



HAL
open science

Influence de l'environnement sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations

Marie Nevoux

► **To cite this version:**

Marie Nevoux. Influence de l'environnement sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations: Retour sur cinq cas d'études chez les oiseaux, les mammifères et les poissons. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Rennes 1, 2021. tel-03301876

HAL Id: tel-03301876

<https://hal.inrae.fr/tel-03301876>

Submitted on 27 Jul 2021

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

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

Synthèse de l'activité de recherche en vue de l'obtention du diplôme
de l'Habilitation à Diriger les Recherches de l'Université de Rennes 1.

Influence de l'environnement sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations

- retour sur cinq cas d'études chez les oiseaux, les mammifères et les poissons -

Marie Nevoux

INRA, UMR Ecologie et Santé des Ecosystèmes, Rennes

Septembre 2019

A Etienne, comme promis.

"I believe that a Scientist should be judged by the quality of the people he has helped to produce and not by prizes or other honours bestowed on him."

Sydney Brenner

Sommaire

Introduction	4
PARTIE 1	5
1. Dispersion et gestion de l'outarde houbara	6
Contexte : maintenir l'exploitation d'une espèce vulnérable	6
Objectif : étudier la dispersion pour évaluer la gestion	6
Méthode : modélisation hiérarchique de la dispersion	6
Résultats et discussion	7
Perspectives	10
2. Habitat et dynamique de population du crécerelle de Maurice	11
Contexte : réintroduire une espèce éteinte en milieu naturel	11
Objectif : identifier les mécanismes limitant la taille de la population	12
Méthodes : relier les réponses individuelles et les réponses populationnelles	13
Résultats et discussion	14
Perspectives	17
3. Hétérogénéité interindividuelle chez les éléphants de mer	18
Contexte : une population en déclin	18
Objectif : prendre en compte l'hétérogénéité dans les trajectoires de vie	19
Méthodes : modéliser différentes sources d'hétérogénéité	20
Résultats et discussion	21
Perspectives	24
PARTIE 2	28
1. Réduire l'incertitude sur les observations empiriques	29
Estimer l'abondance	29
Décrire les phénotypes	32
2. Mettre la croissance au cœur du cycle de vie du saumon	37
Un modèle de cycle de vie centré sur la phase marine	37
Etude multi-échelle de la taille des jeunes saumons en rivière	40
Répercussions de la croissance juvénile sur les stades de vie ultérieurs	43
Impact des changements en mer sur les adultes	46
Perspectives	48
3. Reconnaître la migration partielle chez la truite commune	51
Influence de l'environnement sur la stratégie de migration	52
Dynamique d'une population à migration partielle	55
Perspectives	57
Conclusion	59
Remerciements	60
Références	61

Introduction

Quel est le nombre de crécerelles dans cette forêt ou de saumons dans la rivière ? Quel sera ce nombre l'année prochaine, et dans 10 ans ? Combien d'oiseaux peut-on chasser, combien de poissons peut-on pêcher ? Les plus gros individus survivent-ils mieux ? Pourquoi les individus sont-ils plus petit qu'avant ? Comment faire pour avoir plus d'outardes, de crécerelle, d'éléphant de mer ou de saumons à se reproduire ?... Qu'il s'agisse d'oiseaux, de mammifères ou maintenant de poissons, voici quelques-unes des questions auxquelles je suis confrontée et qui ont contribué à structurer ma recherche. Des questions si simples auxquelles nous avons pourtant tant de mal à répondre.

Au cours de ma thèse (CEBC, CNRS) et de 5 années en post-doctorat à l'étranger (University of Reading en Angleterre et University of Pretoria, Afrique du Sud), j'ai étudié l'impact de l'environnement sur la démographie et la dynamique de populations ayant des cycles de vie complexes, à la lumière de la théorie de l'évolution des stratégies d'histoire de vie. L'étude d'espèces vulnérables (oiseaux et mammifères marins) m'a rendu sensible aux potentielles applications de mes travaux en termes de conservation et de gestion des populations et de leurs habitats. J'ai ensuite rejoint l'UMR Ecologie et Santé des Ecosystèmes (ESE) en 2013, dans l'équipe Conservation et Restauration des Ecosystèmes Aquatiques (CREA). Au sein de cette équipe, je me positionne sur l'axe de recherche « comment les changements environnementaux influencent la démographie et la génétique des populations de poissons diadromes ? ». J'apporte des concepts de l'écologie et des outils forgés sur des modèles biologiques différents, que j'adapte à l'étude de la dynamique des populations de poissons migrateurs face aux changements globaux. Je prends également part à la gestion des salmonidés, en tant qu'experte dans des comités de gestion.

Pour aborder ces questions, je cherche à expliquer les patrons individuels et populationnels observés dans le milieu naturel par les théories de la biologie des populations et de l'écologie évolutive. L'étude de ces patrons et des mécanismes sous-jacents repose sur l'analyse de données issues de suivis à long terme de populations en milieu naturel, en utilisant des outils de modélisation adaptés aux observations empiriques. La présentation du travail mené au cours des 11 années qui se sont écoulées depuis ma soutenance de thèse s'articule autour de deux parties distinctes, déclinant d'abord en trois points les travaux menés lors de mes années de post-doc, puis détaillant ensuite en trois points mon projet de recherche actuel sur les salmonidés. Les éléments présentés ici reprennent mes propres travaux ainsi que les travaux menés par les étudiants, doctorants et post-doctorants que j'ai co-encadrés.

PARTIE 1

--- les années post-docs ---

2008-2012

1. Dispersion et gestion de l'outarde houbara

Ce projet a été mené à travers une collaboration avec Loïc Hardouin, alors en post-doctorat à l'Emirates Centre for Wildlife Propagation (Missour, Maroc) au cours de la période 2011-2015. J'ai formé et encadré Loïc à l'analyse statistique des données de capture-marquage-recapture. J'ai également contribué à la définition des hypothèses, à la discussion des résultats et à la relecture des articles.

Contexte : maintenir l'exploitation d'une espèce vulnérable

L'outarde houbara d'Afrique du nord (*Chlamydotis undulata undulata*, ci-après outarde houbara) est un oiseau vivant dans les milieux semi-désertiques. Cette espèce est très prisée pour la chasse et le commerce, mais la dégradation de son habitat a conduit à un déclin drastique des populations naturelles. La gestion de cette espèce, listée parmi les espèces ayant un statut de conservation vulnérable par l'IUCN en 2004, est difficile et doit faire face à des intérêts conflictuels entre conservation et exploitation. Cette situation a menée à la création en 1995 d'un centre de recherche et d'élevage, dit conservatoire, sur l'outarde houbara au Maroc. Le centre mène un programme de reproduction en captivité avec une capacité de production de 40 000 œufs par an capable de fournir plusieurs milliers d'oiseaux qui sont lâchés dans le milieu naturel chaque année pour renforcer les populations naturelles tout en pérennisant la pratique de la fauconnerie.

Objectif : étudier la dispersion pour évaluer la gestion

Chez cette espèce non migratrice menacée par la dégradation et la fragmentation de l'habitat, la dispersion apparaît comme un processus démographique clé permettant d'augmenter la « résilience » des populations. C'est-à-dire que la dispersion peut permettre de maintenir des flux d'individus entre les différents patches d'habitat et ainsi réduire le risque d'extinction locale et de consanguinité. L'étude de la dispersion dans un paysage fragmenté, constitué de patches d'habitats ayant des qualités et des statuts de protection variable, a pour objectif d'identifier les principales sources de mortalité et d'évaluer l'efficacité des actions de gestion.

Dans cette étude, la dispersion est définie comme le mouvement d'un individu entre différents habitats au sein d'une même grande population. On distingue la dispersion natale : mouvement entre le site de naissance ou de lâché et le site de première reproduction, et la dispersion de reproduction : mouvement entre deux sites de reproduction successifs. Ces mouvements correspondent à des changements d'habitats au cours de la vie des individus et entretiennent potentiellement des flux de gènes entre groupes familiaux distincts. Ces mouvements s'effectuent sur des distances variables auxquels peuvent être associés à un coût de dispersion, en terme de survie notamment. A partir de données de suivis individuels, nous avons dans un premier temps quantifier la dispersion chez les individus sauvages (qui ne sont pas nés en captivité). Nous avons ensuite analysé la dispersion chez des individus relâchés (nés en captivité) afin d'étudier l'efficacité des actions de soutien d'effectif par le lâché d'oiseaux dans le milieu naturel et la mise en place de zones de conservation mixtes. Sous cette définition de la dispersion comme un processus intra-population, je n'aborderais pas la dynamique de métapopulation ou les processus de colonisation.

Méthode : modélisation hiérarchique de la dispersion

Les données disponibles sont issues d'un programme de suivi individuel des outardes en milieu naturel par capture-marquage-recapture et télémétrie (Figure 1). Il s'agit d'observations partielles puisque la probabilité de détection est imparfaite et qu'il existe une incertitude sur l'état réel de l'individu. En particulier, il y a une incertitude sur le sexe des oiseaux qui n'est pas connu chez les juvéniles mais qui

devient identifiable au stade adulte. Ne considérer que l'échantillon des individus de sexe connu reviendrait à n'analyser que les données relatives aux oiseaux qui auraient survécu jusqu'au stade adulte et omettre ceux qui seraient mort à un stade plus jeune. Une telle sélection conduirait à des résultats non représentatifs de la population dans son ensemble. Les modèles hiérarchiques permettent de modéliser séparément les processus biologiques tels que les probabilités de transition d'un état i au temps t à un état j au temps $t+1$, et les processus d'observation tel que la probabilité d'observer un événement e au pas de temps t sachant que l'individu est dans l'état i . Le développement de nouveaux outils permet d'adapter cette modélisation au contexte des analyses de données de capture-marquage-recapture (modèles multi-événements, Pradel 2005).

L'étude de la dispersion en milieu naturel est souvent limitée par la difficulté de suivre les individus au-delà de la zone d'étude. On déplore souvent un biais vers les individus qui dispersent à faible distance au dépend des individus qui dispersent à longue distance et dont la probabilité de détection est faible. Pour pallier cette contrainte, les oiseaux sont équipés avec des émetteurs radios qui permettent une détection à distance des individus étudiés. Le protocole repose sur des suivis réguliers sur le terrain en voiture sur la zone d'étude, couplés à des survols aériens sur une zone beaucoup plus large. Ceci permet de couvrir une large zone géographique et de minimiser le risque de non-détection des oiseaux ayant potentiellement dispersés au-delà de la zone d'étude



Figure 1. Une outarde houbara femelle équipée d'un émetteur radio et accompagnée de deux poussins. Photo tirée de Bacon et al. (2019).

Résultats et discussion

La décision de dispersion est contrôlée par les mesures de gestion

Dans cette population d'outarde soutenue artificiellement par des lâchés de juvéniles issus de la reproduction en captivité, la question de l'efficacité du protocole utilisé pour cette mesure de gestion lourde est posée. Pour le gestionnaire, l'objectif est de maximiser la survie des jeunes oiseaux en évitant des comportements de dispersion erratiques vers des habitats défavorables, ou vers des

secteurs situés au-delà de la zone d'étude (les individus lâchés seraient alors « perdus » pour la population d'intérêt). L'analyse des déplacements de 436 outardes lâchées au cours de la période 2001-2010 permet d'apporter quelques éléments de réponse. En particulier, nous avons mis en évidence que le nombre d'individus lâchés à chaque occasion, qui varie de 10 à 292 individus, a un impact sur la décision de dispersion (Hardouin et al. 2014). En effet, la densité locale d'individus est considérée comme un facteur clé dans la décision de dispersion (Sutherland et al. 2002). Une densité élevée engendre généralement une forte compétition entre les individus pour l'accès à la ressource (nourriture, site de reproduction, partenaire), qui se traduit par une fitness réduite. La dispersion peut donc offrir une option pour se soustraire à l'effet d'une densité trop forte. Ici, lorsque la taille du groupe est grande, les individus ont tendance à quitter le site de lâcher rapidement, et ce d'autant plus que leur condition corporelle est faible. A l'inverse, lorsque la taille du groupe est faible, les individus semblent moins contraints par des processus densité-dépendants tels que la compétition intra-spécifique. Cela favorise un temps de résidence plus important sur le site de lâché qui serait favorable au processus de familiarisation avec le nouvel habitat.

La gestion de cette population d'outarde repose également sur la création d'une zone de conservation mixte, composée de zones où la chasse est autorisée et de zones refuges où la chasse est interdite. Cette mesure de gestion vise à augmenter la viabilité de la population tout en maximisant l'excédent prélevable par la chasse (Kokko 2001). Une pression de chasse maîtrisée permet de maintenir une densité d'individus inférieure à la capacité d'accueil du milieu et ainsi maximiser le taux de croissance intrinsèque de la population. Il est également attendu que le différentiel de densité entre les zones non chassées soutenues par des lâchés d'individus (forte densité) et les zones chassées (faible densité) génèrent une dynamique de type source-puit qui puisse soutenir une exploitation durable de cette population. L'analyse des déplacements de 952 individus, sur les 17 106 outardes lâchées au cours de la période 2001-2009, a permis de mettre en évidence une dispersion fortement biaisée vers les zones chassées (Hardouin et al. 2015). La dispersion se fait donc des zones de forte densité vers les zones de faible densité où la survie est réduite. Cependant, il semble que la différence de survie ne soit pas uniquement due à l'effet de la chasse, la survie étant toujours plus faible dans les zones chassées, même en dehors des saisons / années de chasse. Ce résultat suggère que la qualité de l'habitat ne serait pas homogène entre les zones, ce qui devrait être pris en compte lors de la création de zone de conservation mixte. Par le jeu de la dispersion densité-dépendante, les individus se retrouveraient donc « piégés » dans des habitats défavorables. Cela soulève la question de réserver les meilleurs habitats pour les zones de refuge pour favoriser l'effet « source », comme c'est le cas ici, ou bien de les affectées aux zones chassées vers lesquelles les individus dispersent. Des analyses complémentaires, telles que des analyses de viabilité de populations pourraient permettre d'apporter des éléments de réponse complémentaires.

La distance de dispersion est influencée par des facteurs intrinsèques

Chez les oiseaux, la dispersion est généralement biaisée en faveur des femelles (Greenwood and Harvey 1982, Clarke et al. 1997). Par contre, nous observons chez l'outarde houbara que les mâles dispersent plus loin que les femelles, et ce aussi bien chez les individus sauvages (Hardouin et al. 2012) que chez les individus issus de la reproduction en captivité (Hardouin et al. 2014). Si la survie est négativement corrélée à la distance parcourue chez les deux sexes, nous notons un coût de la dispersion proportionnellement toujours plus élevé chez les femelles (Hardouin et al. 2012). Ce patron suggère des pressions de sélections sexe-spécifique liées à des stratégies de reproduction très différentes entre les mâles et les femelles. Chez cette espèce où l'appariement est basé sur un système de leks, les mâles ne défendent pas de ressource et ne participent pas à l'élevage des jeunes. La philopatrie ne semble donc pas présenter un avantage sélectif pour le succès reproducteur des mâles. Par contre, il est attendu que la familiarité avec le site de reproduction soit un avantage chez les femelles (Clarke et al. 1997, Martin et al. 2008), et qu'elle puisse également promouvoir les mécanismes de coopération entre femelles apparentées (Armitage et al. 2011).

Les traits phénotypiques tels que la taille, la condition corporelle ou la qualité individuelle sont connus pour moduler la décision et le comportement de dispersion (Clobert et al. 2001). Parmi les outardes sauvages, nous avons montré que les mâles ayant une condition corporelle faible dispersaient plus loin que les mâles en bonne condition (Hardouin et al. 2012). Ce patron suggère que les mâles en bonne condition semblent plus à même d'établir un territoire à proximité de leur site de naissance, alors que les mâles plus frêles auraient plus de chance d'être expulsés par des individus plus compétitifs et seraient donc contraints de disperser plus loin. Par contre, nous n'avons pas détecté de relation entre le phénotype et la distance de dispersion chez les outardes nées en captivité (Hardouin et al. 2014). Il est probable que les conditions d'élevage favorisent une grande homogénéité de la taille et de la condition entre les individus, et que les individus les plus frêles ne soient pas lâchés en milieu naturel, gommant ainsi les différences individuelles en terme de dispersion.

La dispersion a un coût dépendant des conditions climatiques

Un coût de la dispersion, exprimé ici en terme de survie dépendante de la distance parcourue entre le site de naissance ou de lâché et le site de reproduction, a été mis en évidence chez un grand nombre d'organismes (pour une synthèse, voir Bonte et al. 2011). Puisqu'un tel coût de dispersion induit des compromis entre la dispersion et d'autres traits d'histoire de vie, il conditionne la décision et la distance de dispersion des individus, et influence par conséquent les dynamiques (méta-) populationnelles (Bonte et al. 2011). Ce coût de la dispersion peut s'expliquer entre autre par i) un manque de familiarité avec le nouvel habitat, dont la similarité avec l'habitat d'origine diminue généralement avec la distance (Yoder et al. 2004), ii) une plus grande probabilité de rencontrer des prédateurs et/ou une plus faible efficacité de recherche alimentaire lors des déplacements exploratoires (Johnson and Gaines 1990). A noter aussi que cette relation négative entre la survie et la distance de dispersion ne résulte peut-être pas exclusivement d'un coût inhérent au processus de dispersion en tant que tel. Un tel patron peut également apparaître s'il y a une différence de qualité intrinsèque entre les individus qui dispersent à faible distance et ceux qui dispersent loin, comme cela semble être le cas pour les outardes mâles.

En milieu naturel, il est attendu que ce coût de la dispersion soit variable, en fonction de la condition des individus et des conditions environnementales rencontrées (Nicoll et al. 2003). En effet, chez l'outarde houbara, la période de lâché et les conditions climatiques expliquent 83% de la variabilité temporelle de la survie post-dispersion (Hardouin et al. 2014). Parmi les 1400 individus issus de reproduction en captivité suivis après avoir été lâchés, la survie des individus lâchés au printemps est constante, lorsque les conditions environnementales sont généralement clémentes. Par contre, la survie des individus lâchés en automne est en moyenne plus faible, ce qui s'explique par un effet négatif des températures basses et des événements de précipitation extrême (Hardouin et al. 2014).

Recommandations pour la gestion

Ce travail sur les outardes houbara se situe à l'interface entre recherche et gestion. Grâce à une collaboration étroite entre les différents acteurs, la mise en place de protocoles de collecte de données robustes a permis d'étudier l'écologie de la dispersion chez cette espèce, d'acquérir une expertise sur le fonctionnement et la dynamique des populations, et ainsi de produire des connaissances utiles pour les gestionnaires. Ce travail souligne l'importance de définir avec précaution le statut de protection des différentes zones de conservation, en tenant compte de l'habitat disponible. Il apporte également des éléments capables d'améliorer l'efficacité des opérations de lâchés des oiseaux, en jouant sur la taille du groupe, la condition des individus et la saison. Ainsi, même si les conditions climatiques sont difficilement prévisibles, nous recommandons d'éviter les lâchés lors de la période automnale, quand la survie est plus incertaine et donc plus faible en moyenne que lors des lâchés de printemps.

Perspectives

Cette analyse des patrons de dispersion chez l'outarde houbara a mis en évidence la complexité des relations entre facteurs intrinsèques et extrinsèques susceptibles d'influencer le comportement de dispersion et son coût à court terme. Pour aller plus loin il serait pertinent de considérer les conséquences à long terme de l'événement de dispersion sur la fitness. Cette question a été abordée au cours de mon premier post-doc, chez une petite population géographiquement close (voir Partie 1, point 2).

Au-delà de l'étude de la dispersion, ce projet a l'intérêt de relier un suivi individuel des déplacements et un suivi individuel démographique. Ce couplage permet de diminuer l'incertitude sur l'état des individus en précisant, d'un point de vue spatio-temporel, leur utilisation de l'environnement. Il conduit à un raffinement des hypothèses proposées pour expliquer les corrélations observées entre démographie et environnement et améliore ainsi notre compréhension des mécanismes écologiques sous-jacents. Si une telle approche peut être transférée à un grand nombre de taxons, le recours à des méthodes de tracking s'avère particulièrement pertinente dans le cas des espèces migratrices dont les individus ne sont pas accessibles pour un suivi démographique une grande partie de l'année. Par exemple, pour de nombreuses espèces d'oiseaux marins entreprenant des migrations transocéaniques, les connaissances restent encore très parcellaires quant aux environnements fréquentés en dehors de la période de reproduction. Il s'agit pourtant de la phase du cycle de vie où la mortalité est la plus importante. Chez deux espèces de pétrels, nous avons ainsi revisité des séries de données de suivi démographique à long terme à la lumière de données ponctuelles issues du suivi des déplacements individuels. Cette approche a permis d'identifier des phases du cycle de vie, dans l'espace et dans le temps, où les individus sont particulièrement vulnérables aux conditions climatiques et aux captures accidentelles des pêcheries qu'ils rencontrent (Ramos et al. 2012, Nicoll et al. 2016)(voir aussi Figure 2).

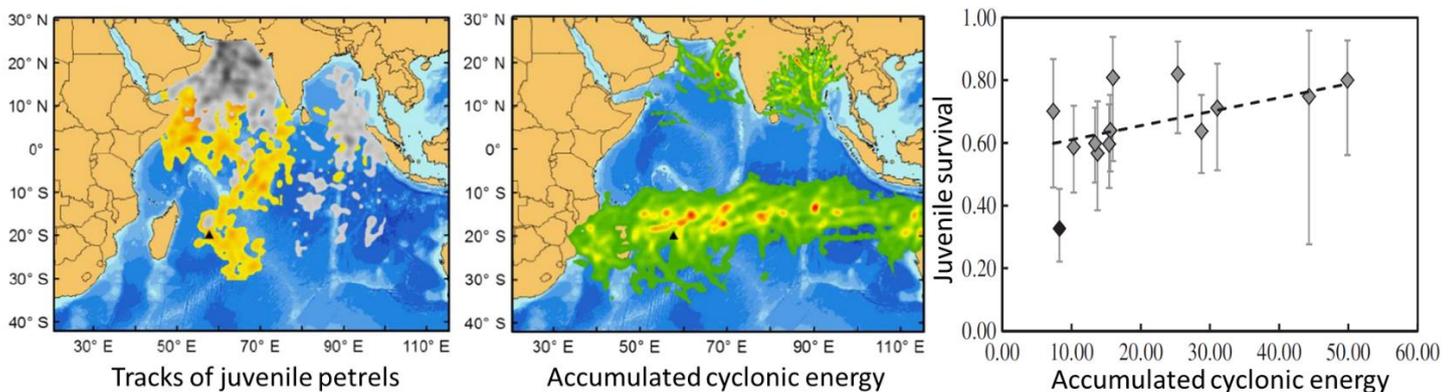


Figure 2. Localisation des pétrels juvéniles de l'île Ronde *Pterodroma arminjoniana* en dehors de la période de reproduction (gauche), cumul de l'énergie cyclonique sur la période 1993-2012 (milieu) et survie juvénile modélisée en fonction du cumul d'énergie cyclonique (droite). D'après Nicoll et al. (2016).

2. Habitat et dynamique de population du crécerelle de Maurice

Ce projet a été mené lors de mon premier post-doctorat, de 2008 à 2010, au sein du Centre for Agri-Environmental Research, à l'University of Reading (Reading, Royaume-Uni), sous la direction de Ken Norris et Malcolm Nicoll.

Contexte : réintroduire une espèce éteinte en milieu naturel

Le crécerelle de Maurice (*Falco punctatus*) est un petit faucon endémique de l'île Maurice (Figure 3). Il est inféodé aux forêts primaires de l'île, il niche dans les cavités naturelles des vieux arbres et des falaises et se nourrit principalement de geckos du genre *Phelsuma*, également endémiques de l'île Maurice et des Mascareignes. Mais le développement des activités humaines depuis la colonisation de l'île au XVIIe siècle a conduit le crécerelle jusqu'au bord de l'extinction. Les principales pressions sont la destruction de l'habitat due à la déforestation pour planter la canne à sucre, la contamination par les pesticides utilisés pour la démoustication, la dégradation de l'habitat lié au développement de plantes exotiques invasives qui rendent les sous-bois difficilement pénétrable (ravenale, goyavier), le déclin et le remplacement des espèces proies endémiques par des espèces exotiques de faible qualité énergétique (foudi rouge, agame) et la prédation par des espèces exotiques (macaque crabier, mangouste). C'est ainsi qu'il fut considéré comme l'oiseau le plus rare au monde, avec seulement 4 individus connus qui furent capturés et placés en captivité en 1974 (Jones et al. 1995). Un important programme de conservation a été mis en place, reposant sur de la reproduction en captivité, des lâchés d'oiseaux nés en captivité dans le milieu naturel de 1987 à 1994, la pose de nichoirs et un suivi intensif des oiseaux dans le milieu naturel. Grâce à ces efforts, l'île Maurice compte à ce jour 100 à 200 couples de crécerelle de Maurice répartis dans deux populations. Ceci est considéré comme l'une des plus grandes réussites des programmes de réintroduction d'espèces.



Figure 3. Une femelle crécerelle de Maurice dans la forêt des Bambous Mountains. Photo : M. Nevoux.

Objectif : identifier les mécanismes limitant la taille de la population

La taille de la population de crécerelle introduite dans le massif de Bambous Mountains, au sud-est de l'île Maurice, a augmenté régulièrement suite aux premiers lâchés d'individus nés en captivité jusqu'à atteindre un plateau autour de 40-50 couples (Figure 4). Pourtant, le nombre de nichoirs installés dans la zone d'étude devrait permettre d'accueillir environ 80 couples. L'objectif de cette étude est d'identifier les mécanismes écologiques qui limitent l'abondance de cette petite population. La régulation de la taille d'une population met en jeu des mécanismes de rétroaction qui réduisent les taux vitaux lorsque la taille de la population augmente, et vice-versa, conduisant à une stabilité à long-terme de la dynamique de population (Turchin 1999). En particulier, la densité dépendance est considérée comme un mécanisme clé contrôlant cette dynamique. Chez le crécerelle, qui est une espèce territoriale, il est attendu que les interactions entre individus pour l'utilisation de l'habitat structurent la population dans l'espace et régulent la taille de la population. Dans le massif des Bambous Mountains, la qualité des territoires disponibles est spatialement très hétérogène (Figure 5), que cette qualité soit caractérisée par la surface de forêt, le taux d'occupation ou par le nombre moyen de juvéniles produits. La densité-dépendance pourra s'exprimer à travers i) un mécanisme site-dépendent caractérisé par une utilisation différentielle des territoires en fonction de leur qualité, ou ii) un mécanisme d'interférence reposant sur une compétition directe entre individus pour les ressources.

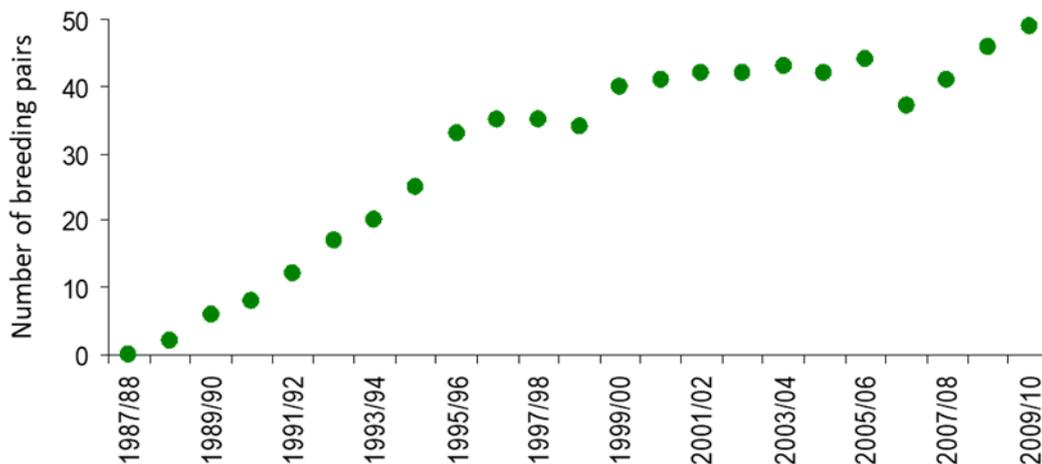


Figure 4. Fluctuation du nombre de couples de crécerelles de Maurice dans la population des Bambous Mountains au cours de la période d'étude.

Le mécanisme de densité dépendance par site-dépendance repose sur une sélection différentielle de l'habitat en fonction de sa qualité, en terme de survie ou de reproduction (Rodenhouse et al. 1997). Pour optimiser leur fitness, les individus devraient préférentiellement occuper les meilleurs territoires tout en empêchant les autres de s'y installer. Par conséquent, l'augmentation de la taille de la population va progressivement conduire un nombre croissant d'individus à utiliser des territoires de mauvaise qualité. Au niveau de la population, il est donc attendu que la survie et/ou la reproduction diminuent à mesure que la taille de la population augmente. Par contre, au niveau du territoire ces traits devraient rester constant car la taille de la population et/ou la densité locale d'individus ne devrait pas affecter directement la qualité du territoire. Le mécanisme de densité dépendance par interférence repose sur une compétition accrue pour les ressources à mesure que la taille de la population (et plus particulièrement la densité d'individus) augmente. La densité va interférer avec l'acquisition de nourriture, la survie ou la reproduction. Cette interférence peut agir de manière directe (réduction des ressources disponibles par individus) ou indirecte (diminution de la qualité individuelle).

Sous cette hypothèse, il est attendu que les taux vitaux moyens au niveau de la population diminuent avec l'augmentation de la taille de la population, et qu'ils diminuent également à l'échelle du territoire. L'objectif de cette étude est de comprendre les interactions entre l'habitat et les traits d'histoire de vie, et leurs conséquences sur la dynamique de cette population. Il s'agit notamment de comparer les patrons individuels et populationnels pour identifier la contribution relative de ces deux mécanismes.

