

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE DE PAU ET DES PAYS DE L'ADOUR  
ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES EXACTES ET DE LEURS APPLICATIONS

par **Mélanie BRUN**

Pour obtenir le grade de DOCTEUR

Spécialité : Physiologie et biologie des organismes-populations-interactions

**AIDE A LA DECISION POUR LA CONSERVATION DES  
POPULATIONS DE SAUMON ATLANTIQUE (*Salmo salar* L.)**

Soutenu le 16 décembre 2011 après avis des rapporteurs :

Mme Verena TRENKEL, Chercheur, Ifremer - Département EMH

M. Pascal MONESTIEZ, Directeur de recherche, INRA - Unité Biostatistique et  
Processus Spatiaux

Devant la commission d'examen formée de :

M. Christophe ABRAHAM, Professeur des Universités, SupAgro Montpellier – UMR  
MISTEA

M. Nicolas BEZ, Chargé de recherche, IRD – UMR EME

M. Olivier GIMENEZ, Chargé de recherche, CEFE

M. Marc JARRY, Professeur des Universités, UPPA - UMR ECOBIOP

M. Pascal MONESTIEZ, Directeur de recherche, INRA - Unité Biostatistique et  
Processus Spatiaux

M. Étienne PRÉVOST, Chargé de recherche, INRA – UMR ECOBIOP

Mme Verena TRENKEL, Chercheur, Ifremer - Département EMH

---

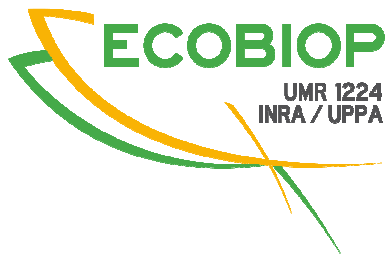
# Partenaires

---



INRA

Montpellier  
SupAgro



---

# Résumé

---

La gestion durable des ressources naturelles vivantes est un problème majeur dans un contexte de raréfaction, dû à l'impact de l'homme et à une incertitude omniprésente. Améliorer les outils existant et en développer de nouveaux pour conseiller les gestionnaires sur l'évolution potentielle des ressources naturelles vivantes, selon divers scénarios environnementaux et de gestion, est nécessaire. Cette thèse a pour but de contribuer au développement d'une méthodologie pour l'aide à la décision pour la gestion des ressources naturelles vivantes, tout en prenant en compte les sources d'incertitude majeures. Ce travail est appliqué au cas de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle (France). Cette population fait l'objet d'un programme de suivi à long terme et cette espèce a été largement étudiée. Cette dernière est menacée mais elle est toujours ciblée par la pêche commerciale et récréative. Elle illustre la dualité entre conservation et exploitation, qui est au cœur de la gestion des ressources naturelles vivantes.

Pour gérer une population, il est nécessaire de comprendre sa dynamique et de prédire son évolution sous divers scénarios environnementaux et de gestion. L'approche Bayésienne fournit un cadre cohérent pour quantifier l'incertitude sous ses différentes formes. Les modèles hiérarchiques permettent l'assimilation de sources de données multiples et de faire des inférences et des prédictions sur des grandeurs spatio-temporelles inconnues. Un modèle stochastique d'état Bayésien, i.e. un modèle hiérarchique Bayésien dynamique, est construit pour étudier la dynamique de la population d'intérêt et pour prédire son évolution.

La théorie de la décision en univers incertain fournit un cadre pour aider un individu dans ses choix, mais son application reste difficile. En théorie, une fonction d'utilité qui dépend des conséquences des alternatives de gestion reflète les préférences d'un individu unique impliqué dans un problème décisionnel. En pratique, sa construction est malaisée. Premièrement, il est difficile de définir une valeur pour chaque conséquence. Deuxièmement, il y a généralement plus d'un individu impliqué dans le problème décisionnel. Par conséquent, on obtient une classe de fonctions d'utilité. De par les différents intérêts, souvent conflictuels, que les gestionnaires ont à prendre en compte, la fonction d'utilité est multi variée. Dans cette thèse, une classe de fonctions d'utilité bi-variées est construite. Elle prend en compte l'incertitude concernant la fonction, les variations de préférence entre les acteurs et la dualité d'intérêts exploitation vs conservation. Ensuite, une analyse de la robustesse est réalisée pour étudier si la décision optimale, i.e. l'utilité espérée maximale, varie lorsque la fonction d'utilité varie.

La méthodologie développée dans cette thèse s'est avérée possible et fructueuse. Elle fournit un cadre cohérent pour organiser les interactions entre scientifiques, acteurs et gestionnaires pour atteindre une compréhension commune des problèmes de décision dans la gestion des ressources naturelles vivantes. En reconnaissant explicitement la diversité des acteurs, elle permet d'identifier des conflits potentiels et de guider les gestionnaires vers des compromis acceptables. Cependant, elle demande un haut niveau de formation et d'expertise en modélisation et en calcul. Elle implique également un temps d'analyse important. Comment rendre ces exigences compatibles avec le niveau actuel d'expertise et les agendas à court terme des structures de gestion est un challenge principal pour le futur.

---

# Abstract

---

The sustainable management of natural living resources is a major issue in a context of increasing scarcity due to human impact and of pervasive uncertainty. Improving existing tools and developing new ones to advise decision makers on the potential evolution of natural living resources, according to various management and environmental scenarios, is requested. This PhD aims at contributing to the development of a methodology for decision making for natural living resources management, while taking into account major sources of uncertainty. This is achieved through the study case of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (France). This population is subjected to a long term monitoring program and the species has been extensively studied. Atlantic salmon is a threatened species but still targeted by commercial and recreational fisheries. It illustrates the duality between conservation and exploitation which is at the heart of natural living resource management.

To manage a population, it is necessary to understand its dynamics and to predict its evolution under various management and environmental scenarios. The Bayesian approach provides a coherent framework to quantify uncertainty in its different forms. Hierarchical models allow the assimilation of multiple sources of data and to make spatio-temporal inferences and predictions. A Bayesian state space model, i.e. a Bayesian dynamic hierarchical model, is constructed to study the dynamics of the population of interest and to predict its evolution.

The decision theory under uncertainty provides a framework to help an individual in its choices, but its application still raises difficulties. In theory, a utility function depending on the consequences of alternative actions reflects the preferences of a single individual involved in a decision problem. In practice, its construction is challenging. Firstly, it is difficult to assign a value for each consequence. Secondly, there is usually more than one individual involved in the decision problem. Consequently, we obtain a set of utility functions. Due to the various and often conflicting interests the decision maker has to take into account, the utility function is multivariate. In this PhD, a set of bivariate utility functions is constructed. It accounts for the uncertainty about the function, the variation of preferences among stakeholders and the dual interests of exploitation vs conservation. Next, a robustness analysis is performed to study if the optimal decision, i.e. associated to the maximum expected utility, varies when the utility function varies.

The methodology developed in this PhD proved practicable and fruitful. It provides a coherent framework for organizing the interactions between scientists, stakeholders and decision makers for reaching a common understanding of decision problems in the management of natural living resources. By acknowledging explicitly the diversity among stakeholders, it allows to identify potential conflict and it helps guiding decision makers towards acceptable trade-off actions. However, it requires a high level of training and expertise in modelling and computation. It involves also thoughtful and time consuming analyses. How to render these requirements compatible with the current level of expertise and the short term agendas of management bodies is a main challenge for the near future.

---

# Remerciements

---

Je tiens à remercier mon directeur de thèse, Marc JARRY, et mes encadrants, Christophe ABRAHAM et Etienne PREVOST, pour leurs enseignements, leur aide, leurs conseils et leur disponibilité tout au long de ma thèse. Je les remercie de la confiance qu'ils m'ont accordé en me confiant ce travail de thèse, qui m'a permis d'acquérir des compétences solides en modélisation hiérarchique Bayésienne et en algorithmique, ainsi que des connaissances en écologie, en mathématique, sur la gestion des salmonidés et sur l'aide à la décision.

Je remercie les organismes qui ont financé ma thèse : l'INRA, et plus particulièrement les départements EFPA et MIA, ainsi que le projet européen AARC.

Je tiens également à remercier les membres de mon comité de thèse, Dominique AMI (GREQAM), Pierre CARTIGNY (GREQAM), Eric PARENT (ENGREF) et Etienne RIVOT (UMR ESE), pour leur disponibilité et leurs précieux conseils.

Je remercie les rapporteurs et les membres de mon jury de thèse d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Je remercie également l'ensemble du Pôle d'hydrobiologie de Saint-Pée-sur-Nivelle, et plus particulièrement les membres de l'UMR ECOBIOP (Saint-Pée-sur-Nivelle), ainsi que les membres de l'UMR MISTEA (Montpellier) pour leur accueil et leur aide.

Enfin, je remercie mes parents et leurs conjoints, qui m'ont aidé et soutenu tout au long de mon parcours, mais également mes frères et sœurs et mon conjoint, qui m'ont également soutenu.

---

# *Notes*

---

◆ : les mots suivis de ce symbole possèdent une définition dans le glossaire.

Dans un but d'homogénéité tout au long du manuscrit, toutes les abréviations sont en langue anglaise. Par ailleurs, elles sont définies à la fin du manuscrit.

Ce manuscrit de thèse est rédigé sous forme d'articles. Cette structuration entraîne la répétition d'un certain nombre d'information (e.g. description de la Nivelles).

---

# Table des matières

---

Résumé

Abstract

Remerciements

Notes

## - Introduction –

*Chapitre I. Motivation de la thèse : développer une méthodologie pour l'aide à la décision pour la conservation des ressources naturelles vivantes ..... 1*

*I.1. Les menaces pesant sur les ressources naturelles vivantes..... 1*

*I.2. Les enjeux de la gestion des ressources naturelles vivantes ..... 2*

*I.3. Le contexte actuel du saumon atlantique ..... 3*

*I.3.1. Le cycle de vie du saumon atlantique ..... 3*

*I.3.2. L'état actuel du saumon atlantique ..... 7*

*I.3.3. La gestion actuelle du saumon atlantique ..... 8*

*I.4. Les objectifs de la thèse et plan du mémoire..... 9*

*I.5. Références ..... 11*

## - Partie I -

**- Un modèle dynamique pour la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle -**

*Chapitre II. Une approche hiérarchique Bayésienne..... 21*

*II.1. La prise en compte de l'incertitude..... 21*

<i>II.2. Le principe de l'approche statistique Bayésienne</i> .....	21
<i>II.3. Les méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov</i> .....	23
<i>II.4. Les modèles hiérarchiques</i> .....	24
<i>II.5. Les modèles stochastiques d'états</i> .....	25
<i>II.6. Références</i> .....	26

***Chapitre III. Un cas d'étude : la population de saumon atlantique (*Salmo salar L.*) de la Nivelle (France)*..... 28**

<i>III.1. La Nivelle et sa population de saumon atlantique</i> .....	28
<i>III.1.1. Un site atelier</i> .....	28
<i>III.1.2. Le zonage de la Nivelle</i> .....	28
<i>III.1.3. Un cas d'étude pour la gestion</i> .....	29
<i>III.2. Les observations disponibles</i> .....	31
<i>III.3. Références</i> .....	33

***Chapitre IV. Un modèle hiérarchique Bayésien pour l'estimation des abondances de tacons  $0^+$  en automne*..... 34**

<i>IV.1. Introduction</i> .....	34
<i>IV.2. 1<sup>er</sup> article : Estimating an homogeneous series of a population abundance indicator despite changes in data collection procedure: a hierarchical Bayesian modelling approach</i> .....	35
<i>IV.2.1. Abstract</i> .....	35
<i>IV.2.2. Keywords</i> .....	36
<i>IV.2.3. Introduction</i> .....	36
<i>IV.2.4. Material and methods</i> .....	37
<i>IV.2.4.1. Notation and presentation</i> .....	37
<i>IV.2.4.2. A general HBM for the joint treatment of multiple DCPs</i> .....	38
<i>IV.2.4.3. An illustrative case study on Atlantic salmon juveniles</i> .....	40
<i>I.1.1.1.(a). IV.2.4.3.(a). Study site</i> .....	40
<i>I.1.1.1.(b). IV.2.4.3.(b). Data</i> .....	41
<i>IV.2.4.4. Modelling</i> .....	45
<i>I.1.1.1.(c). IV.2.4.4.(a). DCP1: successive removal</i> .....	45
<i>I.1.1.1.(d). IV.2.4.4.(b). DCP2: catch-per-unit of effort</i> .....	49
<i>I.1.1.1.(e). IV.2.4.4.(c). Linking the two DCPs and specification of an homogeneous abundance indicator</i> ....	50



<i>I.1.1.1.(f). IV.2.4.4.(d). Hierarchical structure on the homogeneous abundance indicator</i> .....	51
<i>I.1.1.1.(g). IV.2.4.4.(e). Homogeneous abundance indicators at larger scales</i> .....	54
<i>I.1.1.1.(h). IV.2.4.4.(f). Prior for the parameters and Bayesian inference</i> .....	54
<b><i>IV.2.4.5. Posterior checks</i></b> .....	<b>56</b>
<i>IV.2.5. Results</i> .....	57
<i>IV.2.6. Discussion</i> .....	61
<i>IV.2.7. Acknowledgements</i> .....	64
<i>IV.2.8. References</i> .....	64
<b><i>IV.3. Un indicateur de l'abondance des tacons 0<sup>+</sup> par type de production</i></b> .....	<b>69</b>
<i>IV.3.1. Modélisation</i> .....	69
<i>IV.3.2. Priors et inférences Bayésiennes</i> .....	76
<i>IV.3.3. Résultats</i> .....	76
<i>IV.3.4. Discussion</i> .....	79
<b><i>IV.4. Références (hors article)</i></b> .....	<b>79</b>

***Chapitre V. Un modèle hiérarchique Bayésien pour l'estimation de l'abondance et de la répartition spatiale des géniteurs..... 81***

<b><i>V.1. Introduction</i></b> .....	<b>81</b>
<b><i>V.2. 2<sup>ème</sup> article : Estimating the spatial repartition of spawner abundances by coupling Capture-Mark-Recapture data with redd counting: a Bayesian approach</i></b> .....	<b>81</b>
<i>V.2.1. Abstract</i> .....	82
<i>V.2.2. Résumé</i> .....	83
<i>V.2.3. Introduction</i> .....	83
<i>V.2.4. Material and methods</i> .....	84
<i>V.2.4.1. Study site</i> .....	84
<i>V.2.4.2. Data</i> .....	85
<i>V.2.4.3. Notation</i> .....	90
<i>V.2.4.4. A general HBM approach for the joint treatment of multiple DCPs</i> .....	91
<b><i>V.2.4.5. Modelling</i></b> .....	<b>92</b>
<i>I.1.1.1.(i). V.2.4.5.(a). Adult return and Capture-Mark procedure</i> .....	96
<i>I.1.1.1.(j). V.2.4.5.(b). DCP1 for recapture: Electric Fishing</i> .....	97
<i>I.1.1.1.(k). V.2.4.5.(c). DCP2 for recapture: Olha total trap</i> .....	98
<i>I.1.1.1.(l). V.2.4.5.(d). Spatial repartition of spawners in zone HC</i> .....	98
<i>I.1.1.1.(m). V.2.4.5.(e). Spawners to redd counts relationship</i> .....	99
<i>I.1.1.1.(n). V.2.4.5.(f). Total spawner density</i> .....	100
<i>I.1.1.1.(o). V.2.4.5.(g). Hierarchical structure on probabilities</i> .....	101
<i>I.1.1.1.(p). V.2.4.5.(h). DAG</i> .....	101
<i>I.1.1.1.(q). V.2.4.5.(i). Identification issues and model simplification</i> .....	104
<i>I.1.1.1.(r). V.2.4.5.(j). Prior for the parameters and Bayesian inference</i> .....	105
<i>I.1.1.1.(s). V.2.4.5.(k). Posterior checks</i> .....	106

V.2.5. Results.....	106
V.2.5.1. Sampling procedure and model adequacy.....	106
V.2.5.2. Population abundance and spatial repartition.....	108
V.2.5.3. LN versus HC comparison.....	111
V.2.6. Discussion.....	113
V.2.7. Acknowledgements.....	115
V.2.8. References.....	115

## **Chapitre VI. Un modèle de la dynamique de renouvellement de la population** ..... 119

VI.1. Introduction.....	119
VI.2. 3 <sup>ème</sup> article : un modèle stochastique Bayésien pour l'étude de la dynamique de renouvellement de la population de saumon atlantique ( <i>Salmo salar</i> L.) de la Nivelle (sud-ouest de la France).....	119
VI.2.1. Résumé.....	120
VI.2.2. Introduction.....	120
VI.2.3. Matériel et méthodes.....	122
VI.2.3.1. Notations.....	122
VI.2.3.2. Site d'étude.....	127
VI.2.3.3. La transition du géniteur au tacon $0^+$ : la relation stock–recrutement.....	128
I.1.1.1.(t). VI.2.3.3.(a). Du nombre de femelles à la densité d'œufs.....	128
I.1.1.1.(u). VI.2.3.3.(b). De la densité d'œufs à la densité de tacons $0^+$ .....	129
I.1.1.1.(v). VI.2.3.3.(c). Des densités de tacons $0^+$ issus de la reproduction naturelle à une estimation de l'effectif total de tacons $0^+$ sur l'ensemble de la rivière.....	132
VI.2.3.4. La relation recrutement–stock : du tacon $0^+$ au géniteur de retour dans la Nivelle.....	133
VI.2.4. Initialisation du cycle, DAG, priors et inférences Bayésiennes.....	135
VI.3. Résultats.....	137
VI.3.1. La relation stock-recrutement.....	138
VI.3.2. La relation recrutement-stock.....	139
VI.4. Discussion.....	140
VI.4.1. La relation stock-recrutement.....	141
VI.4.2. La relation recrutement-stock.....	141
VI.5. Références.....	143

**- Partie II -**  
**- Couplage du modèle et de la théorie de la décision**  
**en univers incertain -**

***Chapitre VII. Introduction à la théorie de la décision en univers incertain. 147***

<b>VII.1. Cadre théorique .....</b>	<b>147</b>
VII.1.1. Les composantes de la théorie de la décision en univers incertain .....	147
VII.1.2. Les intérêts de la fonction d'utilité.....	150
VII.1.3. Principe de la construction d'une fonction d'utilité.....	150
<b>VII.2. Cadre pratique .....</b>	<b>151</b>
VII.2.1. La fonction d'utilité.....	151
VII.2.1.1. La multiplicité de la fonction d'utilité .....	151
VII.2.1.2. La construction de la classe de fonctions d'utilité .....	152
VII.2.2. Analyse de la robustesse vis-à-vis de la fonction d'utilité.....	153
<b>VII.3. Références.....</b>	<b>154</b>

***Chapitre VIII. Application de la théorie de la décision pour la conservation du saumon atlantique (Salmo salar L.) de la Nivelle (France)..... 156***

<b>VIII.1. Introduction.....</b>	<b>156</b>
<b>VIII.2. 4<sup>ème</sup> article : Application of the decision theory under uncertainty for the conservation of natural resources, an Atlantic salmon (Salmo salar L.) study case.....</b>	<b>156</b>
VIII.2.1. Summary .....	157
VIII.2.2. Keywords .....	157
VIII.2.3. Introduction .....	158
VIII.2.4. Materials and methods.....	159
VIII.2.4.1. Notation .....	159
VIII.2.4.2. A global framework for decision making.....	159
VIII.2.4.3. Case study: the Atlantic salmon population of the Nivelle River (France).....	162
I.1.1.1.(w). VIII.2.4.3.(a). Atlantic salmon life cycle, threats and study site .....	162
I.1.1.1.(x). VIII.2.4.3.(b). The management decision problem: restoration of connectivity vs juvenile stocking .....	164
I.1.1.1.(y). VIII.2.4.3.(c). Population projection under a given management action .....	165
I.1.1.1.(z). VIII.2.4.3.(d). A class of utility functions .....	166
I.1.1.1.(aa). VIII.2.4.3.(e). The robustness analysis.....	169
VIII.2.5. Results.....	172
VIII.2.5.1. Predictions of the consequences.....	172
VIII.2.5.2. Robustness analysis with respect to the optimal action.....	172

VIII.2.5.3. Robustness analysis with respect to the maximum expected utility .....	175
VIII.2.6. Discussion.....	177
VIII.2.7. References.....	179

**Chapitre IX. Une méthodologie pour l'exploration de la classe de fonctions d'utilité ..... 183**

**IX.1. Introduction..... 183**

**IX.2. A global methodology to explore a class of bivariate smooth utility functions in the framework of the decision theory under uncertainty..... 183**

IX.2.1. Introduction ..... 183

IX.2.2. Material and methods..... 184

IX.2.2.1. A global framework for the exploration of the set of utility functions..... 184

IX.2.2.2. A methodology for a global modification of the utility function..... 188

I.1.1.1.(bb). IX.2.2.2.(a). A succession of conditional Normal distributions ..... 188

I.1.1.1.(cc). IX.2.2.2.(b). Matrix  $\mathcal{M}^{(x)}$  inversion ..... 190

IX.2.2.3. A methodology for a local modification of the utility function ..... 191

IX.2.2.4.  $\alpha$  and  $\beta$  values and exploration ..... 192

IX.2.3. Results..... 193

IX.2.3.1. A global modification of the utility function..... 193

IX.2.3.2. A local modification of the utility function ..... 194

IX.2.3.3. The whole exploration of the set  $\mathcal{U}$ ..... 196

IX.2.4. Discussion..... 197

**IX.3. References ..... 198**

**- Conclusion générale et perspectives -**

**Chapitre X. Conclusion générale et perspectives..... 200**

**X.1. Objectifs de la thèse, méthodes et résultats..... 200**

X.1.1. Objectifs..... 200

X.1.2. Etape 1 : la construction d'un modèle dynamique de renouvellement de la population ..... 200

X.1.3. Etape 2 : couplage du modèle dynamique et de la théorie de la décision..... 201

**X.2. Une méthodologie générale pour la gestion des ressources naturelles vivantes..... 201**

**X.3. Les principaux intérêts de la méthodologie proposée ..... 203**

**X.4. Les limites et perspectives ..... 203**

*X.5. Références* ..... 205

**Glossaire**

**Abréviations**

**Annexes**

---

# *Introduction*

---

## ***Chapitre I. Motivation de la thèse : développer une méthodologie pour l'aide à la décision pour la conservation des ressources naturelles vivantes***

---

### ***I.1. Les menaces pesant sur les ressources naturelles vivantes***

Dans cette section, nous utilisons le terme "ressources naturelles vivantes" mais nous nous focalisons sur les ressources marines vivantes et cynégétiques<sup>♦</sup>.

