etienne. *Trends Ecol. Evol.* 28, 193-194.

- Wenger, S.J., Som, N.A., Dauwalter, D.C., Isaak, D.J., Neville, H.M., Luce, C.H., Dunham, J.B., Young, M.K., Fausch, K.D., Rieman, B.E., 2013. Probabilistic accounting of uncertainty in forecasts of species distributions under climate change. *Global Change Biology* 19, 3343-3354.
- Wheeler, B., 2011. AlgDesign: Algorithmic Experimental Design. R package version 1.1-7. <http://CRAN.R-project.org/package=AlgDesign>.
- Wiegand, T., Revilla, E., Knauer, F., 2004. Dealing with uncertainty in spatially explicit population models. *Biodivers. Conserv.* 13, 53-78.
- Wilcove, D.S., Wikelski, M., 2008. Going, going, gone: is animal migration disappearing? *PLoS Biol.* 6, e188.
- Willis, K.J., Araújo, M.B., Bennett, K.D., Figueroa-Rangel, B., Froyd, C.A., Myers, N., 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, 175-187.
- Willson, M.F., Halupka, K.C., 1995. Anadromous fish as keystone species in vertebrate communities. *Conserv. Biol.* 9, 489-497.
- Winder, M., Schindler, D.E., 2004. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* 85, 2100-2106.
- Winemiller, K.O., Rose, K.A., 1992. Patterns of life-history diversification in North-American fishes - Implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 2196-2218.
- Wood, C.C., Foote, C.J., 1990. Genetic differences in the early development and growth of sympatric sockeye salmon and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), and their hybrids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 2250-2260.
- Wood, C.C., Foote, C.J., 1996. Evidence for sympatric genetic divergence of anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Evolution* 50, 1265-1279.
- Zimmermann, N.E., Yoccoz, N.G., Edwards Jr, T.C., Meier, E.S., Thuiller, W., Guisan, A., Schmatz, D.R., Pearman, P.B., 2009. Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 19723-19728.

Repositioning of European diadromous fish in a context of climate change: an exploratory study using a dynamic mechanistic modelling approach

Abstract

The ongoing climate change is modifying the environmental conditions and species have to adapt to these new constraints, either on the same site or migrating in new suitable sites leading to a modification of distribution area. This repositioning has two main dimensions: (i) the species capacity to adapt to the new conditions (modification of life history traits) which is linked to the species resilience and (ii) the species capacity to explore new suitable habitats. The objective of this study was to build a mechanistic model incorporating these two dimensions in order to evaluate, understand and predict the repositioning possibilities of European diadromous fish facing climate change.

In their life cycles, diadromous fish species have to use freshwater, estuarine and marine ecosystems. These specific life history strategies represent a great repositioning potential in comparison to freshwater fish species. A database of diadromous fish life history traits, incorporating those that could be influenced by climate change and those that could have an importance in the species repositioning potential, has been built. An Analytic Hierarchy Process has been suggested to develop a composite score based on life traits aiming at assessing the diadromous species repositioning potential.

Then, the GR3D model (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution) has been developed in order to study with a dynamic approach the repositioning potential of diadromous fish, at a large scale, in a context of climate change. This model is a simulation, stochastic and individual-based model incorporating the main population dynamics processes of a diadromous fish (reproduction, mortality, growth, upstream migration with dispersal and downstream migration).

A first exploratory application case simulating the repositioning of a virtual allis shad (*Alosa alosa*) population between two river catchments under a scenario of temperature increase has been carried out and the associated global sensitivity analysis has been performed in order to determine the influence of uncertain population dynamics parameters and of parameters defining the landscape structure. The results showed that dispersal distance and parameters related to sea lifespan and to survival at sea were crucial to determine the success of colonization.

Finally, the use of GR3D in a real application case allowed improving the understanding of allis shad persistence at the scale of its distribution area (i.e. the Atlantic coast) in a context of climate change.

Over time, simulation results of GR3D should be relevant and useful in management and conservation of diadromous fish species.

Keywords

Modelling; diadromous fish; population dynamics; repositioning; dispersal; climate change; life history traits

Repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens dans un contexte de changement climatique : une approche exploratoire par modélisation dynamique mécaniste

Résumé

Le changement climatique en cours modifie les conditions environnementales et les espèces doivent s'adapter à ces nouvelles conditions, en restant sur place ou en se déplaçant conduisant alors à de nouvelles distributions. Ce repositionnement revêt deux dimensions principales : (i) l'adaptabilité des espèces aux nouvelles conditions (changement de traits d'histoire de vie) liée à la résilience des populations et (ii) leur capacité à explorer de nouveaux habitats favorables. Cette étude avait pour objectif l'élaboration d'un modèle dynamique mécaniste intégrant ces deux dimensions de manière à pouvoir évaluer, comprendre et prédire les possibilités de repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens face au changement climatique.

Pour accomplir leurs cycles de vie, les espèces migratrices amphihalines utilisent nécessairement des écosystèmes dulçaquicoles, estuariens et marins. Ces cycles de vie particuliers leur confèrent un plus grand potentiel de repositionnement que les espèces dulçaquicoles. Une base de données sur les traits de vie de ces espèces intégrant notamment ceux pouvant potentiellement être influencés par le changement climatique et ceux pouvant jouer un rôle dans le potentiel de dispersion des espèces a été construite pour l'ensemble des espèces amphihalines européens. Une méthode d'analyse multicritère hiérarchique a été proposée pour définir un indice basé sur les traits de vies visant à caractériser le potentiel de repositionnement des espèces migratrices amphihalines.

Le modèle GR3D (Global Repositioning Dynamics for Diadromous fish Distribution) a ensuite été développé pour étudier de façon dynamique le repositionnement potentiel de ces espèces, à large échelle, dans un contexte scénarisé de changement climatique. Il s'agit d'un modèle de simulation stochastique, individus centré, intégrant les principaux processus de dynamique de population d'un poisson migrateur amphihalin (reproduction, mortalité, croissance, migration de montaison avec dispersion, migration de dévalaison).

Un premier cas d'étude exploratoire simulant le repositionnement d'une population virtuelle de grande alose (*Alosa alosa*) de son bassin versant d'origine à un bassin versant voisin inhabité dans un contexte d'augmentation de la température a permis de réaliser une analyse de sensibilité globale du modèle GR3D à la fois aux paramètres incertains de dynamique de population et aux paramètres reliés à la structure de l'environnement. Il a été mis en évidence une sensibilité particulière du modèle aux paramètres liés à la durée de vie et à la mortalité en mer ainsi qu'à la distance entre les deux bassins versants de l'environnement pour déterminer le succès de colonisation.

Enfin, l'utilisation du modèle GR3D sur un cas d'application réel a permis de commencer à évaluer l'évolution de la persistance de la grande alose à l'échelle de son aire de répartition (i.e. la façade atlantique) dans un contexte de changement climatique.

Les simulations du modèle GR3D devraient ainsi trouver à terme des applications pour la gestion et la conservation des espèces migratrices amphihalines.

Mots-clés

Modélisation ; poissons migrateurs amphihalins ; dynamique de population ; repositionnement ; dispersion ; changement climatique ; trait de vie