Puisque la qualité de l'habitat est susceptible d'affecter les mouvements et l'utilisation de l'espace, nous avons également étudié les patrons de dispersion et le coût associé. Chez le crécerelle, les générations sont chevauchantes et les parents conservent généralement leur territoire d'une saison de reproduction à l'autre. Tous les juvéniles doivent donc disperser et s'établir dans un nouveau territoire lors de leur première reproduction. Le mouvement entre le territoire de naissance et le territoire de première reproduction est défini comme la dispersion natale. Dans ce cadre, la dispersion est donc définie comme un processus intra-population. Nous avons étudié les conséquences à long terme de ces mouvements sur la fitness.

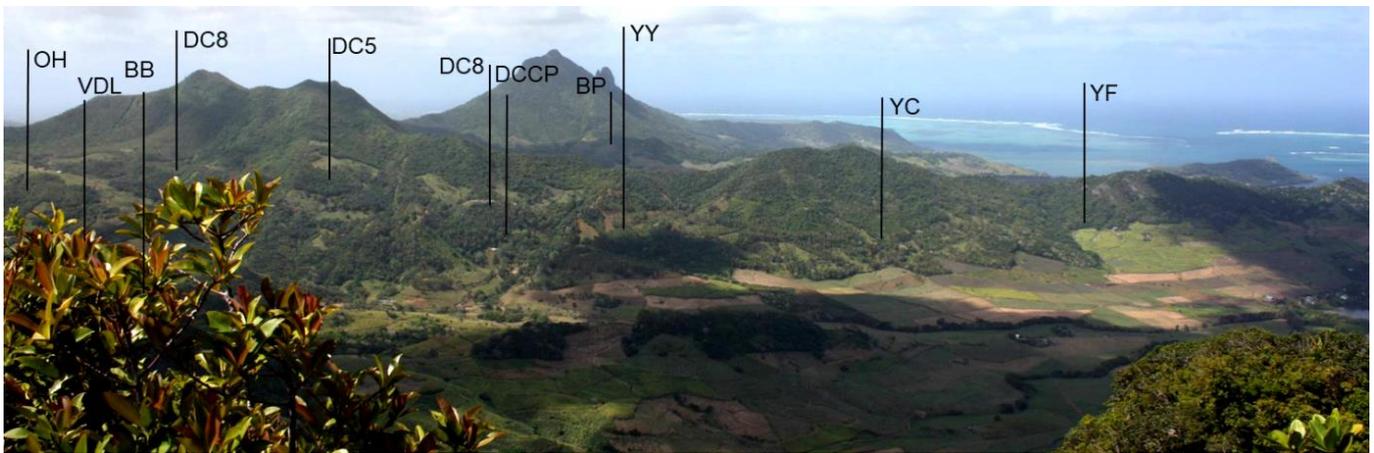


Figure 5. Localisation de 11 nichoirs à crécerelle de Maurice suivis au cours de l'étude. Les nichoirs sont localisés dans les zones de forêt sur les hauteurs du massif des Bambous Mountains et entourés de plantations de canne à sucre. Photo : M. Nevoux.

Méthodes : relier les réponses individuelles et les réponses populationnelles

Cette étude repose sur l'analyse de données issues du suivi individuel des oiseaux par capture-marquage-recapture. Grâce à un suivi intensif de cette petite population sur le terrain, nous avons une connaissance très fine de chaque épisode de reproduction. Pendant la période de reproduction, les individus reproducteurs sont cantonnés à un territoire, qui est défini comme l'habitat contenu dans un rayon de 2.5km autour de chaque nid. Pour séparer les mécanismes de site-dépendance et d'interférence, nous avons explicitement analysé les relations entre la survie et le succès reproducteur et l'augmentation de la taille de la population à l'échelle des territoires à l'aide de modèles mixtes. Nous avons ensuite construit un modèle de population matriciel pour tester différents scénarios de densité dépendance et quantifier la contribution relative des différents mécanismes de densité-dépendance à la dynamique de la population.

Par ailleurs, l'analyse des données a permis de décrire la dispersion natale de 173 femelles et de 160 mâles. La fitness individuelle est approximée par le nombre de jeunes produits par un individu au cours de sa vie. La forte pression d'observation pendant la reproduction permet d'assumer que tous les juvéniles produits (stade envol) dans la population sont connus et identifiés. Le crécerelle étant une espèce forestière avec un comportement de dispersion limité (Jones et al. 1995, Burgess et al. 2008),

les vastes champs de canne à sucre qui entourent la zone d'étude jouent un rôle de barrière à la dispersion, rendant la population des Bambous Mountains spatialement close et isolée de la seconde population de crécerelle de l'île Maurice (Figure 5). Cette situation offre une opportunité rare d'étudier la dispersion et ses conséquences sur la fitness en milieu naturel en évitant la non-détection des événements de dispersion à longue distance (au-delà de la zone d'étude)(Doligez and Pärt 2008).

Résultats et discussion

Le succès reproducteur dépend de la qualité du territoire

La qualité des territoires est très hétérogène et les meilleurs territoires disponibles sont occupés préférentiellement. Ce résultat valide l'hypothèse d'une régulation de la population densité-dépendant et souligne l'importance des mécanismes spatiaux pour comprendre la dynamique de population de crécerelle de Maurice. A l'échelle de la population, on observe que le succès reproducteur diminue lorsque la taille de la population augmente (Nevoux et al. 2011). Le succès reproducteur semble régulé par un mécanisme site-dépendant car le nombre de jeunes produit sur chaque territoire reste constant indépendamment de la taille de la population. Le succès reproducteur est aussi corrélé à la qualité du territoire. Comme cette qualité est considérée constante sur la période d'étude, le déclin du succès reproducteur à l'échelle de la population peut s'expliquer par une occupation croissante des territoires de mauvaise qualité à mesure que la taille de population augmente. Il est aussi probable que la qualité des territoires soit confondue avec la qualité des individus puisque les individus de bonne qualité sont souvent observés dans les meilleurs territoires (Sergio et al. 2007, Oro 2008). Cette corrélation contribuerait à accentuer la différence de succès reproducteur entre les territoires à mesure que la taille de population augmente. Au final, la qualité du territoire et de l'individu contribueraient conjointement à limiter le succès reproducteur lorsque la population est grande. Ce mécanisme a été observé chez un grand nombre d'espèces territoriales et il semble que les territoires de bonne qualité puissent fournir suffisamment de ressources pour maintenir un bon succès reproducteur lorsque la densité est forte, même en cas de réduction de la taille du territoire.

La survie des jeunes est limitée par la compétition entre individus

La survie des jeunes diminue également au-delà de 25 couples. Cependant, une analyse plus fine, à l'échelle du territoire, indique que le succès reproducteur et la survie des jeunes sont régis par des mécanismes de densité-dépendance différents (Nevoux et al. 2011). La survie des jeunes n'est pas dépendante de la qualité du territoire et tend à diminuer uniformément pour tous les territoires lorsque la taille de la population augmente. Ce résultat suggère que la survie juvénile serait plutôt régulée par un mécanisme d'interférence qui interviendrait après le départ des jeunes de leur territoire de naissance. Chez le crécerelle de Maurice, les jeunes se regroupent en fin de saison de reproduction dans une zone de forêt primaire. Ce comportement conduit à une forte densité d'individus sur un habitat favorable mais limité. La compétition par interférence va limiter les ressources disponibles par individu et conduire à une diminution de la survie lorsque la taille de la population est grande. Un tel mécanisme pourrait facilement être sous-estimé par la plupart des études qui ne suivent généralement que les individus sur leur site de reproduction. Par conséquent, nous pensons que la densité-dépendance par interférence serait probablement plus répandue en milieu naturel que ce qui est généralement admis.

La dynamique de population est régulée par densité-dépendance

La dynamique d'une population résulte d'interactions complexes entre un certain nombre de mécanismes. Chez le crécerelle de Maurice, il semble que différentes forme de densité dépendance contribuent à limiter la taille de la population, à travers des effets sur la survie des jeunes et le succès

reproducteur. Grâce à un modèle matriciel de population, la contribution relative de chaque mécanisme à la dynamique de population a été estimée. Nous avons ainsi montré que les mécanismes de site-dépendance et d'interférence agissent probablement conjointement sur la dynamique du crécerelle. Néanmoins, le mécanisme de densité dépendance par interférence sur la survie des jeunes permet à lui seul de reproduire la gamme d'abondances observée (Figure 6). Il semble être le mécanisme principal régulant la taille de la population de crécerelles (Nevoux et al. 2011). Bien que dans de nombreuses études le paramètre de survie soit régulièrement délaissé au profit des seuls paramètres liés à la reproduction (plus faciles à estimer en milieu naturel), notre étude souligne la pertinence d'inclure la survie pour comprendre les mécanismes de régulation des populations. En effet, la survie (des jeunes ou des adultes) est un paramètre démographique majeur, qui affecte le taux de croissance des populations chez un grand nombre d'oiseaux et de mammifères (Stearns 1976, Gaillard et al. 2000, Sæther and Bakke 2000). Par conséquent, il est très probable que tout mécanisme de densité-dépendance affectant la survie contribue fortement à réguler l'abondance et donc la dynamique d'un un grand nombre de populations.

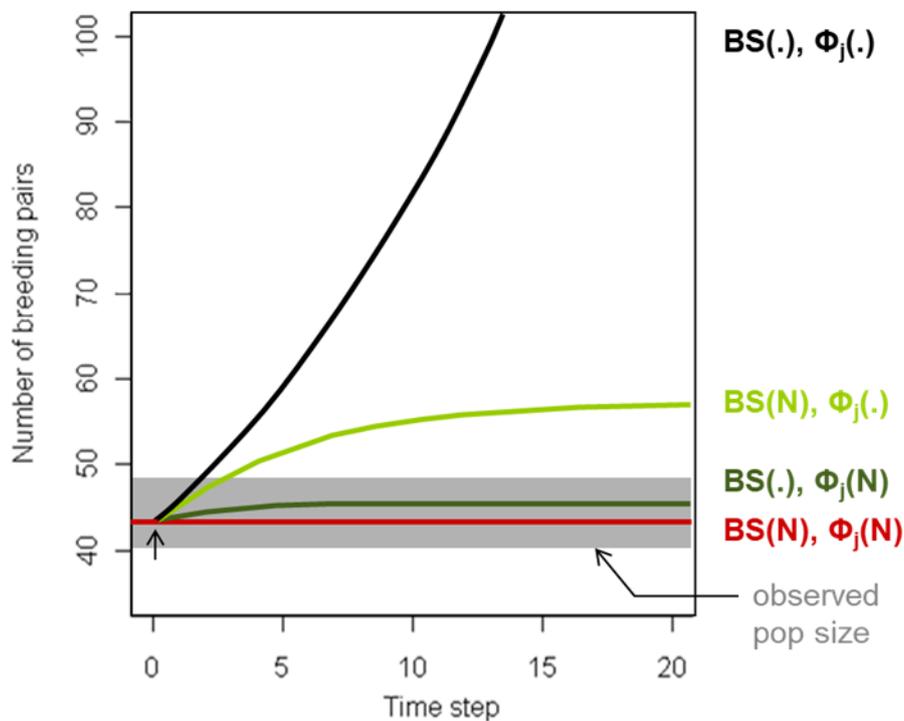


Figure 6. Influence de la densité-dépendance sur la dynamique de la population de crécerelles de Maurice des Bambous Mountains. Trajectoires du nombre de couples dans la population au cours du temps pour un modèle avec densité-dépendance sur la fécondité et la survie des jeunes (rouge), un modèle avec densité-dépendance seulement sur la survie des jeunes (vert foncé), un modèle avec densité-dépendance seulement sur le succès reproducteur (vert clair) et un modèle densité-indépendant (noir). La zone grisée correspond à la gamme de variation du nombre de couples de crécerelles observés dans la population sur la période 2000-2010 (période de stabilité). D'après Nevoux et al. (2011).

L'utilisation de l'espace conditionne le coût de la dispersion

La majorité des crécerelles se reproduisent à moins de 2 km de leur lieu de naissance. Cette distance étant en moyenne plus grande chez les femelles que chez les mâles, comme pour la plupart des oiseaux (Greenwood 1980). Chez les femelles, la distance de dispersion est corrélée à la disponibilité des territoires de reproduction. Ce patron peut s'expliquer par un processus de dispersion densité-dépendant (Sutherland et al. 2002), résultant d'une compétition pour une ressource limitée (territoire de reproduction). Par contre, nous n'avons détecté aucun effet des traits phénotypiques, suggérant

que les conditions environnementales locales ont un effet plus fort sur la dispersion que les différences phénotypiques entre les femelles. A l'inverse, la distance de dispersion chez les mâles est corrélée aux traits phénotypiques alors que l'environnement local ne semble pas intervenir (Nevoux et al. 2013). Dans cette étude, nous avons mis en évidence un coût de la dispersion sur la fitness des femelles qui s'exprime à court terme, et à long terme (Nevoux et al. 2013). Par contre, de tels effets n'ont pas été détectés chez les mâles. Les femelles crécerelles qui dispersaient le plus loin acquièrent en général un territoire de faible qualité et un partenaire peu expérimenté. On observe également que lorsque la distance de dispersion natale augmente, la fécondité diminue et la fitness des femelles est plus faible (Figure 7). Ce coût de la dispersion pourrait traduire une difficulté à identifier et/ou à acquérir des ressources de qualité dans un environnement non familier (Greenwood 1980, Pärt 1995). Il est également possible que les individus qui dispersent le plus loin soient contraints d'occuper des territoires de mauvaise qualité à cause d'un manque d'opportunité à proximité du territoire de naissance. Cependant, retarder l'installation sur un territoire en repoussant l'âge de première reproduction - qui peut être considéré comme un comportement de dispersion dans le temps (Venable and Lawlor 1980), ne semble pas permettre aux femelles d'échapper à ce coût de la dispersion dans l'espace. La distance de dispersion natale n'est pas plus faible chez les femelles qui commencent à se reproduire tard (2 ans et plus) et leur fitness reste plus faible (Figure 7). Ce résultat suggère que les individus qui dispersent à longue distance choisiraient la moins mauvaise des options disponibles lorsqu'une forte densité impose des contraintes spatiales et environnementales fortes sur le choix des territoires.

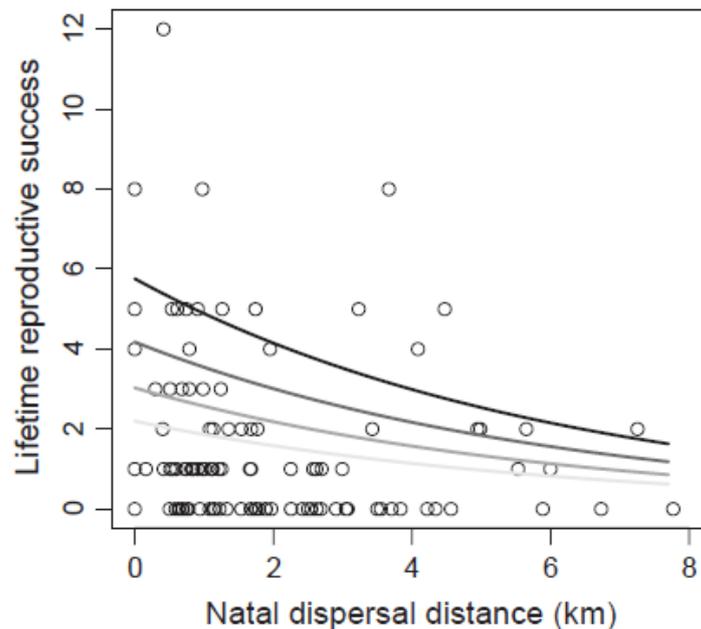


Figure 7. Fitness des femelles en fonction de la distance de dispersion natale et de l'âge de première reproduction chez le crécerelle de Maurice. Données observées (ronds) et estimations (courbes) pour des âges de première reproduction de 1 à 4 ans (intensité de gris décroissante). D'après Nevoux et al. (2013).

Par ailleurs, nous avons montré que la différence initiale de succès reproducteur, ou coût immédiat de dispersion, ne peut pas expliquer à lui seul la différence de fitness observée entre les femelles qui s'établissent à proximité de leur territoire de naissance, et celles qui dispersent loin. En effet, on retrouve une corrélation forte entre la distance de dispersion natale et la fécondité plusieurs années après l'événement de dispersion, qui pourrait traduire une sénescence différentielle. Ce résultat suggère que la décision de dispersion prise au cours de la première année de vie aurait des répercussions à long terme sur l'histoire de vie des femelles crécerelle. Bien que de nombreuses études

se soient intéressées au coût de la dispersion en milieu naturel (Doligez and Pärt 2008), notre étude longitudinale apporte une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents et apporte une nouvelle illustration que des décisions survenues tôt dans la vie peuvent avoir des impacts à long terme sur la fitness (van De Pol et al. 2006). Cette étude suggère également que la dispersion pourrait conditionner les stratégies d'histoire de vie et le vieillissement dans les populations naturelles.

Recommandations pour la gestion

Cette étude sur la dynamique de population du crécerelle de Maurice s'inscrit dans le cadre plus large d'un programme de conservation hors-norme de cette espèce endémique au bord de l'extinction. La mise en place d'un suivi intensif en milieu naturel de tous les individus connus a permis d'acquérir des données empiriques d'une grande qualité, en faisant un modèle d'étude unique malgré la petite taille de la population. Le couplage entre des approches individuelles et populationnelles a permis de mieux comprendre les processus écologiques et démographiques à l'œuvre et de proposer une révision des actions de gestion pour cette population sensible. Augmenter artificiellement le nombre de sites de reproduction par la pose de nichoirs dans les meilleurs habitats a contribué à améliorer le succès reproducteur. Il a également permis de diminuer le coût de la dispersion en créant de nouveaux territoires à proximité des sites de naissance. Pourtant, cette mesure n'a pas permis d'accroître le nombre de couples dans la population au cours de la période récente. En effet, nous avons mis en évidence qu'une telle action n'aura que peu d'impact sur le taux de croissance de la population si elle n'est pas couplée à des actions ayant pour objectif de réduire la compétition (interférence) entre les jeunes après l'envol. Nous recommandons notamment une action à large échelle visant à augmenter la surface des habitats favorables (forêt primaire) et donc les ressources disponibles pour les jeunes après l'envol et ainsi réduire l'intensité des interférences.

Perspectives

L'étude de cette population de crécerelles de Maurice illustre l'importance de décomposer les différents processus démographiques pour une meilleure compréhension du fonctionnement des populations en milieu naturel. Elle a aussi mis en évidence des différences marquées dans les trajectoires de vie entre les individus d'une même population. Que ces réponses individuelles soient expliquées par des différences phénotypiques (taille à l'envol) ou par des événements survenus au cours de phases précédentes du cycle de vie (dispersion natale), l'hétérogénéité interindividuelle semble omniprésente en milieu naturel. Elle pourrait être à l'origine de différences intra-populationnelles, dans la capacité des individus à appréhender leur environnement, susceptibles d'affecter la structure et la dynamique des populations. Pourtant, cette hétérogénéité est difficile à décrire et quantifier, et est rarement prise en compte dans l'analyse de la dynamique des populations. J'ai abordé plus en détails cette question de l'hétérogénéité interindividuelle au cours de mon second post-doc, par l'étude d'une population de mammifères longévifs (voir Partie 1, point 3).

Par ailleurs, la mise en évidence d'un lien entre la dispersion et la fitness interroge sur les facteurs qui poussent les individus à changer d'habitat pour tout ou partie de leur vie et leurs conséquences individuelles et populationnelles. Il semble qu'un certain nombre de mécanismes écologiques impliqués dans les décisions de dispersion soient impliqués dans d'autres décisions de mouvement, telle que la migration, et ce d'autant plus si la migration n'est obligatoire pour la réalisation du cycle biologique. La migration partielle est définie comme un changement facultatif et temporaire d'habitat avant un retour sur une zone unique de reproduction. Cette définition implique qu'une population puisse être composée à la fois d'individus ayant migré et d'individus résidents. Une diversité de stratégies qui peut potentiellement conduire à une diversité de réponses face à un environnement changeant, tant au niveau individuel qu'au niveau populationnel. Cette question nourrit mon projet de recherche depuis quelques années, avec la truite commune comme cas d'étude (voir Partie 2, point 3).

3. Hétérogénéité interindividuelle chez les éléphants de mer

Ce projet a débuté lors de mon second post-doctorat, de 2011 à 2013, au sein du Mammal Research Institute à l'University of Pretoria (Pretoria, Afrique du Sud), sous la direction de Marthán Bester et Nico de Bruyn. J'ai poursuivi ce projet à travers le co-encadrement de la thèse de Chris Oosthuizen au Mammal Research Institute, University of Pretoria (Pretoria, Afrique du Sud) de 2013 à 2016.

Contexte : une population en déclin

L'éléphant de mer austral (*Mirunga leonina*, ci-après « éléphant de mer ») est un mammifère marin qui a une distribution circumpolaire dans l'océan austral. Il effectue des migrations saisonnières entre les zones d'alimentations en mer près des côtes de l'Antarctique et des séjours à terre sur les principales îles subantarctiques au cours de l'hiver, pour la reproduction et pour la mue. L'éléphant de mer est caractérisé par un dimorphisme sexuel en terme de taille et de masse très prononcé, les mâles pouvant atteindre 10 fois le poids des femelles (Le Boeuf and Laws 1994). Pendant la saison de reproduction, les femelles se reproduisent au sein de harems ou elles donnent naissance à un seul jeune. Les adultes sont des « capital breeders », c'est-à-dire qu'ils ne s'alimentent pas lorsqu'ils sont à terre et les 21 à 23 jours de lactation nécessaires à l'élevage des jeunes sont donc uniquement contrôlés par les réserves accumulées par les femelles.

Au niveau mondial, les éléphants de mer ont été massivement chassés du début du XIX^{ème} siècle jusqu'au début des années 1960 lors des grandes expéditions phoquières et baleinières. Malgré l'arrêt de la chasse et la mise en place de mesures de protection, on observe un déclin généralisé des populations d'éléphant de mer lors de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle. Ainsi, sur l'île de Marion, la taille de la population a diminué de 87% entre 1951 et 2004 (McMahon et al. 2005)(Figure 8). L'hypothèse principale pour expliquer ce déclin est la diminution de la quantité et/ou de la qualité des ressources alimentaires disponibles qui serait due à des changements de l'environnement (Pistorius et al. 2011). Un programme scientifique de suivi de la population d'éléphants de mer a été mis en place en 1983 sur l'île de Marion (îles du Prince Edward, Afrique du Sud) pour étudier les mécanismes démographiques responsables du déclin de l'abondance de cette population.

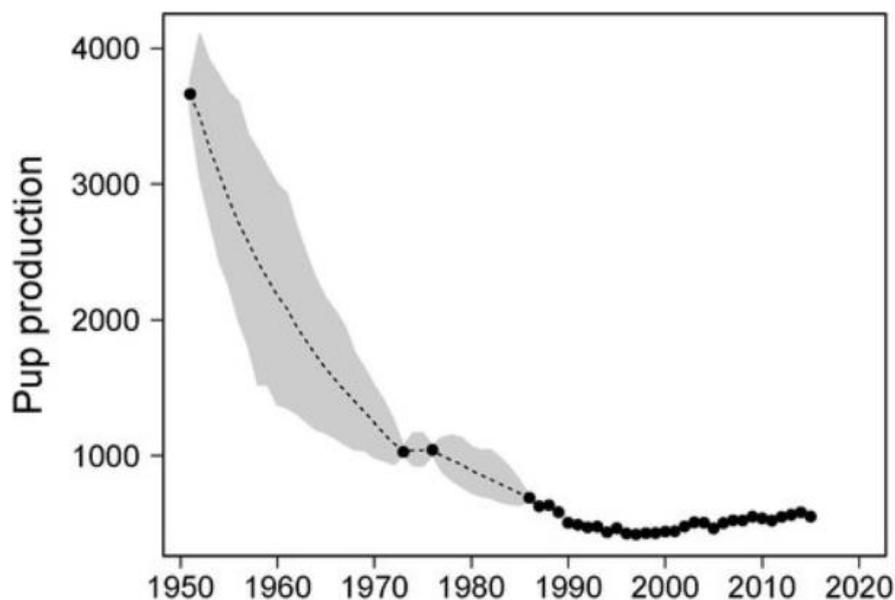


Figure 8. Nombre de jeunes éléphants de mer produits chaque année sur l'île de Marion. D'après : Marion Island Marine Mammal Programme (www.marionseals.com).

Objectif : prendre en compte l'hétérogénéité dans les trajectoires de vie

Des études précédentes ont mis en évidence que les femelles adultes constituent la composante limitante de la dynamique de population d'éléphant de mer de l'île de Marion (Pistorius et al. 2011). Chez les éléphants de mer, le système de reproduction en harem est caractérisé par une forte compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles. Seuls les mâles dominants pourront s'accoupler au cours de la période de reproduction. Pour les femelles, ce système de reproduction implique une reproduction continue tout au long de la vie adulte. Pourtant, une étude empirique a remis en cause ce dogme, et souligne la possibilité d'une stratégie de reproduction alternative chez les femelles, avec la possibilité d'une reproduction discontinue au cours de leur vie adulte. C'est-à-dire qu'elles peuvent rester en mer et ne pas mettre bas pendant une ou plusieurs saisons de reproduction (de Bruyn et al. 2011). Ces éléments interrogent sur les facteurs déterminant la décision de reproduction et sur les différences potentielles d'histoires de vie entre femelles. L'objectif de mes recherches a été i) de décrire l'hétérogénéité interindividuelle dans les trajectoires de vie des femelles et ii) d'étudier comment cette hétérogénéité affecte les compromis entre traits d'histoire de vie et la dynamique de cette population d'éléphants de mer.

L'étude de la dynamique des populations considère souvent que tous les individus d'une population se comportent (démographiquement) de façon identique, à un temps donné. Cette hypothèse repose sur des raisons méthodologiques évidentes de simplification de la réalité pour parvenir à décrire de grands patrons de fluctuations d'abondance par exemple. Des modèles structurés par âge ou par stade de vie prennent en compte une plus grande complexité de la structure des populations en autorisant des différences de survie ou de fécondité entre certains groupes d'individus. Les approches individuelles identifient quant à elles un grand nombre de facteurs intrinsèques et extrinsèques susceptibles d'affecter les performances individuelles et donc de générer de l'hétérogénéité entre les individus d'une même population (Gimenez et al. 2018). Au-delà de différences de performances transitoires imputables à des différences d'âge ou de ressources disponibles, il est également fait référence à des différences de performance persistant tout au long de la vie des individus. Ainsi, des individus de « bonne qualité » seraient caractérisés par de bonnes performances en terme d'acquisition de ressources alimentaires, de reproduction et de survie. Des individus de « faible qualité » auraient toujours des performances moindres, et ce d'autant plus que les conditions environnementales seraient défavorables. Ces différences de survie auraient pour conséquence une disparition plus rapide des individus de « faible qualité » dans la population. La proportion d'individus de « faible qualité » sera plus faible parmi les individus les plus âgés, entraînant un décalage progressif entre la survie âge-spécifique moyenne à l'échelle de la population et la survie âge-spécifique au sein de chaque classe de « qualité » (Gimenez et al. 2018). Ne pas prendre en compte cette hétérogénéité interindividuelle est donc susceptible de masquer les patrons démographiques longitudinaux (tel que le vieillissement, Nussey et al. 2008). Le concept de qualité individuelle peut néanmoins avoir des contours variables selon les auteurs et reste difficile à quantifier (Wilson and Nussey 2010, Gimenez et al. 2018). Ici, je considère la qualité individuelle comme un ensemble de caractéristiques, mesurables ou non, positivement corrélées à la fitness. Si les individus de « bonne qualité » auront toujours une fitness supérieure à la fitness des individus de « faible qualité », une telle dichotomie n'est ici utilisée qu'à titre illustratif pour représenter deux positions extrêmes le long d'un continuum de « qualité ».

La taille et la masse corporelle sont des traits phénotypiques très fortement reliés à la fitness et soumis à de fortes pressions de sélection (Stearns 1992). En particulier, la taille et la masse des jeunes au sevrage sont généralement corrélées à la survie des jeunes la première année, mais elles peuvent également avoir des conséquences à long terme (Lindström 1999). Les données récoltées sur l'île de Marion de 1986 à 2012 indiquent que la masse au sevrage des éléphants de mer femelles a variée de 57 à 176 kg (moyenne 114 ± 22 kg) et constitue donc une source d'hétérogénéité majeure entre les individus. Dans un contexte de dégradation des conditions environnementales susceptible de réduire

la masse des mères et de leurs jeunes, nous avons étudié l'influence de la masse au sevrage sur la survie et l'âge au recrutement (première reproduction) des femelles. Nous avons ensuite intégré ces réponses au niveau de la population pour estimer le gradient de sélection sur la masse au sevrage.

L'âge au recrutement est également un trait d'histoire de vie extrêmement sensible. La théorie des traits d'histoire de vie prédit un compromis pour l'allocation des ressources entre la reproduction en cours et la croissance, la survie et/ou la reproduction lors des saisons suivantes (Stearns 1992). Il est donc attendu que le coût de la reproduction, en terme de probabilité de survie et de reproduction ultérieure, diminue lorsque l'âge du recrutement augmente. Pourtant il semble que ces coûts puissent être masqués par des différences intrinsèques entre les individus, ce qui pourrait expliquer la corrélation positive au niveau de la population entre l'âge du recrutement et ces traits (Cam et al. 2002, Weladji et al. 2008, Fay et al. 2016). Il a été démontré que la décision de reproduction était fortement dépendante de la condition corporelle et de l'atteinte de certains seuils physiologiques particuliers (Weimerskirch 1992, Thorpe 1994, Martin and Festa-Bianchet 2011). L'atteinte de ces seuils garantirait que les individus aient accumulé suffisamment de réserves pour réussir la reproduction, sans augmenter le risque de mortalité. Ainsi, les individus de « bonne qualité » seraient en mesure d'atteindre ces seuils plus tôt et de se reproduire plus tôt que les individus de « faible qualité » (Aubry et al. 2011). Nous avons donc analysé la relation entre l'âge au recrutement et les probabilités de survie et de reproduction ultérieure pour savoir si l'âge au recrutement peut être considéré comme un bon descripteur de l'hétérogénéité phénotypique.