De nombreuses ressources naturelles vivantes ont fortement diminué et sont aujourd'hui menacées (Vié et al., 2009) face aux diverses pressions exercées par l'homme sur le milieu (Vitousek et al., 1997 ; Gascuel et al., 2011). L'exploitation d'espèces cibles impacte la dynamique de renouvellement et la structure des populations, en induisant une évolution des phénotypes de ces espèces (Allendorf et Hard, 2009 ; Darimont et al., 2009 ; Sasaki et al., 2009). La sélectivité de l'exploitation modifie les traits d'histoire de vie des espèces tels que l'âge ou la taille à la maturité (Heino, 1998 ; Ernande et al., 2004 ; Gamelon et al., 2011), la taille ou le poids des individus (Conover et Munch, 2002 ; Coltman et al., 2003), ou encore d'autres caractères phénotypiques (e.g. la taille des cornes pour les espèces trophées ; Coltman et al., 2003). Ces modifications entraînent une diminution des phénotypes recherchés par l'homme mais elles ont également des conséquences importantes pour la population. Dans l'exemple des cornes des espèces trophées, les chasseurs sélectionnent les individus ayant les cornes les plus grandes. Ce caractère phénotypique est héritable et intervient lors de la reproduction. Les individus possédant les cornes les plus grandes ont un succès d'accouplement plus important. Ainsi, une sélection par la chasse des individus à cornes longues entraîne une augmentation du succès reproducteur des individus à cornes courtes et par conséquent une augmentation du nombre de petits héritant de ce phénotype, ce qui entraîne une évolution de la population vers les phénotypes à cornes courtes. Tout comme cet exemple, d'autres modifications phénotypiques peuvent être héréditaire, i.e. que le trait est déterminé génétiquement. Ainsi, ces modifications seront permanentes et une réduction de la pression d'exploitation ne permettra pas un retour au phénotype d'origine (Conover et Munch, 2002 ; Swain et al., 2007). L'exploitation agit également sur les espèces non-ciblées. En ce qui concerne les ressources marines vivantes, certains poissons non-ciblés sont capturés et rejetés à la mer (Hall et al., 2000). Lorsqu'ils sont rejetés, leur taux de survie peut être faible. De plus, la sélection d'espèces situées en haut de la chaîne trophique, appelées les "tops prédateurs", agit sur toute la chaîne dont elles font partie (Pauly et al., 1998 ; Shackell et al., 2010). Ainsi, la part des tops prédateurs diminue et l'abondance des espèces situées en bas de la chaîne trophique augmente. La dégradation et la fragmentation de l'habitat sont également des exemples de pression qui ont un impact fort sur le déclin des ressources naturelles vivantes (Fahrig, 1998 ; Gosset et al., 2006 ; Lin et Liu, 2006 ; Feary et al., 2007 ; Carrete et al., 2009).

Le changement climatique vient s'ajouter à ces pressions (Walther et al., 2002 ; Jonsson et Jonsson, 2009). Il agit sur la croissance (Todd et al., 2008), la survie, la répartition (Thomas et al., 2004 ; Lassalle et Rochard, 2009 ; Klamt et al., 2011 ; Philippart et al., 2011) ou le

remplacement des espèces (Hemery et al., 2008). Il reste cependant difficile de prédire l'évolution du climat et par conséquent de prendre des mesures de gestion sur le long terme (Polasky et al., 2011).

L'intérêt commercial et le statut remarquable de certaines espèces font que leur gestion est depuis longtemps une préoccupation majeure. De nombreux travaux tentent de comprendre et de prévoir l'évolution des différentes populations et de développer des méthodologies pour l'aide à la décision, dans le but d'aboutir à une exploitation durable des ressources naturelles vivantes (Walters, 1986 ; Punt et Hilborn, 1997 ; Prévost et Chaput, 2001 ; Dorazio et Johnson, 2003 ; Walters et Martell, 2004 ; Myrsterud et Bischof, 2010). Ce concept fait appel à la notion de développement durable, née dans les années 70, dont l'idée est de permettre à une génération d'exploiter les ressources naturelles tout en laissant aux générations futures la possibilité de bénéficier de cette même exploitation (Weber, 1995). Ainsi, améliorer les outils existants et développer de nouveaux outils pour prédire l'évolution des populations sous divers scénarios environnementaux et de gestion est utile pour éclairer les gestionnaires.

## ***1.2. Les enjeux de la gestion des ressources naturelles vivantes***

Les enjeux de la gestion des ressources naturelles vivantes reposent sur 3 composantes principales (Laubier, 2003 ; Gordon et al., 2004 ; Gascuel et al., 2011) :

- (i) une composante économique ;
- (ii) une composante sociale ;
- (iii) et une composante environnementale.

La *composante économique* est principalement liée au fait que l'exploitation est une source importante de revenus pour de nombreux pays et pour tous les acteurs de la filière (e.g. pour la filière pêche : pêcheurs, mareyeurs, transformateurs, conserveurs, etc.). L'attrait dont bénéficient un certain nombre d'espèces emblématiques, tel que le saumon atlantique (*Salmo salar* L.), peut être bénéfique pour des activités de tourisme et de pêche ou de chasse récréative, et ainsi être une source de profit pour certains pays et/ou régions.

La *composante sociale* repose beaucoup sur le fait que les filières pêche et chasse fournissent des emplois et des sources de nourriture à l'homme. Ces filières prennent plus ou moins d'importance selon les pays. Pour la filière pêche, certains pays ayant peu de façade maritime et de cours d'eau, la population se nourrit peu de produits d'origine halieutique. Dans d'autres, l'exploitation des espèces aquatiques représente la principale source de travail, une activité traditionnelle et la source majeure de l'alimentation en protéine. La gestion de l'exploitation est alors très importante. La popularité des espèces emblématiques engendre également une pression de la population humaine pour leur conservation.



La *composante environnementale* tient au fait que préserver l'environnement est une problématique de plus en plus prise en compte. Le bon état de santé de l'espèce humaine passe par un bon état écologique de la planète. L'homme prélève des ressources dans un système qu'il ne connaît que partiellement et il est nécessaire que ce système reste en bon état pour que l'homme puisse continuer à prélever ces ressources et à bénéficier des services que le système peut donner par ailleurs. Avant les années 70-80, l'utilisation des ressources naturelles vivantes avait pour but unique son exploitation par l'homme. La composante environnementale n'est apparue qu'après avec la notion de développement durable. Ces trois composantes forment aujourd'hui les idées de base de cette notion (Hopwood et al., 2005).

Au regard de ces trois composantes, il est clair que le maintien de l'exploitation et la conservation des ressources naturelles vivantes sont deux enjeux primordiaux. Cependant, ces enjeux semblent contradictoires. En effet, l'optimisation de l'activité de pêche et/ou de chasse est souvent synonyme d'une maximisation des captures à haute valeur, engendrant une diminution de l'effectif du stade ou du phénotype recherché et/ou une évolution forcée de la population ciblée et/ou de son système. Les gestionnaires doivent donc prendre des décisions tenant compte de ces objectifs contradictoires.

Le saumon atlantique est un bon modèle pour le développement d'une méthodologie pour l'aide à la décision pour la conservation des ressources naturelles vivantes. Il est au cœur des problématiques de gestion actuelles et de la dualité entre conservation et exploitation. Il est également un modèle biologique largement étudié. Ainsi, de longues séries de données (e.g. Dumas and Prouzet, 2003 ; Rivot et al., 2004 ; Prévost et al., 2005) et de nombreuses connaissances sur les différentes populations et sur l'écologie de cette espèce (Verspoor et al., 2007) sont disponibles.

### ***1.3. Le contexte actuel du saumon atlantique***

#### *1.3.1. Le cycle de vie du saumon atlantique*

Dans cette section, les principaux éléments du cycle de vie du saumon atlantique sont décrits et le lecteur peut se référer à des descriptions plus détaillées comme celle de Webb et al. (2007).

Le saumon atlantique est une espèce amphihaline<sup>♦</sup>, anadrome<sup>♦</sup> et phylopatrique<sup>♦</sup>. Elle se distribue dans les rivières le long des régions côtières (est et ouest) et dans les eaux marines de l'océan Atlantique nord. Son cycle de vie comporte deux phases :

- (i) une phase de reproduction et de croissance des jeunes qui se déroule en eau douce ;
- (ii) et une phase de croissance des adultes qui se déroule principalement dans l'océan Atlantique (Fig. I.1).

Pour les populations françaises, ces deux phases durent 1 ou 2 ans (exceptionnellement 3 pour la phase adulte).

En France, la reproduction se déroule à la fin de l'automne et au début de l'hiver (Dumas et Haury, 1995 ; Dumas et Darolles, 1999). La femelle creuse tout d'abord un nid dans les graviers du lit de la rivière. Elle y dépose ses œufs qui sont fécondés simultanément par un ou généralement plusieurs mâles. Les œufs fécondés sont recouverts de graviers par la femelle (Crisp, 1993 ; Fleming, 1996). Le dôme de graviers sous lequel sont enfouis les œufs est appelé frayère. Une frayère peut contenir un ou plusieurs nids. Une femelle peut faire successivement plusieurs frayères, dans lesquelles elle dépose ses œufs ou qu'elle abandonne si elle ne juge pas le site approprié (Fleming, 1996). Grimardias et al. (2010) ont montré que dans la partie accessible amont de la Nivelle (site d'étude de ce travail de thèse), une femelle fait entre 1 et 4 frayères. Dans une autre étude, se déroulant dans un chenal expérimental construit le long de la Nivelle, de Gaudemar et al. (2000) ont montré que des femelles d'une année de mer construisent 1 à 2 frayères, contenant entre 7 et 11 nids. Après éclosion des œufs, les alevins restent sous les graviers jusqu'à la (quasi-) résorption de leur sac vitellin<sup>♦</sup>. Ils émergent alors de la frayère au printemps pour se nourrir. Ils continuent leur croissance en eau douce (stade juvénile ou tacon) durant un à deux ans (en France) selon leur taux de croissance. Les tacons qui grossissent le plus vite, i.e. qui ont atteint une certaine taille à la fin de la saison de croissance, ne restent qu'une seule année en rivière. Les individus les plus gros commenceraient même leur migration aval à l'automne (McCormick et al., 1998). Les stades les plus jeunes sont les plus fragiles, agissant comme un goulot d'étranglement sur la population (Elliott, 2001). Avant l'émergence, les principales menaces sont les crues (Lapointe et al., 2000) ou le surcreusement par les autres femelles (de saumon ou autres espèces) détruisant les frayères, le colmatage des graviers réduisant l'apport d'oxygène aux embryons à l'intérieur des frayères (Lapointe et al., 2004 ; Levasseur et al., 2006) et empêchant les alevins d'émerger. Après l'émergence, les jeunes doivent faire face aux risques de prédation et à la compétition pour les ressources alimentaires. Au début du printemps, après une ou deux années en rivière, des modifications morphologiques et physiologiques (McCormick et al., 1998) permettent aux individus, appelés smolts, de migrer dans les eaux salées : c'est la smoltification. Il s'agit d'une autre période critique du cycle de vie. Le laps de temps durant lequel les jeunes rencontrent les conditions favorables pour smoltifier et migrer est court (McCormick et al., 1998). Les smolts sont très sensibles à la pollution, leur migration peut être entravée par la présence d'obstacles (barrages ; McCormick et al., 1998) et ils sont exposés à de nouveaux prédateurs (Thorpe, 1994 ; Mather, 1998). Bardonnnet et al. (2000) et Armstrong et al. (2003) présentent une synthèse des besoins spécifiques des différents stades en eau douce en termes d'habitat.

Une fois dans l'océan Atlantique, les individus continuent leur croissance durant une à deux années (exceptionnellement trois) pour les populations françaises. Durant cette période, ils entreprennent une longue migration jusqu'aux îles Féroé et à l'ouest du Groenland (Hansen et Quinn, 1998). Ils reviennent ensuite vers leur rivière natale (phénomène de homing), au printemps pour les poissons de plusieurs hivers de mer (MSW pour Multi Sea Winter), aussi appelés saumons de printemps, et en été ou en automne pour les poissons d'un hiver de mer

(1SW pour 1 Sea Winter), aussi appelés castillons (Dumas et Haury, 1995). Parmi les mâles, certains individus matures sexuellement participent à la reproduction sans avoir migré vers l'océan. Cette part de mâles précoces est très variable selon les populations (Fleming, 1996). Grimardias et al. (2010) ont montré que dans la partie accessible amont de la Nivelle, une moyenne de 86.97 % des œufs étaient fertilisés par des mâles précoces, avec une participation allant jusqu'à 100 % pour certaines frayères.

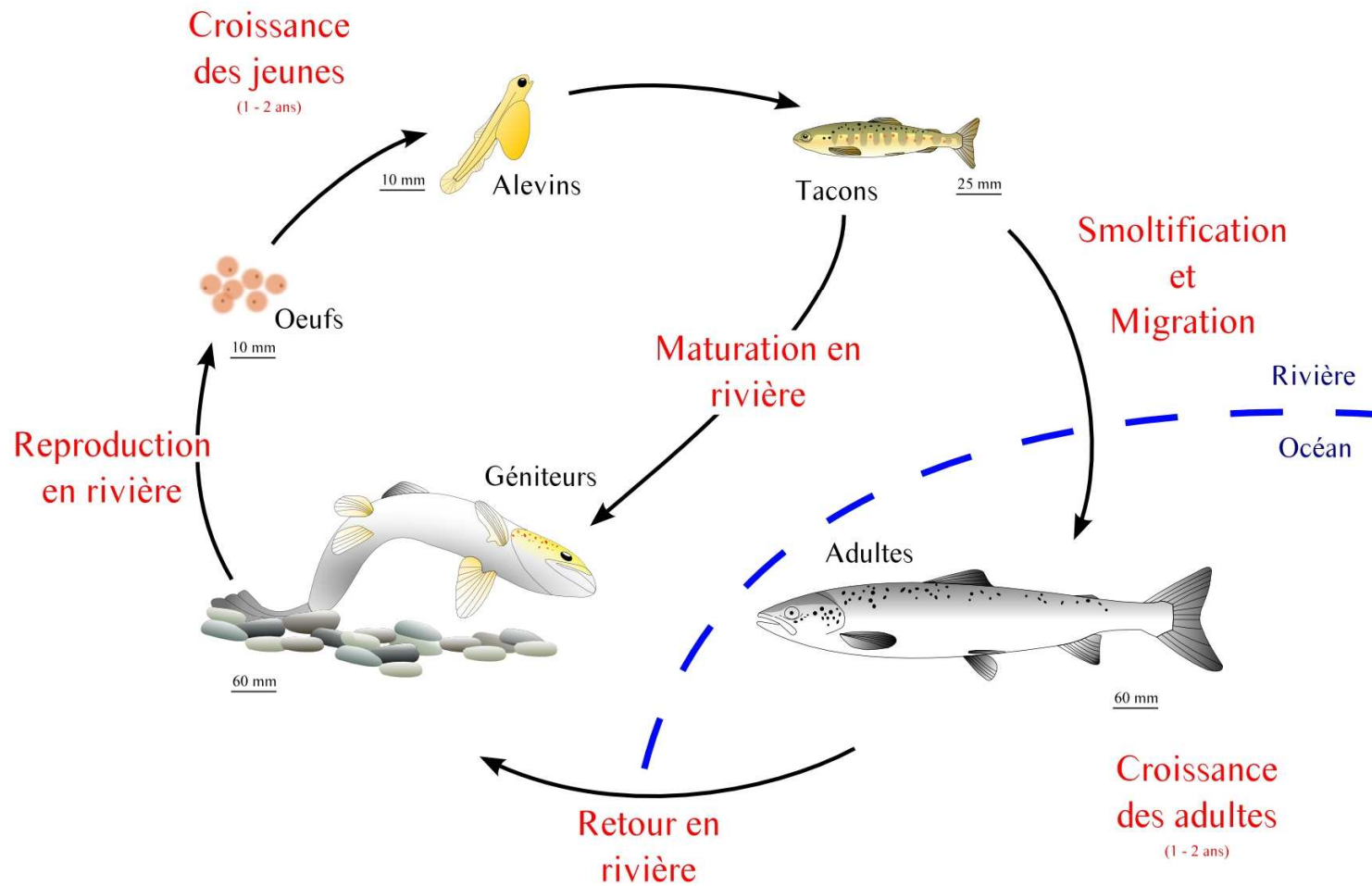


Illustration Mélanie Brun

**Figure I.1.** Cycle de vie du saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Les tailles et les durées concernent la population de la Nivelle (sud-ouest de la France) et varient au sein de l'aire de répartition du saumon atlantique.

### *1.3.2. L'état actuel du saumon atlantique*

Aujourd'hui de nombreuses populations de saumon atlantique sont éteintes ou sérieusement en danger (Parrish et al., 1998 ; Webb et al., 2007), dont celles situées au sud de l'Europe, dans les rivières portugaises, espagnoles ou françaises (Dumas et Prouzet, 2003 ; Webb et al., 2007). Les principales causes de cette raréfaction de l'espèce sont la fragmentation de son habitat, la dégradation de la qualité des eaux (Sandøy et Langåker, 2001), la pêche et un possible effet du changement climatique. La compétition, les introductions d'espèces, les pathogènes et maladies, les conditions océaniques, le pompage de l'eau et l'aquaculture intensive jouent également un rôle dans le déclin des populations de saumon atlantique (facteurs revus par Parrish et al., 1998).

La présence de barrages, qu'ils soient pourvus de dispositifs de franchissement ou pas, retardent, limitent ou ferment l'accès des saumons à certaines zones de reproduction et de croissance (Gerlier et Roche, 1998 ; Croze, 2005, 2008 ; Thorstad et al., 2007). La présence d'une buse, construite dans le but de permettre le passage d'une route sur la rivière, peut avoir les mêmes conséquences si elle est mal adaptée au comportement de migration du saumon atlantique ou si elle est mal entretenue (Gibson et al., 2005). Ces obstacles peuvent provoquer des mouvements erratiques pour certains individus et parfois même l'abandon du cours d'eau pour des affluents ou des rivières voisines (Croze, 2005 ; Thorstad et al., 2007). Le saumon atlantique étant une espèce phylopatrique, la fermeture de l'accès aux zones de reproduction d'une population entraîne sa disparition.

La dégradation de la qualité des eaux peut entraîner divers effets néfastes sur le saumon atlantique. Selon la durée, la quantité et le moment d'exposition, l'acidification des eaux douces peut entraîner une augmentation de la mortalité et une diminution de la croissance en eaux douces, ainsi que des problèmes d'osmorégulation lors de l'arrivée des smolts en mer (Rosseland et al., 1992 ; Kroglund et al., 2007, 2008). Une augmentation de l'acidité des eaux entraînerait également une diminution de la tolérance des individus face à certains parasites (Finstad et al., 2007). D'autres composants, tels que par exemple les PolyChloroBiphényles (PCBs), auraient des effets similaires sur le saumon atlantique (Lerner et al., 2007). Parrish et al. (1998) citent également les pesticides, le rejet des eaux usées et les rejets industriels comme causes du déclin des populations de saumon atlantique.

L'impact de la pêche pose globalement les mêmes problèmes que pour toute espèce exploitée (cf. section I.1). En plus d'entraîner une diminution des effectifs, la sélectivité de la pêche peut entraîner une évolution non désirée et non favorable des populations. Chez le saumon atlantique, les pêcheurs visent en priorité les individus les plus gros qui correspondent aux individus les plus âgés (Borgstrøm et al., 2010). Ces individus sont également les plus importants pour le renouvellement de la population en raison de leur forte fécondité. Ainsi, une exploitation sélective de cette composante des populations entraîne des effets néfastes à court terme sur leur renouvellement, mais également à long terme si cette sélectivité a pour effet de diminuer la durée passée en mer.

Animal poéilotherme<sup>♦</sup> et migrateur amphihalín, le cycle de vie du saumon atlantique est très influencé par la température et le débit des cours d'eau, e.g. lors des migrations amont ou aval (Thorstad et al., 2007) ou lors de la construction des frayères par les femelles (Beall et Marty, 1983 ; Crisp, 1993 ; Armstrong et al., 2003 ; Webb et al., 2007 pp. 28). Ainsi, le changement climatique pourrait avoir un impact fort sur l'aire de répartition (Lassalle et Rochard, 2009), ainsi que sur la dynamique et l'évolution (Todd et al., 2008) de ses populations (Jonsson et Jonsson, 2009). Les populations françaises sont situées en limite sud de son aire de répartition (Webb et al., 2007). Une augmentation de la température de l'eau dans les eaux douces et marines de ces régions pourrait entraîner une disparition de ces populations. Au contraire, dans les populations situées plus au Nord, une corrélation positive a été montrée entre la température lors de la première année en mer et le taux de retour des adultes (Friedland et al., 2000 ; Kallio-Nyberg et al., 2004 ; Hvidsten et al., 2009). Le changement climatique fait également intervenir d'autres composantes qui peuvent avoir un impact sur la survie et la répartition du saumon. Par exemple, les courants marins peuvent avoir une influence sur la survie en mer et le taux de retour des adultes.

### *1.3.3. La gestion actuelle du saumon atlantique*

Le saumon atlantique est une espèce à la fois emblématique et exploitée. Ce statut lui vaut d'être une source d'intérêts économique, social et de conservation, et par conséquent de bénéficier de programmes de gestion.

Le saumon atlantique passe une partie de sa vie dans les eaux de l'océan Atlantique, fréquentant ainsi les zones de pêche de plusieurs pays. Une organisation internationale, la North Atlantic Salmon Conservation Organization (NASCO) a été établie en 1984 dans le but de conserver, restaurer et gérer le saumon atlantique dans les eaux internationales (ICES, 2010 ; NASCO, 2010). Elle regroupe 7 partenaires : le Canada, les îles Féroé, le Groenland, l'Union Européenne (donc la France), la Norvège, la Fédération de Russie et les Etats-Unis. La NASCO a adopté une approche de précaution pour la gestion du saumon atlantique dans les eaux internationales et fournit un certain nombre de directives pour la gestion des stocks dans les eaux intérieures des différents pays (NASCO, 2009). L'objectif principal de la NASCO est "de contribuer au travers de la consultation et la coopération à la conservation, la restauration, l'accroissement et la gestion rationnelle des stocks de saumon, en prenant en compte le meilleur avis scientifique disponible" (ICES, 2010 ; NASCO, 2010). Cet objectif se traduit par 3 points principaux (ICES, 2010) :

(i) "prendre des mesures de gestion afin de maintenir les stocks au-dessus de leur limite de conservation<sup>♦</sup> (CL pour Conservation Limit)" ;

(ii) "prendre en compte les aspects socio-économiques lors de l'application de l'approche de précaution aux problèmes de gestion des pêches" ;

(iii) et "mettre en place des programmes de restauration (en incluant, lorsque c'est nécessaire, une amélioration de l'habitat, un accroissement du stock, et des actions de gestion des pêches) pour les stocks en dessous de leur CL".

De nombreuses actions de gestion ont été mises en place via principalement des repeuplements de juvéniles produits en élevage, la construction de dispositifs de franchissement des obstacles et la mise en place de mesures de régulation de la pêche (quotas, dates d'ouverture/fermeture de pêche, etc.). En Europe et en France, un cadre législatif a également été mis en place avec l'inscription du saumon atlantique à l'annexe II de la directive habitat (Union Européenne, 1992 et actes modificatifs), impliquant la définition de zones de conservation pour cette espèce. Cette espèce a également été inscrite en tant qu'espèce vulnérable sur la liste rouge des espèces menacées en France du comité français de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN et al., 2010).

#### ***1.4. Les objectifs de la thèse et plan du mémoire***

Face aux pressions menaçant les ressources naturelles vivantes et à la diminution de leur abondance, leur gestion est une préoccupation majeure. Elle se déroule dans un contexte où l'incertitude est omniprésente et peut parfois avoir des conséquences dramatiques. Les gestionnaires doivent faire face à des situations de risque, qui est la conjonction d'un événement indésirable et de son incertitude. L'utilisation d'un cadre formel et cohérent pour l'aide à la décision prenant en compte l'incertitude est donc nécessaire. Le but de ce travail de thèse est de contribuer au développement d'une méthodologie d'aide à la décision pour la gestion des ressources naturelles vivantes dans un tel cadre, en intégrant les intérêts contradictoires de conservation et d'exploitation.

Éclairer les gestionnaires dans leurs prises de décision nécessite de comprendre la dynamique de la ressource d'intérêt et l'impact des mesures de gestion envisagées. Pour cela, la récolte de données concernant cette ressource et son environnement ainsi que la construction d'un modèle pour comprendre les processus et estimer les grandeurs inconnues gouvernant cette dynamique sont indispensables. Ce modèle, couplé aux différentes mesures de gestion envisagées, est également nécessaire pour prédire l'évolution de la population sous différents scénarios de gestion et d'évolution de l'environnement. L'approche statistique Bayésienne (Gelman et al., 2004 ; King et al., 2010), fondée sur le raisonnement probabiliste conditionnel (Parent and Bernier, 2007), est un outil adapté pour la construction de tels modèles et la prise en compte de l'incertitude sur les processus et les grandeurs modélisées (Punt et Hilborn, 1997 ; Wade, 2000). Elle a été retenue pour ce travail de thèse.