Il est très peu probable que la « qualité » individuelle soit définie par une seule et unique variable phénotypique. La notion de « qualité » fait référence à un état latent, non directement observable (Wilson and Nussey 2010). Cette hétérogénéité latente permet de prendre en compte l'hétérogénéité restante lorsque toutes les variables mesurables ont déjà été prises en compte. De par sa nature intégrative, cette source d'hétérogénéité peut expliquer une part majeure de la variabilité interindividuelle des paramètres de survie ou de reproduction (Aubry et al. 2011). Nous avons étudié comment l'hétérogénéité latente peut expliquer des différences entre individus dans le coût de la reproduction chez les femelles dans la population d'éléphants de mer de l'île de Marion. Le coût de la reproduction est ici décrit en terme de probabilité de survie post-reproduction et de probabilité de ne pas se reproduire, chez cette espèce où la reproduction des femelles est extrêmement contrainte par le système de harems.

Méthodes : modéliser différentes sources d'hétérogénéité

Cette étude repose sur l'analyse de données individuelles de capture-marquage-recapture collectées entre 1986 et 2016 sur l'île de Marion. Quasiment tous les jeunes nés sur l'île ont été marqués, ce qui représente à ce jour plus de 16 000 individus (Figure 9). La détection des individus marqués est imparfaite et les marques peuvent être perdues, ce qui constitue une violation d'une des hypothèses des modèles de capture-marquage-recapture (Lebreton et al. 1992). Nous avons construit un modèle multi-événement de capture-marquage-recapture (Pradel 2005) pour estimer les processus biologiques d'intérêt (probabilité de survie et de recrutement) tout en prenant en compte les processus d'observation (probabilité de perte de marque et de détection).

Un premier jeu de données constitué d'un sous-échantillon de 746 femelles marquées et pesées à la naissance, et de 6762 événements de recapture a été utilisé pour étudier l'influence de la masse au sevrage sur la dynamique de la population. La masse au sevrage est incorporée au modèle en tant que covariable individuelle. Un gradient de sélection décrit un changement en terme de fitness d'un changement proportionnel dans le trait phénotypique considéré (Kingsolver and Diamond 2011). Ici nous avons estimé le gradient de sélection sur la masse au sevrage, en utilisant le taux de croissance asymptotique de la population comme une mesure de fitness qui est intégrée sur tout le cycle de vie

(Caswell 2001, Altwegg et al. 2007, Gamelon et al. 2011). Le taux de croissance de la population est estimé à partir d'un modèle matriciel de cycle de vie structuré par stades de reproduction.

Un second jeu de données regroupant les histoires de vie de 6439 femelles a été utilisé pour étudier l'effet de l'âge au recrutement et de l'hétérogénéité latente sur le coût de la reproduction. L'hétérogénéité latente est modélisée par un modèle de mélange intégré dans un modèle de capture-marquage-recapture. Le modèle de mélange admet que la population est composée d'un nombre fini de classes d'individus (fixé ici à 2) partageant des caractéristiques démographiques communes. Chaque classe d'hétérogénéité correspond à des individus de « qualité » différente. Cette approche permet de comparer comment le coût de la reproduction s'exprime au niveau de la population dans son ensemble, et au sein de chaque classe (Hamel et al. 2016, Gimenez et al. 2018).



Figure 9. Un éléphant de mer identifié par une marque dans la nageoire caudale sur l'île de Marion. Photo : M. Nevoux.

Résultats et discussion

La masse au sevrage influence le recrutement

Bien que les différences de masse au sevrage ne se traduisent pas par des différences de survie entre les individus adultes, elles sont néanmoins responsables d'une part de l'hétérogénéité interindividuelle dans la fitness des femelles (Oosthuizen et al. 2018). La masse au sevrage est positivement corrélée à la survie des jeunes au cours de la première année. Cet effet est faible lors de la deuxième année et n'est plus détectable par la suite (Figure 10, gauche). Juste après le sevrage, les jeunes les plus gros

pourront passer plus de temps à chercher de la nourriture avant d'être limités en énergie que les individus les plus maigres. Ils font des plongées plus profonde et plus longues et sont avantagés en terme de régulation thermique (McMahon et al. 2000). Cependant, nous avons mis en évidence un effet de la masse au sevrage qui persiste jusqu'à l'âge de reproduction, sous la forme d'une corrélation positive très marquée avec le recrutement (Figure 10, droite). Les jeunes femelles qui ont une masse au sevrage élevée ont plus de chance de survivre et de recruter à un âge précoce. La pression de sélection sur la masse au sevrage semble agir plus fortement via le recrutement que la survie, comme cela a également été rapporté pour d'autres taxons (Kingsolver and Diamond 2011).

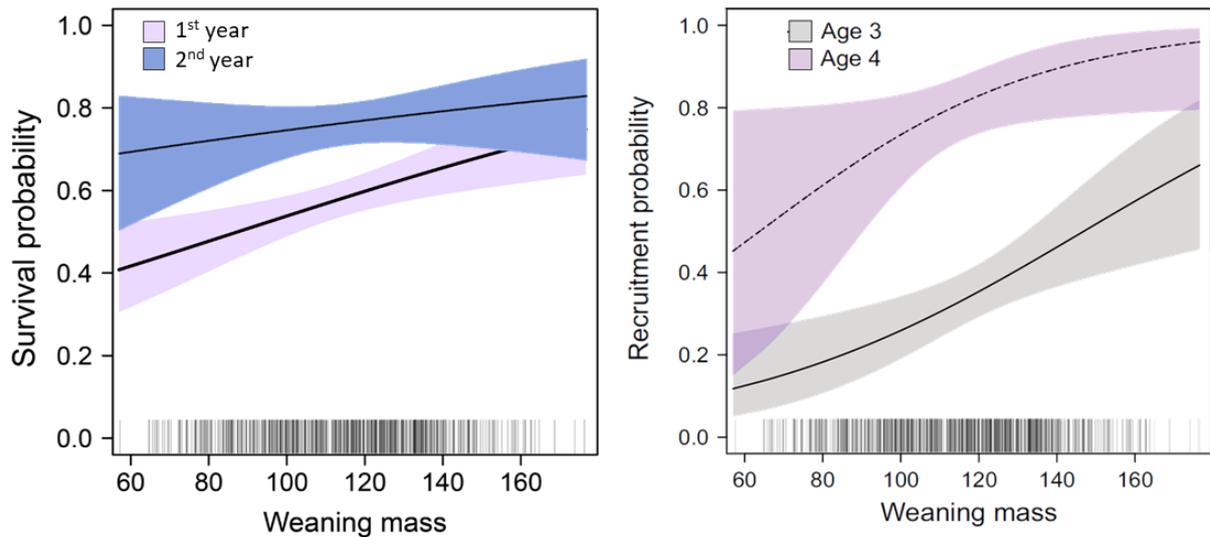


Figure 10. Relation entre la masse au sevrage et la probabilité de survie (gauche) et de recrutement (droite), par classe d'âge, chez les femelles dans la population d'éléphants de mer de l'île de Marion. La distribution observée de la masse au sevrage est indiquée au bas des figures. D'après Oosthuizen et al. (2018).

La distribution de la masse au sevrage des femelles qui ont recrutées dans la population est le résultat de la sélection à travers la probabilité de survie des jeunes (survie pré-reproduction) et de la probabilité de recrutement. Lorsque l'on compare la distribution (pré-sélection) de la masse de toutes les femelles au moment du sevrage avec la distribution (post-sélection) de la masse au sevrage des femelles qui ont recruté, on observe que les femelles qui ont recrutées étaient plus grosses que la moyenne des jeunes au sevrage (Figure 11). Ce patron est d'ailleurs plus marqué chez les femelles qui recrutement à 3 ans. Le déclenchement de la maturation est fortement dépendant de la taille et de la condition des femelles, qui doivent atteindre certains seuils physiologiques pour se reproduire (Sæther 1997, Gaillard et al. 2000). Les individus soumis à des conditions défavorables au cours de l'ontogénie pourraient théoriquement mettre en place des mécanismes de croissance compensatoire pour rattraper un tel retard. Cependant, il semble que les individus les plus frêles aient rarement de telles opportunités en milieu naturel, où les ressources sont généralement limitantes (Lummaa and Clutton-Brock 2002).

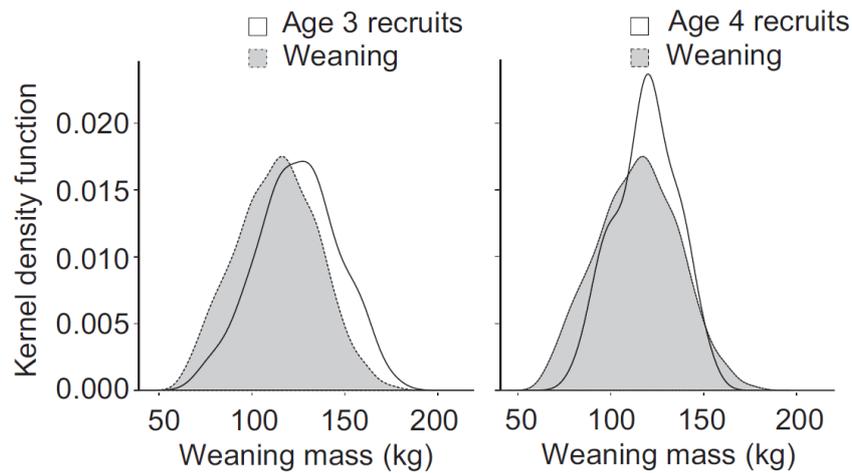


Figure 11. Distribution de la masse au sevrage avant et après sélection chez les femelles recrutant à 3 ans (gauche) et à 4 ans (droite) dans la population d'éléphants de mer de l'île de Marion. D'après Oosthuizen et al. (2018).

Lorsque l'on intègre ces réponses démographiques spécifiques à l'échelle du cycle de vie complet, le taux de croissance asymptotique de la population est beaucoup plus sensible aux changements de la survie adulte qu'à des changements de la survie des jeunes ou du recrutement. Ce patron est caractéristique des espèces itéropares longévives (Gaillard and Yoccoz 2003). La survie adulte n'étant pas directement corrélée à la masse au sevrage, le gradient de sélection sur ce trait phénotypique est par conséquent très faible dans notre population d'étude (Oosthuizen et al. 2018). La grande variabilité de la masse des jeunes influence les trajectoires d'histoire de vie des éléphants de mer mais influence peu la dynamique de la population en tant que telle. Cependant, cette hétérogénéité phénotypique entre les individus doit être analysée à la lumière des mécanismes démographiques qui relient le phénotype à la fitness des individus dans son ensemble.

L'âge de recrutement est un indicateur de la qualité individuelle

Nous venons de montrer que les femelles qui recrutent dans la population à un âge précoce sont principalement celles qui ont eu de bonnes conditions de croissance pendant leur développement. Des analyses complémentaires montrent que ces femelles ne semblent pas subir de coût de reproduction supérieurs à ceux des femelles recrutant à un âge plus tardif. Au contraire, les femelles se reproduisant tôt ont une meilleure survie et de meilleures performances de reproduction que celles qui recrutent tard (Figure 12 a et b), ce qui suggère que l'âge au recrutement peut être considéré comme un bon descripteur de la qualité individuelle dans notre population d'étude.

Les trajectoires de vie dépendent de la qualité latente des femelles

La prise en compte d'une source d'hétérogénéité latente améliore grandement le modèle, et permet de décomposer les trajectoires de vies des femelles entre deux classes d'individus ayant des trajectoires différentes de la trajectoire moyenne de la population (Figure 12). Nous avons estimé que 35% des femelles sont assignées à la classe d'hétérogénéité A qui se distingue par des faibles probabilités de survie et de reproduction après le recrutement. Les paramètres démographiques de cette classe sont caractéristiques d'individus de « faible qualité » et illustrent un coût associé à la première reproduction. A l'inverse, les femelles assignées à la classe B ont des fortes probabilités de survie et de reproduction après le recrutement, caractérisant des individus de « bonne qualité » qui ne semblent pas subir de coût de reproduction. En modélisant explicitement cette hétérogénéité latente dans les paramètres démographiques, nous avons mis en évidence que l'hétérogénéité

interindividuelle régit les compromis entre traits d'histoire de vie associés au recrutement chez les éléphants de mer (Oosthuizen et al. 2019).

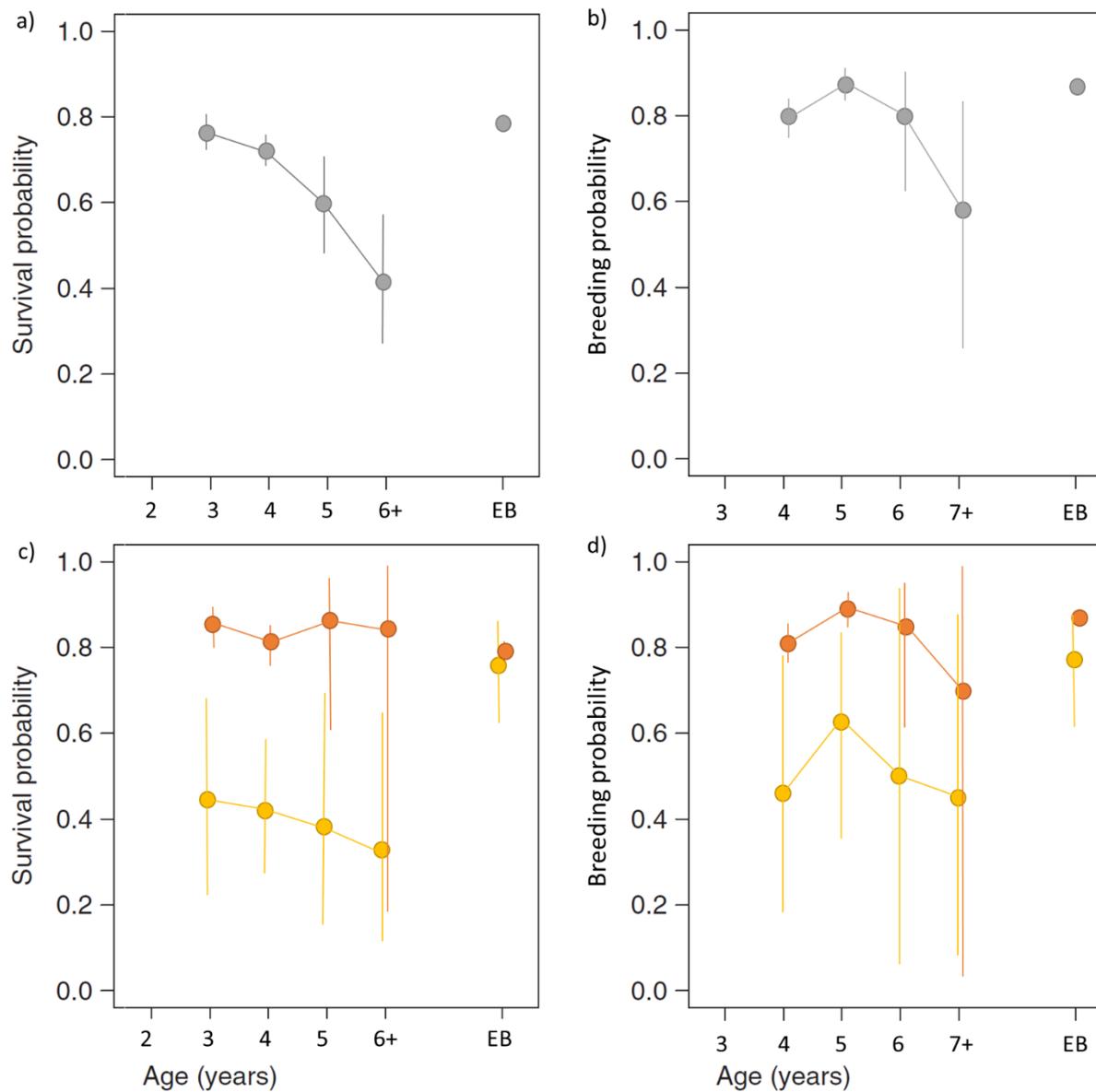


Figure 12. Comparaison des probabilités de survie et de reproduction moyennes au sein de la population (pas d'hétérogénéité interindividuelle, a et b) et des probabilités de survie et de reproduction estimées par un modèle de mélange comprenant deux classes d'hétérogénéité interindividuelle latentes (c et d) chez les femelles dans la population d'éléphants de mer de l'île de Marion. Probabilités de survie (a et c) et de reproduction (b et d) suivant le recrutement (estimations âge-spécifiques) et lors des occasions ultérieures chez les individus expérimentés (EB). La classe A est représentée en jaune, la classe B est représentée en orange. D'après Oosthuizen et al. (2019).

Perspectives

Ce projet de recherche m'a permis de mesurer l'importance de l'hétérogénéité interindividuelle dans la réponse démographique des populations à leur environnement. Cette hétérogénéité peut être à l'origine de trajectoires de vie très contrastées susceptibles de modifier rapidement la structure des populations, en terme d'âge et/ou de performances démographiques. Cependant, cette hétérogénéité

reste difficile à décrire de manière empirique. Cette part d'hétérogénéité latente qui est non observable, non quantifiable, complique l'identification des mécanismes écologiques sous-jacents. Si la modélisation offre de nombreux outils pertinents, cette observation m'incite également à améliorer la description de l'hétérogénéité phénotypique dans les suivis à long terme de populations. Il s'agira notamment de rechercher de nouvelles mesures pour mieux quantifier, et si possible réduire l'incertitude sur l'état réel des individus en milieu naturel (voir Partie 2, point 1).

Par ailleurs, cette étude illustre le rôle majeur de la croissance et de la masse (ou de la taille) dans les transitions entre les stades de vie (recrutement) et dans les performances démographiques (survie, reproduction). Contrairement aux oiseaux où la taille adulte est atteinte au cours de la première année, la taille adulte n'est atteinte qu'après le recrutement chez les mammifères. Ce temps de croissance long par rapport au cycle de vie génère une plus grande variabilité de la taille et un effet plus marqué sur les performances de reproduction. Et cette dépendance aux conditions de croissance est amplifiée chez l'éléphant de mer qui est un « capital breeder » extrême qui doit faire face à une période de jeûne total pendant l'élevage des jeunes. Ainsi, la masse de la mère va conditionner à la fois le succès reproducteur de la mère et la survie et le recrutement ultérieur du jeune. Chez les espèces ectothermes, la croissance peut être considérée comme continue tout au long de la vie, ce qui produit des différences de taille encore plus marquées entre les individus. Et ces différences sont susceptibles de s'accroître au cours de la vie, selon les stratégies de croissance adoptées. L'investissement dans la croissance devient donc un enjeu à part entière tout au long de la vie, qui rentre en compétition avec l'investissement dans la survie et la reproduction. Mon projet de recherche sur les salmonidés s'inspire de ce constat et vise à relier les trajectoires de vie du saumon atlantique avec les conditions de croissance (voir Partie 2, point 2) et à regarder la migration partielle chez la truite commune comme une stratégie de croissance alternative (voir Partie 2, point 3).

PARTIE 2

--- les années salmonidés ---

2013-2019

Introduction

Depuis mon recrutement à l'INRA au sein de l'UMR ESE en 2013, mon projet de recherche porte sur l'étude de la dynamique de population des salmonidés migrateurs face aux changements de l'environnement, avec un regard vers la gestion. Une collaboration étroite avec mes collègues de l'équipe CREA m'a permis d'acquérir rapidement les principaux éléments de la biologie et de l'écologie des salmonidés, me permettant de poser les bases de mon projet de recherche tout en adaptant mes outils statistiques en fonction des particularités du cycle de vie des salmonidés. J'ai aussi progressivement pris en main les données récoltées dans le cadre de l'Observatoire de Recherche en Environnement sur les Poissons Diadromes dans les Fleuves Côtiers (ORE DiaPFC) dont l'objectif est d'étudier l'évolution des populations de poissons grands migrateurs sous l'effet des changements environnementaux qui affectent ces cours d'eau. Cet observatoire supporte notamment le suivi à long terme de plusieurs populations de salmonidés migrateurs en France, dont les populations de l'Oir (Manche) et du Scorff (Morbihan). Mon projet c'est notamment développé à travers deux programmes européens INTERREG auxquels j'ai étroitement contribué en tant que co-leader de work-packages (MORFISH 2013-2015 et SAMARCH 2017-2021) et que co-leader d'un consortium de 10 partenaires académiques et gestionnaires français et anglais (SAMARCH). Les résultats présentés ci-dessous reposent en partie sur le travail de deux étudiants de Master 1, de quatre étudiants de Master 2, de trois doctorants et de trois post-doctorants que j'ai co-encadrés.

Le saumon atlantique (*Salmo salar*) et la truite de mer (la forme migratrice anadrome de la truite commune *Salmo trutta*) sont deux espèces de salmonidés ayant des écologies proches et vivant en sympatrie dans les petits fleuves côtiers de Bretagne et Normandie, et largement distribués à l'échelle de l'Atlantique nord, du Portugal à la Norvège. Ces poissons migrateurs anadromes ont un cycle de vie partagé entre l'eau douce (reproduction et croissance des juvéniles) et la mer (croissance et maturation). La migration offre une opportunité de croissance forte, bénéfique pour la fécondité qui est dépendante de la taille, au prix d'un risque de mortalité fort en mer. Saumons et truites ont des stratégies de migration et de reproduction différentes, ce qui génère des histoires de vie contrastées entre les deux espèces (Figure 13). La migration est obligatoire chez les femelles saumons, qui migrent vers des zones de grossissement lointaines (Féroés, Groenland). Elle est facultative chez les mâles qui peuvent se reproduire sans avoir effectué de séjour en mer. Les saumons anadromes sont majoritairement semelpares, peu d'individus survivent à la reproduction. Chez la truite, la migration est facultative, ce qui génère une grande diversité d'histoires de vie et de tailles. Les truites résidentes qui passent leur vie en rivière sont de petite taille. Certaines truites peuvent migrer quelques semaines en estuaire, alors que les truites de mer (migrantes), qui passent plusieurs mois dans les eaux côtières, atteignent vite de grandes tailles. Cette espèce étant itéropare, des adultes de même taille peuvent avoir des histoires de vie très différentes (ex : jeune truite de mer, ou truite résidente âgée).

Ces espèces ont subi un fort déclin depuis le début du XXe siècle à l'échelle de l'Atlantique nord, et les moratoires de pêche imposés dans les années 1990 n'ont pas permis de rétablir les abondances passées de saumon. De telles modifications de l'abondance et de la structure des populations, qu'elles soient d'origine plastique ou génotypique, interrogent sur la capacité des salmonidés à faire face aux changements en cours, et soulèvent des enjeux de conservation et de gestion de ces espèces exploitées.

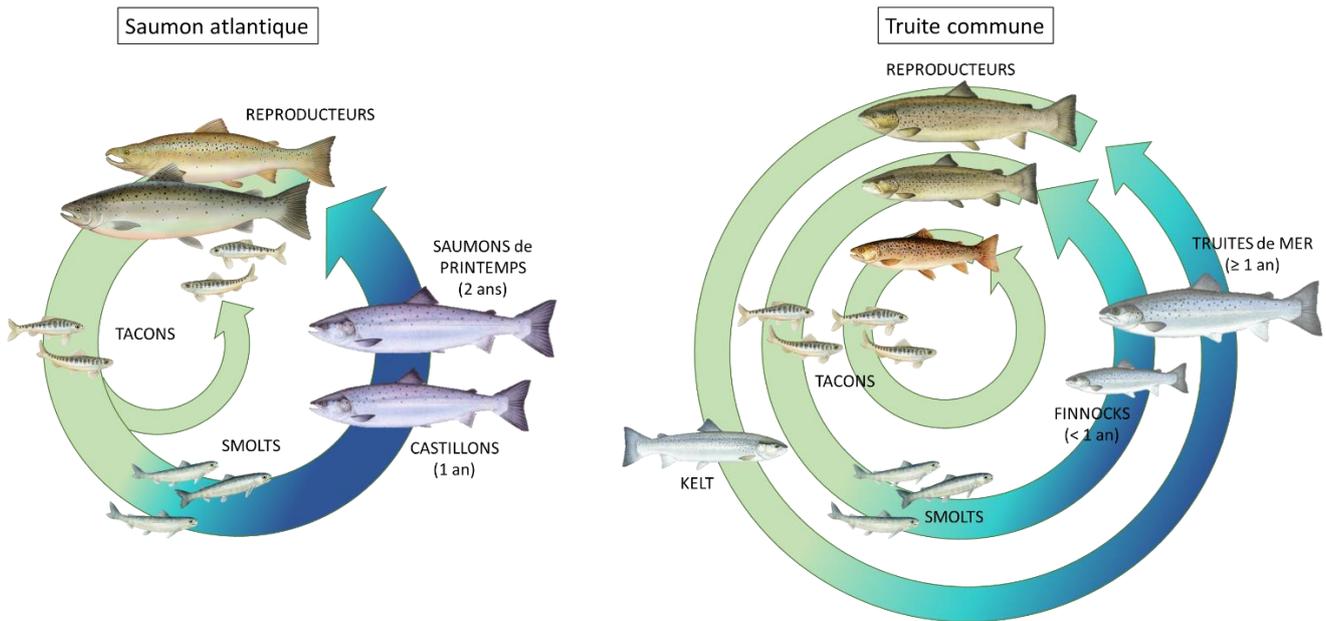


Figure 13. Comparaison des cycles de vie du saumon atlantique et de la truite commune. En vert : phase de croissance et de reproduction en eau douce, en turquoise : phases de migration et en bleu marine : phase de croissance et de maturation en mer.

Les populations sont des ensembles hétérogènes d'individus, caractérisés par des histoires de vie différentes et des réponses contrastées aux changements de l'environnement. Au cours de mes travaux antérieurs, j'ai acquis la conviction que cette hétérogénéité interindividuelle, générée par différents compromis évolutifs entre traits d'histoire de vie, devait être décrite et prise en compte pour comprendre la dynamique des populations de salmonidés dans un environnement changeant. Cependant, tous ces effets n'auront pas nécessairement la même importance ni les mêmes conséquences sur la dynamique et la résilience des populations. J'ai donc entrepris de relier les approches individuelles et populationnelles afin de comprendre la réponse des populations à différentes perturbations de leur environnement. J'ai appliqué cette approche à différentes échelles spatiales et temporelles pour répondre à des enjeux de connaissance et de gestion différents chez la truite de mer et le saumon atlantique. De par leurs similitudes et leurs différences, le saumon et la truite sont donc pour moi deux modèles d'étude complémentaires et intéressants à comparer.

Mon projet s'est structuré autour de trois axes de recherche, que je vais détailler dans cette partie :

- 1 : **Réduire l'incertitude sur les observations empiriques**, pour améliorer la description de l'hétérogénéité interindividuelle,
- 2 : **Mettre la croissance au cœur du cycle de vie du saumon**, pour mieux comprendre les contraintes sur les principales transitions démographiques,
- 3 : **Reconnaitre la migration partielle chez la truite commune**, pour mieux prendre en compte la diversité du cycle de vie.

1. Réduire l'incertitude sur les observations empiriques

Les programmes de suivis à long terme des populations en milieu naturel présentent un grand intérêt pour l'écologie et la gestion (Clutton-Brock and Sheldon 2010). Cependant, les modèles de dynamique de population et d'évaluation de stocks ne seront jamais meilleurs que les données utilisées pour les paramétrer. Ceci tient en partie au fait que les données collectées sur le terrain sont des observations imparfaites de l'état réel des individus (Genovart et al. 2012). Réduire l'incertitude sur les données empiriques, par la modélisation ou le raffinement des méthodes d'observations, est nécessaire pour améliorer notre compréhension des processus écologiques.

Estimer l'abondance

Connaître l'abondance est peut-être la première question qui vient en tête lorsque l'on évoque l'état d'une espèce ou d'une population. Le statut de conservation d'une espèce ou d'une population repose pour tout ou partie sur la tendance temporelle de l'abondance, comme par exemple le classement sur la liste rouge des espèces menacées de l'UICN. Les gestionnaires demandent à connaître l'abondance et sa tendance temporelle pour ajuster les prélèvements d'individus et proposer des actions de gestion adaptées, ils souhaitent également prédire l'abondance future pour prioriser les actions à mettre en œuvre. Estimer l'abondance est également une préoccupation des scientifiques. Notamment, l'étude de la dynamique des populations vise à identifier des mécanismes écologiques et démographiques responsables de changements dans la structure et le nombre d'individus composant les populations.

Prédire l'effet de la gestion sur l'abondance de saumons

La Sélune, un des quatre cours d'eau de la baie du Mont Saint Michel, est caractérisée par la présence de deux grands barrages dont l'arasement vient de débuter en 2019. Elle est fréquentée par une communauté de poissons diadromes (saumon, truite de mer, anguille, lamproies et aloses) sur un linéaire réduit de son cours principal (14 km) en raison de la présence de ces deux grands barrages. L'arasement des barrages devrait permettre à toutes ces espèces de coloniser les parties amonts de la Sélune. En particulier, les gestionnaires s'interrogent sur l'abondance future – potentielle – de la population de saumons sur la Sélune, notamment pour des raisons halieutiques. Il est important dans ce contexte de pouvoir prédire avec précision (i) les surfaces d'habitats favorables au saumon après retrait des barrages et (ii) évaluer la production en smolts de toutes ces zones et le gain de saumon adultes potentiellement disponibles pour la pêche. Comme en rivière l'habitat détermine la capacité d'accueil en juvéniles, l'abondance de saumon est généralement estimée à partir d'une description fine des habitats par une prospection à pied de la rivière (Bardonnat and Baglinière 2000). Cependant, cette approche n'est ni adaptée pour des études à large échelle, ni applicable sur des secteurs où le lit de la rivière n'est pas accessible, comme c'est le cas pour un lac de barrage. En se reposant sur les relations entre la pente, l'hydrologie et la structure du lit de la rivière, nous avons construit un modèle simple pour estimer la surface potentielle d'habitat favorable pour les juvéniles saumons (Figure 14). Nos estimations suggèrent que l'arasement des barrages de la Sélune pourrait multiplier par trois la surface d'habitat favorable et produire de 400 à 2400 saumons adultes supplémentaires, selon les conditions de survie en mer (Forget et al. 2018). Plus généralement, ce modèle pourrait constituer un outil simple et pertinent pour les gestionnaires.

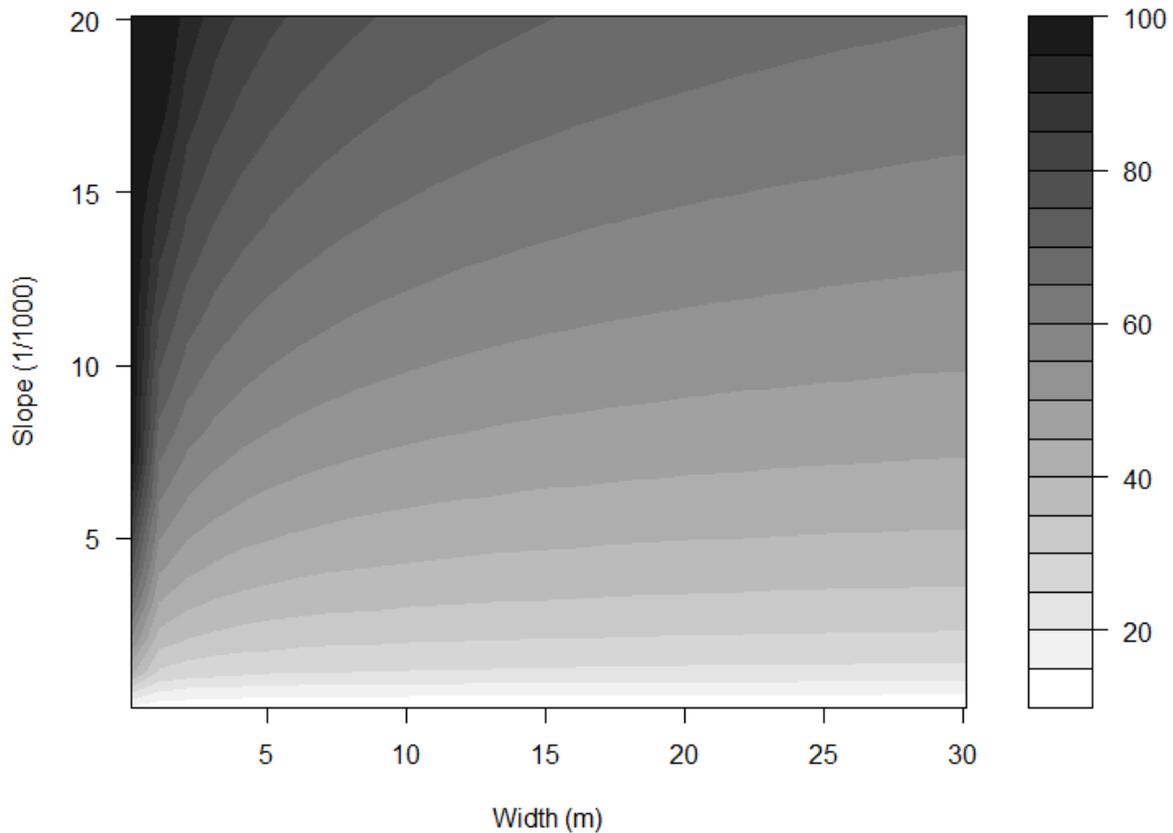


Figure 14. Estimation du pourcentage d'habitat favorable pour les juvéniles de saumon en fonction de la pente et de la largeur de la rivière. Les habitats les plus favorables sont les zones de radiers et de rapides, caractérisés par une forte pente et une faible largeur. D'après Forget et al. (2018).

Coupler observation et modélisation pour estimer l'abondance

A travers la France, une cinquantaine de stations de comptage des poissons migrateurs amphihalins (STACOMI) ont été mises en place pour obtenir des informations sur les flux de poissons migrateurs. Ces stations, bien que très informatives, ne permettent souvent d'obtenir qu'une observation partielle des flux de poissons (couverture du dispositif d'observation inférieure à la largeur/hauteur du cours d'eau, présence d'un bras de contournement ou d'un bief, efficacité du dispositif dépendante du débit ou de la turbidité). Les effectifs dénombrés sont donc inférieurs aux différents des flux réels de poissons donc l'interprétation et la comparaison spatio-temporelle des données issues de ces stations de comptage est délicate. Par ailleurs, le contexte national de gestion des poissons migrateurs, défini par la Stratégie nationale de gestion des poissons migrateurs amphihalins (STRANAPOMI), impose aux gestionnaires d'améliorer le suivi des populations et des captures. Pour répondre à ces limitations, nous avons proposé des outils pour estimer l'efficacité de détection des systèmes d'observation en place et l'abondance des poissons (flux migrants). Une approche reposant sur le couplage de deux systèmes d'observation indépendants a été développée par Clarisse Boulenger, que j'ai co-encadrée pendant son post-doctorat sur le projet TOOLBOX (2016-2018, financement AFB). Nous proposons une solution technologique (caméra acoustique) à déployer lors d'expérimentations temporaires sur les stations de comptage, en complément des méthodes d'observation en place. Suite à une période de couplage de quelques mois des deux systèmes d'observation, les données issues des deux dispositifs de comptage sont couplées et utilisées dans un modèle hiérarchique bayésien pour estimer le flux de migration et la probabilité de détection du dispositif existant et de la caméra acoustique. Après une phase de travail sur des données simulées, l'approche et sa transférabilité ont été validées par des tests menés sur la Touques (Normandie) pour le suivi de la migration des anguilles argentées, et sur la

Sélune (Normandie) pour le suivi de la migration des saumons atlantique. Une formation sur l'utilisation de la boîte à outils a été proposée aux gestionnaires, et un article scientifique est en cours de rédaction.

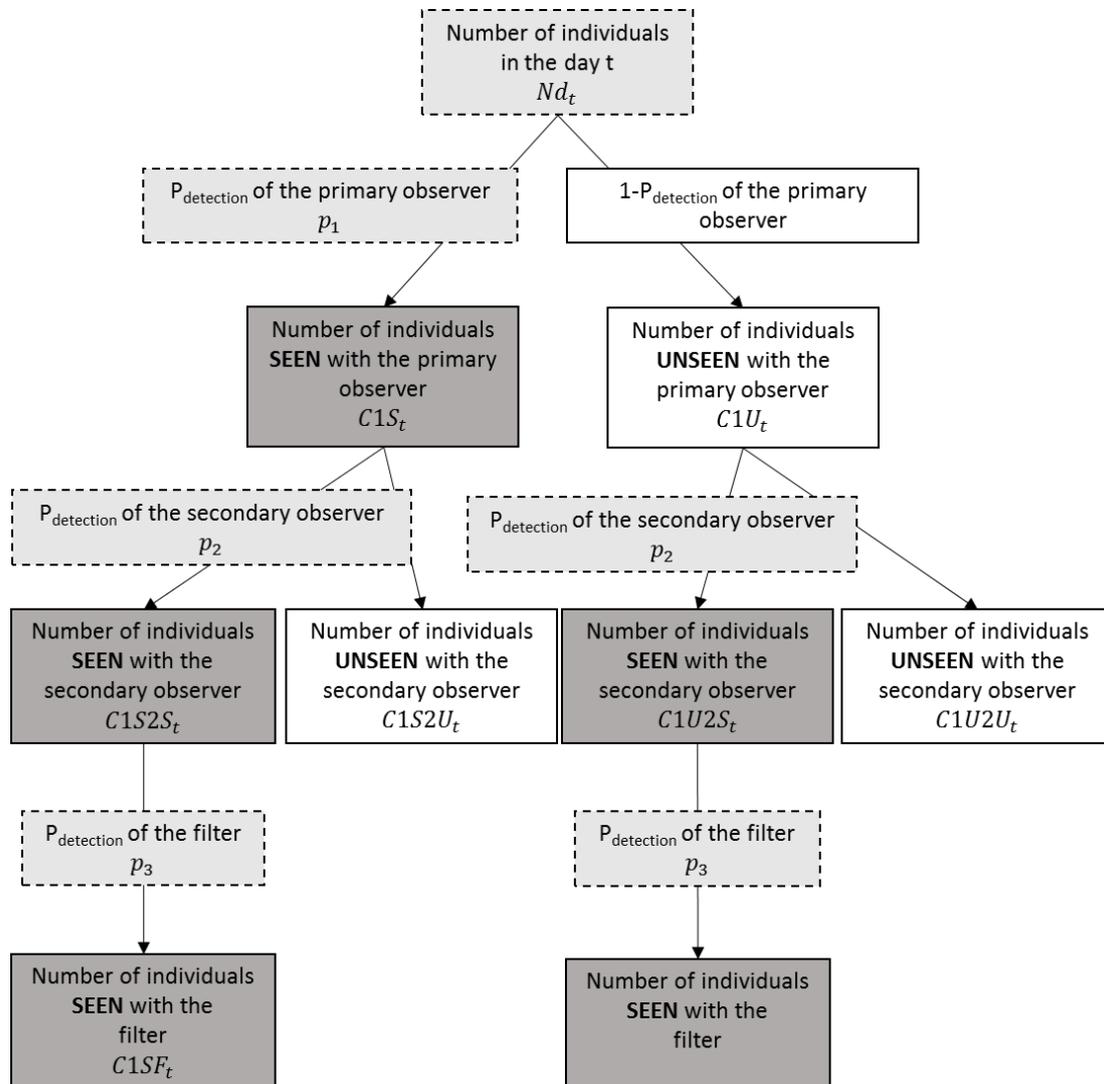


Figure 15. Diagramme représentant la structure du modèle hiérarchique bayésien d'estimation d'abondance à partir du couplage de deux systèmes d'observation indépendants. Les boîtes grises foncées représentent les données, les boîtes grises claires représentent les paramètres d'intérêt qui sont estimés par le modèle. D'après Boulenger et al. (en préparation).

Automatiser l'analyse de données

Les sonars multi-faisceaux à très haute fréquence, ou caméras acoustiques, permettent d'obtenir des images de poissons sur lesquelles des caractéristiques morphologiques et comportementales peuvent être extraites, même en eau turbide (Figure 16). Ces techniques d'imagerie optique innovantes sont actuellement utilisées ponctuellement par les chercheurs et les gestionnaires pour compter les poissons migrateurs. Elles produisent une très grande quantité d'images et requièrent à ce jour un dépouillement manuel fastidieux et coûteux, limitant fortement le développement et les applications de cette technologie pourtant prometteuse. Pour aller plus loin et contourner ces verrous, nous avons le projet d'appliquer les techniques d'apprentissages supervisés (deep learning, réseaux de neurones profonds) pour obtenir une classification automatique des objets enregistrés. Il s'agira dans un premier

temps de discriminer les objets qui sont des poissons des objets qui ne sont pas des poissons. Dans un second temps, nous rechercherons à identifier les espèces de poissons en fonction de critères morphologiques (taille, forme...) et comportementaux (direction, ondulation, vitesse de passage...). Ce projet CNN ARIS (2019-2020, financement AFB) fait l'objet du post-doctorat de Guglielmo Fernandez Garcia et est mené en collaboration avec François Martignac (INRA, UMR ESE) et Thomas Corpetti (CNRS, UMR LETG), spécialiste du traitement informatique et mathématique d'images. Nous comptons beaucoup sur ce projet pour étendre temporellement et spatialement notre champ d'investigation.

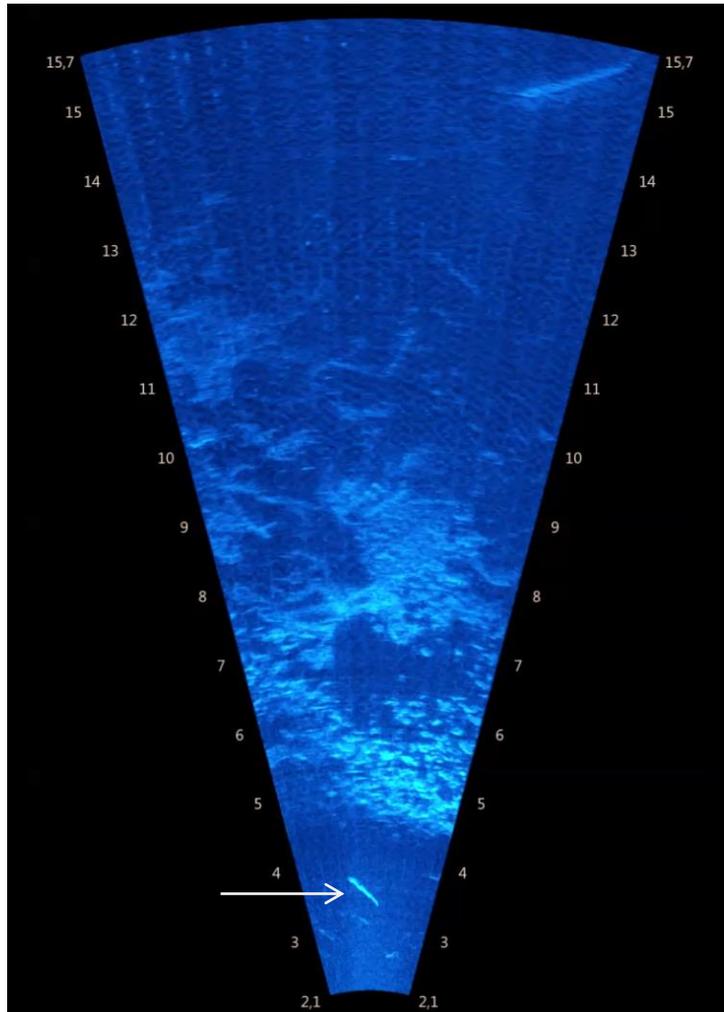


Figure 16. Image enregistrée par une caméra acoustique ARIS sur la Sélune à Ducey. La flèche indique la position d'un saumon atlantique. Les formes figurant sur le reste de l'image sont les échos renvoyés par le fond de la rivière. Les chiffres indiquent la distance (en mètre) à la caméra.

Décrire les phénotypes

Les salmonidés sont caractérisés par une grande diversité d'histoires de vies, mais leur étude est souvent limitée par l'observation imparfaite de l'état réel d'un individu dans la nature. Malgré la qualité des suivis à long terme des salmonidés sur les rivières index de l'Oir et du Scorff (ORE DiaPFC), certains traits d'histoire de vie demeurent difficiles à quantifier, tels que le sexe, le stade de maturation et la fécondité. Néanmoins, il s'agit de paramètres démographiques essentiels qui ont des implications directes sur la gestion. En effet, le modèle actuel d'estimation de quotas de pêche pour les amateurs en rivière pour la Bretagne et la Normandie repose sur des estimations de fécondité et de sexe ratio

qui n'ont pas été mises à jour depuis 1996. Pourtant nos études ont mis en évidence de grandes variations dans les principaux traits d'histoire de vie depuis les 30 dernières années. Ce constat m'a donc amené à rechercher de nouvelles approches pour améliorer la connaissance et la compréhension de ces traits sur nos sites d'étude.

Estimer la taille des poissons sans les capturer

Comme mentionné précédemment, les caméras acoustiques sont de plus en plus utilisées pour l'étude des communautés de poissons en rivière et en lacs. Ces approches permettent un suivi in-situ sans avoir recours à la capture des poissons. Elles constituent à ce jour le seul moyen de pénétrer la colonne d'eau sur de longues distances, même lorsque la turbidité est élevée. Elles offrent une visualisation précise de la morphologie des poissons et permettent une mesure de la taille des poissons directement sur les images. A ce jour, les images enregistrées dans le cadre de suivis scientifiques sont entièrement traitées à la main pour mesurer, identifier et compter les poissons. En particulier, la mesure de la longueur des poissons constitue un paramètre extrêmement important pour l'identification des espèces et pour renseigner la structure de taille et/ou d'âge des populations étudiées. Il existe une corrélation forte entre la longueur réelle des poissons et la longueur des poissons estimée à partir des images des caméras acoustiques (Burwen et al. 2010). Cependant, peu d'études se sont intéressées à la précision de la mesure et aux variables susceptibles d'affecter cette précision. Nous avons abordé cette question dans le cadre d'un travail mené au cours de la thèse de François Martignac (UMR ESE). Nous avons mis en évidence une forte variabilité de la mesure de la longueur sur les images acoustiques pour un même individu, ainsi qu'un effet opérateur (Daroux et al. 2019). L'expérience permet à l'opérateur d'améliorer la sélection des images et de réduire la variabilité de la mesure. Pour réduire l'incertitude de la mesure, nous recommandons d'effectuer des mesures répétées pour un même individu. Ainsi, 3 à 5 mesures par poisson semble être un bon compromis entre la précision de la mesure (+/- 3.1 cm en moyenne pour des poissons mesurant entre 51.0 et 67.3 cm) et le temps de traitement. Ce travail méthodologique souligne l'importance de la standardisation des protocoles d'acquisition et de traitement des données, et met en lumière la difficulté d'appropriation de tout nouvel outil. La quantification de ces limites nous permet de proposer des recommandations à destination des chercheurs et des gestionnaires utilisant cette technologie innovante.

Retracer la croissance passée des poissons

Etant donnée l'extrême difficulté d'échantillonner des salmonidés en mer, tout suivi individuel est quasiment impossible pendant la phase marine, ce qui explique le manque flagrant de connaissance sur cette phase du cycle de vie. L'examen des structures calcifiées, qui sont des marqueurs naturels enregistrant l'histoire de croissance des individus, constitue une approche alternative pour étudier la vie en mer des salmonidés. Les analyses de rétro-calcul permettent potentiellement d'estimer la taille qu'avait un individu à n'importe quel âge, même lorsqu'aucune observation antérieure directe n'est disponible (Francis 1990). Les os, les otolithes et les écailles de poissons peuvent être utilisées pour l'étude de la croissance. Si l'analyse des écailles semble être la méthode la moins précise, les écailles ont l'avantage de pouvoir être collectées facilement sans nécessiter la mise à mort du poisson. D'ailleurs, des écailles de salmonidés ont été collectées en routine sur un grand nombre de rivières en France et à l'étranger, et la ré-analyse de ces collections est actuellement en cours dans plusieurs équipes de recherche. Au cours de son stage de master 1, Violette Sylve (2019) a sélectionné dans la littérature et appliqué différents modèles de rétro-calcul de la taille à partir des écailles de saumon atlantique prélevées sur le Sorff. Un petit échantillon de poissons marqués (identification individuelle par pit tag) dont les écailles et la taille ont été relevées à la fois au stade smolt (lors de la migration vers la mer) et au stade adulte (lors du retour en rivière) a permis de discuter la robustesse des différents modèles et de proposer des recommandations pour améliorer les estimations. Ces étapes de validation ont notamment recommandé l'utilisation de modèles utilisant une interception biologique pour le rétro-calcul des longueurs de smolts. Cette approche va permettre d'améliorer

notre connaissance des conditions de croissance en mer au cours des 30 dernières années et faciliter la prise en compte explicite de la croissance dans l'étude de la dynamique des populations de saumon.

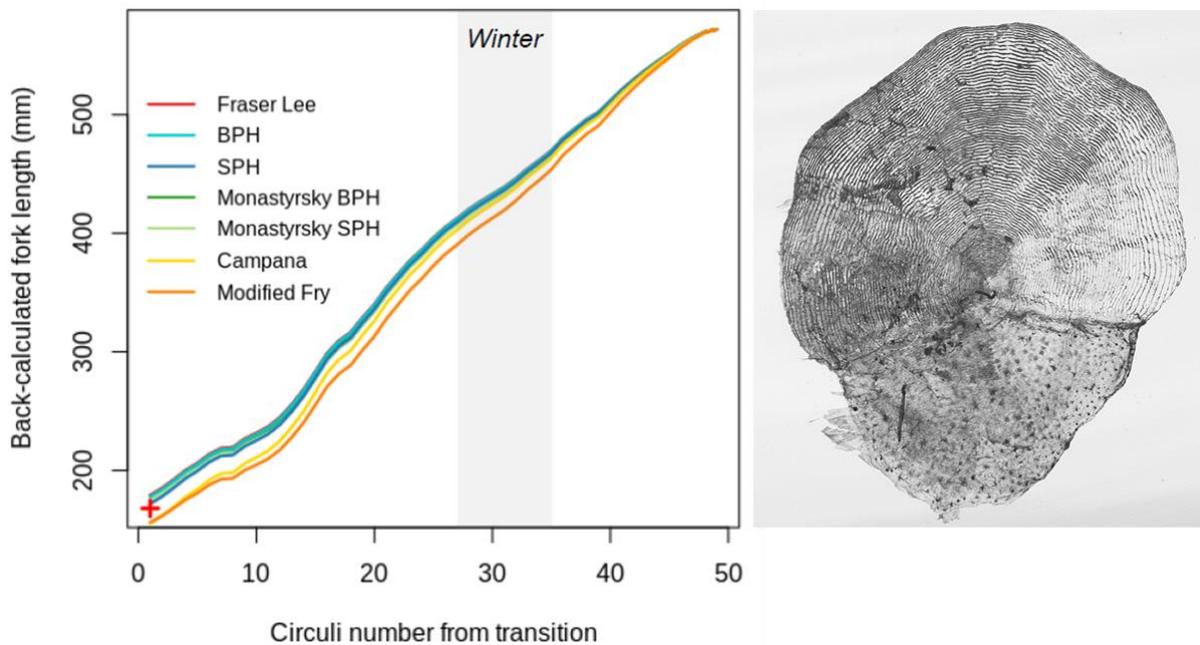


Figure 17. Taille estimée d'un poisson marqué lors de son séjour en mer pour chaque circuli de l'écaille, depuis le départ en mer jusqu'à sa capture lors du retour en rivière. Les estimations produites par les différents modèles sont présentées. La croix rouge indique la taille de ce poisson telle que mesurée lors de sa capture au stade smolt. A droite : photo d'une écaille de saumon ayant passé deux hivers en mer capturé sur la Sélune.

Sexer les salmonidés

On observe chez les salmonidés des trajectoires d'histoire de vie très contrastées entre les mâles et les femelles. Par exemple, dans nos populations 80% des saumons ayant passé deux années en mer sont des femelles. Pourtant le dimorphisme sexuel n'est observable seulement pendant quelques mois à l'approche de la reproduction. Une question est de savoir si le sexe des saumons pouvait être estimé à partir de caractères sexuels secondaires (longueur mâchoire vs longueur fourche). Cela a été tenté lors du stage de Master 1 de Florent Rabault (2016), que j'ai dirigé en collaboration avec Frédéric Marchand (U3E) à partir de l'analyse des données biométriques collectées sur les saumons adultes du Scorff. Il en ressort que ces données biométriques ne permettent pas de discriminer les mâles et les femelles adultes revenant en rivière avant le mois d'août. L'analyse a été étendue aux autres rivières de l'ORE DiaPFC (Nivelle et Bresle) et confirme cette limitation. Sur le Scorff, nous avons identifié une augmentation de la proportion de femelles depuis 1994 parmi les poissons capturés à l'automne. Ce résultat interroge sur une modification réelle du sexe ratio ou un changement dans les périodes de migration des mâles et des femelles. D'autres approches seront donc nécessaires pour obtenir des estimations fiables et complètes du sexe ratio chez les salmonidés. Par exemple, des tests préliminaires menés sur le Scorff et la Tornionjoki (Finlande) ont montré que l'examen échographique permet de sexer de manière fiable les saumons adultes dès le mois de juin, avant que les caractères sexuels secondaires ne se développent.

En parallèle, nous avons également considéré une approche de biologie moléculaire pour déterminer le sexe des saumons et des truites, basée sur la recherche d'un marqueur génétique du sexe à partir d'un échantillon de nageoire ou d'écaille. Cette approche permet d'analyser à la fois des tissus contemporains et des tissus anciens et s'applique à tous les stades du cycle de vie. Elle est actuellement

mise en œuvre pour sexer 10 000 à 15 000 salmonidés échantillonnés entre 1980 et 2018 sur trois rivières françaises et sur deux rivières anglaises dans le cadre du projet SAMARCH (2017-2021, financement UE INTERREG). Ce projet nous apportera une meilleure description de la structure des sexes de nos populations d'études et nous offrira la possibilité de comparer explicitement les réponses des mâles et des femelles aux contraintes de l'environnement.

Quantifier la fécondité des femelles

La fécondité est habituellement estimée en fonction de la taille de la femelle, à partir de relations empiriques établies entre le nombre d'ovules et la longueur du poisson (la ponte est alors sacrifiée). Ces relations sont variables entre années et entre rivières mais peu de données sont disponibles pour quantifier ces variations. En particulier, la diminution progressive de la taille des saumons adultes au cours des 30 dernières années (Bal et al. 2017) interroge : la fécondité a-t-elle diminué proportionnellement à la taille ? Ou les femelles parviendraient-elles à compenser cette diminution de taille par un investissement gonadique supérieur afin de maintenir une fécondité stable ? Je pense que l'échographie peut offrir une solution quantitative fiable grâce à un protocole d'acquisition de données calibré au laboratoire. Pour ce projet, j'ai fait appel aux compétences en analyse d'image de Guylène Collewet (UR OPAALE, IRSTEA), pour monter le projet FishEgg (2017-2018, financement AFB-IRSTEA). Ce projet a pour but de développer un protocole d'estimation de la fécondité des salmonidés (volume de la gonade, taille et nombre des ovules) en routine sur le terrain à partir de techniques d'imagerie médicale (échographie, Figure 18). Pour cela, nous avons comparé le volume de gonades estimé à partir d'une reconstitution 3D d'images IRM et estimé à partir d'images échographiques sous différents protocoles d'acquisition (nombre et position des images). Un article scientifique est en cours de rédaction.

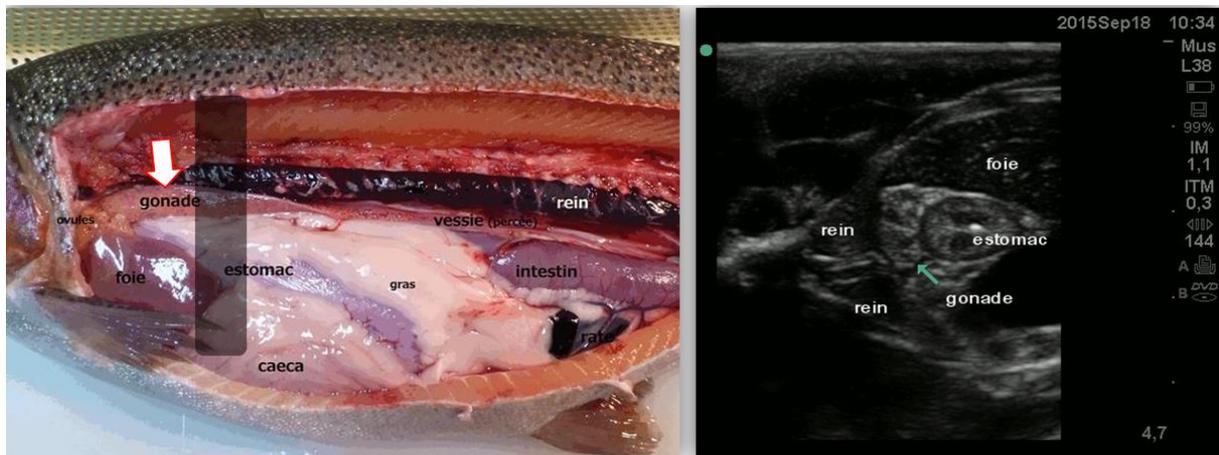


Figure 18. Visualisation des organes internes chez la truite arc en ciel : dissection (gauche) et échographie (droite). Le rectangle gris représente la position de l'échographie (coupe transversale) par rapport au poisson.

Quantifier la maturation précoce chez les tacons

Chez le saumon atlantique, certains jeunes mâles peuvent maturer en rivière et se reproduire avec les femelles anadromes. La distribution de cette stratégie de reproduction alternative est très variable dans le temps, dans l'espace, et en fonction de l'âge (Baglinière and Maisse 1985, Myers et al. 1986). Pourtant, il existe très peu d'études empiriques proposant une quantification précise de la maturation précoce et ce phénotype est très rarement pris en compte dans les modèles de dynamique de populations de saumons. Sur le terrain, la maturation précoce est traditionnellement recherchée en pressant légèrement les flancs des tacons pour voir s'il y a production de laitance (sperme). Cependant,

tous les mâles précoces ne produisent pas de laitance au moment de la capture (stade de maturation insuffisant). C'est ainsi que sur le terrain, à partir de l'aspect général du poisson, les opérateurs suspectent parfois la maturation chez des tacons ne produisant pas de laitance. Mais les chercheurs sont généralement peu enclins à utiliser cette expertise dans leurs analyses par peur d'erreurs de diagnostic et de biais entre opérateurs. Face à la nécessité de réduire l'incertitude des données empiriques, l'évolution récente des techniques d'imagerie médicale offre de nouvelles possibilités d'évaluer la maturation précoce chez les tacons. Ainsi, j'ai mené une étude comparant l'examen phénotypique traditionnel (externe) et l'examen échographique (interne) de 850 tacons échantillonnés sur l'Oir (Nevoux et al. 2019b). Un opérateur entraîné conduit l'examen échographique pour évaluer la maturation en 5 secondes (Figure 19). Nous avons montré une très grande variabilité interannuelle dans la proportion de mâles matures produisant de la laitance au moment de la capture, alors que les dates de captures étaient identiques. Ce résultat illustre la difficulté d'obtenir une quantification précise et comparable de la maturation précoce avec l'approche phénotypique. L'échographie offre une approche alternative plus objective qui devrait pouvoir être facilement transférable sur d'autres rivières.