Cependant, le travail du scientifique ne s'arrête pas là et il est nécessaire de présenter les résultats d'une manière adéquate aux gestionnaires (Ellison, 1996). La théorie de la décision en univers incertain (Berger, 1985 ; Lindley, 1985) offre un cadre formel pour l'aide à la décision. Elle passe par l'élaboration d'une fonction d'utilité, traduisant les préférences de l'individu confronté au problème décisionnel (cf. section VII.1). Dans la pratique, la définition

de cette fonction reste critiquée car elle est subjective et difficile à construire (cf. section VII.2 et chapitre VIII). C'est pourquoi certains scientifiques proposent de se passer de fonction d'utilité pour la présentation des résultats aux gestionnaires (Hilborn, 2001). D'autres proposent différentes méthodologies pour la construction de fonctions d'utilité (cf. section VIII.2.6). Ce débat a en partie motivé ce travail de thèse. Nous avons souhaité apporter des éléments méthodologiques nouveaux, en reprenant le cadre de la théorie de la décision Bayésienne en univers incertain et en nous situant dans le prolongement des travaux initiés par Prévost et Rivot (2009) et Abraham (2009).

Prévost et Rivot (2009) proposent une méthodologie pour l'aide à la décision pour la conservation des populations de saumon atlantique, fondée sur la théorie de la décision Bayésienne. Cependant, leur approche possède des limitations, en particulier vis-à-vis de la définition de la fonction d'utilité. Abraham (2009) propose une méthodologie pour la construction de cette fonction d'utilité et pour l'analyse de la (les) décision(s) optimale(s). Il considère l'incertitude inhérente à la définition de la fonction d'utilité et évalue ses conséquences en terme de robustesse de la décision. Cependant, sa fonction d'utilité est unidimensionnelle, ce qui semble peu adapté dans un contexte de gestion des ressources naturelles exploitées marqué par des enjeux multiples. Dans ce travail, nous proposons d'étendre les travaux d'Abraham (2009) en développant une fonction d'utilité à deux dimensions. Cette fonction d'utilité sera alors utilisée pour prolonger les travaux de Prévost et Rivot (2009) sur l'aide à la décision pour la conservation du saumon atlantique.

Ce travail de thèse est appliqué à la population de saumon atlantique de la Nivelle (sud-ouest de la France) qui est étudiée depuis plusieurs dizaines d'années par l'UMR ECOBIOP INRA/UPPA de Saint-Pée-sur-Nivelle. De longues séries de données sont disponibles pour cette population. En s'appuyant sur les connaissances déjà acquises en matière de modélisation dynamique Bayésienne (e.g. Rivot et al., 2004), un travail important de modélisation a été mis en œuvre pour représenter au mieux la dynamique de la population de la Nivelle.

Pour être opérationnel, un travail avec les gestionnaires et les différents acteurs impliqués dans le problème décisionnel est indispensable. Cette phase de concertation avec les acteurs n'a pas été réalisée mais sera discutée dans le chapitre X. Cette thèse se situe donc en amont d'un tel travail avec pour but de développer une méthodologie pouvant être déclinée dans différentes situations opérationnelles.

Cette méthodologie comporte deux étapes principales :

(i) la construction d'un modèle de dynamique pour la population d'intérêt ;

(ii) et l'utilisation de ce modèle dans le cadre de la théorie de la décision en univers incertain.



Ces deux principales étapes forment les 2 parties de ce mémoire. Chaque partie est découpée en plusieurs chapitres.

Dans la première partie, les chapitres 2 à 6 présentent :

- (i) le cadre statistique utilisé pour la construction du modèle dynamique (chapitre 2) ;
- (ii) le site d'étude et les données disponibles (chapitre 3) ;
- (iii) un modèle d'estimation de l'abondance des tacons  $0^+$  (i.e. les jeunes de l'année ; chapitre 4) ;
- (iv) un modèle d'estimation de l'abondance et de la répartition spatiale des géniteurs (chapitre 5) ;
- (v) et un modèle dynamique de renouvellement de la population intégrant les estimations des deux modèles précédent (chapitre 6).

Dans la deuxième partie, les chapitres 7 à 9 présentent :

- (i) la théorie de la décision en univers incertain et ses difficultés pratiques (chapitre 7) ;
- (ii) l'application à notre cas d'étude de cette théorie via la définition d'une famille (classe) de fonctions d'utilité à deux dimensions et l'évaluation de la sensibilité des résultats de l'analyse décisionnelle aux variations des fonctions d'utilité (chapitre 8) ;
- (iii) et la méthodologie employée pour explorer la classe de fonctions d'utilité définie au chapitre 8 (chapitre 9).

Enfin, un chapitre de conclusion permet de discuter ce travail de thèse, en soulignant les avancées et les difficultés et en identifiant des perspectives d'approfondissement.

### ***1.5. Références***

- Abraham, C. 2009. A computation method in robust Bayesian decision theory. *Int. J. Approx. Reason.* 50(2), 289-302.
- Allendorf, F.W., Hard, J.J. 2009. Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106(suppl. 1), 9987-9994.

- Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M., Milner, N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fish. Res.* 62, 143-170.
- Bardonnet, A., Baglinière, J.-L. 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 497-506.
- Beall, E., Marty, C. 1983. Reproduction du saumon atlantique, *Salmo salar* L. en milieu semi-naturel contrôlé. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 289, 77-93.
- Berger, J.O. 1985. Statistical decision theory and Bayesian analysis. Second edition. Springer-Verlag, New York, USA, 641 pp.
- Borgstrøm, R., Opdahl, J., Svenning, M.-A., Lämsman, M., Orell, P., Niemelä, E., Erkinaro, J., Dempson, J.B. 2010. Temporal changes in ascendance and in-season exploitation of Atlantic salmon, *Salmo salar*, inferred by a video camera array. *Fish. Manag. Ecol.* 17(5), 454-463.
- Carrete, M., Tella, J.L., Blanco, G., Bertellotti, M. 2009. Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biol. Conserv.* 142(10), 2002-2011.
- Coltman, D.W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J.T., Hogg, J.T., Strobeck, C., Festa-Bianchet, M. 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 426, 655-658.
- Conover, D.O., Munch, S.B. 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science* 297, 94-96.
- Crisp, D.T. 1993. The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. *Freshw. Forum* 3, 176-202.
- Croze, O. 2005. Radio-tracking: a useful tool for the Aulne Atlantic salmon rehabilitation program. In: Spedicato, M.T., Lembo, G., Marmulla, G. (Eds.), *Aquatic telemetry: advances and applications. Proceedings of the Fifth Conference on Fish Telemetry held in Europe. Ustica, Italy, 9th-13th June 2003*, pp. 13-24.
- Croze, O., Bau, F., Delmouly, L. 2008. Efficiency of a fish lift for returning Atlantic salmon at a large-scale hydroelectric complex in France. *Fish. Manag. Ecol.* 15, 467-476.

- Darimont, C.T., Carlson, S.M., Kinnison, M.T., Paquet, P.C., Reimchen, T.E., Wilmers, C.C. 2009. Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106(3), 952-954.
- Dorazio, R.M., Johnson, F.A. 2003. Bayesian inference and decision theory — A framework for decision making in natural resource management. *Ecol. Appl.* 13(2), 556-563.
- Dumas, J., Haury, J. 1995. Une rivière du Piémont Pyrénéen: la Nivelles (Pays Basques). *Acta Biol. Mont.* XI, 113-146.
- Dumas, J., Prouzet, P. 2003. Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 356-370.
- Dumas, J., Darolles, V. 1999. Caractéristiques environnementales et survie embryolaire du saumon atlantique, *Salmo salar* L., dans un cours d'eau du piémont pyrénéen, la Nivelles (France). *Cybium* 23(suppl. 1), 29-44.
- Elliott, J.M. 2001. The relative role of density in the stock-recruitment relationship of salmonids. In: Prévost, E., Chaput, G. (Eds.), *Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon*. INRA, Paris, France, pp. 25-66.
- Ellison, A.M. 1996. An introduction to Bayesian inference for ecological research and environmental decision-making. *Ecol. Appl.* 6(4), 1036-1046.
- Ernande, B., Dieckmann, U., Heino, M. 2004. Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proc. R. Soc. B* 271(1537), 415-423.
- Union Européenne 1992. Habitats naturels (Natura 2000). Site officiel de l'Union Européenne. Retrieved 25<sup>th</sup> August 2010 from:  
[http://europa.eu/legislation\\_summaries/environment/nature\\_and\\_biodiversity/128076\\_fr.htm#AMENDINGACTS](http://europa.eu/legislation_summaries/environment/nature_and_biodiversity/128076_fr.htm#AMENDINGACTS).
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecol. Model.* 105, 273-292.

- Feary, D.A., Almany, G.R., McCormick, M.I., Jones, G.P. 2007. Habitat choice, recruitment and the response of coral reef fishes to coral degradation. *Oecologia* 153(3), 727-737.
- Finstad, B., Kroglund, F., Strand, R., Stefansson, S.O., Bjørn, P.A., Rosseland, B.O., Nilsen, T.O., Salbu, B. 2007. Salmon lice or suboptimal water quality — Reasons for reduced postsmolt survival? *Aquac.* 273(2-3), 374-383.
- Fleming, I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Rev. Fish Biol. Fish.* 6, 379-416.
- Friedland, K.D., Hansen, L.P., Dunkley, D.A., MacLean, J.C. 2000. Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *ICES J. Mar. Sci.* 57(2), 419-429.
- Gamelon, M., Besnard, A., Gaillard, J.-M., Servanty, S., Baubet, E., Brandt, S., Gimenez, O. 2011. High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. *Evol.* 1-13.
- Gascuel, D., Bez, N., Forest, A., Guillotreau, P., Laloë, F., Lobry, J., Mahévas, S., Mesnil, B., Rivot, E., Rochette, S., Trenkel, V. 2011. A future for marine fisheries in Europe (Manifesto of the Association Française d'Halieumétrie). *Fish. Res.* 109(1), 1-6.
- de Gaudemar, B., Schroder, S.L., Beall, E.P. 2000. Nest placement and egg distribution in Atlantic salmon redds. *Env. Biol. Fishes* 57(1), 37-47.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B. 2004. Bayesian data analysis. Second edition. Texts in Statistical Science, Chapman & Hall/CRC, New York, USA, 668 pp.
- Gerlier, M., Roche, P. 1998. A radio telemetry study of the migration of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in the upper Rhine. *Hydrobiol.* 371/372, 283-293.
- Gibson, R.J., Haedrich, R., Wernerheim, C.M. 2005. Loss of fish habitat as a consequence of inappropriately constructed stream crossings. *Fish.* 30(1), 10-17.
- Gordon, I.J., Hester, A.J., Festa-Bianchet, M. 2004. The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *J. Appl. Ecol.* 41(6), 1021-1031.

- Gosset, C., Rives, J., Labonne, J. 2006. Effect of habitat fragmentation on spawning migration of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecol. Freshw. Fish* 15, 247-254.
- Grimardias, D., Merchermek, N., Manicki, A., Garnier, J., Gaudin, P., Jarry, M., Beall, E. 2010. Reproductive success of Atlantic salmon (*Salmo salar*) mature male parr in a small river, the Nivelle: influence of shelters. *Ecol. Freshw. Fish* 19(4), 510-519.
- Hall, M.A., Alverson, D.L., Metzuzals, K.I. 2000. By-Catch: problems and solutions. *Mar. Pollut. Bull.* 41(1-6), 204-219.
- Hansen, L.P., Quinn, T.P. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1), 104-118.
- Heino, M. 1998. Management of evolving fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(8), 1971-1982.
- Hemery, G., D'Amico, F., Castege, I., Dupont, B., D'Elbee, J., Lalanne, Y., Mouches, C. 2008. Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: The case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). *Glob. Chang. Biol.* 14, 27-38.
- Hilborn, R. 2001. Risk analysis for salmon spawning reference levels. In: Prévost, E., Chaput, G. (Eds.), *Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon*. INRA, Paris, France, pp. 177-193.
- Hopwood, B., Mellor, M., O'Brien, G. 2005. Sustainable development: mapping different approaches. *Sustain. Dev.* 13(1), 38-52.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Rikardsen, A.H., Finstad, B., Aure, J., Stefansson, S., Fiske, P., Johnsen, B.O. 2009. Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. *J. Fish Biol.* 74(7), 1532-1548.
- ICES. 2010. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). ICES CM 2010/ACOM:09. Retrieved from:  
[http://www.ices.dk/reports/ACOM/2010/WGNAS/WGNAS\\_2010.pdf](http://www.ices.dk/reports/ACOM/2010/WGNAS/WGNAS_2010.pdf).

- Jonsson, B., Jonsson, N. 2009. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *J. Fish Biol.* 75(10), 2381-2447.
- Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Saloniemi, I., Jokikokko, E. 2004. Association between environmental factors, smolt size and the survival of wild and reared Atlantic salmon from the Simojoki River in the Baltic Sea. *J. Fish Biol.* 65, 122-134.
- King, R., Morgan, B.J.T., Gimenez, O., Brooks, S.P. 2010. Bayesian analysis for population ecology. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, USA, 442 pp.
- Klamt, M., Thompson, R., Davis, J. 2011. Early response of the platypus to climate warming. *Glob. Chang. Biol.* 17, 3011-3018.
- Kroglund, F., Rosseland, B.O., Teien, H., Salbu, B., Kristensen, T., Finstad, B. 2008. Water quality limits for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) exposed to short term reductions in pH and increased aluminum simulating episodes. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 12, 491-507.
- Kroglund, F., Finstad, B., Stefansson, S.O., Nilsen, T.O., Kristensen, T., Rosseland, B.O., Teien, H.C., Salbu, B. 2007. Exposure to moderate acid water and aluminum reduces Atlantic salmon post-smolt survival. *Aquac.* 273, 360-373.
- Lapointe, M.F., Bergeron, N.E., Bérubé, F., Pouliot, M.-A., Johnston, P. 2004. Interactive effects of substrate sand and silt contents, redd-scale hydraulic gradients, and interstitial velocities on egg-to-emergence survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61(12), 2271-2277.
- Lapointe, M., Eaton, B., Driscoll, S., Latulippe, C. 2000. Modelling the probability of salmonid egg pocket scour due to floods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(6), 1120-1130.
- Lassalle, G., Rochard, E. 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Glob. Chang. Biol.* 15(5), 1072-1089.
- Laubier, L. 2003. Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes. Academie des sciences, RST n°17. Edition TEC&DOC, Lavoisier, Paris, France, 503 pp.

- Lerner, D.T., Björnsson, B.T., McCormick, S.D. 2007. Effects of aqueous exposure to polychlorinated biphenyls (Aroclor 1254) on physiology and behavior of smolt development of Atlantic salmon. *Aquat. Toxicol.* 81(3), 329-336.
- Levasseur, M., Bergeron, N.E., Lapointe, M.F., Bérubé, F. 2006. Effects of silt and very fine sand dynamics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) redds on embryo hatching success. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63, 1450-1459.
- Lin, Z., Liu, H. 2006. How species diversity responds to different kinds of human-caused habitat destruction. *Ecol. Res.* 21, 100-106.
- Lindley, D.V. 1985. Making decisions. Second edition. John Wiley & Sons, Chichester, England, 207 pp.
- Mather, M.E. 1998. The role of context-specific predation in understanding patterns exhibited by anadromous salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1), 232-246.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1), 77-92.
- UICN, MNHN, SFI, ONEMA. 2010. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Poissons d'eau douce de France métropolitaine, Paris, France, 12 pp. Retrieved from:  
<http://www.uicn.fr/Liste-rouge-France.html>.
- Mysterud, A., Bischof, R. 2010. Can compensatory culling offset undesirable evolutionary consequences of trophy hunting? *J. Anim. Ecol.* 79(1), 148-160.
- NASCO. 2009. NASCO Guidelines for the Management of Salmon Fisheries. Edinburgh, Scotland, UK.
- NASCO. 2010. NASCO ~ The North Atlantic Salmon Conservation Organization. Retrieved 16<sup>th</sup> December 2010, from: <http://www.nasco.int/about.html>.
- Parent, E., Barnier, J. 2007. Le raisonnement Bayésien. Modélisation et inference. Springer-Verlag, Paris, France, 364 p.
- Parrish, D.L., Behnke, R.J., Gephard, S.R., McCormick, S.D., Reeves, G.H. 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(suppl. 1), 281-287.

- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres Jr., F. 1998. Fishing down marine food webs. *Sci.* 279(N°5352), 860-863.
- Philippart, C.J.M., Anadón, R., Danovaro, R., Dippner, J.W., Drinkwater, K.F., Hawkins, S.J., Oguz, T., O'Sullivan, G., Reid, P.C. 2011. Impacts of climate change on European marine ecosystems: Observations, expectations and indicators. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400(1-2), 52-69.
- Polasky, S., Carpenter, S.R., Folke, C., Keeler, B. 2011. Decision-making under great uncertainty: environmental management in an era of global change. *Trends Ecol. Evol.* 26(8), 398-404.
- Prévost, E., Chaput, G. 2001. Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon. INRA, Paris, France, 223 pp.
- Prévost, E., Crozier, W.W., Schön, P.-J. 2005. Static versus dynamic model for forecasting salmon pre-fishery abundance of the River Bush: a Bayesian comparison. *Fish. Res.* 73, 111-122.
- Prévost, E., Rivot, E. 2009. Aide à la décision pour la régulation de l'exploitation des populations naturelles de saumon atlantique (*Salmo salar*). In: de Turckheim, E., Hubert, B., Messéan, A. (Eds.), Concevoir et construire la décision. Démarches en agriculture, agroalimentaire et espace rural. Quae, Versailles, France, pp. 241-262.
- Punt, A.E., Hilborn, R. 1997. Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. *Rev. Fish Biol. Fish* 7, 35-63.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., & Baglinière, J.-L. 2004. A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecol. Model.* 179, 463-485.
- Rosseland, B.O., Blakar, I.A., Bulger, A., Kroglund, F., Kvellstad, A., Lydersen, E., Oughton, D.H., Salbu, B., Staurnes, M., Vogt, R. 1992. The mixing zone between limed and acidic river waters: complex aluminium chemistry and extreme toxicity for salmonids. *Environ. Pollut.* 78, 3-8.



- Sandøy, S., Langåker, R.M. 2001. Atlantic salmon and acidification in Southern Norway: a disaster in the 20th century, but a hope for the future? *Water Air Soil Pollut.* 130, 1343-1348.
- Sasaki, K., Fox, S.F., Duvall, D. 2009. Rapid evolution in the wild: changes in body size, life-history traits, and behavior in hunted populations of the Japanese mamushi snake. *Conserv. Biol.* 23(1), 93-102.
- Shackell, N.L., Frank, K.T., Fisher, J.A.D., Petrie, B., Leggett, W.C. 2010. Decline in top predator body size and changing climate alter trophic structure in an oceanic ecosystem. *Proc. R. Soc. B* 277(1686), 1353-1360.
- Swain, D.P., Sinclair, A.F., & Mark Hanson, J. 2007. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proc. R. Soc. B* 274, 1015-1022.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L., Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427(6970), 145-148. doi: 10.1038/nature02121.
- Thorpe, J.E. 1994. Salmonid fishes and the estuarine environment. *Estuaries* 17(1), 76-93.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Aarestrup, K., Heggberget, T.G. 2007. Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Rev. Fish Biol. Fish.* 18(4), 345-371.
- Todd, C.D., Hughes, S.L., Marshall, C.T., MacLEAN, J.C., Lonergan, M.E., Biuw, E.M. 2008. Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Glob. Chang. Biol.* 14(5), 958-970.
- Verspoor, E., Stradmeyer, L., Nielsen, J.L. 2007. *The Atlantic salmon. Genetics, conservation and management.* Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, 500 pp.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Sci.* 277, 494-499.
- Vié, J.-C., Hilton-taylor, C., Stuart, S.N. 2009. *Wildlife in a changing world - An analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species.* IUCN, Gland, Switzerland, 180 pp.

- Wade, P.R. 2000. Bayesian Methods in Conservation Biology. *Conserv. Biol.* 14(5), 1308-1316.
- Walters, C. 1986. Adaptive management of renewable resources. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey, USA, 374 pp.
- Walters, C.J., Martell, S.J.D. 2004. Fisheries ecology and management. Princeton University Press, Princeton, 448 pp.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Webb, J., Verspoor, E., Aubin-horth, N., Romakkaniemi, A., Amiro, P. 2007. The Atlantic salmon. In: Verspoor, E., Stradmeyer, L., Nielsen, J. (Eds.), *The Atlantic salmon, genetics, conservation and management*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 17-56.
- Weber, J. 1995. Gestion des ressources renouvelables : fondements théoriques d'un programme de recherche (Vol. 1). Cirad Green, Paris, France, 21 pp. Retrieved from <http://cormas.cirad.fr/fr/demarch/histor.htm>.

---

*- Partie I -*

*- Un modèle dynamique pour la  
population de saumon atlantique  
(Salmo salar L.) de la Nivelle -*

---

## **Chapitre II. Une approche hiérarchique Bayésienne**

---

### **II.1. La prise en compte de l'incertitude**

La principale difficulté lors de l'étude de processus écologiques ou lors de la prise d'une décision est l'incertitude (Francis et Shotton, 1997 ; Charles, 1998 ; Regan et al., 2002 ; Harwood et Stokes, 2003 ; Refsgaard et al., 2006). Cette incertitude provient de 5 phénomènes principaux :

- (i) la stochasticité des processus écologiques ;
- (ii) les erreurs aléatoires d'observation ;
- (iii) l'incertitude sur les grandeurs inconnues des modèles ;
- (iv) la diversité des modèles possibles ;
- (v) et l'incertitude sur l'implémentation de la décision.

La *stochasticité des processus* traduit le bruit aléatoire qu'il est impossible de prédire compte tenu des connaissances disponibles. Les *erreurs aléatoires d'observation* sont inhérentes aux méthodes d'échantillonnage et aux méthodes de mesure. La stochasticité des processus et les erreurs de mesure empêchent la détermination exacte des grandeurs inconnues d'un modèle, ce qui entraîne une *incertitude dans l'estimation de ces dernières*. Il est également difficile de connaître exactement les relations qui régissent les processus naturels et la complexité de ces derniers nous oblige à simplifier la réalité pour pouvoir la représenter. Ainsi, *plusieurs modèles* sont possibles pour représenter un même phénomène. Les incertitudes sur les grandeurs inconnues d'un modèle et la nature même du modèle sont aussi regroupées sous le terme d'incertitude sur les états de la nature (Lindley, 1985). Enfin, une fois décidée, une mesure de gestion peut être difficile à appliquer ce qui entraîne des *erreurs aléatoires d'implémentation*.

La prise en compte de l'incertitude dans les problèmes de décision est très importante. En effet, les décideurs font face à des situations de risque qui conjuguent un événement indésirable et l'incertitude de son occurrence. La modélisation Bayésienne permet de qualifier l'incertitude.

### **II.2. Le principe de l'approche statistique Bayésienne**

L'approche statistique Bayésienne (Gelman et al., 2004 ; King et al., 2010) considère les grandeurs inconnues d'un modèle, aussi appelées paramètres et notées  $\Phi$ , en tant que variables

aléatoires en leur assignant une distribution de probabilité (DP). Elle est fondée sur 3 composantes majeures :

- (i) une DP a priori pour les paramètres, plus communément appelée prior ;
- (ii) la vraisemblance des données ;
- (iii) et une DP a posteriori pour les paramètres, plus communément appelée posterior.