Figure 19. Évaluation de la maturité précoce chez les tacons de l'Oir, à partir du phénotypique (colonne de gauche) et à partir d'images échographiques (colonne de droite) : a) tacon immature, b) tacon mature ne produisant pas de laitance (mâle précoce), et c) tacon mature produisant de la laitance (mâle précoce). Sur les images échographiques, la tête du poisson est à gauche mais non visible, le flanc gauche est localisé vers le bas de l'image et le flanc droit vers le haut. Les gonades sont identifiées par la lettre « G ». D'après Nevoux et al. (2019b).

2. Mettre la croissance au cœur du cycle de vie du saumon

Le déclin du saumon atlantique est attribué à l'impact combiné des activités humaines en eau douce (construction de barrages, dégradation de la qualité de l'eau et des habitats, espèces invasives...) et en mer (pêche excessive sur les zones de grossissement). A cela s'ajoute l'influence du changement climatique qui se traduit par une augmentation de la température et une perturbation des débits des cours d'eau et qui serait à l'origine d'une modification profonde de la composition des communautés planctoniques dans l'Atlantique nord (Beaugrand and Reid 2003, Mills et al. 2013). Mais les causes de mortalité dans le milieu marin sont mal connues en raison de la difficulté de suivre la répartition et le comportement des saumons en mer. Par ailleurs, ces déclin d'abondance sont accompagnés par une diminution de la durée du séjour en mer et de la taille des saumons (Summers 1995, Otero et al. 2012, Jonsson et al. 2016, Erkinaro et al. 2018). Ces changements phénotypiques des traits d'histoire de vie entraînant des modifications profondes de la structure et donc potentiellement de la dynamique des populations. Dans un premier temps, je présenterai un modèle de cycle de vie centré sur la phase marine qui modélise explicitement les principales étapes du cycle de vie du saumon en mer. Cet outil permet d'inférer sur les processus démographiques responsables des dynamiques observées à l'échelle de tout le nord de l'océan Atlantique. Il offre également la possibilité d'étudier l'influence de facteurs environnementaux agissant à différentes échelles spatio-temporelles sur la variabilité de la survie en mer.

Chez les organismes ayant une croissance continue tout au cours de la vie, la croissance et indirectement la taille corporelle (plus que l'âge), sont des traits majeurs qui déterminent les principales transitions du cycle de vie. Chez les salmonidés, des seuils physiologiques liés à la croissance (en partie déterminés génétiquement) semblent contrôler la smoltification et la migration en mer, ainsi que la maturation (Hutchings and Jones 1998). Typiquement, les individus qui grandissent vite smoltifient plus tôt et/ou ont une maturation plus précoce que les individus qui grandissent lentement. On sait aussi que la taille des smolts est un bon indicateur de la survie en mer où la mortalité lors des premières semaines en mer est fortement dépendante de la taille. Enfin, la fécondité des saumons anadromes est proportionnelle à la taille des individus. Mais si un long séjour en mer permet d'acquérir une grande taille, le fort risque de mortalité associé ne permet pas toujours d'optimiser la fitness. Par ailleurs, chez ces espèces ectothermes la croissance dépend de la température. Il est donc attendu que le changement climatique perturbe directement le métabolisme et la croissance des poissons. Comme décrit par la théorie des histoires de vie (Stearns 1976), les trajectoires de vie individuelles résultent de compromis évolutifs pour l'allocation d'énergie entre ces différents traits d'histoire de vie. Ces traits n'étant pas indépendants, il semble donc nécessaire de prendre en compte la façon dont ils interagissent pour comprendre la réponse des individus aux variations de leur environnement. Ainsi la croissance, en tant que trait d'histoire de vie et moteur des transitions démographiques, doit être replacée au cœur du cycle de vie du saumon. Je présenterai mes travaux pour décrire la croissance, via l'observation de la taille individuelle et ses variations spatio-temporelles en lien avec les conditions de l'environnement. J'aborderai les compromis entre traits à travers l'étude des répercussions de la croissance sur les stades de vie ultérieurs et les performances démographiques des saumons. Enfin, je discuterai la perspective d'un modèle de cycle de vie structuré par la taille.

Un modèle de cycle de vie centré sur la phase marine

Un modèle unique pour tous les saumons de l'Atlantique nord

La pêche en mer du saumon est gérée au niveau international à l'échelle de grands complexes de stocks (Figure 20) sur la base de modèles d'« abondance pré-pêcherie » (pre-fishery abundance model, PFA), sous l'égide du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM). Cependant, ces modèles halieutiques ont des structures différentes pour chaque complexe de stocks et sont spatialement

indépendants. Ils n'apportent pas d'information sur les facteurs écologiques qui régulent l'abondance des stocks. Si le déclin généralisé des stocks a initialement été attribué à la surpêche sur les zones de grossissement (Groenland, Féroés), les moratoires sur la pêche en mer n'ont pas permis de retrouver les abondances passées et pointent les limites de nos connaissances. Maxime Olmos a développé dans sa thèse (2016-2019) une approche jointe et homogène entre les 24 unités de stocks différentes de l'Atlantique nord afin de séparer les effets démographiques de la pêche et de l'environnement à l'échelle de l'Atlantique nord, dans le cadre d'une modélisation hiérarchique Bayésienne (Figure 21). La paramétrisation de ce modèle repose sur des estimations d'abondance de retours d'adultes agrégées à l'échelle de chaque unité de stock. Cette thèse a été pilotée par Etienne Rivot (UMR ESE), en collaboration avec Etienne Prévost (UMR ECOBIOP) et moi-même. J'y apporte une expertise en écologie et en démographie. Nous avons montré que le déclin des populations de saumon entre 1971 et 2014 peut être expliqué par une diminution généralisée de la survie en mer et de l'âge à maturation (Figure 22). De plus, les variations temporelles synchrones entre les unités de stocks nord-américaines et européennes suggèrent que des facteurs environnementaux communs, affectant les zones d'alimentation communes aux stocks d'Amérique du Nord et d'Europe du Sud, sont à l'origine des changements observés (Olmos et al. 2019). Ce patron semble renforcé par la proximité spatiale des unités de stocks qui sont susceptibles d'avoir des routes de migration similaires.

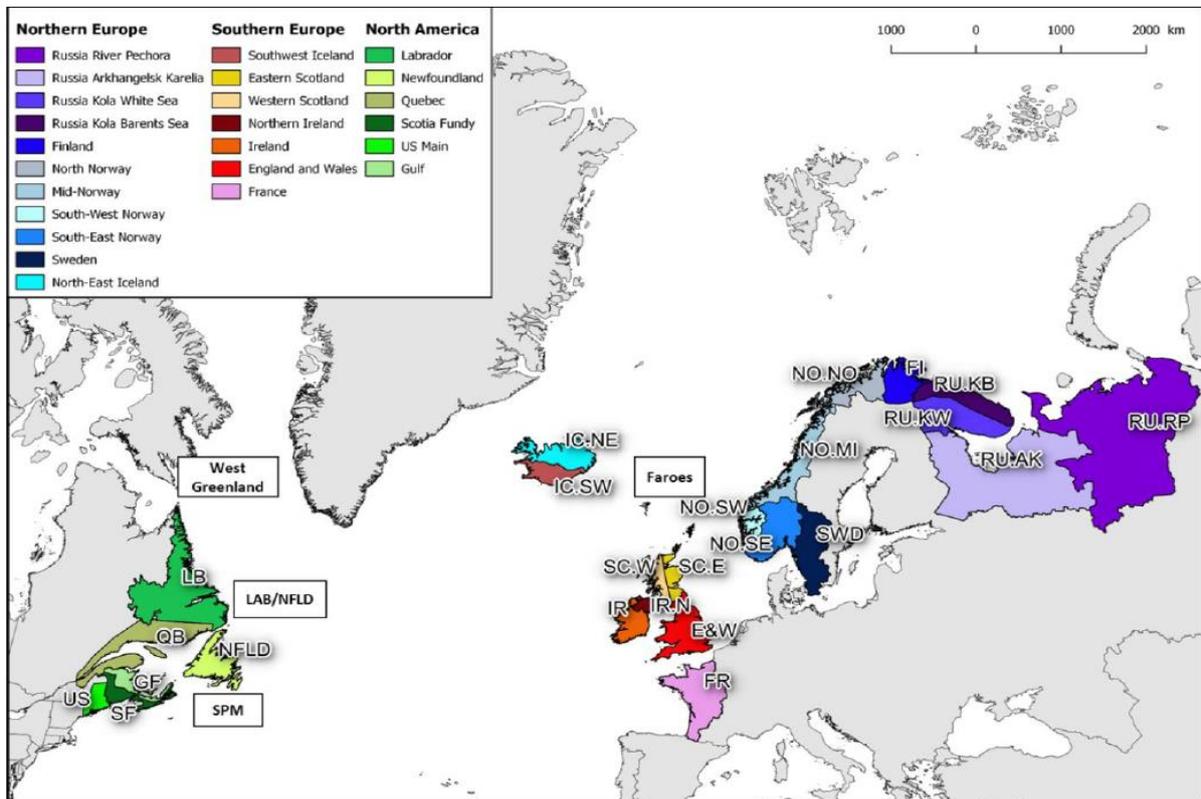


Figure 20. Unités de stocks définies par le groupe de travail sur le saumon de l'Atlantique du CIEM (WGNAS). Les boîtes indiquent les principales pêcheries en mer opérant sur des mélanges de stocks : Groenland Ouest, Labrador et Terre Neuve, Saint-Pierre et Miquelon et Féroé. D'après Olmos (2019).

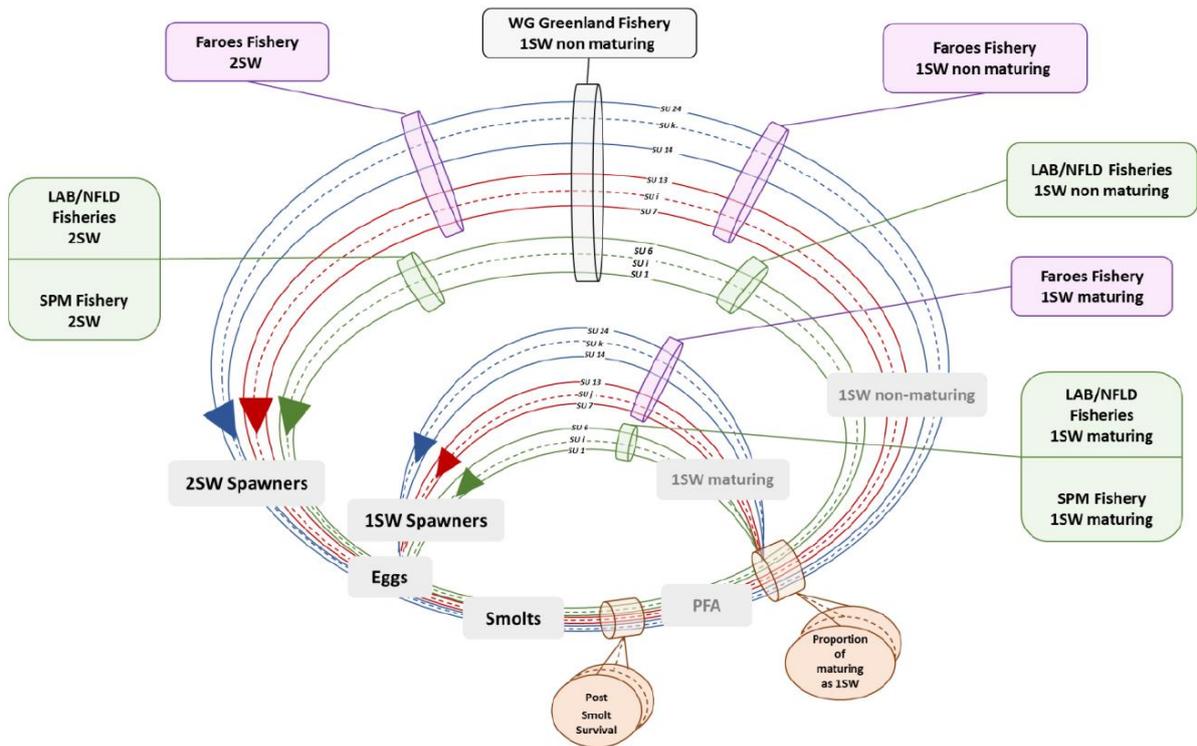


Figure 21. Structure du modèle de cycle de vie du saumon atlantique pour 24 unités de stocks réparties en trois complexes de stocks (Amérique du nord, Europe du sud, Europe du nord) reliés par différentes sources de co-variation. Les paramètres d'intérêt sont la survie post-smolt et la probabilité de maturer après le premier hiver (orange). D'après Olmos (2019).

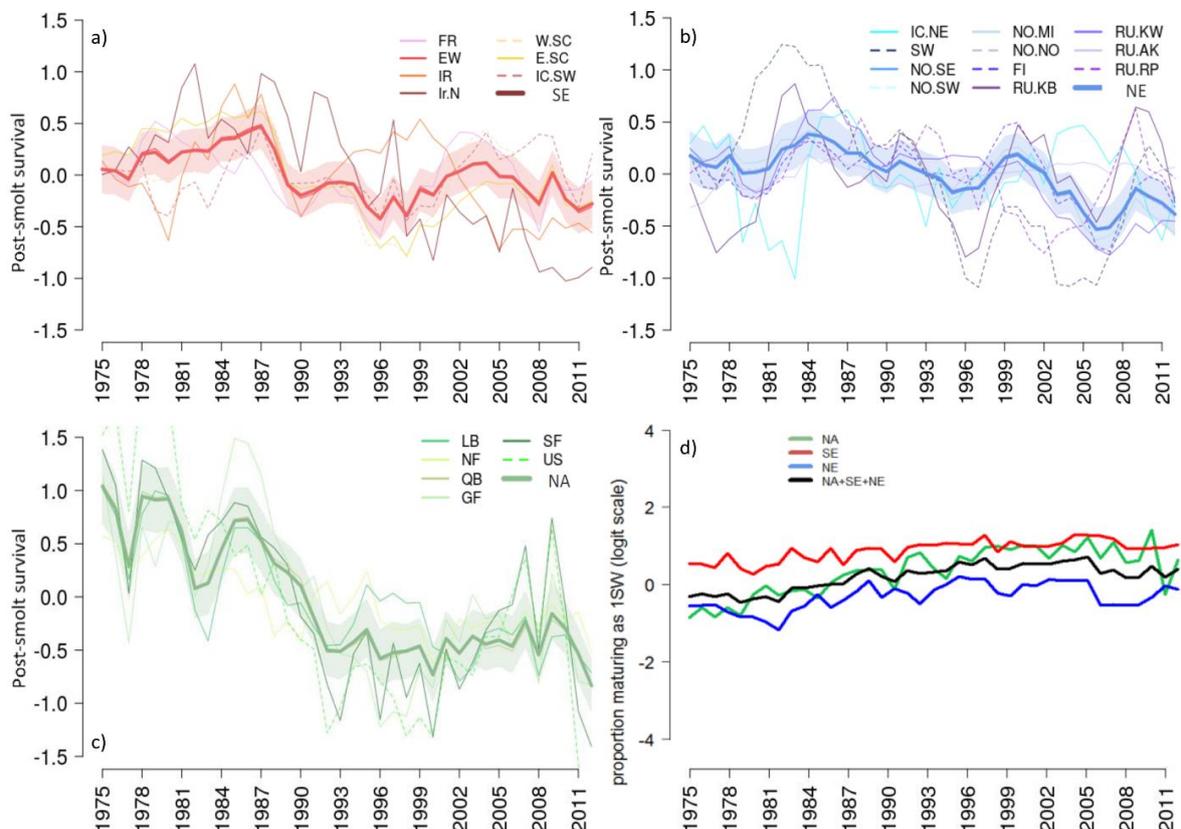


Figure 22. Estimations de la survie post-smolt des saumons pour chaque unité de stock des complexes de stocks d'Europe du sud (a), d'Europe du nord (b) et d'Amérique du nord (c). Estimation de la probabilité de maturation après un an en mer, par complexe de stocks (d). D'après Olmos (2019).

Relier la survie en mer et l'environnement

Pour aller plus loin, nous avons analysé dans la thèse de Maxime Olmos comment les conditions environnementales (température de surface de la mer, indice de production primaire, oscillation nord atlantique) rencontrées par les saumons dans différents domaines spatio-temporels au cours de leur migration peuvent expliquer les variations de survie en mer. L'objectif étant de séparer l'effet des facteurs locaux qui agissent indépendamment sur chaque population, de l'effet de facteurs globaux qui impactent plusieurs populations simultanément et synchronisent ainsi leurs dynamiques. Nous avons mis en évidence une tendance commune aux 13 unités de stocks d'Europe du sud et d'Amérique du nord, qui explique 37% de la variabilité temporelle de la survie en mer. Cette variabilité est en grande partie expliquée par la variabilité de la température sur des domaines partagés par plusieurs stocks (Olmos et al. soumis). Ce résultat appuie l'hypothèse d'une réponse des populations de saumons à des changements environnementaux profonds affectant l'Atlantique nord, et impactant simultanément des populations issues de rivières éloignées.

En répondant au challenge de proposer une structure de cycle de vie unifiée à l'échelle de toutes les unités de stocks de l'Atlantique nord, ce modèle constitue un outil innovant et précieux pour les gestionnaires. Cependant, il ne modélise à ce jour que des nombres d'individus par stade de vie et ne permet pas de rendre compte des changements phénotypiques observés, tel que la diminution de la taille dans les différentes classes d'âge. L'étude des différences individuelles en général, et de la croissance en particulier, doit être abordée avec d'autres outils et des données complémentaires.

Etude multi-échelle de la taille des jeunes saumons en rivière

La taille des juvéniles est en grande partie conditionnée par les conditions de croissance rencontrées en rivière au cours du printemps et de l'été suivant l'éclosion des œufs. Les principaux facteurs biotiques et abiotiques qui affectent cette croissance sont la date à l'éclosion qui conditionne la durée de la saison de croissance, la température, le débit, la nourriture disponible qui est elle-même dépendante de la température et du débit ou la densité de conspécifiques (Gueguen and Prouzet 1994). Tout changement des conditions locales de l'environnement est donc susceptible d'impacter la croissance et la taille des juvéniles. Cependant, il est généralement difficile de prédire la taille des juvéniles et les résultats des études empiriques sont souvent contradictoires quant aux variables ayant le plus fort impact. Ceci s'explique en partie par des spécificités locales propres à chaque rivière et à l'utilisation de variables différentes entre les études. Pourtant, du fait de contraintes physiologiques fortes sur le métabolisme, on pourrait s'attendre à ce que des variables liées à la température influencent d'une manière similaire la taille des juvéniles à une échelle régionale (entre des rivières indépendantes mais géographiquement proches). A l'inverse, il est probable que les variables non reliées à la température agissent de manière indépendante dans chaque population, en fonction de caractéristiques locales (par exemple, l'effet de la densité dépendant de la productivité du milieu).

La taille des juvéniles à l'échelle du bassin Manche occidentale

Dans le cadre du projet européen INTERREG France-Manche-Angleterre MORFISH et du post-doctorat de Stephen Gregory (2013-2015) que j'ai co-encadré avec Jean-Marc Roussel (UMR ESE) et Anton Ibbotson (GWCT, Angleterre), nous avons étudié les variations temporelles de la taille des juvéniles de saumons sur trois rivières de la zone Manche : la Frome (Dorset, Angleterre), le Scorff (Morbihan, France) et l'Oir (Manche, France). Nous avons analysé conjointement des données de taille de juvéniles échantillonnées selon des protocoles de pêche électrique comparables entre les sites d'étude. A l'aide de modèles mixtes, nous avons comparé l'effet de différentes variables environnementales sur la variabilité interannuelle de la taille des juvéniles de l'année (tacons 0+). Malgré des différences de taille moyenne entre les populations, nous avons montré une diminution globale de la taille des

juvéniles et des fluctuations interannuelles synchrones entre les 3 rivières (Figure 23). Nous avons montré que les juvéniles sont plus grand lorsque la température hivernale est élevée, et l'intensité de cet effet (valeur du coefficient) est similaire pour les trois populations (Gregory et al. 2017). Les variations temporelles de température étant par ailleurs spatialement corrélées à cette échelle (Figure 23), elles affectent donc la taille de ces animaux ectothermes à une échelle régionale. Par contre, les juvéniles sont plus petit lorsque la densité de conspécifiques est forte, en interaction avec le débit de la rivière. Cet effet est cependant spécifique à chaque rivière, ce qui suggère des réponses locales (Gregory et al. 2017). Ce travail illustre l'intérêt d'intégrer explicitement différentes échelles spatiales pour une meilleure gestion des populations et des écosystèmes.

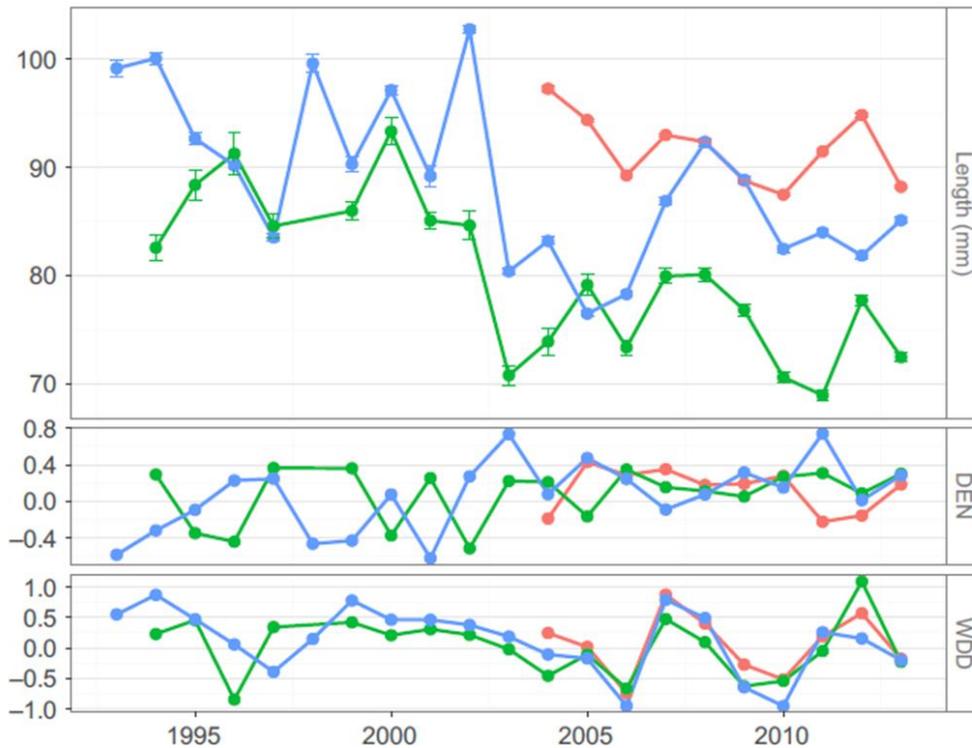


Figure 23. Variations de la taille des juvéniles de saumon Atlantique, de la densité de juvéniles (DEN) et de la température hivernale (degrés jours, WDD) sur trois rivières. La densité et la température sont standardisées par rivière. Données issues des rivières Frome (rouge), Scorff (bleu) et Oir (vert) entre 1993 et 2013. D'après Gregory et al. (2017).

La taille des juvéniles à l'échelle de la région Bretagne

A l'échelle de la Bretagne, nous avons tenté d'identifier des variables environnementales ayant un rôle écologique fort pour expliquer les variations spatio-temporelles de la taille et de l'abondance des juvéniles de saumon. Grâce à une collaboration avec l'association Bretagne Grands Migrateurs, j'ai eu accès aux données collectées en Bretagne par les 4 fédérations départementales de pêche sur 40 rivières à saumon. Chaque station de pêche est suivie annuellement depuis 5 à 20 ans selon un protocole standardisé. Cet échantillonnage donne un indice de l'abondance locale et de la taille des juvéniles. Le stage de Master 2 de David Hotin (2016), auquel j'ai apporté un appui méthodologique, et co-encadré avec Gaëlle Germis, (Bretagne Grands Migrateurs), a permis la bancarisation des données de pêche ainsi que la recherche et l'extraction de 25 variables environnementales pertinentes. L'analyse de ces données suggère que la densité de juvéniles est affectée par la largeur et la granulométrie de la station, ainsi que par le débit au printemps et en automne. Cependant, la part de variance expliquée par l'ensemble de ces effets reste faible (~ 20%), ce qui indique que la majorité

de la variabilité spatio-temporelle de l'abondance n'est pas prise en compte par des effets régionaux sur les variables testées. Par ailleurs, on note une diminution faible de la taille (corrigée par l'âge) des juvéniles de saumons en Bretagne au cours de la période d'étude, avec une perte de 4.9 mm (SE = 0.025) par décade en moyenne. La densité de conspécifiques a un effet négatif sur la taille, mais nos analyses indiquent que l'augmentation de la densité sur certains bassins a un effet plus faible que sur d'autres (Figure 24). Par exemple, le Couesnon, le Scorff et le Trieux produisent en moyenne peu de gros tacons, alors que Kergroix et Pont du Roc'h produisent peu de petits tacons. La Penzé, l'Aven et l'Elorn produisent eux beaucoup de tacons de taille moyenne. Il s'agirait de réponses locales dont l'intensité est modulée par des caractéristiques spécifiques à chaque rivière.

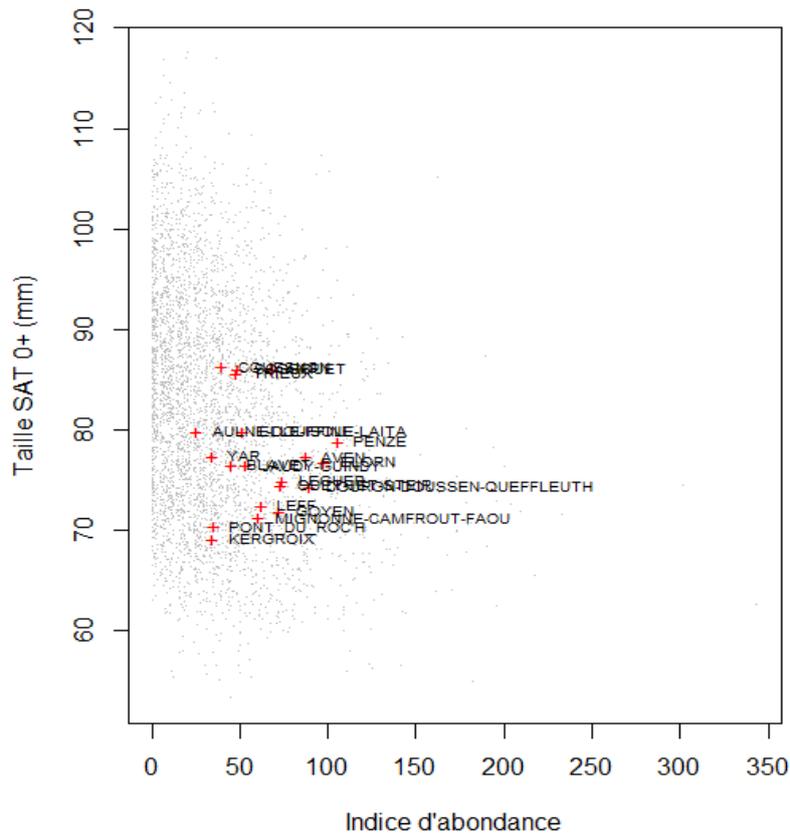


Figure 24. Taille moyenne des juvéniles de saumon estimée par rivière en fonction de l'indice d'abondance. Les points gris représentent les tailles moyennes observées par station de pêche et par année.

La taille des juvéniles à l'échelle du bassin versant du Scorff

Enfin, à l'échelle d'un seul bassin versant, le cours principal du Scorff (Morbihan), nous avons exploré le lien entre environnement et production de juvéniles de saumons. Pour ce faire, nous avons mobilisé les données biologiques (poissons) et physico-chimiques de l'observatoire ORE DiaPFC. Ce travail a été mené en collaboration avec Jean-Marc Roussel (UMR ESE) au cours du stage de Master 2 d'Emilie Guégant (2017). En plus des effets de la température et du débit, qui sont abondamment illustrés dans la littérature, nous nous sommes intéressés à l'effet de la reconquête de la qualité de l'eau dans les cours d'eau de Bretagne depuis la fin des années 1990. Nous avons fait l'hypothèse que la diminution des concentrations en nitrates a rendu les écosystèmes aquatiques moins productifs, avec pour conséquence une diminution des ressources alimentaires et de la taille des juvéniles de saumon. Nous n'avons pas détecté d'effet des nutriments sur la taille des saumons au cours des 30 dernières années sur le Scorff. En revanche, nous avons mis en évidence un changement phénotypique marqué et

durable : depuis 2003 les jeunes saumons sont plus petits, et cette diminution est observée pour chacune des 40 stations suivies (Figure 25). Nous avons aussi mis en évidence une augmentation concomitante de la densité de juvéniles dans la rivière. Des ressources (alimentation, habitat, ...) *per capita* plus faibles à forte densité expliqueraient une croissance individuelle plus faible pour la période récente. La rapidité et la persistance de ce changement de la structure de la population suggère qu'un évènement climatique extrême pourrait en être à l'origine. Nous pensons par exemple à la crue de l'hiver 2000-2001, qui reste comme un épisode particulièrement morphogène dans les mémoires. Des analyses complémentaires seront nécessaires pour valider cette hypothèse et rechercher un signal comparable pour d'autres rivières de Bretagne.