Le *prior*, noté  $\Pr(\Phi)$ , reflète la connaissance que l'on a a priori, c'est-à-dire avant la récolte des données, sur les paramètres du modèle. Cette connaissance prend en compte le domaine de définition des paramètres (e.g. un taux de survie est compris entre 0 et 1). Elle peut être issue d'analyses antérieures, d'analyses similaires (e.g. dans notre cas, concernant une étude sur le saumon atlantique d'une rivière semblable) ou encore de la connaissance d'expert. Ainsi, l'approche Bayésienne permet de tirer profit de toute la connaissance déjà existante. La *vraisemblance*, notée  $\Pr(Y|\Phi)$ , correspond à la probabilité d'obtenir les données observées, notées  $Y$ , conditionnellement à la valeur des paramètres. En d'autres termes, elle reflète la plausibilité des données sous différentes valeurs des paramètres. La combinaison de ces deux composantes donne le *posterior*, noté  $\Pr(\Phi|Y)$ , qui reflète la probabilité des différentes valeurs des paramètres conditionnellement aux données observées. Il correspond à la mise à jour de la connaissance initiale, i.e. du prior, par l'expérience, i.e. la vraisemblance. Cette mise à jour est explicitée mathématiquement par le théorème de Bayes :

$$\Pr(\Phi|Y) = \frac{\Pr(Y|\Phi) \Pr(\Phi)}{\Pr(Y)}, \quad (\text{II.1})$$

avec  $\Pr(Y)$  la vraisemblance intégrée sur toutes les valeurs possibles des paramètres :

$$\Pr(Y) = \int \Pr(Y|\Phi) \Pr(\Phi) d\Phi \quad (\text{II.2})$$

Pour  $Y$  fixé,  $\Pr(Y)$  est une constante de normalisation, l'Eq. (II.1) peut donc être écrite sous la forme :

$$\Pr(\Phi|Y) \propto \Pr(Y|\Phi) \Pr(\Phi) \quad (\text{II.3})$$

Le posterior reflète l'incertitude des paramètres. Cette incertitude peut être résumée en terme "d'Intervalle de Crédibilité Bayésien" (BCI pour Bayesian Credible Interval) : un BCI à 95 % indique que 95 % des valeurs possibles du paramètre se trouvent entre les bornes de l'intervalle. Dans une optique d'aide à la décision, cette vision intuitive de l'incertitude des paramètres permet de communiquer plus facilement avec les différents acteurs du problème de décision.

Le posterior résulte d'un compromis entre la vraisemblance et le prior. Il permet d'évaluer l'information apportée par les données. Ce compromis se situe entre deux situations extrêmes :

- (i) la vraisemblance domine le prior si l'information apportée par les données dicte le posterior, i.e. le posterior a la même forme que la vraisemblance ;
- (ii) les données sont peu informatives et n'apportent rien relativement au prior, i.e. le posterior a la même forme que le prior.

Ainsi, cette approche propose un cadre formel pour quantifier l'incertitude des paramètres. Ces grandeurs inconnues étant considérées comme des variables aléatoires, cette approche nécessite le calcul d'intégrales sur l'espace des paramètres qui peut être très grand. Les principaux calculs d'intégrales sont ceux de la constante de normalisation (Eq. (II.2)), des lois marginales à partir de la loi jointe des paramètres et des quantités remarquables telles que la médiane, la moyenne, la variance ou le BCI. Ces intégrales sont complexes à calculer analytiquement. Des méthodes d'approximation sont donc utilisées.

### ***II.3. Les méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov***

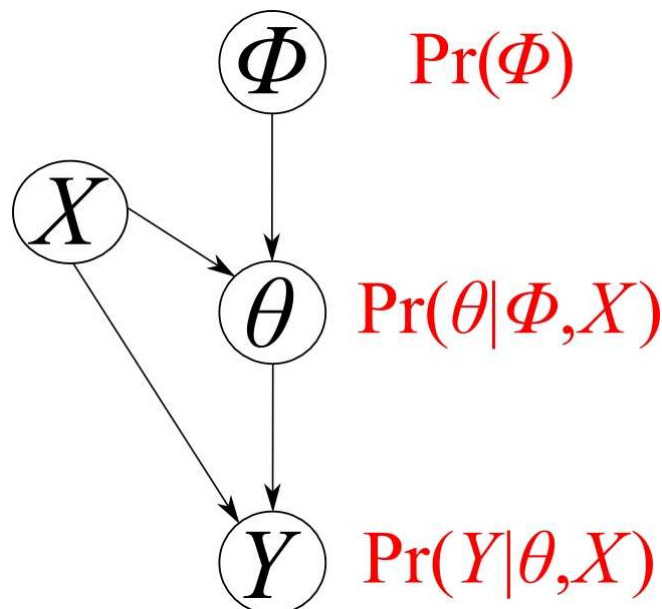
Les méthodes MCMC (pour Monte Carlo Markov Chain ; Gelman et al., 2004 chapitre 11 ; Clark, 2007 chapitre 7 ; Link et Barker, 2010 chapitre 4) sont des processus d'échantillonnage stochastique qui permettent d'estimer la distribution jointe a posteriori des grandeurs inconnues, et par conséquent les distributions marginales de chaque grandeur et les quantités remarquables relatives à ces distributions (e.g. moyenne, variance, médiane et BCI). Ces méthodes possèdent la propriété de Markov, i.e. que l'état futur ne dépend que de l'état présent, ainsi l'échantillon est généré de façon itérative via une probabilité de transition  $\Pr(\Phi(t)|\Phi(t-1))$ . Ce noyau de transition est choisi tel que l'échantillon converge vers la distribution a posteriori jointe. Il est donc nécessaire d'être suffisamment loin dans la chaîne pour que les valeurs générées soient dans la distribution stationnaire. L'échantillon généré dans cette distribution doit être suffisamment grand pour bien refléter la distribution.

Dans ce travail de thèse, l'échantillonnage MCMC est implémenté par le logiciel OpenBUGS<sup>®</sup> (<http://www.openbugs.info/w/> ; Thomas et al., 2006 ; Lunn et al., 2009), via l'algorithme de Gibbs (Gelman et al., 2004 ; Link et Barker, 2010 chapitre 4). L'avantage de cet échantillonneur est qu'à chaque itération de la chaîne, il effectue successivement un tirage

dans la loi conditionnelle de chaque paramètre. Il réduit ainsi la complexité du problème, en passant d'un échantillonnage multidimensionnel à un échantillonnage unidimensionnel.

#### II.4. Les modèles hiérarchiques

Les modèles hiérarchiques (Gelman et al., 2004 chapitre 5 ; Gelman et Hill, 2006 ; Clark, 2007 chapitre 8 ; Royle et Dorazio, 2008 ; Cressie et al., 2009) sont des modèles probabilistes structurés en couches. Ils peuvent être représentés par un graphe acyclique orienté (DAG pour Directed Acyclic Graph), une représentation conventionnelle de la structure de dépendance conditionnelle d'un modèle (Fig. II.1). La couche supérieure correspond à l'ensemble des paramètres  $\Phi$  du modèle, qui sont des grandeurs inconnues conditionnées par aucune autre grandeur. La couche inférieure correspond à l'ensemble des observables  $Y$ , i.e. les données lorsqu'elles sont observées, qui ne conditionnent aucune autre grandeur. Entre ces deux couches, une autre couche correspond aux grandeurs latentes  $\theta$  du modèle. Ces dernières sont des inconnues qui sont conditionnées par les paramètres et qui conditionnent les observables. La couche latente peut être plus ou moins complexe, telle que par exemple un modèle dynamique intégrant de la variabilité spatio-temporelle. Un autre élément, correspondant à l'ensemble des covariables  $X$ , peut venir compléter cette structure et influencer directement les grandeurs latentes ou les observables.



**Figure II.1.** Graphe acyclique orienté d'un modèle hiérarchique. Les cercles représentent les différentes couches ou éléments d'un modèle hiérarchique.  $Y$  : les observables (i.e. les données lorsqu'elles sont observées) ;  $X$  : les covariables ;  $\theta$  : les grandeurs latentes ;  $\Phi$  : les paramètres. Les flèches représentent les relations de dépendance conditionnelle probabiliste entre les couches.

Les paramètres n'étant conditionnés par aucune autre quantité, un prior doit leur être assigné. Le théorème de Bayes devient alors :

$$\Pr(\Phi, \theta | Y, X) \propto \Pr(Y | \Phi, \theta, X) \Pr(\theta | \Phi, X) \Pr(\Phi) \quad (\text{II.4})$$

Cette structuration hiérarchique permet le transfert d'information entre les différentes couches mais également entre des unités spatio-temporelles répétées à l'intérieur d'une même couche. Ainsi les unités bien renseignées par des données informatives aident à renseigner les unités pauvres en données. La structuration hiérarchique permet également la construction de posteriors prédictifs (Gelman et al., 2004) et ainsi de faire des prédictions a posteriori pour des unités spatio-temporelles non observées, que cela soit pour résoudre des problèmes de données manquantes ou pour des extrapolations spatio-temporelles de grandeurs inconnues. Les modèles hiérarchiques permettent également de traiter simultanément plusieurs sources de données qui renseignent sur un même processus.

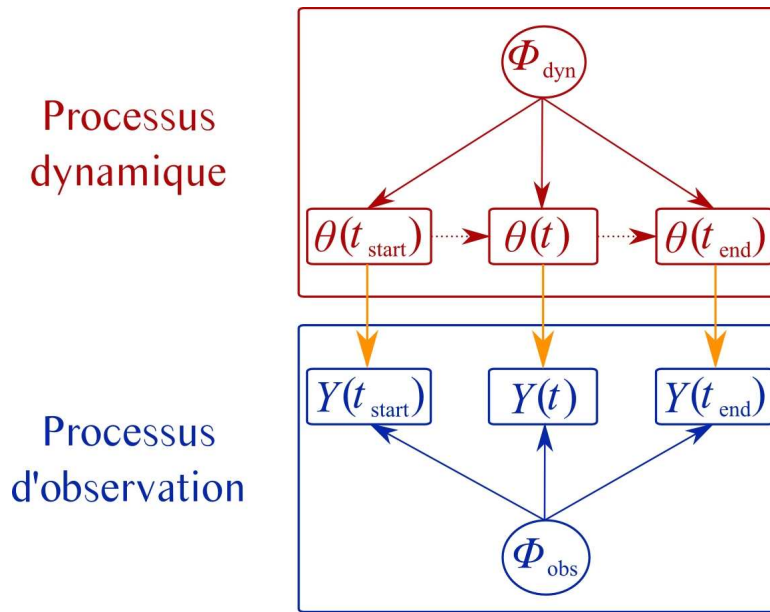
### *II.5. Les modèles stochastiques d'états*

Un modèle stochastique d'états (SSM pour State-Space Model ; King et al., 2010 chapitre 10), est un modèle hiérarchique dont la couche latente décrit un processus dynamique. Il comporte deux parties (Fig. II.2) :

- (i) le processus dynamique d'intérêt, composé de l'enchaînement temporel des différents états  $\theta(t)$  ;
- (ii) et le processus d'observation, qui modélise la manière dont les observables  $Y(t)$  sont obtenues à partir des états  $\theta(t)$ .

Les états  $\theta(t)$  sont des grandeurs latentes inconnues, i.e. non-accessibles directement à l'observation.





**Figure II.2.** Schéma général d'un modèle stochastique d'états.  $t = t_{start}$  à  $t_{end}$  : pas de temps ;  $Y(t)$  : vecteur des observables (i.e. les données lorsqu'elles sont observées) au pas de temps  $t$  ;  $\theta(t)$  : vecteur des états cachés (i.e. des grandeurs latentes inconnues) au pas de temps  $t$  ;  $\Phi = \{\Phi_{dyn}, \Phi_{obs}\}$  : les paramètres dynamiques et d'observation. Les flèches représentent les relations de dépendance conditionnelle entre les grandeurs.

Dans ce travail de thèse, le schéma du SSM est repris pour la construction d'un modèle pour la dynamique de renouvellement de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle (France). Les grandeurs inconnues de ce modèle sont estimées par une approche statistique Bayésienne, bien adaptée pour prendre en compte l'incertitude sur ces grandeurs. Cette approche est facilement mise en œuvre grâce aux méthodes MCMC.

## II.6. Références

- Charles, A.T. 1998. Living with uncertainty in fisheries: analytical methods, management, priorities and the Canadian groundfishery experience. *Fish. Res.* 37, 37-50.
- Clark, J.S. 2007. *Models for Ecological Data. An Introduction.* Princeton University Press, Princeton, USA, 617 pp.
- Cressie, N., Calder, C.A., Clark, J.S., Ver Hoef, J.M., Wikle, C.K. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecol. Appl.* 19(3), 553-570.
- Francis, R.I.C.C., Shotton, R. 1997. "Risk" in fisheries management: a review. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54(8), 1699-1715.

- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B. 2004. Bayesian data analysis. Second Edition. Chapman & Hall/CRC, New York, USA, 668 pp.
- Gelman, A., Hill, J. 2006. Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. Cambridge University Press, New York, USA, 625 pp.
- Harwood, J., Stokes, K. 2003. Coping with uncertainty in ecological advice: lessons from fisheries. *Trends Ecol. Evol.* 18(12), 617-622.
- King, R., Morgan, Byron J.T., Gimenez, O., Brooks, Stephen P. 2010. Bayesian analysis for population ecology. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, USA, 442 pp.
- Lindley, D.V. 1985. Making decisions. Second edition. John Wiley & Sons, Chichester, England, 207 pp.
- Link, W.A., Barker, R.J. 2010. Bayesian inference with ecological applications. Academic Press, 339 pp.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A., Best, N. 2009. The BUGS project: Evolution, critique and future directions. *Stat. Med.* 28, 3049-3067.
- Refsgaard, J., Vandersluijs, J., Brown, J., Vanderkeur, P. 2006. A framework for dealing with uncertainty due to model structure error. *Adv. Water Resour.* 29(11), 1586-1597.
- Regan, H.M., Colyvan, M., Burgman, M.A. 2002. A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecol. Appl.* 12(2), 618-628.
- Royle, J.A., Dorazio, R.M. 2008. Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations, and communities. Academic Press, San Diego, 444 pp.
- Thomas, A., O'Hara, B., Ligges, U., Sturtz, S. 2006. Making BUGS Open. *R News* 6(1), 12-17.

## ***Chapitre III. Un cas d'étude : la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle (France)***

---

### ***III.1. La Nivelle et sa population de saumon atlantique***

#### ***III.1.1. Un site atelier***

La Nivelle (Fig. III.1) est un petit fleuve côtier situé à la frontière entre la France et l'Espagne. Elle prend sa source en Espagne et se déverse 39 km en aval dans le Golfe de Gascogne, à Saint-Jean-de-Luz (Pyrénées Atlantiques, France). Elle draine un bassin versant de 238 km<sup>2</sup>, dans un territoire agro-pastoral avec une densité de population moyenne de 40 hab.km<sup>2</sup> en 1995 (Dumas et Haury, 1995). La qualité de l'eau est plutôt bonne mais se dégrade en aval de Saint-Pée-sur-Nivelle (Dumas et Haury, 1995 ; Dumas et Prouzet, 2003).

La Nivelle est un "site atelier" faisant partie de l'Observatoire de Recherche en Environnement "Petits Fleuves Côtiers" (ORE PFC ; INRA et al., 2010). Des protocoles de suivi sont mis en œuvre depuis plus de 20 ans et sont une source importante d'information et de données de qualité sur les populations de poissons migrateurs amphihalins et sur leur environnement. L'ORE PFC est géré par l'INRA, et en ce qui concerne la Nivelle par l'UMR ECOBIOP INRA/UPPA (Saint-Pée-sur-Nivelle). La dimension de la Nivelle est modeste et la récolte de données assez détaillées est ainsi facilitée. Le relatif éloignement de l'embouchure de la Nivelle par rapport aux fleuves situés à proximité et le caractère phylopatrique du saumon atlantique font que l'on peut considérer la population de la Nivelle comme isolée et comme une unité de gestion autonome.

#### ***III.1.2. Le zonage de la Nivelle***

Plusieurs barrages et dispositifs de suivi ont été construits sur la Nivelle, divisant la rivière en plusieurs zones (Fig. III.1) :

- (i) la basse Nivelle aval (LN1 pour the downstream Lower Nivelle, de la limite de salure des eaux jusqu'au piège partiel du barrage d'Uxondoa) ;
- (ii) la basse Nivelle amont (LN2 pour the upstream Lower Nivelle, d'Uxondoa jusqu'au barrage d'Olha) ;
- (iii) la haute Nivelle (UN pour the Upper Nivelle, d'Olha jusqu'au barrage infranchissable d'Urrutienea) ;
- (iv) la très haute Nivelle (VUN pour the Very Upper Nivelle, d'Urrutienea jusqu'à la jonction avec l'affluent "Le Lapitxuri") ;

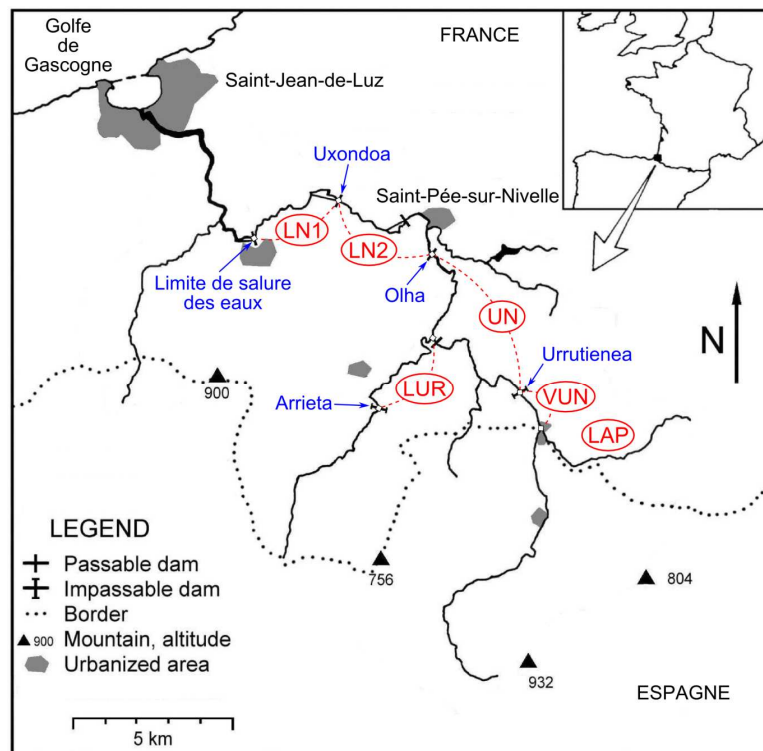
(v) l'affluent "Le Lapitxuri" (LAP) ;

(vi) et l'affluent "Le Lurgorrieta" (LUR, jusqu'au barrage infranchissable d'Arrieta).

Dans la suite du manuscrit, deux autres notations sont introduites :

(i) la zone LN correspond à l'ensemble de la basse Nivelle {LN1, LN2} ;

(ii) et la zone HC (pour High Catchment) correspond à l'ensemble des zones accessibles à partir de 1992 (ouverture du barrage d'Olha) et situées au-dessus du barrage d'Olha {UN, LUR}.



**Figure III.1.** La Nivelle, située à la frontière entre la France et l'Espagne. LN1–Downstream Lower Nivelle (basse Nivelle aval) ; LN2–Upstream Lower Nivelle (basse Nivelle amont) ; UN–Upper Nivelle (haute Nivelle) ; LUR–Lurgorrieta ; VUN–Very Upper Nivelle (très haute Nivelle) ; LAP–Lapitxuri.

### III.1.3. Un cas d'étude pour la gestion

Dans le contexte actuel du saumon atlantique (cf. section I.3), la Nivelle est un cas d'étude intéressant. La construction ancienne d'un barrage infranchissable, le barrage d'Olha (Fig. III.1), à 9 km en amont de l'embouchure a restreint l'aire de colonisation du saumon atlantique

à l'extrémité aval du bassin (Dumas et Barrière, 1991). A la fin des années 70, un programme de restauration a été mis en place déclinant trois types d'actions :

- (i) de 1986 à 1995, des lâchers annuels de juvéniles d'élevage, principalement au stade alevin (de mai à juin) et exceptionnellement au stade tacon 0<sup>+</sup> (en novembre), dans les zones non accessibles aux géniteurs ;
- (ii) en 1990 et 1991, des déplacements d'adultes de la zone LN vers la zone HC ;
- (iii) et la construction en 1992 d'un dispositif de franchissement (passe à poissons) au niveau du barrage d'Olha, dans le but de rendre accessible les zones UN et LUR aux géniteurs.

Depuis 1992, les saumons adultes ont accès aux zones LN1, LN2, UN et LUR. Ces zones comptent 18 km dans le cours principal, jusqu'au barrage d'Urrutienea, et 4.7 km dans l'affluent principal, le Lurgorrieta (Fig. III.1), jusqu'au barrage d'Arrieta (Dumas et Prouzet, 2003).

De 1996 à 2008, des lâchers plus ponctuels (lâchers de compensation) de juvéniles ont été réalisés dans les zones accessibles aux géniteurs. Trois stades de développement ont été utilisés :

- (i) le stade œufs (en janvier) ;
- (ii) le stade vésicule résorbée (de février à avril) ;
- (iii) et le stade alevin (de mai à juin).

Ces lâchers ont été réalisés par l'UMR ECOBIOP de Saint-Pée-sur-Nivelle dans le but de compenser la perte de géniteurs prélevés dans la Nivelle à des fins expérimentales.

L'impact de la pêche sur ce stock est mal connu. Aucune donnée concernant l'exploitation commerciale en mer de la population de la Nivelle n'est disponible. La pêche récréative sur la Nivelle reste faible, avec quelques captures par an.

Les différentes mesures mises en place sur la Nivelle s'intègrent dans la problématique de la fragmentation et de la gestion de l'habitat du saumon atlantique (cf. section I.3). La présence de données concernant ces mesures permet d'estimer et de comparer leur impact sur la population de saumon atlantique. Ainsi, la Nivelle est un bon site pour l'étude de la gestion de l'habitat, via l'ouverture de nouvelles zones de reproduction et le repeuplement en juvéniles. L'absence de données sur la pêche commerciale en mer ne permet pas l'étude de son impact sur la population.

### ***III.2. Les observations disponibles***

Deux protocoles de suivi de la population de saumon atlantique de la Nivelle ont été mis en place pour estimer l'abondance annuelle et la répartition spatiale des tacons 0<sup>+</sup> en automne depuis 1985 et des adultes depuis 1984. Les données concernant les tacons 0<sup>+</sup> ont été récoltées via deux protocoles basés sur la pêche électrique (Cowx et Lamarque, 1990) et qui sont détaillés dans la section IV.2.4.3.(b). Deux sources d'information permettent d'estimer l'abondance et la répartition spatiale des adultes :

(i) des données de Capture-Marquage-Recapture (CMR ; Williams et al., 2002 chapitre 14), obtenues principalement grâce aux dispositifs de piégeage des barrages d'Uxondoa (piège partiel) et d'Olha (piège total ; Fig. III.1) ;

(ii) et des données de comptage de frayères réalisé sur l'ensemble de la zone colonisée par les adultes.

Les protocoles concernant les adultes sont détaillés dans la section V.2.4.2. Les données concernant les lâchers de juvéniles d'élevage (cf. section III.1.3) sont présentées dans la Table III.1.

Des données environnementales sont également disponibles. Une station de jaugeage localisée à Saint-Pée-sur-Nivelle fournit des mesures journalières du débit. Un découpage de la Nivelle en unités d'habitat homogène (i.e. faciès d'écoulement) a été réalisé en 1985 et pour chaque unité diverses mesures ont été prises (e.g. longueur, largeur, profondeur, vitesse du courant, granulométrie du fond, végétation environnante). Trois types d'habitat principaux ont été définis, d'après la définition de Baglinière et Champigneulle (1986) :

(i) l'habitat radier/rapide ;

(ii) l'habitat plat ;

(iii) et l'habitat profond.

**Table III.1.** Lâchers de juvéniles d'élevage de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) réalisés dans les différentes zones de la Nivelle (France) de 1985 à 2008.

Année	Basse Nivelle (LN)			Haute Nivelle (UN)			Lurgorrieta (LUR)		Très Haute Nivelle (VUN)		Lapitxuri (LAP)
	Œufs	VR	Al.	Œufs	VR	Al.	VR	Al.	Al.	Tacons 0 <sup>+</sup>	Alevins
1985											
1986						29900		7160			
1987						52260		7160			
1988						72250		7160			
1989						15980		7160	2210		5005
1990						19000		7160	2420		
1991									9044		
1992									2802		
1993										779	
1994									3522		15215
1995											2903
1996			909			645		76			
1997											
1998		3850			4950		2750				
1999		5250			4200		1050				
2000	678			4336	2736						
2001											
2002					1400		1400				
2003											
2004					7356	1200	400				
2005					3960		540				
2006					2128						
2007		3007			3275		1600				
2008		1050			2600		500				

**Note :** Œufs : déposés à 100° jours avant éclosion, i.e. en janvier ; VR : alevins lâchés au stade vésicule résorbée, i.e. en mars-avril ; Al. : alevins lâchés en mai-juin ; Tacons 0<sup>+</sup> : lâchés en Novembre. Les cases grisées indiquent les unités (année X zone) non accessibles aux adultes.

### **III.3. Références**

- Baglinière, J.L., Champigneulle, A. 1986. Population estimates of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, as indices of smolt production in the R. Scorff, Brittany. J. Fish Biol. 29, 467-482.
- Cowx, I.G., Lamarque, P. 1990. Fishing with electricity. Applications in freshwater fisheries management. Fishing News Books, Oxford, 248 pp.
- Dumas, J., Barrière, L. 1991. Contrôle des taux de recapture ou de retour des saumons de la Nivelle (France, Pyrénées-Atlantiques) de 1977 à 1990. Int. Counc. Explor. Sea, Anadromous and Catadromous Fish Committee C.M. 1991/M:19, 1-14.
- Dumas, J., Haury, J. 1995. Une rivière du Piémont Pyrénéen: la Nivelle (Pays Basques). Acta Biol. Mont. XI, 113-146.
- Dumas, J., Prouzet, P. 2003. Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. ICES J. Mar. Sci. 60, 356-370.
- INRA, CEMAGREF, Agrocampus Ouest, A., Université de Pau et des Pays de l'Adour 2010. ore\_pfc - Accueil. Retrieved September 21, 2010, from [http://www.inra.fr/ore\\_pfc](http://www.inra.fr/ore_pfc).
- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego, USA, 817 pp.



## *Chapitre IV. Un modèle hiérarchique Bayésien pour l'estimation des abondances de tacons $0^+$ en automne*

---

### *IV.1. Introduction*

L'estimation de l'abondance des tacons  $0^+$  en automne est un point important dans l'étude de la dynamique de renouvellement d'une population de saumon. En effet, il s'agit du produit de la reproduction après la période critique de l'émergence et de l'abondance de la population avant tout départ en mer. L'utilisation du stade tacon  $0^+$  en automne plutôt que d'autres plus jeunes permet de limiter les risques de surestimation lorsque les individus sont encore concentrés sur les frayères (Niemelä et al., 1999).

La pêche électrique est une méthode largement utilisée pour échantillonner les jeunes salmonidés (e.g. Niemelä et al., 1999 ; Wyatt, 2002 ; Arnason et al., 2005 ; Mäntyniemi et al., 2005 ; Rivot et al., 2008 ; Dauphin et al., 2009). Les études réalisées sur l'impact de cette méthode sur les salmonidés mettent en évidence des effets plus ou moins importants sur le comportement, l'anatomie et la physiologie des poissons (Habera et al., 1996 ; Ainslie et al., 1998 et leurs références ; Schreer et al., 2004). Ils dépendent du type de courant (alternatif, direct pulsé ou direct continu), de la conductivité de l'eau, du voltage, de la fréquence et de la durée d'exposition au champ électrique. La pêche électrique reste parmi les méthodes d'échantillonnage les moins néfastes pour les salmonidés, avec une mortalité très faible à nulle, si elle est utilisée avec les précautions nécessaires.

Dans ce chapitre, un modèle hiérarchique Bayésien pour l'estimation de l'abondance des tacons  $0^+$  en automne est décrit. Ce modèle est un des deux modèles d'observation du SSM construit dans cette thèse pour représenter la dynamique de renouvellement de la population de saumon de la Nivelle. Ce modèle soulève un problème général rencontré lorsque l'on utilise de longues séries de données : comment modéliser dans un cadre unique et cohérent un processus d'observation lorsqu'il varie au cours du temps, afin d'estimer un indicateur d'abondance homogène sur toute la série temporelle ?

Dans un premier temps, cette problématique et le cadre de modélisation dans lequel se situe le modèle sont développés. Ensuite, une méthodologie générale est proposée puis appliquée au cas de la population naturelle de tacons  $0^+$  de la Nivelle de 1985 à 2008. Enfin, une distinction de l'abondance des tacons  $0^+$  en fonction de leur type de production (i.e. reproduction naturelle, lâchers de compensation ou lâchers de repeuplement) est réalisée.

## ***IV.2. 1<sup>er</sup> article : Estimating an homogeneous series of a population abundance indicator despite changes in data collection procedure: a hierarchical Bayesian modelling approach***

Cet article a été publié en 2011 dans le journal *Ecological Modelling* (n°222, pages 1069–1079). © 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

La numérotation (sections, figures, tables et équations) et la mise en page ont été modifiées afin d'homogénéiser le manuscrit.

Mélanie Brun<sup>a,b,d,e,\*</sup>, Christophe Abraham<sup>d,e</sup>, Marc Jarry<sup>a,c</sup>, Jacques Dumas<sup>a,b</sup>, Frédéric Lange<sup>a,b</sup>, Etienne Prévost<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'hydrobiologie, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France

<sup>b</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, Campus de Montaury, 64600 Anglet, France

<sup>c</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, IBEAS, Avenue de l'Université, 64013 Pau, France

<sup>d</sup> INRA, UMR MISTEA, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France

<sup>e</sup> Montpellier SupAgro, UMR MISTEA, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France

\* Corresponding author

### *IV.2.1. Abstract*

Abundance indicators are required both to assess and to manage wild populations. As new techniques are developed and teams in charge of gathering the data change, data collection procedures (DCPs) can evolve in space and time. How to estimate an homogeneous series of abundance indicator despite changes in DCP? To tackle this question a hierarchical Bayesian modelling (HBM) approach is proposed. It integrates multiple DCPs in order to derive a single abundance indicator that can be compared over space and time irrespective of the DCP used. Compared to single DCP models, it takes further advantage for abundance estimation of the joint treatment of a larger set of spatio-temporal units. After presenting the general formulation of our HBM approach, it is applied to the juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the River Nivelle (France). Posterior model checking, using  $\chi^2$  discrepancy measure, do not reveal any inadequacy between the model and the data. Despite a change in the DCP used (successive removals to catch-per-unit of effort), a unique abundance indicator

for the 425 spatio-temporal units (site X year) sampled over twenty-four years (1985–2008) is estimated. The HBM approach allows the assessment of precision of the abundance estimates and shows variation between DCPs: a reduction in precision is observed during the most recent years (2005–2008) when only the catch-per-unit of effort DCP was used. The merits and generality of our HBM approach are discussed. We contend it extends previous single DCP models or inter-calibration of two DCPs, and it could be applied to a wide range of specific situations (taxon and DCPs).

#### *IV.2.2. Keywords*

Abundance estimation; Long-term monitoring; Heterogeneous index; Data collection; Hierarchical Bayesian modelling; Salmon

#### *IV.2.3. Introduction*

Abundance indicators are required both to assess and to manage wild populations (Williams et al., 2002). An abundance indicator can be defined as an absolute or a relative abundance measure which is unobservable but can be estimated from observed data. Abundance data can come from exploitation, e.g. fisheries catch, or from various scientific protocols (Seber, 1982; Williams et al., 2002), such as capture-mark-recapture (Rivot and Prévost, 2002; Soisalo and Cavalcanti, 2006; Straley et al., 2009) including camera trapping techniques (Royle et al., 2009), successive removal sampling (Wyatt, 2002, 2003; Mäntyniemi et al., 2005; Rivot et al., 2008) or various counting procedures (Royle, 2004; Kéry et al., 2005, 2009) including catch-per-unit of effort (Prévost and Nihouarn, 1999), aerial surveys (Rowat et al., 2009; Mourão et al., 2000), and nest counts (e.g. Beland, 1996; Kouakou et al., 2009; Seavy and Reynolds, 2009; Dauphin et al., 2010). As new techniques are developed or teams in charge of gathering the data change, data collection procedures (DCPs) can evolve in space and time. For instance, visual counts have been used to estimate bear (*Ursus* spp.) abundance (Mattson, 1997), and this technique has been later complemented or replaced by radio-telemetry (Miller et al., 1997), and even more recently by camera trapping (Rios-Uzeda et al., 2007; Royle et al., 2009) and DNA-based mark-recapture (Gardner et al., 2010). In marine fish, there is a long tradition of collecting and combining catch and effort data from fisheries, or from experimental surveys, for abundance estimation (Quinn and Deriso, 1999). These techniques have been more recently complemented or replaced by acoustic measurements, localised depletion and mark-recapture techniques (Walters and Martell, 2004). For each DCP, specific statistical models have been developed for estimating abundance indicators (see previous references). If abundance indicators are DCP specific, changes in DCP may impair the comparison of abundance before and after the DCP change. For instance, single-count protocols with unknown probability of detection or catch-per-unit of effort techniques provide abundance indicators that are assumed proportional to local population densities while mark-recapture or successive removals (in

closed populations) provide absolute measures of local population size (Williams et al., 2002). Changes in DCP are more likely to occur as the duration of the collection of abundance data increases. This is of particular concern because long time series of abundance are rare and most valuable for both scientific inquiry and management advice. All these considerations regarding the changes in DCP through time are also relevant to changes over spatial locations.

Recent advances in hierarchical Bayesian modelling (HBM) allow the assimilation of multiple sources of data, and the ability to handle missing data while studying ecological processes at different scales in a unique and consistent framework (Gelman and Hill, 2006; Royle and Dorazio, 2008; Cressie et al., 2009). When the same DCP is repeated over a set of spatio-temporal units, the merits of using HBM techniques for estimating abundance is now well established (Rivot and Prévost, 2002; Dorazio et al., 2005; Royle and Dorazio, 2006; Rivot et al., 2008). It resides mainly in the transfer of information (i.e. “borrowing of strength”) between spatio-temporal units (Gelman et al., 2004; Gelman and Hill, 2006). In this paper, we present a HBM approach that integrates multiple DCPs in order to derive a single abundance indicator that can be compared over space and time irrespective of the DCP used. Our proposed approach is thus an extension of the single DCP approaches and it takes further advantage for abundance estimation of the joint treatment of a larger set of spatio-temporal units than single DCP models. After presenting the general formulation of our HBM approach, we demonstrate how it can be applied in a specific context by an illustrative case study on the juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the River Nivelles (France). During the twenty four years of abundance monitoring (1985–2008) by electric fishing, the DCP changed. Successive removal was first used (1985–2002) before being replaced by a catch-per-unit of effort technique (2006–2008), with an intermediate period of three years (2003–2005) when both methods were simultaneously employed. An integrated HBM is developed, based on previous works of Rivot et al. (2008) on successive removal sampling and of Dauphin et al. (2009) that inter-calibrated successive removals with a catch-per-unit of effort technique. The merits of the new integrated HBM framework compared to earlier approaches are discussed.

#### *IV.2.4. Material and methods*

##### *IV.2.4.1. Notation and presentation*

Observable quantities and covariates are denoted by capital Roman letters. Unobservable quantities are denoted by Greek or lower-case letters. The conditional probability distribution of  $a$  depending on  $b$  is noted  $a|b \sim \text{distribution}(f_a(b))$ , where  $f_a$  is a deterministic function of  $b$ . Indices written between brackets are used for indicating the temporal ( $t$ ) and spatial (i.e. site,  $l$ ) location. Superscripts are used to indicate the DCP, with 0 corresponding to all DCPs. Subscripts are used to specify the relationship between quantities across levels of the hierarchical structure of the model, e.g.  $\mu_p$  is the mean parameter of the distribution of the capture probability denoted by  $p$ .

#### IV.2.4.2. A general HBM for the joint treatment of multiple DCPs

In the following, we present our general HBM starting from the data and moving up into the model step by step in order to describe the hypothetical process which gave rise to them. This progression corresponds to the one a data analyst must make in the context of an ongoing and potentially long-term monitoring programme: a set of data series, heterogeneous with regards to the DCPs used, has already been collected and he/she wants to estimate a homogeneous abundance indicator series while taking full advantage of all the available data.

Each DCP  $j$  provides a set of data for each site  $l$  sampled at time  $t$ ,  $Y^{(j)}(t, l)$ , between the first time,  $t_{\text{start}}^{(j)}$ , and the last time,  $t_{\text{end}}^{(j)}$ , the DCP  $j$  is used. The dates  $t_{\text{end}}^{(j)}$  and  $t_{\text{start}}^{(j+1)}$  are not necessarily consecutive time steps and  $t_{\text{start}}^{(j+1)}$  does not necessarily occur after  $t_{\text{end}}^{(j)}$ . All  $Y^{(j)}(t, l)$  are observable random quantities conditioned by a layer, common to all DCPs, and made of unknown quantities,  $\theta^{(0)}(t, l)$ , and covariates,  $X^{(0)}(t, l)$ , defined for every  $(t, l)$  unit. Each  $Y^{(j)}(t, l)$  may also be conditioned by an additional layer of unknown quantities,  $\theta^{(j)}(t, l)$ , and covariates,  $X^{(j)}(t, l)$  specific to each DCP  $j$  and  $(t, l)$  unit. Unknown quantities,  $\Phi^{(j)}$ , DCP specific but fixed across  $(t, l)$  units, may directly influence the  $Y^{(j)}(t, l)$  as well:

$$Y^{(j)}(t, l) \mid \theta^{(j)}(t, l), \theta^{(0)}(t, l), X^{(j)}(t, l), X^{(0)}(t, l), \Phi^{(j)} \\ \sim \text{distribution} \left( f_Y^{(j)} \left( \theta^{(j)}(t, l), \theta^{(0)}(t, l), X^{(j)}(t, l), X^{(0)}(t, l), \Phi^{(j)} \right) \right) \quad (\text{IV.1})$$

where  $f_Y^{(j)}$  is a deterministic function specific to DCP  $j$ .

Variables  $\theta^{(j)}(t, l)$  may themselves depend on the DCP specific unknowns  $\Phi^{(j)}$  and the covariates  $X^{(j)}(t, l)$ , as well as on the common layers  $\theta^{(0)}(t, l)$  and  $X^{(0)}(t, l)$ :

$$\theta^{(j)}(t, l) \mid \theta^{(0)}(t, l), X^{(j)}(t, l), X^{(0)}(t, l), \Phi^{(j)} \\ \sim \text{distribution} \left( f_\theta^{(j)} \left( \theta^{(0)}(t, l), X^{(j)}(t, l), X^{(0)}(t, l), \Phi^{(j)} \right) \right) \quad (\text{IV.2})$$

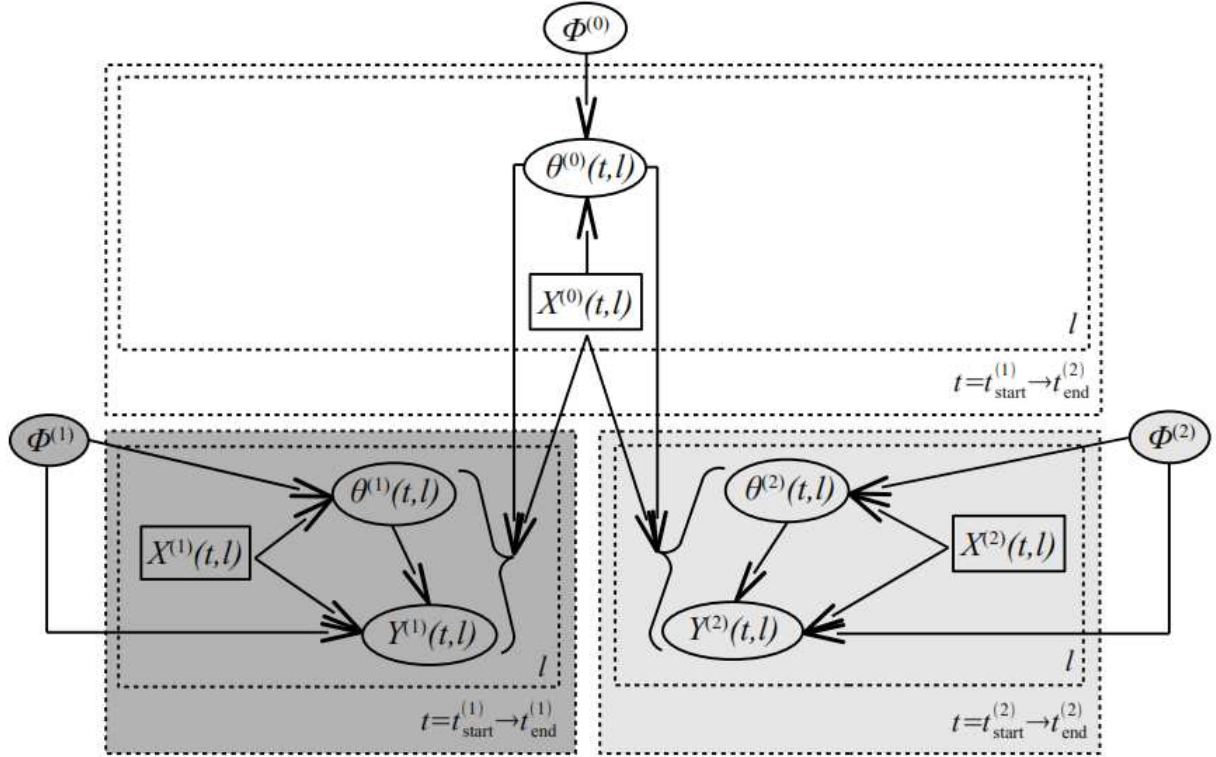
where  $f_\theta^{(j)}$  is a deterministic function specific to DCP  $j$ .

The unknown layer  $\theta^{(0)}(t, l)$  depends itself only on a set of unknowns fixed across  $(t, l)$  units,  $\Phi^{(0)}$ , and on the covariates  $X^{(0)}(t, l)$ :

$$\theta^{(0)}(t,l) \mid X^{(0)}(t,l), \Phi^{(0)} \sim \text{distribution} \left( f_{\theta}^{(0)}(X^{(0)}(t,l), \Phi^{(0)}) \right) \quad (\text{IV.3})$$

where  $f_{\theta}^{(0)}$  is a deterministic function independent of the DCP.

This general probabilistic model can be summarized by a Directed Acyclic Graph (DAG), a conventional representation of the conditional dependency structure for Bayesian models (Fig. IV.1). The DAG clearly shows the hierarchical structure of the model. At the top level is the set of parameters  $\Phi = \{ \Phi^{(j)}, j = 0 \text{ to } J \}$ , the unknown quantities (i.e. nodes of the DAG) which are not conditioned by any other quantity. Some parameters can be common to various DCPs, i.e.  $\Phi^{(j)} \cap \Phi^{(j')} (j \neq j')$  is not necessarily empty, and then help to link data sets. At the lower level is the full set of observables  $Y = \{ Y^{(j)}, j = 1 \text{ to } J \}$  which do not condition any other quantity. Squeezed between these two layers, is the set of latent quantities  $\theta = \{ \theta^{(j)}, j = 0 \text{ to } J \}$ . The structure is complemented by a set of covariates  $X = \{ X^{(j)}, j = 0 \text{ to } J \}$  influencing directly the latent layer or the observables. The full setting may appear somewhat complicated, but many components are optional and have to be included on a case specific basis. They are indicated here for the sake of generality and completeness. In its simplest form, the model can include two DCPs, the set of parameters  $\Phi^{(0)}$ , the latent layer  $\theta^{(0)}$  and two sets of observables  $Y^{(1)}$  and  $Y^{(2)}$ . Whatever the model complexity, the latent layer  $\theta^{(0)}$  is critical as it is homogeneous over the full spatio-temporal series. The crucial point is then to conceive an abundance indicator which can be included in  $\theta^{(0)}$ .



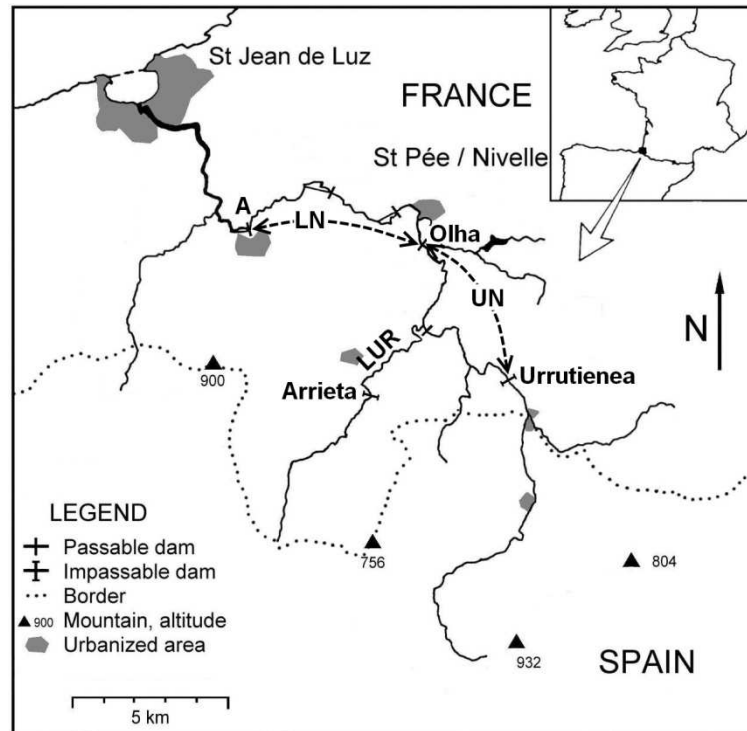
**Figure IV.1.** Simplified Directed Acyclic Graph for the general hierarchical Bayesian model framework with only two data collection procedures (DCPs). Superscripts represent the DCP (1 for the first DCP, 2 for the second DCP, 0 for both DCPs). Frames represent the different layers of the hierarchical model and repetitions of structures over time and space. Within layers, nodes represent quantities (squares for known covariates and ovals for random variables) and arrows indicate conditional relations between nodes. Each layer includes several variables which can depend on time  $t$  and/or site  $l$  and which can be linked by probabilistic or deterministic relationships.  $Y = \{Y^{(1)}, Y^{(2)}\}$ : observables (i.e. data when observed);  $X = \{X^{(0)}, X^{(1)}, X^{(2)}\}$ : covariates;  $\theta = \{\theta^{(0)}, \theta^{(1)}, \theta^{(2)}\}$ : latent variables;  $\Phi = \{\Phi^{(0)}, \Phi^{(1)}, \Phi^{(2)}\}$ : parameters.

#### IV.2.4.3. An illustrative case study on Atlantic salmon juveniles

##### IV.2.4.3.(a). Study site

The River Nivelle (Fig. IV.2) is a small coastal stream (39 km long, 238 km<sup>2</sup> of watershed surface area) located at the border between France and Spain, flowing into the Bay of Biscay. Water quality declines downstream from Saint-Pée-sur-Nivelle (Dumas and Haury, 1995). Several dams were constructed along the river (Fig. IV.2). Up to 1991, Olha dam (located 9 km above the head of tides) was the upstream limit for salmon colonization. Since 1992, thanks to the construction of a fishway, salmon has access to an additional 9 km long upstream stretch of the mainstream (up to Urrutienea dam), and to a 4.7 km long section of the main tributary, the Lurgorrieta (up to Arrieta dam; Dumas and Prouzet, 2003). These

dams split the river into 3 zones (Fig. IV.2): (i) the Lower Nivelles (LN, from the head of tides to Olha dam), (ii) the Upper Nivelles (UN, from Olha dam to Urrutienea dam), (iii) the Lurgorrieta (LUR, up to Arrieta dam).



**Figure IV.2.** The Nivelles River, located at the border between France and Spain. A—head of tides; Urrutienea dam—upstream limit of salmon colonization in the main stream; Arrieta dam—upstream limit of salmon colonization in the tributary; zone LN—Lower Nivelles; zone UN—Upper Nivelles; zone LUR—Lurgorrieta.