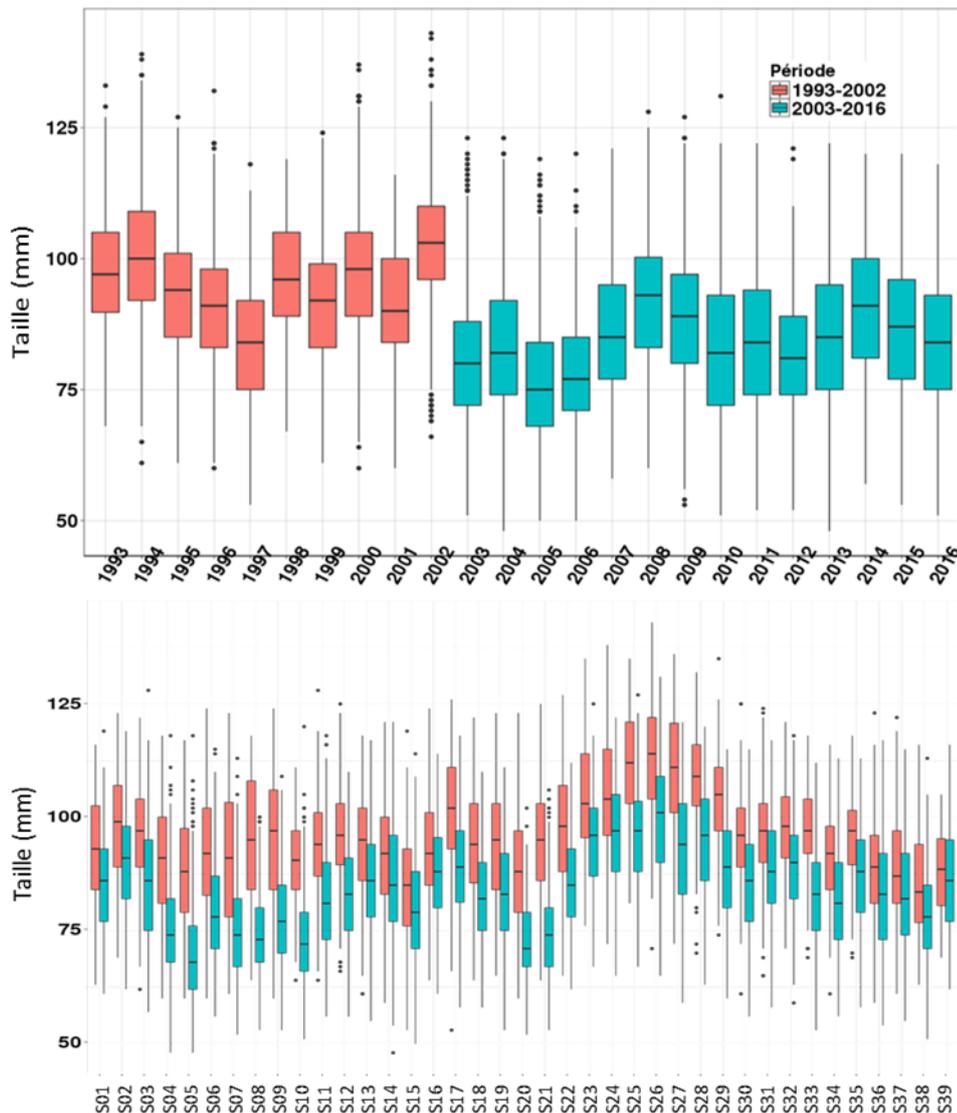


Figure 25. Changement de la taille moyenne des juvéniles de saumon sur le Scorff au cours du temps (haut), et pour chaque station (bas) entre les périodes 1993-2002 (rose) et 2003-2016 (bleu).

Répercussions de la croissance juvénile sur les stades de vie ultérieurs

Si la densité de juvéniles affecte le potentiel de croissance, la croissance des juvéniles est attendue pour avoir un effet en cascade sur les décisions de vie ultérieures et les trajectoires individuelles. En

particulier, la croissance est considérée comme un facteur déterminant l'âge de smoltification et de migration en mer.

Croissance et âge de smoltification

Dans les populations du sud de l'Europe, on observe une distribution bimodale de la taille des juvéniles au début du premier hiver. Il a été montré que les individus les plus grands deviendront des smolts au printemps suivant, alors que les individus les plus petits passeront une année supplémentaire en rivière (Thorpe et al. 1982). Le projet d'Emilie Guégant, décrit ci-dessus, a mis en évidence une corrélation négative entre la densité et la taille des juvéniles sur le Scorff. Nous avons mis en évidence que la croissance plus faible sur la période récente s'accompagne d'un allongement de la durée du séjour en rivière. Si la proportion de smolts âgés de 2 ans a augmenté dans la population, la taille moyenne des smolts est quant à elle restée stable dans le temps (Figure 26). Ces changements dans la stratégie de vie des juvéniles, qu'ils soient d'origine plastique ou génétique, suggèrent une réponse aux variations des conditions environnementales capable de préserver la qualité des smolts produits, à l'échelle de la population. Ils interrogent également sur la quantité de smolts partant en mer, en lien avec une mortalité additionnelle potentiellement engendrée par une année supplémentaire en rivière.

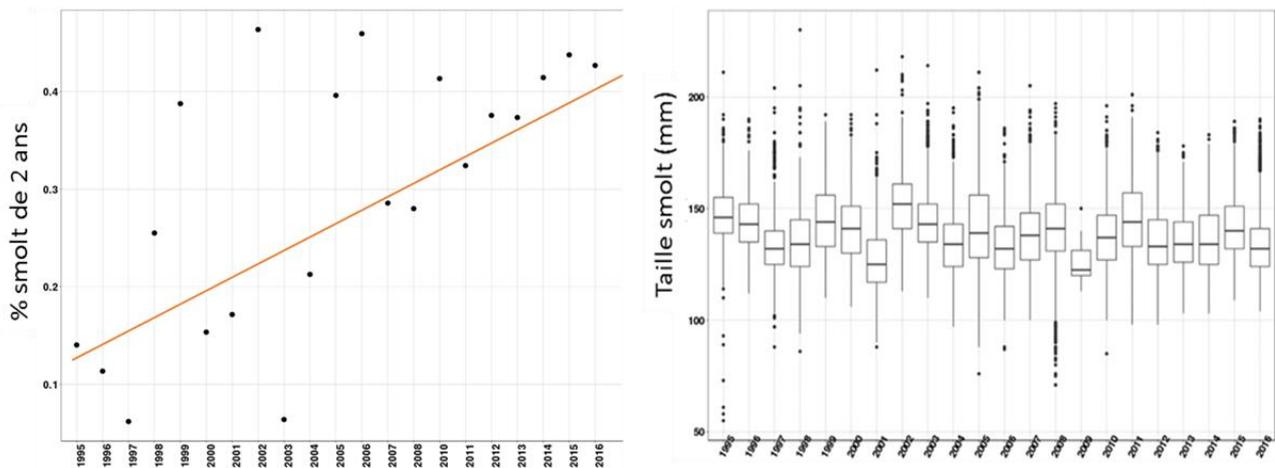


Figure 26. Changements de la proportion de smolts de 2 ans (haut) et de la taille moyenne des smolts (bas) de saumon sur le Scorff entre 1995 et 2016.

Croissance et coût métabolique

Cet allongement de la durée passée en eau douce pourrait être favorisée par une meilleure survie, liée à un coût métabolique plus faible, chez les individus ayant une faible croissance. Dans un contexte de changement climatique, l'augmentation du métabolisme induite par l'augmentation de la température chez les ectothermes, pourrait donc exacerber ce coût métabolique chez les individus à forte croissance. Cela suggère des pressions de sélection sur la croissance à l'encontre des individus ayant les plus forts potentiels de croissance. Nous avons testé cette hypothèse à travers l'étude de la croissance des juvéniles de saumon réalisée dans le stage de Master 2 d'Alice Beaudouin (2014), que j'ai co-encadré avec Guillaume Evanno (projet SalmoClim ACCAF, piloté par Etienne Prévost, UMR ECOBIOP, financement INRA). L'analyse à portée sur des données de croissance individuelle issues de saumons marqués et mesurés lors du premier automne (âge 0+) et recapturés lors du deuxième automne (âge 1+) sur la rivière Oir. Nous n'avons pas détecté de lien entre la croissance réalisée pendant la deuxième année et la survie au cours du deuxième hiver chez les juvéniles de saumon de l'Oir. Cependant, les contraintes imposées par la sélection des données limitent l'analyse à un

échantillon potentiellement biaisé d'individus ayant survécus au moins 1.5 ans. Cette sélection peut potentiellement atténuer les différences initiales entre les individus. Malgré la difficulté de mesurer le potentiel de croissance individuel de façon empirique, nous pensons néanmoins qu'il serait intéressant de rechercher une potentielle sélection sur le coût métabolique à un stade plus précoce du développement des jeunes saumons, lors du premier hiver par exemple.

Taille des smolts et survie en mer

Si la croissance en rivière conditionne en partie la taille des smolts, la taille des smolts est généralement considérée comme un élément clé pour la survie en mer. De nombreux auteurs s'accordent à dire que les premières semaines de vie en mer constituent la période la plus critique du cycle de vie des saumons, la majorité de la mortalité ayant lieu généralement en estuaire (Friedland 2000, Thorstad et al. 2012). A ce stade, les saumons sont soumis à des pressions d'origine naturelle et anthropique nombreuses, la source de mortalité la plus largement citée étant la prédation. Et puisque les individus les plus grands seront capable d'éviter les prédateurs ayant une ouverture de bouche réduite, il est généralement admis que la taille des smolts est un élément déterminant pour la survie des saumons lors de cette première phase de vie en mer. Pourtant, les résultats des études empiriques disponibles renvoient des réponses très contrastées, en partie expliquées par la difficulté d'acquérir des données pertinentes et par des analyses parfois inadaptées de ces données (Gregory et al. 2018). Sur la rivière Frome, le marquage intensif de juvéniles de saumons, couplé à un système de détection autonome des poissons marqués, offre une opportunité rare de relier des caractéristiques phénotypiques individuelles (ici, la taille au stade smolt) et la probabilité de retour dans la rivière natale. A partir d'un modèle à espace d'état prenant en compte l'incertitude sur le processus d'observation, nous avons mis en évidence une grande variabilité interannuelle dans les taux de retours, et un effet positif de la taille du smolt sur la probabilité de retour après un an passé en mer (Figure 27). Ainsi, la probabilité de retour passe de < 1% à 3.5% pour une taille au stade smolts passant de 120 à 160 mm (Figure 27, repères rouges). A noter que dans cette étude, le taux de retour estimé n'est pas une mesure directe de la survie en mer. Il est le résultat de la combinaison de la probabilité de survivre, de maturer après un an de vie en mer et de revenir dans la rivière natale, ce qui explique la faiblesse des valeurs estimées. Ce résultat est néanmoins préoccupant étant donné que la taille des saumons juvéniles de la Frome suit une tendance décroissante (Gregory et al. 2017). Dans ce contexte, il est recommandé que des actions de gestion soient menées en rivière pour maximiser le nombre et la taille des smolts. Ce travail est issu d'une collaboration avec Stephen Gregory (GWCT) menée dans le projet SAMARCH.

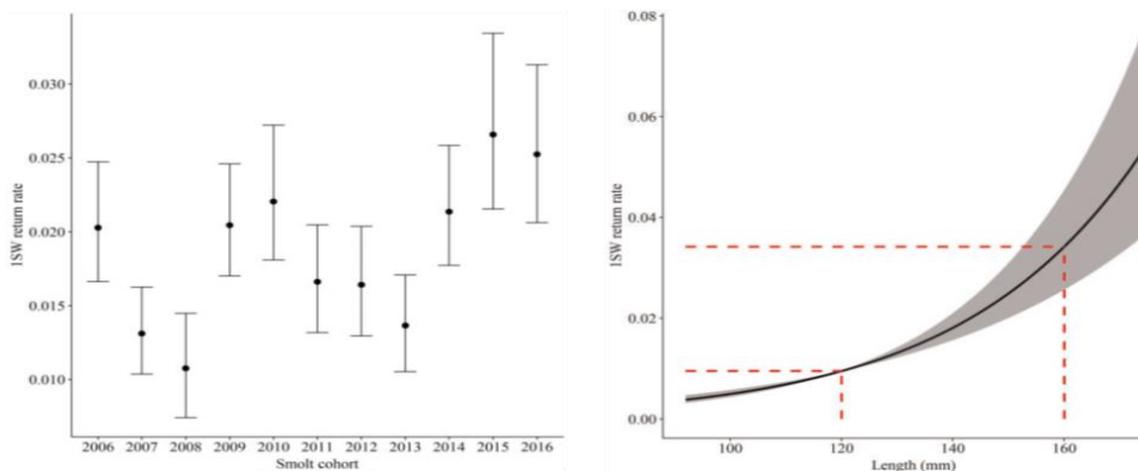


Figure 27. Estimation du taux de retour des saumons de la Frome ayant passé un an passé en mer. Estimations par cohorte de dévalaison (gauche) et en fonction de la taille des individus au stade smolt (droite). D'après Gregory et al. (2019).

Sur le Scorff, le suivi individuel ne permet pas actuellement d'obtenir un nombre suffisant d'adultes marqués (pour lesquels la taille au stade smolt serait connue), ce qui ne permet pas directement de retracer les trajectoires individuelles. Lors du stage de master 1 de Violette Sylve (2019), nous avons donc utilisé une approche alternative pour tester si les smolts subissent une survie différentielle en mer en fonction de la taille. Nous avons comparé la taille des smolts capturés lors de la dévalaison avec la taille au stade smolt des adultes qui reviennent dans la rivière. La taille au stade smolt des adultes qui reviennent dans la rivière est estimée à partir de l'analyse des écailles prélevées sur les adultes, par un modèle de rétro-calcul de la taille au stade smolt (voir partie 2, point 1). Nous avons mis en évidence que les saumons qui ont survécu pendant la phase marine et qui sont revenus dans la rivière avaient une taille au stade smolt plus grande que la moyenne (Figure 28). Ce patron suggère effectivement une survie différentielle en mer, en fonction de la taille, et cette pression de sélection semble plus forte chez les smolts les plus jeunes, donc plus petits (smolts de 1 an). Cet effet contrasté entre les classes d'âge interroge sur les mécanismes sous-jacents et interroge sur la forme de la relation entre croissance et survie. Cette relation ne serait alors peut-être pas linéaire comme le propose Gregory et al. (2019), mais pourrait résulter d'un effet seuil au-delà duquel un smolt pourrait échapper à la prédation. Ce résultat met également en évidence que les conditions de croissance en rivière, qui interagissent avec la décision de smoltification, peuvent se répercuter sur la survie en mer. En effet, de bonnes conditions environnementales en rivière permettant une croissance forte, favorisent en général une smoltification dès l'âge de 1 an. Mais la survie en mer de ces smolts plus petits risque au contraire d'être réduite.

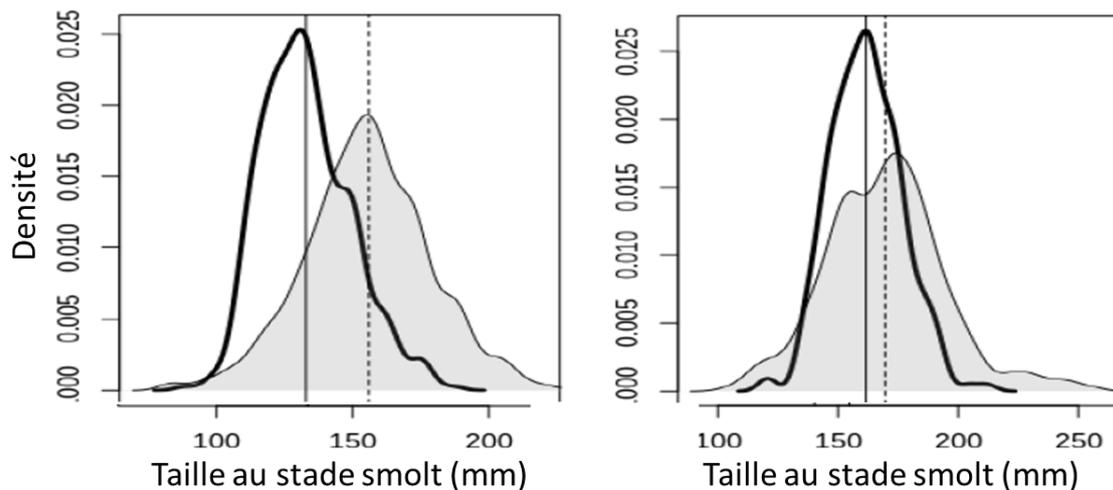


Figure 28. Distribution de la taille des smolts avant et après le séjour en mer chez les smolts âgés de 1 an (gauche) et chez les smolts âgés de 2 ans (droite). Pour chaque classe d'âge, la distribution de la taille observée des smolts à la dévalaison (trait épais) est comparée à la distribution de la taille estimée au stade smolt des adultes capturés lors de leur retour en rivière (trait fin et surface grise).

Impact des changements en mer sur les adultes

Diminution de la taille des adultes

En France, nous avons voulu caractériser les changements phénotypiques survenus chez les saumons adultes pêchés dans les rivières françaises au cours des 30 dernières années. S'il est difficile de suivre la croissance des saumons au cours de leur vie en mer, l'étude de la taille des saumons qui survivent et reviennent en rivière apporte des éléments de connaissance sur les changements des conditions environnementales rencontrées lors de la phase marine. Un travail mené dans le cadre de la thèse de Guillaume Bal, encadré par Etienne Rivot (UMR ESE), a permis d'analyser les données de déclaration

de capture des saumons par les pêcheurs amateurs et professionnels en zone fluviale en France (déclaration obligatoire depuis 1987). Nous avons mis en évidence une diminution de la taille (Figure 29), du poids et de la condition corporelle des saumons (Bal et al. 2017). La publication de ces données pour la France, longtemps attendue par la communauté scientifique, permet de combler un vide dans les connaissances et de généraliser à l'ensemble de l'aire de répartition ces modifications profondes de la structure des populations. En effet, nous observons des fluctuations interannuelles synchrones entre les différentes régions françaises, ce qui tend à confirmer l'hypothèse d'un phénomène à large échelle affectant la phase de vie en mer commune à toutes ces populations. Des différences régionales suggèrent également que des facteurs locaux, agissant potentiellement au cours de la phase juvénile en eau douce sont aussi à prendre en compte.

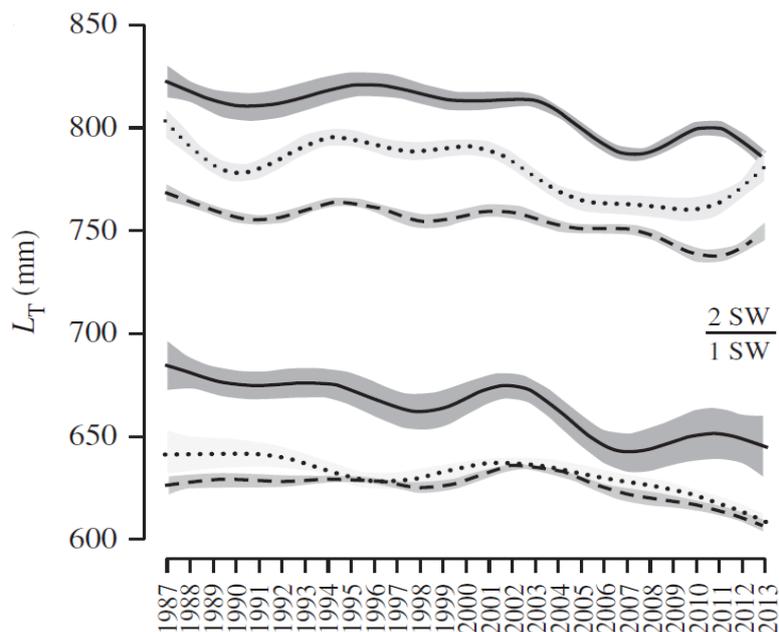


Figure 29. Variations de la taille des saumons Atlantique adultes ayant passé un hiver mer (1SW) et 2 hivers en mer (2SW) capturés en Normandie (···), Bretagne (---) et Aquitaine (—) par les pêcheurs en rivière entre 1987 et 2013. D'après Bal et al. (2017).

Quel impact sur la fécondité ?

Chez les saumons, la fécondité des femelles est très étroitement corrélée à la taille des poissons. Ceci tient au fait que le nombre maximal d'œufs que peut produire une femelle est conditionné par la taille de la cavité générale (pour une taille d'œuf donnée). La diminution rapide de la taille des adultes au cours des dernières décennies suggère donc une diminution également rapide de la fécondité des femelles qui, couplée à la diminution de l'abondance des saumons adultes, serait à l'origine d'un déclin marqué de la production de juvéniles dans nos rivières. Pourtant, peu de données de fécondité sont disponibles et les estimations utilisées dans les modèles pour la gestion sont rarement actualisées. Dans le cadre de l'ORE DiaPFC, j'ai mené avec Etienne Rivot (UMR ESE) un travail de recensement des données de fécondité de saumon collectées en France. A partir des relations entre la taille des poissons et la fécondité (Figure 30, gauche), nous avons mené une étude exploratoire pour estimer la perte de fécondité potentielle des femelles au cours du temps (Figure 30, droite). On note notamment que les valeurs de fécondité actuellement retenues aux niveaux régional et international pour la gestion du saumon surestiment fortement la fécondité des saumons Bretons. Une des limites de ce travail exploratoire repose sur l'hypothèse que pour une taille donnée, le nombre d'œufs produits est resté

constant. Pour aller plus loin, il semble crucial d'actualiser les relations entre la taille et la fécondité des femelles et de prendre en compte les variations potentielles dans la proportion de femelles par classe d'âge de mer dans les modèles pour la gestion.

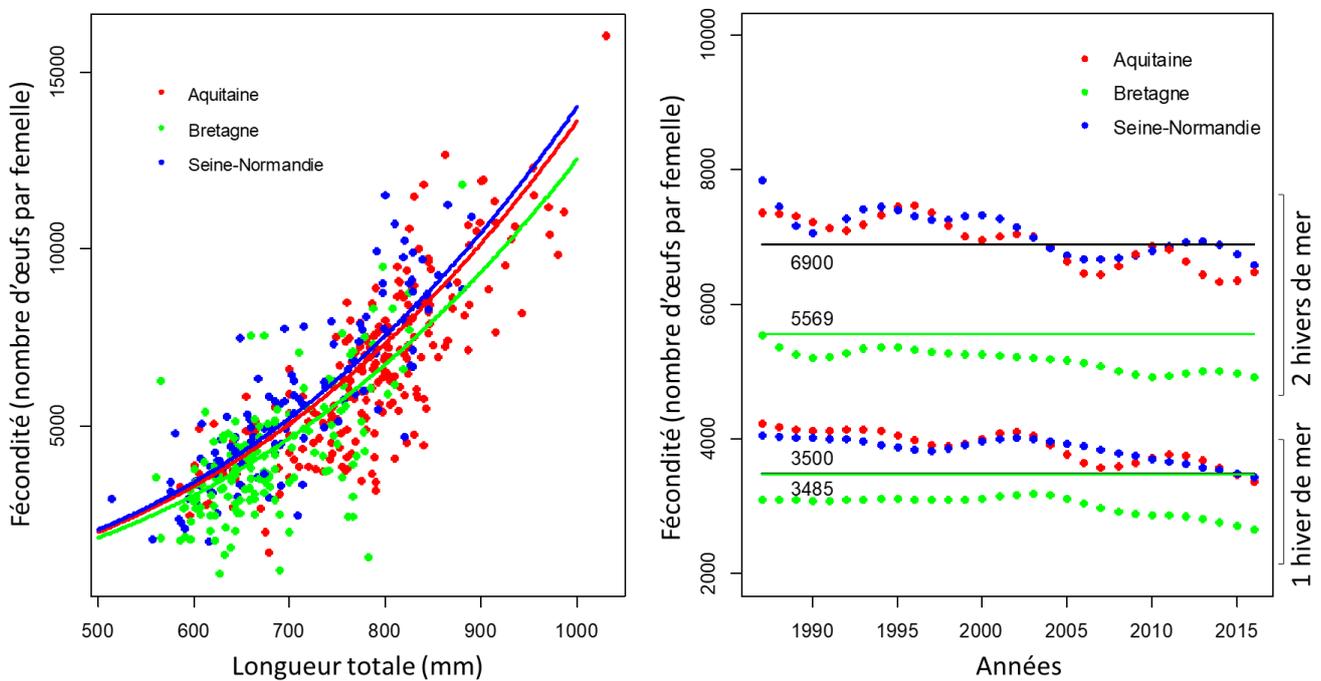


Figure 30. Relation entre la fécondité des femelles et la taille, par région (gauche) et estimation du déclin de la fécondité moyenne des femelles au cours du temps, par classe d'âge de mer et par région (droite). Sur le graphique de droite, les lignes noires représentent les valeurs de fécondité actuellement utilisées par le groupe de travail sur le saumon de l'Atlantique Nord du CIEM (WGNAS) et les lignes vertes représentent les valeurs de fécondité actuellement utilisées par le comité de gestion des poissons migrateurs de Bretagne.

Perspectives

Les études présentées ici soulignent à quel point ce qui se passe au cours de la phase marine du cycle de vie du saumon atlantique reste énigmatique... Si le modèle de cycle de vie proposé apporte quelques éléments démographiques pour expliquer le déclin de l'abondance des saumons, nous ne sommes actuellement pas capables de valider des hypothèses pour expliquer la diminution de la taille des adultes pour un âge donné. La difficulté à décrire la croissance en mer nous empêche de relier explicitement les conditions environnementales (température, production primaire) et les saumons. Nous manquons également d'éléments pour comprendre comment des changements de la croissance en mer pourraient contribuer à la diminution estimée de la survie en mer et de l'âge à maturation.

La croissance individuelle est une donnée difficile à obtenir en milieu naturel car elle nécessite un suivi dans le temps extrêmement exigeant. Cette donnée n'est pas disponible actuellement dans les jeux de données de l'ORE DiaPFC. Par contre, l'analyse des marques de croissances sur les écailles de poissons permet d'estimer la taille individuelle pour chaque âge antérieur à la capture. Mais cette approche est longue à mettre en œuvre et ne s'applique traditionnellement qu'à de petits échantillons. Grâce au projet européen SAMARCH (2017-2021), nous avons obtenu les moyens humains et matériels pour analyser les écailles de salmonidés archivés sur 5 rivières françaises et anglaises (Bresle, Oir, Scorff, Frome et Tamar) au cours des dernières décennies. Ce travail nous permettra de décrire les variations des conditions de croissance dans le temps et l'espace pour les différentes populations, et de relier ces

variations aux traits d'histoire de vie des saumons, en rivière et en mer. L'analyse de ces nouvelles données permettra de tester si les changements phénotypiques attribués à la croissance proviennent d'une modification des ressources disponibles (alimentation) ou d'un changement plus profond des seuils physiologiques (normes de réactions) auxquelles les transitions d'un stade du cycle de vie à un autre s'opèrent. Ce projet fait l'objet de la thèse de Cécile Tréhin (2019-2021) que je co-encadre avec Etienne Rivot (UMR ESE) et s'appuiera sur des collaborations avec Stephen Gregory (GWCT, Angleterre) Frédéric Marchand (U3E) et Jean-Marc Roussel (UMR ESE). Les premiers résultats suggèrent que la diminution de la croissance au cours du premier été en mer serait responsable de la diminution de la taille des saumons adultes à leur retour en rivière, alors qu'aucune corrélation n'est détectée avec la croissance au cours du premier hiver (Figure 31). Il semble également que la dégradation des conditions de croissance pendant cette période soit corrélée à l'augmentation récente de l'âge à maturation sur le Scorff et la Sélune.

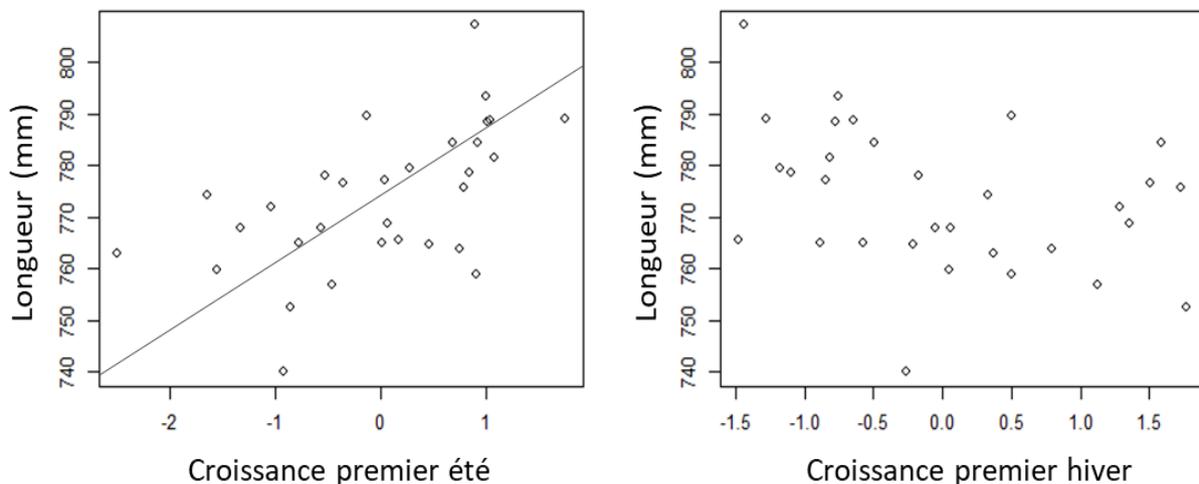


Figure 31. Relation entre la longueur du poisson lors de son retour en rivière (Sélune) et la croissance en mer au cours du premier été (gauche) et du premier hiver (droite). La croissance est définie par l'espace intercirculi moyen mesuré sur l'écaillé sur la période considérée.