#### IV.2.4.3.(b). Data

All these stretches colonized by salmon were mapped in 1985 according to their suitability for young of the year (YOY) juvenile rearing. They were divided into homogeneous sites according to three main habitat types: riffle/rapid, run and pool, in decreasing order of suitability and as defined by Baglinière and Champigneulle (1986). Pool habitat (deep and slow running areas) is essentially not used by YOY salmon and is ignored in the following. The length and width of each site was directly measured in the field and the surface area was calculated as the product of these two measurements. A gauging station, located at Saint-Pée-sur-Nivelles (Fig. IV.2), provides flow measurement on a daily basis from 1969. Two DCPs based on electric fishing (Cowx and Lamarque, 1990) were used to quantify YOY salmon abundance in autumn at sites of homogeneous habitat (excluding pool; Table IV.1). The first DCP is the classical successive removal (SR) sampling technique (Bohlin et al., 1990, pp. 120–125). From 1985 to 2005, a number of sites corresponding to riffle/rapid or



run habitat were fished with one to four passes, two or three passes in most instances. Caught fish were counted and not released before the end of the experiment. The second DCP is a catch-per-unit of effort (CPUE) technique according to Prévost and Baglinière (1995) protocol. It consists of a single pass lasting 5 min of actual fishing (i.e. of electric field application in the water) with a portable electric fishing device on riffle/rapid sites only. The raw data obtained in the field is the count of fish caught in 5 min and has been used from 2003. It is less intensive and allows for the same number of sites to be covered for a lower total effort: more than 60 man-days were needed to sample 20 units with DCP1 while only 12 man-days are now required with DCP2. From 2003 to 2005, 23 units were successively (a few days apart) sampled by both DCPs (Table IV.1). For each of these sampling units, the site surface area was measured again when the SR removal was done. A total of 425 units were sampled from 1985 to 2008, among which 336 with DCP1 only (1985–2005) and 66 with DCP2 only (2003–2008).

**Table IV.1.** Number of sites sampled for Young Of the Year (YOY) Atlantic salmon abundance by year, Data Collection Procedure (DCP) and habitat type (riffle/rapid and run) on the River Nivelles.

Year	Number of sites sampled			
	DCP1 (SR)		DCP1 and 2	DCP2 (CPUE)
	Run	Riffle/rapid	Riffle/rapid	Riffle/rapid
1985	4	6		
1986	4	6		
1987	4	6		
1988	4	6		
1989	4	5		
1990	4	5		
1991	8	13		
1992	4	8		
1993	8	11		
1994	9	12		
1995	9	12		
1996	7	11		
1997	8	12		
1998	8	11		
1999	8	11		
2000	9	12		

2001	11	12		
2002	9	12		
2003	11	4	8	4
2004	9	3	9	
2005	10	6	6	11
2006				17
2007				17
2008				17
Subtotal	152	184	23	66
Grand total	425			

---

SR: Successive Removals; CPUE: Catch-Per-Unit of Effort

#### IV.2.4.4. Modelling

The general HBM approach presented at Section IV.2.4.2 is applied. Time step  $t$  corresponds to a year and spatial location  $l$  corresponds to a site in the river. The models for the SR (DCP1) and the CPUE (DCP2) observations are directly inspired from those proposed by Otis et al. (1978, pp. 114–115), Rivot et al. (2008) and Dauphin et al. (2009) for the same type of data. They are briefly presented here and the reader can refer to the corresponding papers for more details and justifications about the modelling assumptions and choices. All model quantities are summarized in Table IV.2.

##### IV.2.4.4.(a). DCP1: successive removal

The catch at a  $(t,l)$  unit and during the  $i^{\text{th}}$  pass ( $i = 1 - 4$ ),  $C_i^{(1)}(t,l)$ , is assumed to be a Binomial draw dependent on the YOY number present before the  $i^{\text{th}}$  pass,  $n_i^{(1)}(t,l)$  and on the probability of capture during the  $i^{\text{th}}$  pass,  $p_i^{(1)}(t,l)$ :

$$C_i^{(1)}(t,l) | n_i^{(1)}(t,l), p_i^{(1)}(t,l) \sim \text{Binomial}(n_i^{(1)}(t,l), p_i^{(1)}(t,l)) \quad (\text{IV.4})$$

The probability of capture is assumed to decrease across passes within a  $(t,l)$  unit (Dauphin et al. (2009) and references therein). As in Dauphin et al. (2009), a parameter  $\varepsilon_p^{(1)}$  is introduced to reflect the decrease, in the logit scale, between successive passes:

$$\text{logit}(p_i^{(1)}(t,l)) = \text{logit}(p_{i-1}^{(1)}(t,l)) - \varepsilon_p^{(1)}, \text{ for } i = 2 \text{ to } 4 \quad (\text{IV.5})$$

The probability of capture during the first pass,  $p_1^{(1)}(t,l)$ , is assumed exchangeable (as defined in Gelman et al., (2004, pp.121–123) between  $(t,l)$  units. The logit transformed  $p_1^{(1)}(t,l)$  is then assumed to be independently and identically distributed (iid), according to a Normal distribution with mean  $\text{logit}(\mu_p^{(1)})$  and standard deviation  $\sigma_p^{(1)}$ :

$$\text{logit}(p_1^{(1)}(t,l)) | \mu_p^{(1)}, \sigma_p^{(1)} \sim \text{Normal}(\text{logit}(\mu_p^{(1)}), \sigma_p^{(1)}) \quad (\text{IV.6})$$

**Table IV.2.** Notations for the quantities of the model set for the Young Of the Year (YOY) salmon population of the Nivelles.

Notation	Definition	Equation	Layer (Fig. IV.1)
$t$	Year from 1985 to 2008		
$l$	Sampling site in the river		
$h(l)$	Habitat category for site $l$ : 1 – riffle/rapid, 2 – run		
$z(l)$ or $z$	Zone: 1 – Lower Nivelles (LN), 2 – Upper Nivelles (UN), 3 – Lurgorrieta (LUR, Fig. IV.2)		
Data Collection Procedure 1: successive removals (SR)			
$\epsilon_p^{(1)}$	Logit transformed decrease in the capture probability $p_i^{(1)}(t, l)$ between two successive passes	Eq. (IV.5)	$\Phi^{(1)}$
$\mu_p^{(1)}$	Mean capture probability	Eq. (IV.6)	$\Phi^{(1)}$
$\sigma_p^{(1)}$	Standard deviation of the logit transformed capture probability	Eq. (IV.6)	$\Phi^{(1)}$
$n_i^{(1)}(t, l)$	YOY salmon number before the $i^{\text{th}}$ pass for site $l$ , year $t$	Eqs. (IV.5), (IV.7) and (IV.11)	$\theta^{(1)}(t, l)$
$p_i^{(1)}(t, l)$	Capture probability for site $l$ , year $t$ and during pass $i$	Eqs. (IV.5) and (IV.6)	$\theta^{(1)}(t, l)$
$C_i^{(1)}(t, l)$	Catch during the $i^{\text{th}}$ pass for site $l$ , year $t$	Eqs. (IV.5) and (IV.7)	$Y^{(1)}(t, l)$
Data Collection Procedure 2: Catch-per-unit of effort (CPUE)			
$\eta_\lambda^{(2)}$	Inverse scale parameter of $CPUE^{(2)}(t, l)$ Gamma distribution	Eq. (IV.9)	$\Phi^{(2)}$
$k^{(2)}$	Proportionality coefficient between $CPUE^{(2)}(t, l)$ mean and $d^{(2)}(t, l)$	Eq. (IV.10)	$\Phi^{(2)}$
$\sigma_s^{(2)}$	Standard deviation of the log transformed surface area	Eq. (IV.13)	$\Phi^{(2)}$

$\rho^{(2)}$	Flow effect on site surface area	Eq. (IV.13)	$\Phi^{(2)}$
$Q^{(2)}(t,l)$	River flow the day of data collection for site $l$ , year $t$	Eq. (IV.13)	$X^{(2)}(t,l)$
$S^{(2)}(t,l)$	Surface area for site $l$ , year $t$	Eqs. (IV.12) and (IV.13)	$X^{(2)}(t,l)$
$d^{(2)}(t,l)$	YOY salmon density for site $l$ , year $t$	Eqs. (IV.10) and (IV.12)	$\theta^{(2)}(t,l)$
$\lambda^{(2)}(t,l)$	$CPUE^{(2)}(t,l)$ Poisson distribution parameter	Eqs. (IV.8) and (IV.9)	$\theta^{(2)}(t,l)$
$\mu_{\lambda}^{(2)}(t,l)$	Mean of $\lambda^{(2)}(t,l)$	Eqs. (IV.9) and (IV.10)	$\theta^{(2)}(t,l)$
$CPUE^{(2)}(t,l)$	Catch during 5 minutes of electric fishing for site $l$ , year $t$	Eq. (IV.8)	$Y^{(2)}(t,l)$

Homogeneous variables across data collection procedures

$\mu_{\mu}^{(0)}$	Grand mean YOY salmon density into LN riffle/rapid habitat	Eq. (IV.15)	$\Phi^{(0)}$
$\beta^{(0)}(h(l))$	Habitat effect on juveniles density for habitat $h(l)$	Eqs. (IV.15) and (IV.17)	$\Phi^{(0)}$
$\mu_{\gamma}^{(0)}$	$\gamma^{(0)}(t, z(l))$ mean	Eq. (IV.18)	$\Phi^{(0)}$
$\eta_{\alpha}^{(0)}$	Inverse scale parameter of $\alpha^{(0)}(t)$ Gamma distribution	Eq. (IV.16)	$\Phi^{(0)}$
$\eta_d^{(0)}$	Inverse scale parameter of $d^{(0)}(t,l)$ Gamma distribution	Eq. (IV.14)	$\Phi^{(0)}$
$\eta_{\gamma}^{(0)}$	Inverse scale parameter of $\gamma^{(0)}(t, z(l))$ Gamma distribution	Eq. (IV.18)	$\Phi^{(0)}$
$S^{(0)}(l)$	Reference surface area for site $l$	Eqs. (IV.11)–(IV.13)	$X^{(0)}(t,l)$
$Q^{(0)}(l)$	Reference river flow for site $l$ corresponding to the day of $S^{(0)}(l)$ measurement	Eq. (IV.13)	$X^{(0)}(t,l)$
$d^{(0)}(t,l)$	YOY salmon density relatively to $S^{(0)}(l)$ for site $l$ , year $t$	Eqs. (IV.11), (IV.12) and (IV.14)	$\theta^{(0)}(t,l)$

$\mu_d^{(0)}(t,l)$	$d^{(0)}(t,l)$ mean for year $t$ , zone $z(l)$ and habitat $h(l)$	Eqs. (IV.14) and (IV.15)	$\theta^{(0)}(t,l)$
$\alpha^{(0)}(t)$	Year effect on YOY salmon density for year $t$	Eqs. (IV.15) and (IV.16)	$\theta^{(0)}(t,l)$
$\gamma^{(0)}(t, z(l))$	(zone X year) interaction effect on YOY salmon density for year $t$ , zone $z(l)$	Eqs. (IV.15) and (IV.18)	$\theta^{(0)}(t,l)$

---

$\Phi$  : Parameters;  $\theta$  : Latent quantities;  $X$  : Covariates;  $Y$  : Observable random quantities

$n_i^{(1)}(t, l)$  is the total YOY number before any catch. From the second pass,  $n_i^{(1)}(t, l)$  corresponds to the YOY number present before the  $(i-1)^{\text{th}}$  pass minus the catch at the  $(i-1)^{\text{th}}$  pass:

$$n_i^{(1)}(t, l) = n_{(i-1)}^{(1)}(t, l) - C_{(i-1)}^{(1)}(t, l), \text{ for } i = 2 \text{ to } 4 \quad (\text{IV.7})$$

#### IV.2.4.4.(b). DCP2: catch-per-unit of effort

The number of fish caught according to DCP2 at a  $(t, l)$  unit,  $CPUE^{(2)}(t, l)$ , is assumed to follow a Negative Binomial distribution, an over dispersed version of the Poisson distribution. The Negative Binomial distribution can be seen as a continuous mixture of Poisson distributions with the mixing distribution of the Poisson rate controlled by a Gamma distribution:

$$CPUE^{(2)}(t, l) | \lambda^{(2)}(t, l) \sim \text{Poisson}(\lambda^{(2)}(t, l)) \quad (\text{IV.8})$$

$$\lambda^{(2)}(t, l) | \mu_\lambda^{(2)}(t, l), \eta_\lambda^{(2)} \sim \text{Gamma}(\mu_\lambda^{(2)}(t, l), \eta_\lambda^{(2)}) \quad (\text{IV.9})$$

$\mu_\lambda^{(2)}(t, l)$  and  $\eta_\lambda^{(2)}$  are the mean and inverse-scale of the Gamma distribution assigned to the  $\lambda^{(2)}(t, l)$  parameter of the Poisson distribution.  $\mu_\lambda^{(2)}(t, l)$  is assumed to be proportional to an underlying YOY density,  $d^{(2)}(t, l)$  ( $\text{m}^{-2}$ ):

$$\mu_\lambda^{(2)}(t, l) = k^{(2)} d^{(2)}(t, l) \quad (\text{IV.10})$$

Note that this Negative Binomial formulation (Eqs. (IV.8)–(IV.10)) explicitly acknowledges variability across time and space in the proportionality between the observable  $CPUE^{(2)}(t, l)$  and the underlying YOY density  $d^{(2)}(t, l)$  (Dauphin et al., 2009). Indeed,  $CPUE^{(2)}(t, l)$  is a Poisson distributed count (Eq. (IV.8)) where the mean  $\lambda^{(2)}(t, l)$  is on average directly proportional to the YOY density  $d^{(2)}(t, l)$  (Eq. (IV.10)). This proportionality relationship is allowed to vary randomly among spatio-temporal units according to a Gamma distribution (Eq. (IV.9)).



IV.2.4.4.(c). *Linking the two DCPs and specification of an homogeneous abundance indicator*

The number of YOY salmon in a  $(t,l)$  unit is naturally assumed to follow a Poisson distribution (Royle and Dorazio, 2006; Rivot et al., 2008; Dauphin et al., 2009):

$$n_1^{(1)}(t,l) | d^{(0)}(t,l), S^{(0)}(l) \sim \text{Poisson}(d^{(0)}(t,l) S^{(0)}(l)) \quad (\text{IV.11})$$

Although very classical, this assumption is rather a default standard that is hard to evaluate with the catch data at hand. In the case of the YOY salmon, it can be argued it is a valid option as the distribution of the fish is controlled by two antagonistic features: (i) the YOY salmon are territorial and this should tend to reduce the dispersion of the fish numbers relative to a Poisson distribution (Webb et al., 2007); (ii) juvenile salmon tend to be clumped together in most favourable micro-habitats within a site and this tends to result in over-dispersed fish numbers relative to a Poisson (Bagliniere and Arribe Moutounet, 1985).

$d^{(0)}(t,l)$  is the reference density reflecting YOY abundance relative to the reference site surface area  $S^{(0)}(l)$  measured in 1985. Note that  $d^{(0)}(t,l)$  is different from the density in 1985 (except when  $t = 1985$ ) as it is the density that would have been associated to the site  $l$  provided its surface area did not vary according to year  $t$  and remained equal to the surface area measured in 1985. This reference density is slightly different from the actual density  $d^{(2)}(t,l)$  which conditions the  $CPUE^{(2)}(t,l)$  distribution (Eqs. (IV.8)–(IV.10)), because the latter is the density for the year  $t$  in site  $l$  but for the actual site surface area at the time of electric fishing operation,  $S^{(2)}(t,l)$ . The actual site surface area is potentially different from the  $S^{(0)}(l)$  reference, but  $d^{(2)}(t,l)$  can be easily related to  $d^{(0)}(t,l)$ :

$$d^{(2)}(t,l) = \frac{d^{(0)}(t,l) S^{(0)}(l)}{S^{(2)}(t,l)} \quad (\text{IV.12})$$

$S^{(2)}(t,l)$  was observed from 2003 to 2005 for all the  $(t,l)$  units (23) where both DCPs were used, but it is missing for all the units where only DCP2 was applied. As for any unknown quantity, a probability model must then be set for  $S^{(2)}(t,l)$  so that it can be estimated. A simple model was set on the premise that the surface area of a site increases, respectively decreases, with the flow. The variation of  $S^{(2)}(t,l)$  relative to  $S^{(0)}(l)$  depends on

the variation of the river flow the day of data collection at unit  $(t,l)$ ,  $Q^{(2)}(t,l)$ , relative to the flow  $Q^{(0)}(l)$  recorded when the surface area  $S^{(0)}(l)$  was measured:

$$\log\left(\frac{S^{(2)}(t,l)}{S^{(0)}(l)}\right) \Big| \rho^{(2)}, Q^{(2)}(t,l), Q^{(0)}(l), \sigma_s^{(2)} \sim \text{Normal}\left(\rho^{(2)} \log\left(\frac{Q^{(2)}(t,l)}{Q^{(0)}(l)}\right), \sigma_s^{(2)}\right) \quad (\text{IV.13})$$

$\rho^{(2)}$  is a parameter assumed positive and allowing for a non linear relationship between flow and surface area. If greater than 1, the relative variation of the surface area is higher than that of the flow. If lower than 1, the relative variation of the surface area is lower than that of the flow.

In this setting, the common series of  $d^{(0)}(t,l)$  conditions the observables of both DCPs. It is then at the local  $(t,l)$  unit scale an indicator of YOY abundance homogeneous across DCPs.

#### IV.2.4.4.(d). Hierarchical structure on the homogeneous abundance indicator

The reference YOY density  $d^{(0)}(t,l)$  is assumed to be drawn from a probability distribution conditionally on year, zone (LN, UN and LUR; Fig. IV.2) and habitat type (riffle/rapid vs run). These factors are known to be major sources of variations of YOY juvenile abundance (Baglinière and Champigneulle, 1986; Dumas and Prouzet, 2003; Rivot et al., 2008). A Gamma distribution is used with multiplicative effects:

$$d^{(0)}(t,l) \Big| \mu_d^{(0)}(t,l), \eta_d^{(0)} \sim \text{Gamma}\left(\mu_d^{(0)}(t,l), \eta_d^{(0)}\right) \quad (\text{IV.14})$$

$$\mu_d^{(0)}(t,l) = \mu_\mu^{(0)} \alpha^{(0)}(t) \gamma^{(0)}(t, z(l)) \beta^{(0)}(h(l)) \quad (\text{IV.15})$$

$h(l)$  and  $z(l)$  denote respectively the habitat type (1–riffle/rapid and 2–run) and the zone (1–LN, 2–UN and 3–LUR; Fig. IV.2) of the site  $l$ . The inverse-scale parameter  $\eta_d^{(0)}$  is assumed fixed across  $(t,l)$  units for the sake of parsimony. The unit specific mean density  $\mu_d^{(0)}(t,l)$  is the product of:

- the grand mean of YOY salmon density,  $\mu_\mu^{(0)}$ ,

- a fixed habitat effect,  $\beta^{(0)}(h(l))$ ,
- a random annual effect,  $\alpha^{(0)}(t)$ ,
- a random (zone x year) interaction effect,  $\gamma^{(0)}(t, z(l))$ .

All these effects are assumed to follow Gamma distributions with some constraints to ensure identifiability, i.e.  $\alpha^{(0)}(t)$  mean,  $\beta^{(0)}(1)$  and  $\gamma^{(0)}(t,1)$  are all equal to 1:

$$\alpha^{(0)}(t) | \eta_a^{(0)} \sim \text{Gamma}(1, \eta_a^{(0)}) \quad (\text{IV.16})$$

$$\beta^{(0)}(1) = 1 \text{ and } \beta^{(0)}(2) \sim \text{Gamma}(1, 0.01) \quad (\text{IV.17})$$

$$\gamma^{(0)}(t,1) = 1 \text{ and } \gamma^{(0)}(t, z(l)) | \mu_\gamma^{(0)}, \eta_\gamma^{(0)} \sim \text{Gamma}(\mu_\gamma^{(0)}, \eta_\gamma^{(0)}) \text{ for } z(l) = 2 \text{ to } 3 \quad (\text{IV.18})$$

In this setting, the mean of the year effect  $\alpha^{(0)}(t)$  is fixed to 1, the run habitat effect  $\beta^{(0)}(2)$  is relative to a riffle/rapid reference and the (year x zone) interaction effect is relative to a yearly LN zone reference. The grand average  $\mu_\mu^{(0)}$  is then the inter-annual mean density of riffle/rapid habitat in the LN zone (i.e. corresponding to all effects set to 1, Eq. (IV.15)).

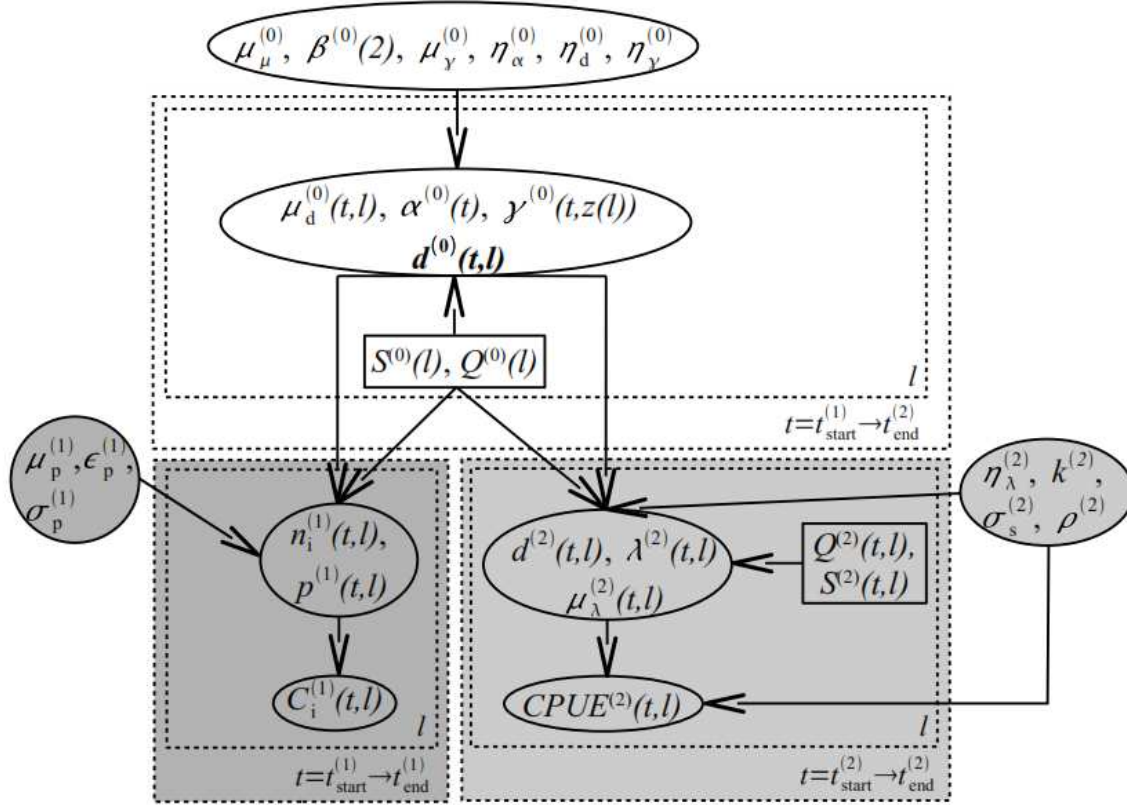
The conditional dependence structure of the model just defined can be summarized by means of a DAG (Fig. IV.3). It follows the general structure defined at Fig. IV.1 with (Table IV.2):

- a set of parameters  $\Phi$  made of three subsets:  $\Phi^{(0)} = \{ \beta^{(0)}(2), \eta_a^{(0)}, \eta_d^{(0)}, \eta_\gamma^{(0)}, \mu_\gamma^{(0)}, \mu_\mu^{(0)} \}$ ,  $\Phi^{(1)} = \{ \varepsilon_p^{(1)}, \mu_p^{(1)}, \sigma_p^{(1)} \}$  and  $\Phi^{(2)} = \{ \eta_\lambda^{(2)}, k^{(2)}, \sigma_s^{(2)}, \rho^{(2)} \}$ ,

- a set of observables  $Y$  made of two subsets:  $Y^{(1)} = \{ C_i^{(1)}(t, l) \}$  and  $Y^{(2)} = \{ CPUE^{(2)}(t, l) \}$ ,

- a set of latent variables  $\theta$  made of three subsets:  $\theta^{(0)} = \{ \alpha^{(0)}(t), d^{(0)}(t, l), \gamma^{(0)}(t, z(l)), \mu_d^{(0)}(t, l) \}$ ,  $\theta^{(1)} = \{ n_i^{(1)}(t, l), p_i^{(1)}(t, l) \}$  and  $\theta^{(2)} = \{ d^{(2)}(t, l), \lambda^{(2)}(t, l), \mu_\lambda^{(2)}(t, l) \}$ ,

- and a set of covariates  $X$  made of two subsets:  $X^{(0)} = \{Q^{(0)}(l), S^{(0)}(l)\}$  and  $X^{(2)} = \{Q^{(2)}(t,l), S^{(2)}(t,l)\}$ .