Si la croissance conditionne la migration et la maturation, mâles et femelles ont cependant des histoires de vie très contrastées chez les salmonidés. Par exemple, dans nos rivières on observe 80% de femelles parmi les saumons ayant passé deux hivers en mer. Cela suggère des différences marquées entre sexes pour d'allocation de l'énergie entre croissance, survie et reproduction. On s'attend notamment à ce que le seuil de taille à atteindre pour le déclenchement de la maturation soit plus élevé chez les femelles que chez les mâles. Il est également possible que les taux de croissance soient différents entre sexes, ce qui aurait des conséquences importantes sur la réponse des individus à des changements de conditions environnementales. Notre compréhension du lien entre croissance, traits d'histoire de vie et dynamique de population devra donc nécessairement passer par une prise en compte explicite du sexe des individus dans les analyses. Cette approche sexe-spécifique est également plébiscitée par les gestionnaires qui doivent gérer une pression de pêche dirigée vers les gros individus, c'est à dire majoritairement vers des femelles. Mais à ce jour, le faible dimorphisme sexuel ne permet de distinguer le sexe des salmonidés que lors de la reproduction (soit < 10% du cycle de vie). Grâce au développement récent de technique de sexage moléculaire (voir partie 2, point 1), nous allons mobiliser nos collections de tissus afin de relier le sexe, la croissance individuelle, et la survie en mer sur les 5 rivières du projet SAMARCH.

Pour que ces résultats aient du sens en terme de dynamique de population et de gestion, il est nécessaire de combiner les réponses individuelles dans un modèle populationnel. En particulier, je

souhaite relier la stratégie de croissance à la capacité des individus à faire face aux fluctuations de leur environnement et à la durabilité de leur exploitation. L'approche par Integral Projection Model (IPM) propose un modèle de cycle de vie explicitement basé sur la croissance qui permet de prendre en compte la taille des individus comme une variable quasi-continue (Coulson 2012). Elle permet également d'intégrer des mécanismes génétiques dans ce modèle démographique, telle que la prise en compte explicite de l'héritabilité de la croissance et de l'âge à maturation. Cette approche, qui a été mise au point sur les grands mammifères, trouve tout son sens chez les salmonidés dont la croissance continue tout au long de la vie offre une gamme de taille très large. Elle permettra de quantifier la contribution relative de la croissance aux différents stades de la vie dans les changements phénotypiques observés au cours des 30 dernières années. De plus, la démonstration récente d'une forte héritabilité de l'âge à maturation chez le saumon, via un gène lié à la croissance (Barson et al. 2015), soulève la question des interactions entre déterminismes génétiques et environnementaux de la migration ou de la maturation, ainsi que de l'influence de l'évolution chez les salmonidés. Identifier si les changements observés résultent de processus plastiques ou d'évolution adaptative sera déterminant pour prédire la rapidité et l'amplitude de la réponse des salmonidés aux changements globaux. Je m'appuierai sur la collaboration avec Arpat Ozgul (University of Zurich, Suisse) initiée lors de la thèse de Lucie Montorio pour développer un IPM. Ce type d'approche sera mis en œuvre chez le saumon dans la thèse de Cécile Tréhin, en collaboration avec Etienne Rivot (UMR ESE).

3. Reconnaître la migration partielle chez la truite commune

Le saumon atlantique et la truite commune, en particulier sa forme anadrome (truite de mer) sont deux espèces ayant une forte valeur patrimoniale en Europe. Historiquement, le saumon a toujours été plus exploité et représente une valeur économique plus grande que la truite, ce qui peut en partie expliquer une différence de considération de la part des gestionnaires et des scientifiques entre les deux espèces. En effet, la truite de mer a toujours occupé la deuxième place derrière le saumon atlantique dans les programmes nationaux d'évaluation des pêcheries et les priorités de gestion. Par conséquent, relativement peu de stocks de truites de mer ont été étudiés pendant suffisamment longtemps pour permettre le développement de modèles de population. Pourtant, la truite aussi bien que le saumon est dans une situation préoccupante, elle a subi de forts déclin d'abondance et est soumise à des pressions similaires (changement climatique, exploitation, dégradation de l'habitat, obstacles à la migration).

Le déclin de certains stocks de truite de mer, par exemple dans des zones soumises à de pêcheries en mer sur stocks partagés (mer Baltique), ou à proximité d'installations salmonicoles, nous a fait prendre conscience du manque de connaissance sur le cycle de vie extrêmement variable et complexe de cette espèce. Les principales actions de gestion pour la truite en Europe ne concernent que les truites de mer en partant de l'hypothèse que les truites résidentes ne contribuent que de façon négligeable à la production de juvéniles (Harris and Milner 2007). Cependant, des incohérences dans les relations stock-recrutement tendent à remettre en cause cette hypothèse. Le manque de données conjointes sur les formes anadromes et résidentes limitent le développement d'études intégratives dans la plupart des grandes populations de truites. Par contre, le suivi individuel d'une petite population mené l'Oir (ORE DiaPFC) offre une rare opportunité d'analyser en détail le fonctionnement démographique d'une population de truite à migration partielle.

Plus largement, la grande diversité des trajectoires d'histoire de vie de la truite commune offre un modèle intéressant pour étudier les réponses des populations aux variations de l'environnement. Il est attendu que la complexité de la structure des populations favorise la résilience aux changements (Carlson et al. 2011). Par définition, dans le cas des populations à migration partielle, les individus migrants et résidents ne partagent pas le même environnement pendant une partie de leur cycle de vie. Par conséquent, des différences dans les conditions locales de l'environnement sont susceptibles d'engendrer des différences en terme de croissance, de survie ou de potentiel reproducteur entre les individus migrants et résidents. Ainsi, lorsque les conditions sont meilleures dans l'environnement distant, les individus migrants pourront en tirer parti et apporter une forte contribution au taux de croissance de la population, qui sera supérieur à celui d'une population constituée uniquement d'individus résidents. Lorsque ces conditions sont défavorables, le bénéfice de la migration sera faible, nul, ou même négatif et la croissance de la population reposera sur les individus résidents qui permettront de tamponner la dégradation des conditions dans l'environnement distant. Le taux de croissance de la population sera ainsi supérieur à celui d'une population qui serait constituée uniquement d'individus migrants. La contribution de chaque compartiment à la dynamique de la population sera donc contrastée et variable selon les conditions environnementales (Chapman et al. 2011). Chez la truite, les individus anadromes (migrants) bénéficient de la forte productivité de l'environnement marin pour atteindre une plus grande taille et une plus grande fécondité que les individus résidents (Kendall et al. 2014). Cependant, cet avantage est contrebalancé par une plus forte mortalité liée aux coûts physiologiques associés au passage en mer, à la prédation et à une plus forte pression de pêche dans l'environnement marin (Dieperink et al. 2002, Gargan et al. 2006, Harris and Milner 2007). Reconnaître et prendre en compte la migration partielle dans l'étude de la dynamique des populations de truite commune permettra de mieux comprendre les mécanismes de régulation et de résilience face aux changements de l'environnement.

Influence de l'environnement sur la stratégie de migration

Effet de la densité sur la décision de migration

Pour comprendre comment la décision de migration répond aux conditions de l'environnement, je me suis intéressée aux compromis entre croissance, migration et survie chez les juvéniles de truite. L'analyse des données de suivi individuel sur l'Oir menée dans la thèse de Lucie Montorio (2015-2017), que j'ai coordonnée en collaboration avec Guillaume Evanno (UMR ESE), a permis de mettre en évidence que les truites de petite taille ont une plus grande probabilité de migrer vers le cours principal de la rivière et la mer. Et chez les truites résidentes (qui n'ont pas migré), la survie au cours du premier hiver augmente avec la taille (Montorio et al. 2018). Dans ce système d'étude qui a connu des changements marqués de densité, nous avons étudié l'influence des densités de truites et de saumons sur les histoires de vie des juvéniles de truite. Saumons et truites étant deux espèces proches en compétition pour une même ressource, nous attendions un effet additif des densités intra- et interspécifique. Contrairement à nos attentes, nous avons mis en évidence des effets inter- et intraspécifique très contrastés. Si la croissance individuelle et la survie des truites dépendent uniquement de la densité de truites, le mouvement des truites hors du ruisseau natal est négativement corrélé à la densité de saumons (Figure 32). Cela suggère que la densité de saumons pourrait réguler la proportion de truites de mer dans notre population d'étude. Alors que les déterminants de l'anadromie chez la truite demeurent mal connus, ce travail apporte de nouvelles perspectives de recherche ainsi que de nouvelles préoccupations en terme de gestion.

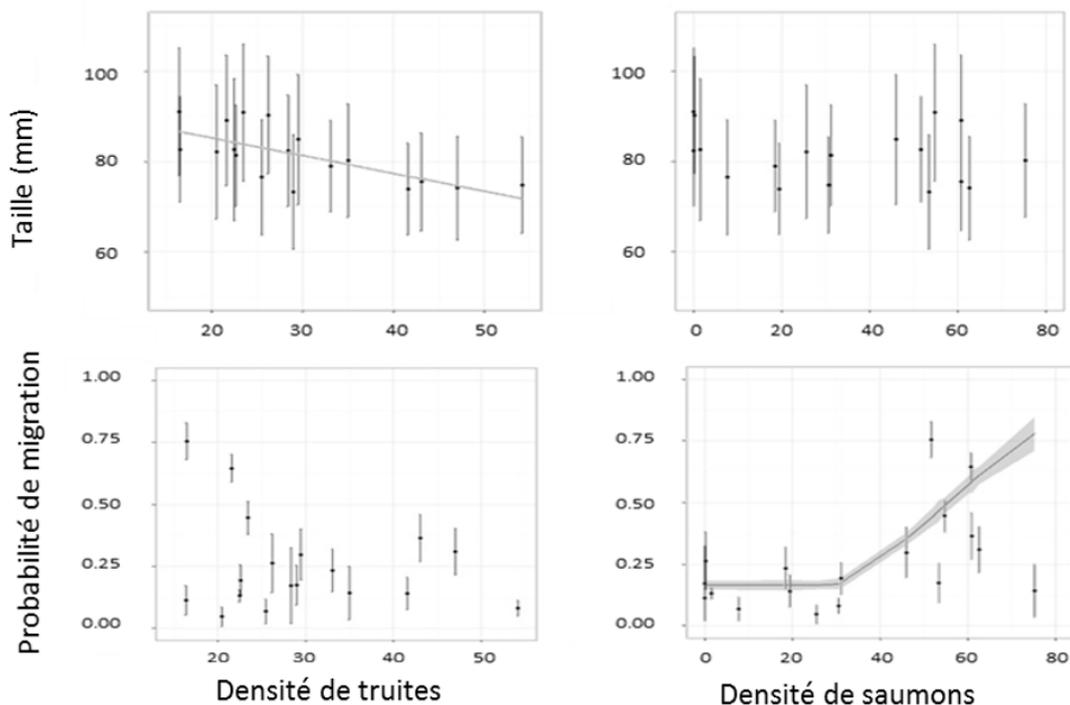


Figure 32. Taille (haut) et probabilité de migrer (bas) chez les juvéniles de truites de l'Oir de 1997 à 2014, en fonction de la densité de juvéniles de truites (gauche) et de la densité de juvéniles de saumons (droite). D'après Montorio et al. (2018).

Effet de la migration sur le succès reproducteur

Pour comprendre l'importance de l'anadromie, qui est facultative chez la truite, nous avons étudié le compromis entre croissance et reproduction. Chez la truite, on observe généralement une plus grande

proportion d'individus anadromes chez les femelles que chez les mâles (Harris and Milner 2007). Ce patron est expliqué par un succès reproducteur (et à terme la fitness) plus fortement relié à la taille chez les femelles (Kendall et al. 2014). Les truites anadromes sont en moyenne plus grandes que les truites résidentes et bénéficient ainsi d'une plus grande fécondité (le nombre d'œufs étant directement relié à la taille du corps)(Elliott 1995). Une grande taille semble également favoriser la taille des œufs et des juvéniles, une meilleure compétitivité pour l'accès aux sites de reproduction et la qualité des nids (capacité à creuser des nids plus profonds)(Fleming 1996). Dans la thèse de Lucie Montorio, nous avons comparé le succès reproducteur et la taille des juvéniles produits par les femelles résidentes et les femelles anadromes sur l'Oir en 2015. Le succès reproducteur est défini comme le nombre de juvéniles issus de chaque femelle, tels que détectés à l'automne par une analyse d'assignation de parenté entre les génomes des reproducteurs potentiels et des juvéniles capturés (microsatellites). Comme attendu, le succès reproducteur des femelles anadromes est plus grand que celui des femelles résidentes (Figure 33, gauche). Mais lorsque la taille des femelles est pris en compte, nous avons mis en évidence que les truites migrantes et les truites résidentes ont un succès reproducteur comparable (Figure 33, droite). Par contre, nous n'avons pas détecté de relation entre la taille des femelles et la taille des juvéniles à l'automne. Qu'elles aient migré en mer, ou qu'elles soient restées longtemps en rivière, la stratégie de croissance des truites importe donc moins que la taille à la reproduction. Sur l'Oir, à l'échelle de la population, les femelles résidentes produisent plus de jeunes que les femelles anadromes. En effet, le grand nombre de femelles résidentes compense leur plus faible fécondité individuelle. Ce résultat suggère que dans cette population à migration partielle, la stratégie résidente aurait une influence sur la dynamique de population plus grande qu'attendue. Une analyse plus détaillée de la dynamique de cette population est présentée ci-après.

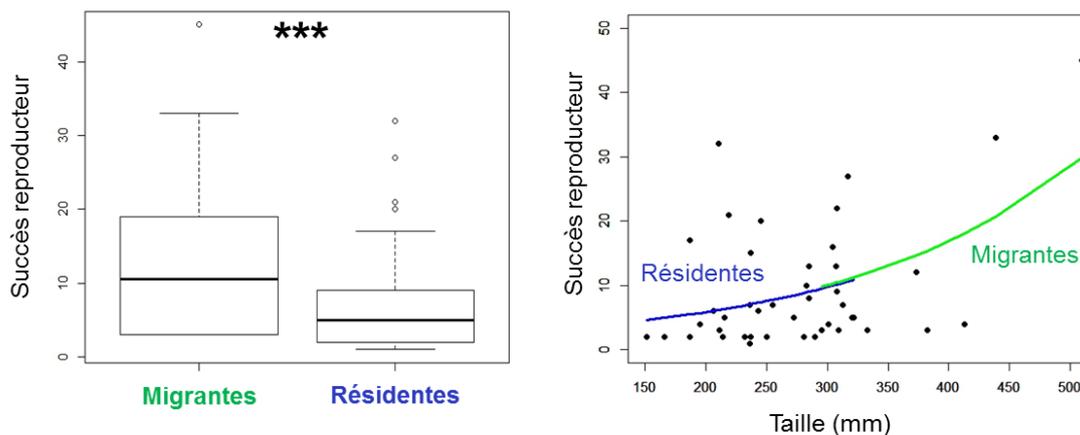


Figure 33. Succès reproducteur des femelles en fonction de la stratégie de migration (gauche) et de la taille (droite) chez les truites de l'Oir en 2015. D'après Montorio (2017).

Synthèse des effets de l'environnement sur la stratégie de migration

L'étude de la petite population de truite de l'Oir permet un suivi détaillé et conjoint des truites anadromes et des truites résidentes. Cependant, je m'interroge sur la généralité des résultats obtenus sur cette population dominée par les truites résidentes pour expliquer le fonctionnement de de systèmes plus grands hébergeant des populations dominées par les truites anadromes, comme sur la Bresle par exemple. J'ai abordé cette question au sein du groupe de travail sur la truite de mer du CIEM (WGTRUTTA) auquel je prends part depuis sa création en 2016. Un premier constat est le manque général de considération et de connaissance sur les relations entre truites anadromes et truites résidentes, mis à part quelques études s'intéressant aux déterminants génétiques de la migration chez la truite, à l'aide d'outils moléculaires (Jonsson 1982, Lemopoulos et al. 2018, Ferguson et al. 2019). La

compréhension des déterminants environnementaux de la migration se heurte en particulier au manque de données individuelles sur les truites anadromes et résidentes issues d'une même population. A ce jour, nous n'avons identifié que six populations à travers l'Europe pour lesquelles ces données sont disponibles. Pour sensibiliser la communauté scientifique et les gestionnaires à la diversité des histoires de vie de la truite commune et aux relations étroites existant entre truites anadromes et truites résidentes, nous avons mené un travail de synthèse bibliographique illustré par les données empiriques mentionnées ci-dessus (Nevoux et al. 2019a).

Nous soulignons que la stratégie de migration n'est pas fixée génétiquement et peut être modifiée au cours de la vie en fonction des conditions de croissance et de l'état énergétique des individus. Les conditions environnementales qui influencent la survie et la croissance, en rivière et en mer, conditionnent la stratégie de migration et déterminent la fitness. Il s'agit notamment du niveau de compétition intra-spécifique et avec d'autres espèces de salmonidés, de la disponibilité en ressources alimentaires et en abris, de la température et du débit de la rivière. On observe un patron commun aux six populations étudiées, sous la forme d'une relation positive entre la taille des truites anadromes et des truites résidentes pour un même âge (Figure 34). Cela indique que les rivières qui produisent de grandes truites résidentes produisent aussi de grandes truites anadromes. De plus, le gain de croissance associé à la migration en mer est plus grand dans les populations de grandes truites (pente >1), suggérant que la croissance en mer doit être supérieure à la croissance en rivière pour que la stratégie anadrome se maintienne dans la population. Pourtant, les trajectoires de vie qui offrent le plus grand gain de croissance (migrer rapidement et rester longtemps en mer) ne sont pas toujours les trajectoires les plus représentées parmi les truites revenant en rivière, comme sur les rivières Vosso, Tamar et Oir (voir figure 6 dans Nevoux et al. 2019a). Nous suggérons que pour ces populations, des contraintes fortes au cours de la phase marine opèrent une sélection contre la stratégie de maximisation de la croissance. La relation entre la croissance, la taille et le succès reproducteur dépend du sexe de sorte que les femelles ont une plus grande tendance à migrer que les mâles. Nous rapportons également que le changement climatique est susceptible d'altérer la stratégie de migration des populations de truites, en particulier dans les populations les plus méridionales. Par ailleurs les pêcheries, l'aquaculture la prolifération de la parasites (poux de mer), l'introduction de nouvelles espèces, les barrages et le contrôle des débits, la faible qualité de l'eau et le développement des activités côtières sont autant de menaces qui pèsent sur les populations de truites. Ces différentes menaces qui agissent à la fois en mer et en rivière modifient les rapports entre les coûts et les bénéfices de la migration, entraînant une modification de la structure des populations et de leur dynamique. Par exemple, une augmentation de la mortalité en mer induite par l'installation de fermes salmonicoles a conduit à la disparition extrêmement rapide de la stratégie anadrome dans certaines populations irlandaises (Gargan et al. 2003). Enfin, nous insistons sur le manque d'évaluation des stocks en Europe. La gestion de la truite de mer n'étant dans beaucoup de pays qu'un sous-produit de la gestion du saumon et est complètement déconnectée de la gestion de la truite résidente. Il y a un besoin urgent de proposer des outils de gestion adaptés à l'écologie et à la plasticité du cycle de vie de la truite. Cela passe notamment par l'acquisition de données pour une meilleure connaissance de la survie et de la croissance en mer, de la capacité de production en rivière, des captures par les pêcheries. Puisque la truite est un migrateur partiel, nous avons besoin de connaître la contribution relative des truites anadromes à la dynamique des populations et de redéfinir des unités de gestion pertinentes. D'une manière générale, nous plaidons pour la reconnaissance et la prise en compte des truites résidentes dans la dynamique des populations de truites de mer.

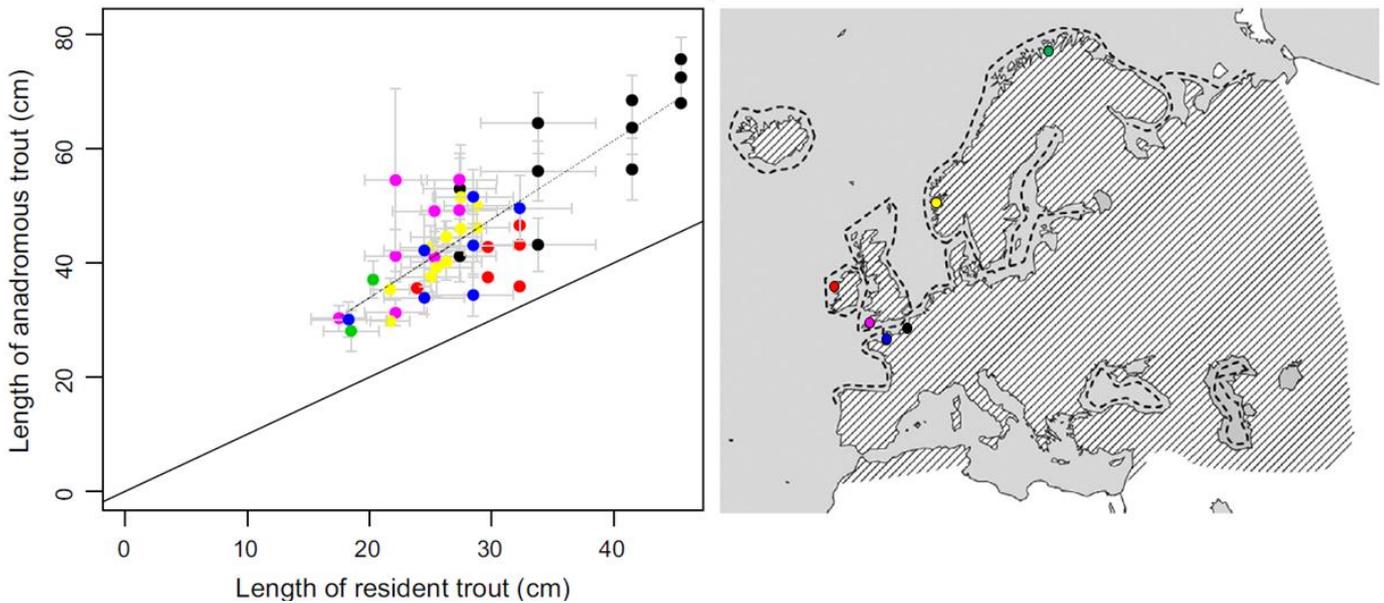


Figure 34. Corrélation entre la taille âge-spécifique moyenne des truites anadromes et des truites résidentes des rivières Hals (vert), Vosso (jaune), Burrishoole (rouge), Tamar (rose), Bresle (noir) et Oir (bleu). La droite en trait plein représente la ligne 1 :1. La droite en trait pointillé représente le gain de croissance relatif attribué à la migration en mer. La carte (droite) représente la distribution de la truite commune en Europe : truite anadrome (tirets) et truite résidente (hachures). Les points indiquent la localisation des six populations d'étude. D'après Nevoux et al. (2019a).

Dynamique d'une population à migration partielle

La truite est une espèce à migration facultative mais l'étude et la gestion de cette espèce se fait généralement de manière déconnectée entre les composantes anadromes et résidentes de la population. Pourtant la stratégie de migration est une réponse extrêmement plastique et faiblement héritable, ce qui implique des transitions démographiques entre les états anadromes et résidents. Au cours de sa thèse, Lucie Montorio a étudié la contribution relative de ces deux composantes sur la dynamique de la population de truites communes de l'Oir au cours des 20 dernières années. Pour ce travail, nous avons initié une collaboration avec Arpat Ozgul (University of Zurich, Suisse) pour son expertise méthodologique. A partir d'un modèle matriciel de population structuré en trois états, nous avons étudié la sensibilité du taux de croissance de la population aux paramètres démographiques des truites anadromes et résidentes. Nous avons également profité d'une opération de restauration du cours d'eau pendant la période d'étude, corrélée à une augmentation de la densité de juvéniles de truites, pour estimer la contribution des truites anadromes et résidentes au changement du taux de croissance observé entre le début et la fin de l'étude. Nous avons mis en évidence une contribution forte des truites résidentes au taux de croissance de la population, mais l'intensité de cet effet est variable dans le temps. La survie adulte et la fécondité des truites résidentes sont des paramètres clés très conservés et peu variables dans le temps. En revanche, l'augmentation de la survie et de la fécondité des truites migrantes, probablement liée à l'amélioration des conditions en mer au cours de la période d'étude, a été responsable de l'augmentation du taux de croissance de la population de l'Oir (Figure 35). Ce résultat suggère que l'opération de restauration, qui vise à améliorer la survie et/ou la capacité d'accueil des juvéniles, n'aurait pas d'effet détectable sur la dynamique de la population.

Il est attendu que les populations à migration partielle, où des individus migrants et résidents coexistent, soient plus résilientes face aux variations de l'environnement que les populations strictement migrantes ou strictement résidentes (Gilroy et al. 2016). La plasticité et la diversité intra-spécifique dans les stratégies de migration semblent être des éléments clés pour expliquer ce patron.

Nous avons utilisé le modèle pour simuler la dynamique de la population sous différentes conditions de survie et de succès reproducteur. Le taux de croissance simulé est maximal pour une proportion équilibrée de truites anadromes et de truites résidentes sous le scénario d'une amélioration des paramètres démographiques des truites anadromes (Figure 36). Aussi, la proportion de truites résidentes dans la population ne dépasse jamais 70% pour la gamme des conditions envisagées. Nos résultats appuient l'hypothèse que les populations à migration partielle seraient plus à même d'amortir l'impact de changements environnementaux défavorables, et de tirer parti de changements favorables, que les populations strictement migratrices ou strictement résidentes.

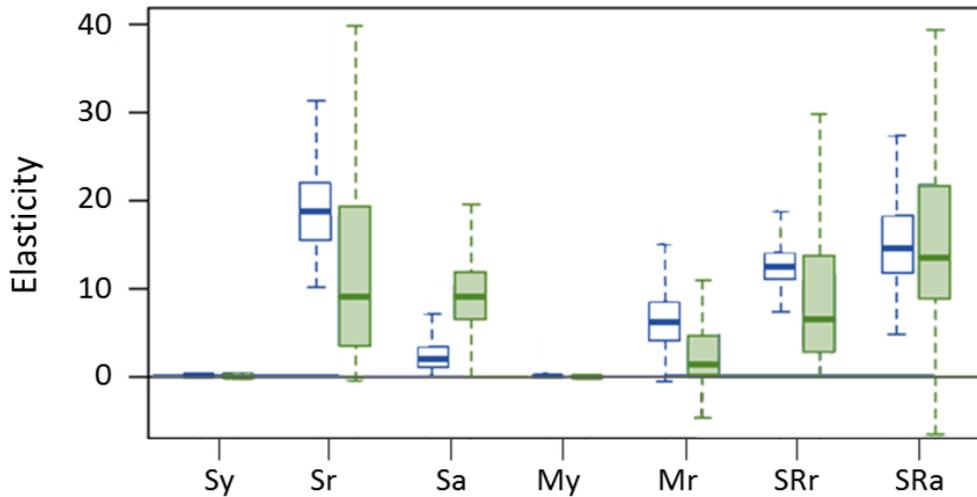


Figure 35. Elasticité du taux de croissance de la population de truites communes de l'Oir aux changements des paramètres démographiques avant (bleu) et après (vert) l'opération de restauration. Sy : survie des juvéniles, Sr : survie des truites résidentes, Sm : survie des truites anadromes, My : probabilité de migration des juvéniles, Mr : probabilité de migration des truites résidentes (>1 an), Rr : succès reproducteur des truites résidentes, Rm : succès reproducteur des truites anadromes. D'après Montorio (2017).

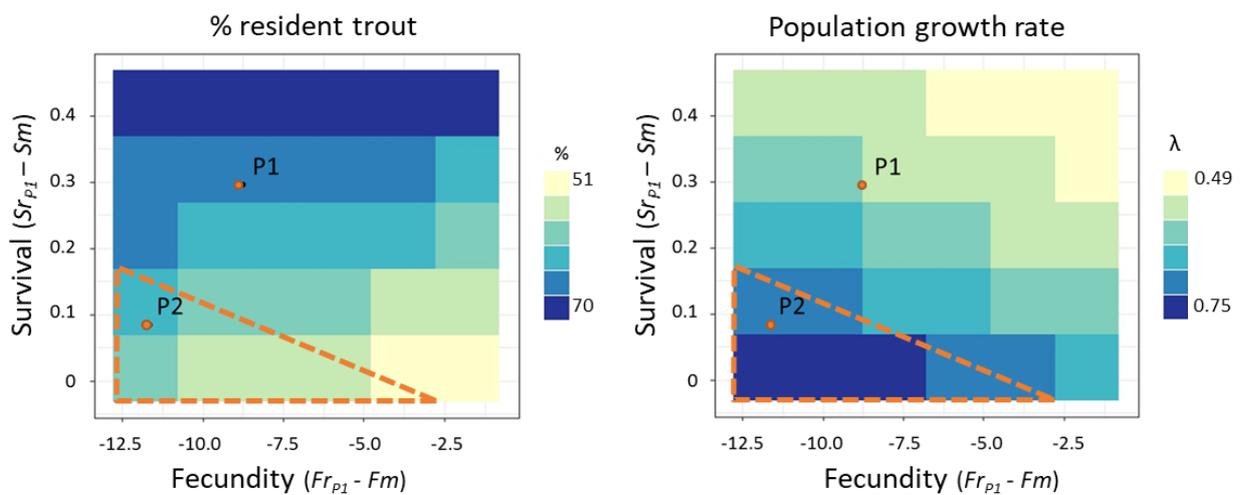


Figure 36. Proportion de truites résidentes dans la population adulte (gauche) et taux de croissance de la population (droite), tels qu'estimés pour différents scénarios de survie et de succès reproducteur. Les valeurs de survie et de succès reproducteur estimés pour les périodes avant et après restauration sont indiquées pour information (P1 et P2, respectivement). La zone délimitée par les tirets oranges illustre la gamme de conditions où le taux de croissance simulé est le plus grand. D'après Montorio (2017).