**Figure IV.3.** Simplified Directed Acyclic Graph for the Young Of the Year (YOY) salmon abundance estimate model. Superscripts represent the data collection procedure (DCP, 1 for the first DCP: successive removals, 2 for the second DCP: catch-per-unit of effort, 0 for both DCPs). Frames represent the different layers of a hierarchical model and repetitions of structures over time and space. Within layers, nodes represent quantities (squares for known covariates and ovals for random variables) and arrows indicate conditional relations between nodes. Each layer includes several variables which depend on time  $t$  and/or site  $l$  and which can be linked by probabilistic or deterministic relationships. The bold quantity,  $d^{(0)}(t,l)$  corresponds to the YOY salmon abundance indicator at the local  $(t,l)$  unit scale homogeneous over the whole spatio-temporal series. The definition of the quantities indicated in the DAG are detailed in the text and summarized at Table IV.2.

Other modelling assumptions than the ones just described could be envisaged with the same available data set. The comparison of various alternative models is not central to this paper as our case study aims principally at illustrating the general HBM formulation introduced at Section IV.2.4.2. However, we tried several model formulations, in particular regarding the introduction of spatiotemporal effects on the quantities varying across space and

time (e.g.  $p_1^{(1)}(t,l)$ ). Every model formulation was checked using posterior predictive techniques (Gelman et al., 2004, 2005; Marshall and Spiegelhalter, 2007) and following an approach similar to that of Craigmile et al. (2009). One of these techniques is introduced at Section IV.2.4.5. The model presented herein is the most parsimonious alternative which successfully passed the various posterior checks that were applied. This point is addressed further in Section IV.2.6.

#### IV.2.4.4.(e). Homogeneous abundance indicators at larger scales

$d^{(0)}(t,l)$  is an homogeneous abundance indicator at the local scale of a  $(t,l)$  unit. It allows comparing units irrespective of their surface area and the DCP used. It is possible to define other homogeneous indicators at a larger scale by weighing and averaging  $d^{(0)}(t,l)$  over units within a given spatio-temporal stratum. For instance, comparison between years at the scale of the whole area colonized by salmon in the river, irrespective of the habitat compositions (i.e. as if the units were only made of riffle/rapid habitat), can be made according to a weighed average abundance indicator  $\mu_w^{(0)}(t)$ :

$$\mu_w^{(0)}(t) = \frac{\sum_{col(z)} \sum_{l \in z} \frac{d^{(0)}(t,l)}{\beta^{(0)}(h(l))} (S^{(0)}(l) \beta^{(0)}(h(l)))}{\sum_{col(z)} \sum_{l \in z} S^{(0)}(l) \beta^{(0)}(h(l))} \quad (IV.19)$$

The sum is taken over all sites  $l$  within a zone  $z$  for which abundance data are available,  $col(z)$  means the sum is taken only over the zones colonized by salmon for the year  $t$ , i.e. for LN only from 1985 to 1991 and for {LN, UN, LUR} from 1992 and on. The same type of approach can be used to derive abundance indicators at different spatio-temporal scales.

#### IV.2.4.4.(f). Prior for the parameters and Bayesian inference

Parameters  $\phi$  are not conditioned upon any other quantity (Figs. IV.1 and IV.3). In a Bayesian setting, prior probability distributions have to be attributed to these random variables. Weakly informative priors (Gelman, 2006, 2009) are used (Table IV.3) so that Bayesian posterior inferences primarily reflect the information brought by the data through the likelihood.  $\varepsilon_p^{(1)}$  is supposed to be positive (Dauphin et al., 2009), then a Normal distribution with 0 mean and a large variance but restricted to positive values is assigned to this parameter. Instead of directly assigning a prior to  $\eta_\lambda^{(2)}$ , we worked with its transformation  $\eta_\lambda^{(2)} / (1 + \eta_\lambda^{(2)})$ . This quantity relates to the alternative interpretation of the Negative-Binomial distribution (Gelman et al., 2004, p. 583) and is the probability of success when the random

variable is the number of Bernoulli failures obtained before some number of successes. A uniform prior over the  $[0,1]$  interval was then assigned to  $\eta_\lambda^{(2)} / (1 + \eta_\lambda^{(2)})$ . A Gamma(0.2,5) prior is assigned to  $\mu_\mu^{(0)}$  to reflect the knowledge available about mean juveniles  $0^+$  densities in autumn in streams similar to the Nivelles (Baglinière and Champigneulle, 1986; Rivot et al., 2008).

**Table IV.3.** Prior probability distributions of the parameters of the model set for the abundance of the River Nivelles Young Of the Year (YOY) salmon.

Parameter	Prior
$\varepsilon_p^{(1)}$	Normal(0,1000) restricted to positive values
$\mu_p^{(1)}$	Uniform(0,1)
$\sigma_p^{(1)}$	Uniform(0,10)
$\sigma_s^{(2)}$	Uniform(0,10)
$\frac{\eta_\lambda^{(2)}}{1 + \eta_\lambda^{(2)}}$	Uniform(0,1)
$k^{(2)}$	Gamma(100,0.01)
$\rho^{(2)}$	Gamma(1,1)
$\beta^{(0)}(2)$	Gamma(1,0.01)
$\eta_\alpha^{(0)}$	Gamma(1,0.01)
$\eta_\gamma^{(0)}$	Gamma(10,0.001)
$\eta_d^{(0)}$	Gamma(30,0.003)
$(\mu_\gamma^{(0)} \cdot \eta_\gamma^{(0)})$	Gamma(10,0.001)
$\mu_\mu^{(0)}$	Gamma(0.2,5)

Gamma distributions are written with their mean,  $\mu$ , and inverse-scale,  $\eta$ , parameters (Gamma( $\mu, \eta$ )). Normal distributions are written with their mean,  $\mu$ , and variance,  $\sigma^2$ , parameters (Normal( $\mu, \sigma^2$ )).

There is a period of overlap (2003–2005) in the use of both DCPs on the River Nivelles. In the context of our case study, this overlap is critical for the estimation of the YOY salmon densities  $d^{(0)}(t,l)$ . Indeed, the CPUE technique alone cannot be used to derive an absolute

estimate of abundance. Under our modelling assumptions for DCP2 (Eqs. (IV.8)–(IV.10)) and for YOY densities (Eqs. (IV.11)–(IV.18)), CPUE data alone do not allow to separate the grand mean of the densities  $\mu_{\mu}^{(0)}$  from the proportionality coefficient  $k^{(2)}$  (only the product of the two is identifiable). The 2003–2005 period of overlap when the two DCPs were applied on the same sites is equivalent to the calibration exercise conducted by Dauphin et al. (2009). During these years, DCP1 allows to derive absolute abundance estimates and consequently the parameter  $\mu_{\mu}^{(0)}$  can be separated from the proportionality coefficient  $k^{(2)}$ .  $k^{(2)}$  can then be estimated, thus allowing the estimation of the YOY density from CPUE data alone.

Bayesian inferences were performed by means of Monte Carlo Markov Chain sampling (MCMC; Gelman et al., 2004) as implemented by Openbugs<sup>®</sup> (V3.1.0 rev 482; Thomas et al., 2006; Lunn et al., 2009). This software carries out the sampling from the joint posterior distribution of all unknown quantities, i.e. the distribution of the unknowns conditioned by the observed data. Posterior inferences were derived from a single chain. Convergence of the MCMC sampling was checked by means of the Gelman-Rubin diagnostic (Brooks and Gelman, 1998) as implemented by Openbugs<sup>®</sup>. Three chains were used and good mixing was obtained after  $12 \times 10^4$  iterations.  $88 \times 10^4$  additional iterations were performed to ensure the 2.5, 50 and 97.5 percentiles were stationary (remained essentially unchanged with additional sampling). All the results presented thereafter are based on a sample of 10,000 values from the second half of the simulation ( $5 \times 10^5$  MCMC iterations but retaining 1 value every 50) obtained from a single chain after an initial burn-in period of  $5 \times 10^5$  iterations (the first half of the simulations, as recommended by Gelman and Shirley, 2011).

#### IV.2.4.5. Posterior checks

Model fitting was checked by means of the  $\chi^2$  discrepancy measure (Eq. (IV.20)) in order to assess the consistency between observed data ( $Y^{\text{obs}}$ ) and replicated data ( $Y^{\text{rep}}$ ), i.e. data that could have been observed assuming the model is true (see Gelman et al. (1996) and Gelman et al. (2004) for more details):

$$\chi^2(Y, \theta, \Phi | X) = \sum_{(t,l)} \frac{(Y(t,l) - E(Y(t,l) | \theta(t,l), \Phi, X(t,l)))^2}{\text{Var}(Y(t,l) | \theta(t,l), \Phi, X(t,l))} \quad (\text{IV.20})$$

where  $E$  and  $\text{Var}$  are respectively the expectation and variance of  $Y$  conditionally on  $\theta$ ,  $\Phi$  and  $X$ .

The  $\chi^2$  discrepancy measure calculated with the observed data is compared to the same statistic calculated with predicted values. A  $p_{\text{value}}$  is defined as the probability that the replicated  $\chi^2$  is lower than the observed  $\chi^2$ :

$$p_{\text{value}}(Y^{\text{obs}}|X) = \iint p(\chi^2(Y^{\text{obs}}, \theta, \Phi|X) \geq \chi^2(Y^{\text{rep}}, \theta, \Phi|X)) p(\theta, \Phi|X, Y^{\text{obs}}) d\theta d\Phi \quad (\text{IV.21})$$

The  $p_{\text{value}}$  was computed successively for every observable, i.e.  $C_1^{(1)}$ ,  $C_2^{(1)}$ ,  $C_3^{(1)}$ ,  $C_4^{(1)}$  and  $CPUE^{(2)}$ .

#### IV.2.5. Results

Whatever the observable, the  $\chi^2$  statistic did not show significant discrepancy between the replicated and the observed data ( $p_{\text{values}}$  are not far from 0.5; Table IV.4). No apparent inadequacy between the available observations and the model is revealed.

**Table IV.4.** Probability that the replicated  $\chi^2$  discrepancy measure is lower than the observed  $\chi^2$  discrepancy measure ( $p_{\text{value}}$ ) for every observable, i.e.  $C_1^{(1)}$ ,  $C_2^{(1)}$ ,  $C_3^{(1)}$ ,  $C_4^{(1)}$  and  $CPUE^{(2)}$

Observable	$p_{\text{value}}$
$C_1^{(1)}$	0.58
$C_2^{(1)}$	0.64
$C_3^{(1)}$	0.59
$C_4^{(1)}$	0.54
$CPUE^{(2)}$	0.54

Comparison of prior to posterior standard deviation (SD) of parameters shows that in every case the observed data lead to a significant update of the prior probability statements (Table IV.5). The posterior distributions are much narrower than their corresponding priors, the lowest reduction in uncertainty being obtained for  $\eta_\lambda^{(2)}$ . Thus, posterior inferences reflect primarily the information brought by the data through the likelihood and are influenced very



little by our prior probability statements. The parameter  $\rho^{(2)}$  is lower than 1 (Table IV.5) suggesting the surface area of the sites tends to increase with the flow, but the relative variation of the site surface area is on average lower than that of the flow. The posterior mean of  $\mu_{\mu}^{(0)}$ , the grand mean of YOY density, in riffle/rapid habitat of the zone LN (Fig. IV.2), is  $0.13 \text{ m}^{-2}$  and density in runs is on average around a fifth of density in riffle/rapid ( $\beta^{(0)}(2)$ ). For a given (year x zone x habitat) stratum, the between site variability of the YOY density is low compared to the corresponding mean YOY density: the inverse scale parameter  $\eta_d^{(0)}$ , i.e. the mean to variance ratio, is 32 on average. The posterior mean of  $\mu_p^{(1)}$ , the mean probability of capture (DCP1), is medium (52%) but the between sites variability is relatively large ( $\sigma_p^{(1)} = 1.09$ ).  $\varepsilon_p^{(1)}$  has a posterior mean of 0.55 and its 95% credible interval does not contain 0: there is a notable decrease in the probability of capture between successive passes. The proportionality coefficient  $k^{(2)}$  (DCP2) indicates that on average 16 YOY salmon are caught in 5 min when the underlying YOY density is equal to the posterior mean of  $\mu_{\mu}^{(0)}$ . The posterior distribution of the over-dispersion parameter  $\eta_{\lambda}^{(2)}$  is not very precisely estimated. Nevertheless, low values indicative of over-dispersion can not be dismissed. This gives a posteriori support to the use of a Negative Binomial distribution, instead of a Poisson, for the DCP2 modelling.

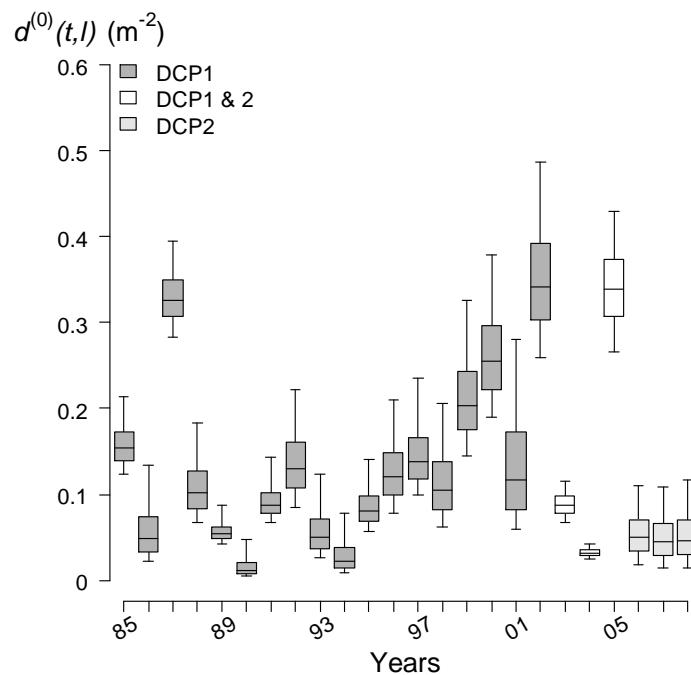
**Table IV.5.** Summary statistics of the marginal posterior distributions of the parameters of the set for the abundance of the River Nivelles Young Of the Year (YOY) salmon

Parameter	Mean	SD	5%	50%	95%	Prior SD
$\varepsilon_p^{(1)}$	0.55	0.06	0.45	0.55	0.64	18.86
$\mu_p^{(1)}$	0.52	0.04	0.46	0.52	0.58	0.29
$\sigma_p^{(1)}$	1.09	0.10	0.92	1.09	1.24	2.89
$\eta_{\lambda}^{(2)}$	5.76	40.12	0.64	1.78	13.86	101.70
$k^{(2)}$	125.70	9.52	110.40	125.50	141.70	100
$\sigma_s^{(2)}$	0.49	0.06	0.40	0.48	0.60	2.89
$\rho^{(2)}$	0.19	0.08	0.05	0.19	0.32	1
$\beta^{(0)}(2)$	0.21	0.02	0.18	0.21	0.24	10
$\eta_a^{(0)}$	4.46	1.58	2.35	4.22	7.46	10
$\eta_d^{(0)}$	32.25	3.86	26.30	31.99	38.92	100
$\eta_{\gamma}^{(0)}$	14.05	10.66	5.09	11.01	32.85	100

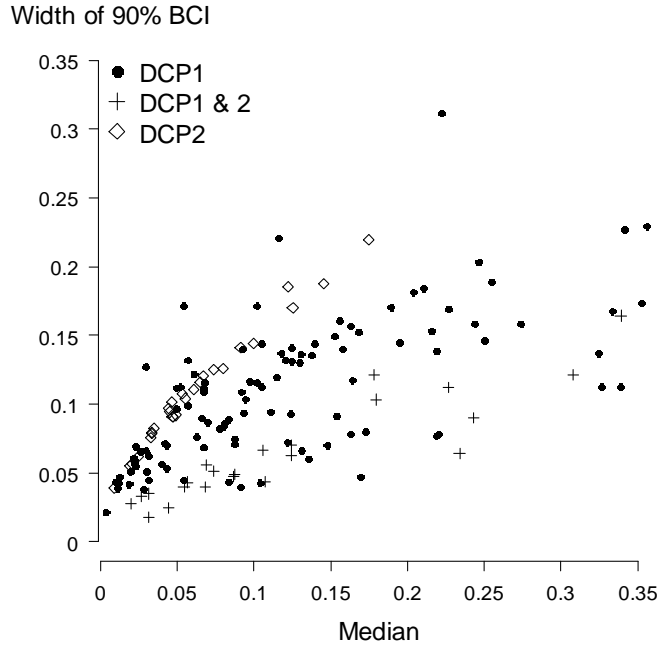
$(\mu_\gamma^{(0)} \eta_\gamma^{(0)})$	11.36	8.37	4.31	8.97	26.11	100
$\mu_\mu^{(0)}$	0.13	0.02	0.11	0.13	0.16	0.20

SD: Standard deviation; X%: X<sup>th</sup> percentile. The SD of the prior distribution is also indicated to assess the prior to posterior updating.

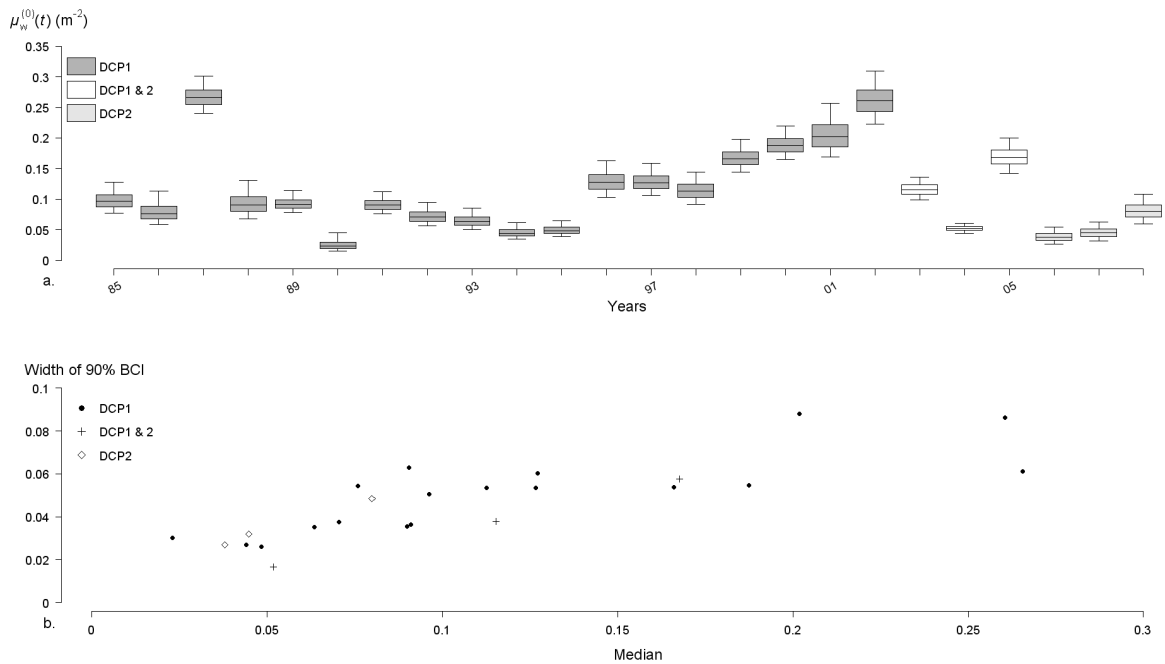
At the local site scale, a homogeneous series of YOY salmon abundance indicator  $d^{(0)}(t,l)$  is derived despite changes over time in the DCP used (Fig. IV.4). For the sites where both DCPs were jointly used, the estimation precision (width of 90% Bayesian Credibility Intervals, BCIs) is generally improved. But the precision of the YOY density estimates tends to be reduced when DCP2 was used alone compared to when DCP1 was used alone (Fig. IV.5). The same precision pattern is observed when considering homogeneous YOY abundance series at larger scales (area colonized by salmon, Fig. IV.6). In both cases, DCP2 still allows to identify changes of abundance according to year.



**Figure IV.4.** Summary of yearly ( $t$ ) posterior distributions of Young Of the Year (YOY) abundance indicator  $d^{(0)}(t,l)$  at a given site  $l$  (riffle/rapid habitat, zone LN). Box plots indicate the 5, 25, 50, 75 and 95 percentiles of posterior distributions. DCP1 – Successive removal; DCP2 – Catch-per-unit of effort technique.



**Figure IV.5.** Width of 90% Bayesian Credible Interval (BCI) (95 percentile–5 percentile) vs posterior median of Young Of the Year (YOY) abundance indicator  $d^{(0)}$  at all sites  $l$  used for the calibration stage and for all years  $t$  between 1985 and 2008. DCP1 – Successive removal; DCP2 – Catch-per-unit of effort technique.



**Figure IV.6.** (a) Summary posterior distribution and (b) width of 90% Bayesian Credible Interval (BCI) (95 percentile–5 percentile) vs posterior median for yearly ( $t$ ) weighed mean of Young Of the Year (YOY) density in riffle/rapid habitat (Eq. (IV.19)). Box plots indicate the 5, 25, 50, 75 and 95 percentiles of posterior distributions. DCP1 – Successive removal; DCP2 – Catch-per-unit of effort technique.

#### IV.2.6. Discussion

Our illustrative case study on YOY salmon in the River Nivelles demonstrates that the general HBM framework proposed achieves its main objective, i.e. estimating a unique abundance indicator series despite changes in the DCP used. This is achieved thanks to the flexibility offered by HBM (Cressie et al., 2009) which allows use of a latent layer common to all DCPs. The formalization of an abundance indicator within this common latent layer is critical. In our case study, this common abundance indicator is a reference density of population  $d^{(0)}$  (relative to the site areas measured in 1985). In agreement with Dauphin et al. (2009), it is confirmed that the DCP2 (CPUE) provides less precise population density estimates than the classical successive removals approach. This difference in precision is most likely not due to the fact that less units were sampled with DCP2 compared to DCP1 as Dauphin et al. (2009) obtained similar results with the same number of sites sampled with each DCP. Nevertheless, a larger number of years with both DCPs jointly used might allow for better estimation of  $\eta_{\lambda}^{(2)}$ .