Perspectives

Quelle gestion pour une espèce à migration partielle ?

Si la migration partielle a été formellement identifiée comme un point d'attention par le groupe de travail WGTRUTTA, prendre en compte cette migration partielle chez la truite commune constitue un challenge pour la gestion. Cette caractéristique pose d'abord la question de la définition d'une population et d'une unité de gestion. Une « population » de truite de mer est traditionnellement définie par le flux de smolts dévalant et le flux d'adultes remontant une rivière. S'il faut inclure les truites résidentes pour définir une population de truite commune à migration partielle, quelle limite amont faut-il considérer ? Faut-il prendre en compte la totalité des truites présentes sur un bassin versant ? Ne faut-il pas uniquement considérer les truites résidentes présentes sur les secteurs fréquentés ou accessibles aux truites de mer ? Cependant, la distribution spatiale des truites de mer n'est pas connue sur beaucoup de bassins versants et est susceptible de varier selon les années en fonction des conditions de débit. Pour apporter des réponses à ces questions, le groupe devra acquérir de nouvelles connaissances sur le fonctionnement spatial des populations de truites, grâce à des programmes de suivis individuels sur certains systèmes. Un autre challenge sera de proposer des modèles capables de prendre en compte la grande plasticité du cycle de vie de la truite pour produire des évaluations biologiquement raisonnables. Cependant, la diversité des systèmes et la faible quantité de données disponibles constitue une contrainte forte à la mise en œuvre de tels outils. Dans ce contexte, il serait intéressant de s'appuyer sur le modèle développé par Lucie Montorio (voir point précédent et Montorio 2017), qui est un modèle extrêmement simple par sa forme, pour essayer d'identifier des patrons généraux à large échelle, le long de gradients thermiques ou latitudinaux par exemple. En particulier, je souhaite comparer comment des différences de croissance et de survie des truites entre l'environnement marin et l'environnement d'eau douce déterminent la stratégie de migration dans différentes populations. Et au-delà de la seule décision de migration, il s'agira d'étudier toute la diversité des trajectoires individuelles, en terme de taille à âge et de durée de séjour en eau douce et en mer.

Quelles interactions entre les truites et les saumons ?

Si les interactions entre les truites anadromes et les truites résidentes commencent à être prises en compte, les interactions entre la truite commune et le saumon atlantique sont principalement abordées dans le cadre de l'étude du comportement (compétition, utilisation de l'habitat, e.g. Kalleberg 1958, Hearn 1987, Harwood et al. 2001, Stradmeyer et al. 2008, Höjesjö et al. 2010). Très peu d'études s'intéressent aux effets sur la croissance ou la survie (Kennedy and Strange 1986, Bal et al. 2011). Pourtant, ces deux espèces de salmonidés vivent en sympatrie et ont des écologies très proches lors de la phase de vie en rivière. Les travaux de Lucie Montorio ont mis en évidence des interactions potentiellement complexes entre ces deux espèces (Montorio et al. 2018), pouvant influencer les transitions démographiques et les trajectoires de vie des individus de l'une ou l'autre des espèces. Bien que les truites et les saumons vivent en sympatrie, les abondances relatives de chaque espèce sont rarement équilibrées au sein d'une rivière. En effet, on distingue des rivières à saumons telles que le Scorff, avec très peu de truites de mer (mais quid des truites résidentes ?), et des rivières à truites de mer telles que la Bresle, ayant une faible abondance de saumons. Au sein de la rivière, les truites et les saumons utilisent des habitats un peu différents, les saumons étant généralement observés dans des habitats plus rapides que les truites. Il est donc probable que l'intensité, et même le sens des interactions inter-spécifiques, puisse être modulés par les conditions de l'environnement. Pour tester cette hypothèse, je souhaite comparer les données disponibles d'abondance relative de juvéniles de truites et de saumons entre différents habitats et différents systèmes. A terme, je souhaite développer un modèle unique modélisant explicitement la dynamique de population de truites et de saumons pour explorer les différentes interactions possibles entre les deux espèces. Cette question devrait être abordée dans le cadre d'une collaboration avec Olivier

Gimenez (UMR CEFE). Plus généralement, ce modèle permettrait de comparer les stratégies de vie des truites et des saumons en terme de stratégie de migration, de croissance et d'itéroparité en lien avec la capacité de résilience des populations face aux changements de l'environnement, en rivière et en mer.

Conclusion

Combien y a-t-il de crécerelles dans cette forêt ou de saumons dans la rivière ? Combien y en aura-t-il l'année prochaine, et dans 10 ans ? Combien d'oiseaux peut-on chasser, combien de poissons peut-on pêcher ? Les plus gros individus survivent-ils mieux ? Pourquoi les individus sont-ils plus petit qu'avant ? Comment faire pour qu'il y ai plus d'outardes, de crécerelle, d'éléphant de mer ou de saumons à se reproduire ?... Qu'il s'agisse d'oiseaux, de mammifères ou maintenant de poissons, je ne sais toujours pas répondre avec précision à chacune de ces questions. Mais le développement d'outils techniques et statistiques me permet de prendre en compte l'incertitude sur les observations pour mieux quantifier les histoires de vie et la dynamique des populations. Et les analyses menées ont permis d'améliorer ma compréhension des mécanismes écologiques sous-jacents, capables d'alimenter des recommandations pour la gestion.

Mes travaux se sont en partie focalisé sur l'étude du mouvement, en considérant dans un premier temps le mouvement de dispersion, et dans un second temps la migration. J'ai analysé les contraintes sur la décision d'initier un mouvement, et les conséquences de cette décision sur les traits d'histoire de vie, sur la fitness des individus et leur intégration à l'échelle de la dynamique de la population. J'ai également abordé la question du timing des transitions démographiques au cours du cycle de vie (âge à la migration, âge au recrutement), qui influence la trajectoire de vie des individus et donc la structure de la population. Dans les systèmes étudiés, l'environnement joue un rôle structurant. En conditionnant les ressources disponibles pour la croissance, la survie ou la reproduction, il peut moduler les coûts démographiques associés à différentes trajectoires. Cependant, l'hétérogénéité entre les individus peut expliquer une certaine variabilité dans la réponse aux changements de l'environnement, par le biais de compromis individuels différents entre traits d'histoire de vie. Et mes travaux récents sur les salmonidés commencent à mettre en évidence la place prépondérante de la croissance dans le cycle de vie des organismes ectothermes. Enfin, j'apprécie de pouvoir mener une recherche fondamentale tout en restant au contact des gestionnaires.

Ce rapport illustre également ma participation et mon implication croissante dans le pilotage de différents projets de recherche, ainsi que dans l'encadrement d'étudiants et de doctorants. Ma candidature à l'HDR est motivée par mon souhait de diriger des recherches et d'être à présent responsable des projets de thèses que j'encadre. J'ai acquis une expertise et une maturité dans mon domaine de recherche qui est reconnue par la communauté travaillant sur les salmonidés en Europe. J'ai trouvé ma place dans un réseau de collaborateurs au niveau national et international et je m'y sens légitime et épanouie !

Remerciements

Je viens ici lister, à la manière d'un pédigrée, les personnes qui m'ont accompagnées, qui m'ont aidées à grandir scientifiquement et humainement. Des rencontres auxquelles je dois une partie de ce que je suis devenue aujourd'hui. A tous, merci de la confiance que vous m'avez accordée, merci pour votre soutien respectueux et pour votre amitié chaleureuse.

Jean-Yves Monnat
Emmanuelle Cam
Christophe Barbraud
Ken Norris
Marthán Bester
Olivier Gimenez
Jean-Luc Baglinière

Références

- Altwegg, R., M. Schaub, and A. Roulin. 2007. Age-specific fitness components and their temporal variation in the barn owl. *The American Naturalist* 169:47–61.
- Armitage, K. B., D. H. V. Vuren, A. Ozgul, and M. K. Oli. 2011. Proximate causes of natal dispersal in female yellow-bellied marmots, *Marmota flaviventris*. *Ecology* 92:218–227.
- Aubry, L. M., E. Cam, D. N. Koons, J.-Y. Monnat, and S. Pavard. 2011. Drivers of age-specific survival in a long-lived seabird: contributions of observed and hidden sources of heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 80:375–383.
- Bacon, L., A. Robert, and Y. Hingrat. 2019. Long lasting breeding performance differences between wild-born and released females in a reinforced North African Houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) population: a matter of release strategy. *Biodiversity and Conservation* 28:553–570.
- Baglinière, J.-L., and G. Maisse. 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican massif, France. *Aquaculture* 45:249–263.
- Bal, G., L. Montorio, E. Rivot, E. Prévost, J.-L. Baglinière, and M. Nevoux. 2017. Evidence for long-term change in length, mass and migration phenology of anadromous spawners in French Atlantic salmon *Salmo salar*: changing *s. salar* size and phenology. *Journal of Fish Biology* 90:2375–2393.
- Bal, G., E. Rivot, E. Prévost, C. Piou, and J.-L. Baglinière. 2011. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* 78:1002–1022.
- Bardonnet, A., and J.-L. Baglinière. 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:497–506.
- Barson, N. J., T. Aykanat, K. Hindar, M. Baranski, G. H. Bolstad, P. Fiske, C. Jacq, A. J. Jensen, S. E. Johnston, S. Karlsson, M. Kent, T. Moen, E. Niemelä, T. Nome, T. F. Næsje, P. Orell, A. Romakkaniemi, H. Sæggrov, K. Urdal, J. Erkinaro, S. Lien, and C. R. Primmer. 2015. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. *Nature* 528:405–408.
- Beaugrand, G., and P. C. Reid. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* 9:801–817.
- Bonte, D., H. Van Dyck, J. M. Bullock, A. Coulon, M. Delgado, M. Gibbs, V. Lehouck, E. Matthysen, K. Mustin, M. Saastamoinen, N. Schtickzelle, V. M. Stevens, S. Vandewoestijne, M. Baguette, K. Barton, T. G. Benton, A. Chaput-Bardy, J. Clobert, C. Dytham, T. Hovestadt, C. M. Meier, S. C. F. Palmer, C. Turlure, and J. M. J. Travis. 2011. Costs of dispersal. *Biological Reviews*:no-no.
- de Bruyn, P. J. N., C. A. Tosh, M. N. Bester, E. Z. Cameron, T. McIntyre, and I. S. Wilkinson. 2011. Sex at sea: alternative mating system in an extremely polygynous mammal. *Animal Behaviour* 82:445–451.
- Burgess, M. D., M. A. Nicoll, C. G. Jones, and K. Norris. 2008. Restricted dispersal reduces the strength of spatial density dependence in a tropical bird population. *Proceedings of the Royal Society of London B* 275:1209–16.

- Burwen, D. L., S. J. Fleischman, and J. D. Miller. 2010. Accuracy and precision of salmon length estimates taken from DIDSON sonar images. *Transactions of the American Fisheries Society* 139:1306–1314.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist* 159:96–105.
- Carlson, S. M., T. P. Quinn, and A. P. Hendry. 2011. Eco-evolutionary dynamics in Pacific salmon. *Heredity* 106:438–447.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Chapman, B. B., C. Brönmark, J.-Å. Nilsson, and L.-A. Hansson. 2011. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos* 120:1764–1775.
- Clarke, A. L., B.-E. Sæther, and E. Roskaft. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* 79:429–438.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press.
- Clutton-Brock, T., and B. C. Sheldon. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 25:562–573.
- Coulson, T. 2012. Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos* 121:1337–1350.
- Daroux, A., F. Martignac, M. Nevoux, J. L. Baglinière, D. Ombredane, and J. Guillard. 2019. Manual fish length measurement accuracy for adult river fish using an acoustic camera (DIDSON). *Journal of Fish Biology* 95:480–489.
- van De Pol, M., L. W. Bruinzeel, D. Heg, H. van Der Jeugd, and S. Verhulst. 2006. A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 75:616–626.
- Dieperink, C., B. D. Bak, L.-F. Pedersen, M. I. Pedersen, and S. Pedersen. 2002. Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. *Journal of Fish Biology* 61:848–852.
- Doligez, B., and T. Pärt. 2008. Estimating fitness consequences of dispersal: a road to 'know-where'? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers' fitness. *Journal of Animal Ecology* 77:1199–1211.
- Elliott, J. M. 1995. Fecundity and egg density in the redd for sea trout. *Journal of Fish Biology* 47:893–901.
- Erkinaro, J., Y. Czorlich, P. Orell, J. Kuusela, M. Falkegård, M. Lämsman, H. Pulkkinen, C. R. Primmer, and E. Niemelä. 2018. Life history variation across four decades in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*:1–14.
- Fay, R., C. Barbraud, K. Delord, and H. Weimerskirch. 2016. Variation in the age of first reproduction: different strategies or individual quality? *Ecology*:n/a-n/a.

- Ferguson, A., T. Reed, T. F. Cross, P. McGinnity, and P. Prodöhl. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment. *Journal of Fish Biology*.
- Fleming, I. A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6:379–416.
- Forget, G., J.-L. Baglinière, F. Marchand, A. Richard, and M. Nevoux. 2018. A new method to estimate habitat potential for Atlantic salmon (*Salmo salar*): predicting the influence of dam removal on the Sélune River (France) as a case study. *ICES Journal of Marine Science* 75:2172–2181.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology* 36:883–902.
- Friedland, K. 2000. Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *ICES Journal of Marine Science* 57:419–429.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367–393.
- Gaillard, J.-M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Gamelon, M., A. Besnard, J.-M. Gaillard, S. Servanty, E. Baubet, S. Brandt, and O. Gimenez. 2011. High Hunting Pressure Selects for Earlier Birth Date: Wild Boar as a Case Study. *Evolution* 65:3100–3112.
- Gargan, P. G., W. R. Poole, and G. P. Forde. 2006. A Review of the Status of Irish Sea Trout Stocks. Pages 25–44 in G. Harris, editor. *Sea Trout: Science and Management: Proceedings of the 2nd International Sea Trout Symposium*. Matador, Leicestershire.
- Gargan, P. G., O. Tully, and W. R. Poole. 2003. Relationship between sea lice infestation, sea lice production and sea trout survival in Ireland, 1992–2001. *Salmon at the Edge* 10:119–135.
- Genovart, M., R. Pradel, and D. Oro. 2012. Exploiting uncertain ecological fieldwork data with multi-event capture–recapture modelling: an example with bird sex assignment. *Journal of Animal Ecology*:no-no.
- Gilroy, J. J., J. A. Gill, S. H. Butchart, V. R. Jones, and A. M. Franco. 2016. Migratory diversity predicts population declines in birds. *Ecology letters* 19:308–317.
- Gimenez, O., E. Cam, and J.-M. Gaillard. 2018. Individual heterogeneity and capture–recapture models: what, why and how? *Oikos* 127:664–686.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- Greenwood, P. J., and P. H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.

- Gregory, S. D., J. D. Armstrong, and J. R. Britton. 2018. Is bigger really better? Towards improved models for testing how Atlantic salmon *Salmo salar* smolt size affects marine survival. *Journal of Fish Biology* 92:579–592.
- Gregory, S. D., A. T. Ibbotson, W. D. Riley, M. Nevoux, R. B. Lauridsen, I. C. Russell, J. R. Britton, P. K. Gillingham, O. M. Simmons, and E. Rivot. 2019. Atlantic salmon return rate increases with smolt length. *ICES Journal of Marine Science*.
- Gregory, S. D., M. Nevoux, W. D. Riley, W. R. C. Beaumont, N. Jeannot, R. B. Lauridsen, F. Marchand, L. J. Scott, and J.-M. Roussel. 2017. Patterns on a parr: Drivers of long-term salmon parr length in U.K. and French rivers depend on geographical scale. *Freshwater Biology* 62:1117–1129.
- Gueguen, J. C., and P. Prouzet. 1994. *Le saumon atlantique: biologie et gestion de la ressource*. Editions Quae.
- Hamel, S., N. G. Yoccoz, and J.-M. Gaillard. 2016. Assessing variation in life-history tactics within a population using mixture regression models: a practical guide for evolutionary ecologists: Mixture regression models and life-history tactics. *Biological Reviews*:n/a-n/a.
- Hardouin, L. A., Y. Hingrat, M. Nevoux, F. Lacroix, and A. Robert. 2015. Survival and movement of translocated houbara bustards in a mixed conservation area. *Animal Conservation* 18:461–470.
- Hardouin, L. A., M. Nevoux, A. Robert, O. Gimenez, F. Lacroix, and Y. Hingrat. 2012. Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. *Oikos* 121:804–812.
- Hardouin, L. A., A. Robert, M. Nevoux, O. Gimenez, F. Lacroix, and Y. Hingrat. 2014. Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. *Journal of Applied Ecology* 51:1494–1503.
- Harris, G., and N. Milner. 2007. *Sea Trout: Biology, Conservation and Management*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Harwood, A. J., N. B. Metcalfe, J. D. Armstrong, and S. W. Griffiths. 2001. Spatial and temporal effects of interspecific competition between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:1133–1140.
- Hearn, W. E. 1987. Interspecific competition and habitat segregation among stream-dwelling trout and salmon: a review. *Fisheries* 12:24–31.
- Höjesjö, J., L. Stradmeyer, S. Griffiths, and J. Armstrong. 2010. Effects of Competing Brown Trout on Habitat Use by Atlantic Salmon Parr: Controlled Investigations in a Laboratory Stream. Pages 194–208 in P. S. Kemp, editor. *Salmonid Fisheries: Freshwater Habitat Management*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- Hutchings, J. A., and M. E. Jones. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:22–47.
- Johnson, M. L., and M. S. Gaines. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:449–480.
- Jones, C. G., W. Heck, R. E. Lewis, Y. Mungroo, G. Slade, and T. Cade. 1995. The restoration of the Mauritius Kestrel *Falco punctatus* population. *Ibis* 137:S173–S180.

- Jonsson, B. 1982. Diadromous and Resident Trout *Salmo trutta*: Is Their Difference Due to Genetics? *Oikos* 38:297–300.
- Jonsson, B., N. Jonsson, and J. Albrechtsen. 2016. Environmental change influences the life history of salmon *Salmo salar* in the North Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* 88:618–637.
- Kalleberg, H. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout. Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 39:55–98.
- Kendall, N. W., J. R. McMillan, M. R. Sloat, T. W. Buehrens, T. P. Quinn, G. R. Pess, K. V. Kuzishchin, M. M. McClure, and R. W. Zabel. 2014. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a review of the processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72:319–342.
- Kennedy, G. J. A., and C. D. Strange. 1986. The effects of intra-and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo solar* L., and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. *Journal of Fish Biology* 28:479–489.
- Kingsolver, J. G., and S. E. Diamond. 2011. Phenotypic Selection in Natural Populations: What Limits Directional Selection? *The American Naturalist* 177:346–357.
- Kokko, H. 2001. Optimal and suboptimal use of compensatory responses to harvesting: timing of hunting as an example. *Wildlife Biology* 7:141–150.
- Le Boeuf, B. J., and R. M. Laws. 1994. *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology*. University of California Press, Berkeley.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lemopoulos, A., S. Uusi-Heikkilä, A. Huusko, A. Vasemägi, A. Vainikka, and S. Yi. 2018. Comparison of Migratory and Resident Populations of Brown Trout Reveals Candidate Genes for Migration Tendency. *Genome Biology and Evolution* 10:1493–1503.
- Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14:343–348.
- Lummaa, V., and T. Clutton-Brock. 2002. Early development, survival and reproduction in humans. *Trends in Ecology & Evolution* 17:141–147.
- Martin, C. A., J. C. Alonso, J. A. Alonso, C. Palacin, M. Magana, and B. Martin. 2008. Natal dispersal in great bustards: the effect of sex, local population size and spatial isolation. *Journal of Animal Ecology* 77:326–334.
- Martin, J. G. A., and M. Festa-Bianchet. 2011. Determinants and consequences of age of primiparity in bighorn ewes. *Oikos*:no-no.
- McMahon, C. R., H. R. Burton, and M. N. Bester. 2000. Weaning mass and the future survival of juvenile southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. *Antarctic Science* 12:149–153.

- McMahon, C. R., M. A. Hindell, H. R. Burton, and M. N. Bester. 2005. Comparison of southern elephant seal populations, and observations of a population on a demographic knife-edge. *Marine Ecology Progress Series* 288:273–283.
- Mills, K. E., A. J. Pershing, T. F. Sheehan, and D. Mountain. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Global Change Biology* 19:3046–3061.
- Montorio, L. 2017. Impact des changements environnementaux sur l'histoire de vie, la démographie et la dynamique de population chez les salmonidés. Thèse de doctorat, Agrocampus Ouest, Rennes, France.
- Montorio, L., G. Evanno, and M. Nevoux. 2018. Intra- and interspecific densities shape life-history traits in a salmonid population. *Oecologia* 188:451–464.
- Myers, R. A., J. A. Hutchings, and R. J. Gibson. 1986. Variation in Male Parr Maturation Within and Among Populations of Atlantic Salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43:1242–1248.
- Nevoux, M., D. Arlt, M. Nicoll, C. Jones, and K. Norris. 2013. The short- and long-term fitness consequences of natal dispersal in a wild bird population. *Ecology Letters* 16:438–445.
- Nevoux, M., B. Finstad, J. G. Davidsen, R. Finlay, Q. Josset, R. Poole, J. Höjesjö, K. Aarestrup, L. Persson, O. Tolvanen, and B. Jonsson. 2019a. Environmental influences of life history strategies in partial anadromous brown trout (*Salmo trutta*, Salmonidae). *Fish and Fisheries* 0.
- Nevoux, M., O. Gimenez, D. Arlt, M. Nicoll, C. Jones, and K. Norris. 2011. Population regulation of territorial species: both site dependence and interference mechanisms matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:2173–2181.
- Nevoux, M., F. Marchand, G. Forget, D. Huteau, J. Tremblay, and J.-P. Destouches. 2019b. Field assessment of precocious maturation in salmon parr using ultrasound imaging. *bioRxiv* 425561, ver. 3 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology.
- Nicoll, M. A. C., C. G. Jones, and K. Norris. 2003. Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity. *Journal of Animal Ecology* 72:917–926.
- Nicoll, M. A. C., M. Nevoux, C. G. Jones, N. Ratcliffe, K. Ruhomaun, V. Tatayah, and K. Norris. 2016. Contrasting effects of tropical cyclones on the annual survival of a pelagic seabird in the Indian Ocean. *Global Change Biology* 23:550–565.
- Nussey, D. H., T. Coulson, M. Festa-Bianchet, and J.-M. Gaillard. 2008. Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology* 22:393–406.
- Olmos, M. 2019. Investigating the drivers of Atlantic salmon populations decline across the North Atlantic basin. Agrocampus Ouest, COMUE Université Bretagne Loire, Rennes, France.
- Olmos, M., F. Massiot-Granier, E. Prévost, G. Chaput, I. R. Bradbury, M. Nevoux, and E. Rivot. 2019. Evidence for spatial coherence in time trends of marine life history traits of Atlantic salmon in the North Atlantic. *Fish and Fisheries* 20:322–342.

- Olmos, M., M. R. Payne, M. Nevoux, E. Prévost, G. Chaput, H. Du Pontavice, J. Guitton, T. F. Sheehan, K. E. Mills, and E. Rivot. soumis. Spatial synchrony in the response of a long range migratory species (*Salmo salar*) to climate change in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*.
- Oosthuizen, W. C., R. Altwegg, M. Nevoux, M. N. Bester, and P. J. N. de Bruyn. 2018. Phenotypic selection and covariation in the life-history traits of elephant seals: heavier offspring gain a double selective advantage. *Oikos* 127:875–889.
- Oosthuizen, W. C., M. Postma, R. Altwegg, M. Nevoux, R. Pradel, M. N. Bester, and P. J. N. de Bruyn. 2019. Individual heterogeneity in life-history trade-offs with age at first reproduction in capital breeding elephant seals. *Population Ecology* 0.
- Oro, D. 2008. Living in a ghetto within a local population: an empirical example of an ideal despotic distribution. *Ecology* 89:838–846.
- Otero, J., A. J. Jensen, J. H. L'Abée-Lund, N. Chr. Stenseth, Storvik Geir O., and L. A. Vøllestad. 2012. Contemporary ocean warming and freshwater conditions are related to later sea age at maturity in Atlantic salmon spawning in Norwegian rivers. *Ecology and Evolution* 2:2192–2203.
- Pärt, T. 1995. The importance of local familiarity and search costs for age- and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Animal Behaviour* 49:1029–1038.
- Pistorius, P. A., P. J. N. de Bruyn, and M. N. Bester. 2011. Population dynamics of southern elephant seals: a synthesis of three decades of demographic research at Marion Island. *African Journal of Marine Science* 33:523–534.
- Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Ramos, R., J. P. Granadeiro, M. Nevoux, J.-L. Mougin, M. P. Dias, and P. Catry. 2012. Combined spatio-temporal impacts of climate and longline fisheries on the survival of a trans-equatorial marine migrant. *PLoS ONE* 7:e40822.
- Rodenhouse, N. L., T. W. Sherry, and R. T. Holmes. 1997. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* 78:2025–2042.
- Sæther, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12:143–149.
- Sæther, B.-E., and Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642–653.
- Sergio, F., J. Blas, M. G. Forero, J. A. Donazar, and F. Hiraldo. 2007. Sequential settlement and site dependence in a migratory raptor. *Behavioral Ecology* 18:811–821.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51:3–47.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stradmeyer, L., J. Höjesjö, S. W. Griffiths, D. J. Gilvear, and J. D. Armstrong. 2008. Competition between brown trout and Atlantic salmon parr over pool refuges during rapid dewatering. *Journal of Fish Biology* 72:848–860.

- Summers, D. w. 1995. Long-term changes in the sea-age at maturity and seasonal time of return of salmon, *Salmo salar* L., to Scottish rivers. *Fisheries Management and Ecology* 2:147–156.
- Sutherland, W. J., J. A. Gill, and K. Norris. 2002. Density dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences. Pages 134–151 in J. M. Bulloch, R. E. Kenward, and R. S. Hails, editors. *Dispersal Ecology*. British Ecological Society/Blackwell Science, Oxford, UK.
- Thorpe, J. E. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture Research* 25:77–87.
- Thorpe, J. E., C. Talbot, and C. Villarreal. 1982. Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture* 28:123–132.
- Thorstad, E. B., F. Whoriskey, I. Uglem, A. Moore, A. H. Rikardsen, and B. Finstad. 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *Journal of Fish Biology* 81:500–542.
- Turchin, P. 1999. Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84:153–159.
- Venable, D. L., and L. Lawlor. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. *Oecologia* 46:272–282.
- Weimerskirch, H. 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* 64:464–473.
- Weladji, R., A. Loison, J.-M. Gaillard, Ø. Holand, A. Mysterud, N. Yoccoz, M. Nieminen, and N. Stenseth. 2008. Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia* 156:237–247.
- Wilson, A. J., and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25:207–214.
- Yoder, J. M., E. A. Marschall, and D. A. Swanson. 2004. The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology* 15:469–476.

Influence de l'environnement sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations

- retour sur cinq cas d'études chez les oiseaux, les mammifères et les poissons -

Résumé

Quel est le nombre de crécerelles dans cette forêt ou de saumons dans la rivière ? Quel sera ce nombre l'année prochaine, et dans 10 ans ? Combien d'oiseaux peut-on chasser, combien de poissons peut-on pêcher ? Les plus gros individus survivent-ils mieux ? Pourquoi les individus sont-ils plus petit qu'avant ? Comment faire pour avoir plus d'outardes, de crécerelle, d'éléphant de mer ou de saumons à se reproduire ?... Qu'il s'agisse d'oiseaux, de mammifères ou maintenant de poissons, voici quelques-unes des questions auxquelles je suis confrontée et qui ont contribué à structurer ma recherche. Des questions si simples auxquelles nous avons pourtant tant de mal à répondre. Pour aborder ces questions, je cherche à expliquer les patrons individuels et populationnels observés dans des données issues de suivis à long terme de populations en milieu naturel par les théories de biologie des populations et de l'écologie évolutive, en utilisant des outils de modélisation adaptés aux observations empiriques.

Dans ce document, je présente mes travaux sous la forme de cinq cas d'étude. Une première partie fait état de trois cas d'études abordés pendant mes années de post-docs. J'y détaille l'étude de la dispersion chez l'outarde houbara, où la mise en évidence de l'influence de l'environnement sur la dynamique spatiale de la population a permis d'apporter des connaissances pour évaluer les pratiques de gestion. Chez le crécerelle de Maurice, la dispersion est un processus coûteux qui a des répercussions à long terme sur la fitness, et des mécanismes de densité dépendance par compétition sont capables d'expliquer la petite taille de la population. J'ai travaillé à identifier et à prendre en compte l'hétérogénéité interindividuelle dans les trajectoires d'histoire de vie chez l'éléphant de mer austral, où la masse au sevrage affecte le recrutement et des sources d'hétérogénéité latentes sont à l'origine de différences dans les performances démographiques. Une deuxième partie présente mes travaux de recherche actuels, à travers deux cas d'étude. Chez le saumon atlantique, j'ai combiné des approches populationnelles et individuelles pour étudier l'effet de l'environnement sur la taille des individus et la dynamique de population, avec la perspective de remettre la croissance au cœur du cycle de vie du saumon. Chez la truite commune, je me suis focalisée sur l'étude de la migration partielle pour comprendre comment l'environnement affecte la stratégie de migration et relier la diversité des histoires de vie à la dynamique des populations.

Rennes, septembre 2019
Marie Nevoux - INRA, UMR ESE, Rennes