We chose to use a Gamma structure with multiplicative effects to model the densities  $d^{(0)}$  (Eqs. (IV.14)–(IV.15)). With the same type of data, Rivot et al. (2008) relied on a LogNormal assumption (see also Royle and Dorazio, 2006). In our case, the main reason for choosing the Gamma distribution function was it can be monotonically decreasing (depending on its shape parameter value; Mangel, 2006). Thus, maximum probability can be placed in the neighbourhood of 0, contrary to the LogNormal distribution which has a mode different from 0. This versatility in the shape of the Gamma distribution, is a valuable property when modelling juvenile salmon densities which can be (almost) null at some locations due to a lack of breeders or very low survival rates. Indeed, salmon adults tend to aggregate at discrete spawning sites during reproduction (Moir et al., 2004) and survival of salmonid embryos is known to be highly variable between spawning sites within a river (Dumas and Marty, 2006; Dumas et al., 2007). Dennis and Patil (1984), Halley and Inchausti (2002) and Millar (2009) provide additional arguments favouring the use of Gamma distributions for modelling population abundance.

Our general HBM framework presented at Section IV.2.4.2 is versatile and could accommodate a great variety of modelling structures according to the case study considered. Given the various layers it incorporates (Fig. IV.1) it should lead to rather complex hierarchical model in most instances, as in our case study. Within a specific case study, alternative model formulations can be envisaged and the practitioner shall have to discriminate among the available models. Several options are available for choosing among models including model selection and posterior model checks. Model selection/comparison for complex hierarchical models is an open question in statistical modelling (Spiegelhalter et al., 2002 and following discussants; Celeux et al., 2006; Link and Barker, 2006; Ward, 2008; de Valpine, 2009; Millar, 2009). Currently, it faces various unresolved, and some maybe insolvable, problems: (i) the number of alternative models to be compared increases dramatically with complexity; (ii) there are many criteria proposed (Bayes Factor, DIC, BIC, AIC,...) none being, even theoretically, fully satisfactory or general in its application; (iii) the

various criteria often give contradictory results; (iv) computation of these criteria can be unreliable (and this unreliability is not easy to detect) or intractable (it often requires much more MCMC simulations than the estimation of the model unknowns). This has led several authors to favour careful posterior model checking for choosing among alternatives when building complex models (Gelman and Rubin, 1995; Gelman, 2003, 2004; Gelman et al., 2004, 2005; Gelman and Hill, 2006; Marshall and Spiegelhalter, 2007; Kerman et al., 2008; Cressie et al., 2009; Craigmile et al., 2009). This is the approach we have chosen to follow. In the context of our illustrative case study, the version of the model presented herein results from a succession of steps, each including posterior checks.

Our general approach to model building starts with a preliminary exploration of the data and the design of a simple model. This first version of the model is drawn from earlier studies that addressed similar problems while incorporating the relevant ecological knowledge available. In our case study, we inspired from previous modelling work aiming at estimating riverine fish abundance from electrofishing data (Dorazio et al., 2005; Rivot et al., 2008; Dauphin et al., 2009). For the sake of simplicity, our first model version assumed exchangeability of all spatio-temporal sampling units and no spatial or temporal effect was introduced on the quantities varying between spatio-temporal sampling units. Available knowledge on juvenile salmon ecology was incorporated by readily including an habitat effect on the population densities. Indeed, the habitat preferences of YOY salmon are well documented (Baglinière and Champigneulle, 1986; Dumas and Prouzet, 2003; Rivot et al., 2008). See also our justification of the Gamma structure for the population densities and of the Poisson distribution of the fish number at a given site (Section IV.2.4.4.(c)). This first and simple version is then challenged by means of various posterior checks. Based on their results, the model can be modified by introducing additional elements of complexity. It is then verified if this increased complexity is justified a posteriori. In our case study, we looked specifically at the variation of the mean of population densities  $d^{(0)}(t,l)$  and capture probabilities in DCP1  $p^{(1)}(t,l)$  between years, zones and (year x zone) strata. This first check revealed a strong year effect on  $d^{(0)}(t,l)$  but no clear effect for  $p^{(1)}(t,l)$ . Then, the model was modified by adding a year effect on  $d^{(0)}(t,l)$ . We verified that the introduction of the year effect was justified a posteriori, i.e. that clear differences in the annual effects were revealed. This checking, modification and verification sequence is repeated until no change in the model formulation appears warranted. In our case, an additional checking step led us to add a (zone x year) interaction effect on the YOY salmon densities. When posterior checks do not give clear indications for model improvement, we choose to err on the side of parsimony. In our case, this rule led us not to add any spatio-temporal effect on  $p^{(1)}(t,l)$ . We do not report the details of all the various steps we followed for model building in our study on YOY salmon abundance in the River Nivelle (e.g. we also checked the assumption that the inverse scale parameter  $\eta_{\lambda}^{(2)}$  was constant over time and space). Indeed, although they are critical when focusing on a specific case study, they are not central in the context of the present paper. Given the illustrative purpose of our case study and for the sake of concision, we only provide the results of a global posterior check which do not reveal inadequacy between the model presented and the observed data (Section IV.2.4.5; Table IV.4). It demonstrates that,

using our proposed general HBM framework (Fig. IV.1), we have been able to build a model that properly fit the data at hand. Alternative model formulations could be accommodated within the general HBM framework proposed and would equally illustrate it.

Our general HBM framework could be applied to a wide range of specific situations (taxon and DCPs). This methodology is relevant whenever different DCPs have been used for a common objective of abundance estimation. Such a situation is more likely to occur, if not inevitable, when data collection is carried out over a long time. Long time series of abundance data are rare, costly to maintain, and most valuable for scientific inquiry and management advice. Discontinuities in abundance estimates derived from such data series can severely limit their value. Indeed, if the quantities used for estimating abundance are DCP specific, they cannot be directly comparable throughout the time series. Our general HBM framework (Fig. IV.1) offers a practical solution to this problem. Its major contribution lies in the conception of a latent abundance indicator which can be estimated by all DCPs. It is not restricted to two DCPs nor does it necessarily require a spatio-temporal overlap in the use of the DCPs as in the case study presented. However, such overlap can be crucial in some instances as in the case of the YOY salmon population of the Nivelles (see Section IV.2.4.4.(f)).

As an alternative to applying our general HBM framework, a disaggregated approach could be used. For instance, in our case study, YOY density estimates could be obtained by successively applying: (i) Rivot et al. (2008) model for the years 1985–2002 when only DCP1 was used, then (ii) Dauphin et al. (2009) model for the years 2003–2005 when both DCPs were used, and finally (iii) the posterior predictive technique proposed by Dauphin et al. (2009) for the years 2006–2008 (and a few sites in 2003–2005) when only DCP2 was used. A disaggregated approach would preclude any exchange of information between the first part of the series when only DCP1 was used and the second when DCP2 was implemented. Our HBM framework integrates the three successive approaches within a single model, and in this way extends the approaches of Rivot et al. (2008) and Dauphin et al. (2009). The common hierarchical structure set for the densities (Eqs. (IV.11)–(IV.18); Fig. IV.3) allows the transfer of the information brought by data between all the spatio-temporal units, whatever the DCP. This transfer of information is a fundamental property of HBMs which is beneficial to the quality of the estimation of all the unknown quantities of interest (Gelman and Hill, 2006). Regarding the abundance to be estimated, the transfer of information amounts to assigning an informative prior to this unknown quantity for any spatio-temporal unit. Under the HBM framework, this unit-specific prior is developed in a formal way due to the model and it summarizes the information brought by the data available for all the spatio-temporal units considered in the model besides the one specifically considered (Gelman et al., 2004). This feature might be very valuable in the context of rare species when data are scarce and when “the borrowing of strength” between DCPs may rescue data sets that would not be usable in isolation for abundance estimation. Still, the magnitude of the benefits of our general HBM over a disaggregated approach is case specific and there is a potential cost. The cost is the additional complexity introduced by the assemblage of all the DCPs with a common latent layer (Fig. IV.1). This increased complexity can be a source of computational problems (e.g.

poor or slow convergence of MCMC sampling). In our illustrative case study, posterior computation remained tractable and we do favour the general HBM over a disaggregated approach because it takes advantage of all the information brought by the two DCPs in a single and consistent framework.

#### *IV.2.7. Acknowledgements*

We thank the staff of INRA at Saint-Pée-sur-Nivelle research station for collecting the data.

#### *IV.2.8. References*

- Baglinière, J.L., Arribe Moutounet, D., 1985. Microrepartition des populations de truite commune. *Hydrobiologia* 120, 229–239.
- Baglinière, J.L., Champigneulle, A., 1986. Population estimates of juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar*, as indices of smolt production in the R. Scorff, Brittany. *J. Fish. Biol.* 29, 467–482.
- Beland, K.F., 1996. The relation between redd counts and Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr populations in the Dennys River, Maine. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 513–519.
- Bohlin, T., Heggberget, T.G., Strange, C., 1990. Electric fishing for sampling and stock assessment. In: Cowx, I.G., Lamarque, P. (Eds.), *Fishing with Electricity. Applications in Freshwater Fisheries Management*. Fishing New Books, Oxford, pp. 112–139.
- Brooks, S.P., Gelman, A., 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *J. Comput. Graph. Stat.* 7 (4), 434–455.
- Celeux, G., Forbes, F., Robert, C.P., Titterton, D.M., 2006. Deviance information criteria for missing data models. *Bayesian Anal.* 1 (4), 651–674.
- Cowx, I.G., Lamarque, P. (Eds.), 1990. *Fishing with Electricity. Applications in Freshwater Fisheries Management*. Fishing New Books, Oxford, 248 pp.
- Craigmile, P.F., Calder, C.A., Li, H., Paul, R., Cressie, N., 2009. Hierarchical model building, fitting, and checking: a behind-the-scene look at a Bayesian analysis of arsenic exposure pathways. *Bayesian Anal.* 4 (1), 1–36.
- Cressie, N., Calder, C.A., Clark, J.S., Ver Hoef, J.M., Wikle, C.K., 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecol. Appl.* 19 (3), 553–570.

- Dauphin, G., Prévost, E., Adams, C.E., Boylan, P., 2009. A Bayesian approach to estimating Atlantic salmon fry densities using a rapid sampling technique. *Fish. Manag. Ecol.* 16, 399–408.
- Dauphin, G., Prévost, E., Adams, C.E., Boylan, P., 2010. Using redd counts to estimate salmonids spawner abundances: a Bayesian modelling approach. *Fish. Res.* 106, 32–40.
- de Valpine, P., 2009. Shared challenges and common ground for Bayesian and classical analysis of hierarchical models. *Ecol. Appl.* 19, 584–588.
- Dennis, B., Patil, G.P., 1984. The Gamma distribution and weighted multimodal Gamma distributions as models of population abundance. *Math. Biosci.* 68, 187–212.
- Dorazio, R.M., Jelks, H.L., Jordan, F., 2005. Improving removal-based estimates of abundance by sampling a population of spatially distinct subpopulations. *Biometrics* 61, 1093–1101.
- Dumas, J., Marty, S., 2006. A new method to evaluate egg-to-fry survival in salmonids, trials with Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 68, 284–304.
- Dumas, J., Haury, J., 1995. Une rivière du piémont pyrénéen: la Nivelle (Pays Basques). *Acta Biol. Mont.* XI, 113–146.
- Dumas, J., Prouzet, P., 2003. Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. + Errata. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 356–370, 1165.
- Dumas, J., Olaïzola, M., Barrière, L., 2007. Survie embryonnaire du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) dans un cours d'eau du sud de son aire de répartition, la Nivelle. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 384, 39–60.
- Gardner, B., Royle, J.A., Wegan, M.T., Rainbolt, R.E., Curtis, P.D., 2010. Estimating Black Bear density using DNA data from hair snares. *J. Wildl. Manag.* 74 (2), 318–325.
- Gelman, A., 2003. A Bayesian formulation of exploratory data analysis and goodness-of-fit testing. *Int. Stat. Rev.* 71 (2), 369–382.
- Gelman, A., 2004. Exploratory data analysis for complex models. *J. Comput. Graph. Stat.* 13 (4), 755–779.
- Gelman, A., 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models. *Bayesian Anal.* 1 (3), 515–534.
- Gelman, A., 2009. Bayes Jeffreys, prior distributions and the philosophy of statistics. *Stat. Sci.* 24 (2), 141–172.



- Gelman, A., Hill, J., 2006. *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. Cambridge University Press, New York, USA, pp. 625.
- Gelman, A., Rubin, D.B., 1995. Avoiding model selection in Bayesian social research. *Socio. Method.* 25, 165–173.
- Gelman, A., Shirley, K., 2011. Inference and monitoring convergence. In: Brooks, S., Gelman, A., Jones, G.L., Meng, X.L. (Eds.), *Handbook of Markov Chain Monte Carlo*. Chapman and Hall/CRC Press, 480 pp.
- Gelman, A., Meng, X.L., Stern, H., 1996. Posterior predictive assessment model fitness via realized discrepancies. *Stat. Sin.* 6, 733–807.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B., 2004. *Bayesian data analysis*. Texts in Statistical Science, second ed. Chapman & Hall/CRC, New York, USA, 668 pp.
- Gelman, A., Mechelen, I.V., Verbeke, G., Heitjan, D.F., Meulders, M., 2005. Multiple imputation for model checking: completed-data plots with missing and latent data. *Biometrics* 61, 74–85.
- Halley, J., Inchausti, P., 2002. Lognormality in ecological time series. *Oikos* 99 (3), 518–530.
- Kerman, J., Gelman, A., Zheng, T., Ding, Y., 2008. Visualization in Bayesian data analysis. In: Chen, C., Härdle, W., Unwin, A. (Eds.), *Handbook of Computational Statistics, Data Visualisation*, vol. III. Springer-Verlag Heidelberg, Berlin, Germany, pp. 709–724.
- Kéry, M., Royle, J.A., Schmid, H., 2005. Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecol. Appl.* 15 (4), 1450–1461.
- Kéry, M., Dorazio, R.M., Soldaat, L., van Strien, A., Zuiderwijk, A., Royle, J.A., 2009. Trend estimation in populations with imperfect detection. *J. Appl. Ecol.* 46, 1163–1172.
- Kouakou, C.Y., Boesch, C., Kuehl, H., 2009. Estimating chimpanzee population size with nest counts: validating methods in Taï national park. *Am. J. Primatol.* 71, 447–457.
- Link, W.A., Barker, R.J., 2006. Model weights and the foundations of multimodel inference. *Ecology* 87 (10), 2626–2635.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A., Best, N., 2009. The BUGS project: evolution, critique and futur directions. *Stat. Med.* 28, 3049–3067.
- Mangel, M., 2006. *The Theoretical Biologist's Toolbox. Quantitative Methods for Ecology and Evolutionary Biology*. Cambridge University Press, New York, USA, 375 pp.
- Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Arjas, E., 2005. Bayesian removal estimation of a population size under unequal catchability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 291–300.

- Marshall, E.C., Spiegelhalter, D.J., 2007. Identifying outliers in Bayesian hierarchical models: a simulation-based approach. *Bayesian Anal.* 2 (2), 409–444.
- Mattson, D.J., 1997. Sustainable grizzly bear mortality calculated. *Biol. Conserv.* 81, 103–111.
- Millar, R.B., 2009. Comparison of hierarchical Bayesian models for overdispersed count data using DIC and Bayes' factors. *Biometrics* 65 (3), 962–969.
- Miller, S.D., White, G.C., Sellers, R.A., Reynolds, H.V., Schoen, J.W., Titus, K., Barnes, V.G., Smith, R.B., Nelson, R.R., Ballard, W.B., Schwartz, C.C., 1997. Brown and black bear density estimation in Alaska using radiotelemetry and replicated mark-resight techniques. *Wildl. Monogr.* 133, 5–55.
- Moir, H.J., Gibbins, C.N., Soulsby, C., Webb, J., 2004. Linking channel geomorphic characteristics to spatial patterns of spawning activity and discharge use by Atlantic salmon (*Salmo salar* L). *Geomorphology* 60 (1–2), 21–35.
- Mourão, G., Coutinho, M., Mauro, R., Campos, Z., Tomàs, W., Magnusson, W., 2000. Aerial surveys of caiman, marsh deer and pampas deer in the Pantanal Wetland of Brazil. *Biol. Conserv.* 92, 175–183.
- Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C., Anderson, D.R., 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildl. Monogr* 62, 135 pp.
- Prévost, E., Baglinière, J.L., 1995. Présentation et premiers éléments de mise au point d'une méthode simple d'évaluation du recrutement en juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de l'année en eau courante. In: Gascuel, D., Durand, J.L., Fonteneau, A. (Eds.), *Les recherches françaises en évaluation quantitative et modélisation des ressources et des systèmes halieutiques. Actes du colloque, Rennes, du 29 juin au 1er juillet.* ORSTOM, COLLOQUES et SEMINAIRES, Paris, France, pp. 39–48.
- Prévost, E., Nihouarn, A., 1999. Relationship between abundance indices of CPUE type and density estimates by the removal method for Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) young of the year. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 352, 19–29.
- Quinn, T.J., Deriso, R.B., 1999. *Quantitative Fish Dynamics.* Oxford University Press, New York, USA, 560 pp.
- Rios-Uzeda, B., Gomez, H., Wallace, R.B., 2007. A preliminary density estimate for Andean bear using camera-trapping methods. *Ursus* 18 (1), 124–128.
- Rivot, E., Prévost, E., 2002. Hierarchical Bayesian analysis of capture-mark-recapture data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1768–1784.

- Rivot, E., Prévost, E., Cuzol, A., Baglinière, J.L., Parent, E., 2008. Hierarchical Bayesian modelling with habitat and time covariates for estimating riverine fish population size by successive removal method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65, 117–133.
- Rowat, D., Gore, M., Meeken, M.G., Lawler, I.R., Bradshaw, C.J.A., 2009. Aerial survey as a tool to estimate whale shark abundance trends. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 368, 1–8.
- Royle, J.A., 2004. Modeling abundance index data from anuran calling surveys. *Conserv. Biol.* 18 (5), 1378–1385.
- Royle, J.A., Dorazio, R.M., 2006. Hierarchical models of animal abundance and occurrence. *J. Agri. Biol. Environ. Stat.* 11 (3), 249–263.
- Royle, J.A., Dorazio, R.M., 2008. *Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities*. Academic Press, San Diego, USA, 444 pp.
- Royle, J.A., Karanth, K.U., Gopaldaswamy, A.M., Kumar, N.S., 2009. Bayesian inference in camera trapping studies for a class of spatial capture-recapture models. *Ecology* 90 (11), 3233–3244.
- Seavy, N.E., Reynolds, M.H., 2009. Seabird nest counts: a test of monitoring metrics using Red-tailed Tropicbirds. *J. Field Ornithol.* 80 (3), 297–302.
- Seber, G.A.F., 1982. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*, second ed. Macmillan Pub. Co., New York, USA, 654 pp.
- Soisalo, M.K., Cavalcanti, S.M.C., 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biol. Conserv.* 129, 487–496.
- Spiegelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P., van Der Linde, A., 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat. Soc. B* 64 (4), 583–639.
- Straley, J.M., Quinn II, T.J., Gabriele, C.M., 2009. Assessment of mark-recapture models to estimate the abundance of a humpback whale feeding aggregation in Southeast Alaska. *J. Biogeogr.* 36, 427–438.
- Thomas, A., O’Hara, B., Ligges, U., Sturtz, S., 2006. Making BUGS Open. *R News* 6 (1), 12–17.
- Walters, C.J., Martell, S.J., 2004. *Fisheries Ecology and Management*. Princeton University Press, Princeton, USA, 448 pp.
- Ward, E.J., 2008. A review and comparison of four commonly used Bayesian and maximum likelihood model selection tools. *Ecol. Model.* 211 (1–2), 1–10.

- Webb, J., Verspoor, E., Aubin-horth, N., Romakkaniemi, A., Amiro, P., 2007. The Atlantic salmon. In: Verspoor, E., Stradmeyer, L., Nielsen, J. (Eds.), The Atlantic Salmon, Genetics, Conservation and Management. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 17–56.
- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J., 2002. Analysis and Management of Animal Populations. Academic Press, San Diego, USA, 817 pp.
- Wyatt, R.J., 2002. Estimating riverine fish population size from single- and multiple-pass removal sampling using a hierarchical model. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 695–706.
- Wyatt, R.J., 2003. Mapping the abundance of riverine fish populations: integrating hierarchical Bayesian models with a geographic information system (GIS). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60, 997–1006.

### ***IV.3. Un indicateur de l'abondance des tacons $0^+$ par type de production***

#### *IV.3.1. Modélisation*

Le modèle de pêches électriques, décrit à la section IV.2.4.4 permet l'estimation de l'abondance des tacons  $0^+$ . Dans le cas de la population de la Nivelles, elle provient de 3 origines :

- (i) la reproduction naturelle ;
- (ii) des lâchers de compensation ;
- (iii) ou des lâchers de repeuplement.

Il est important de les distinguer dans la perspective de pouvoir évaluer séparément les mécanismes naturels de renouvellement de la population des effets des opérations de repeuplement par des juvéniles d'élevage. Des modules complémentaires sont donc ajoutés au modèle décrit ci-dessus.

Dans la suite du mémoire, l'effectif de tacons  $0^+$  dans une unité  $(t,l)$  est distingué selon le type de production :  $n_1^{(prod)}(t,l)$  avec  $prod = nat$  pour la reproduction naturelle,  $prod = comp$  pour les lâchers de compensation et  $prod = el$  (pour "élevage") pour les lâchers de repeuplement. En règle générale, la production de tacons  $0^+$  provient soit de la reproduction naturelle (dans les zones accessibles) soit des lâchers de repeuplement (dans les zones non accessibles). L'effectif total est donc égal soit à  $n_1^{(nat)}(t,l)$  soit à  $n_1^{(el)}(t,l)$ . Pour les unités  $(t,l)$  pour lesquelles la reproduction naturelle et les lâchers de compensation ont eu lieu, l'effectif total de tacons  $0^+$  est égal à la somme des effectifs issus des deux types de production :

$$n_1^{(1)}(t,l) = n_1^{(\text{nat})}(t,l) + n_1^{(\text{comp})}(t,l) \quad (\text{IV.22})$$

Les effectifs  $n_1^{(\text{prod})}(t,l)$  sont supposés suivre une distribution de Poisson, telle que celle décrite par l'Eq. (IV.11), conditionnellement à une densité  $d^{(\text{prod})}(t,l)$  spécifique au type de production.  $d^{(0)}(t,l)$  est donc égale à la somme des densités des différents types de production, i.e. soit à la somme de  $d^{(\text{nat})}(t,l)$  et de  $d^{(\text{comp})}(t,l)$  (pour les unités  $(t,l)$  pour lesquelles la reproduction naturelle et les lâchers de compensation ont eu lieu) soit à  $d^{(\text{nat})}(t,l)$  (reproduction naturelle seule) soit à  $d^{(\text{el})}(t,l)$  (lâchers de repeuplement seuls).

La densité moyenne de tacons  $0^+$  issus de la reproduction naturelle,  $\mu_d^{(\text{nat})}(t,l)$ , équivaut au membre de droite de l'Eq. (IV.15) (cf. section IV.2.4.4.(d)). La densité de tacons  $0^+$  issus de la reproduction naturelle,  $d^{(\text{nat})}(t,l)$ , est supposée suivre une loi Gamma, avec pour échelle inverse  $\eta_d^{(\text{nat})}$  (qui équivaut à  $\eta_d^{(0)}$  ; Table IV.5) et pour moyenne  $\mu_d^{(\text{nat})}(t,l)$  :

$$d^{(\text{nat})}(t,l) \Big| \mu_d^{(\text{nat})}(t,l), \eta_d^{(\text{nat})} \sim \text{Gamma} \left( \mu_d^{(\text{nat})}(t,l), \eta_d^{(\text{nat})} \right) \quad (\text{IV.23})$$

La densité de tacons  $0^+$  issus des repeuplements,  $d^{(\text{el})}(t,l)$ , est supposée suivre une loi Gamma, avec pour échelle inverse  $\eta_d^{(\text{el})}$  et pour moyenne  $\mu_d^{(\text{el})}(t,l)$ . Cette dernière dépend de la quantité d'alevins lâchés dans la zone  $z(l)$ , l'année  $t$ ,  $AL(t, z(l))$ , et de leur survie,  $\tau_{\text{AL}}^{(\text{el})}$ . Elle est également influencée par un effet de la zone ( $z(l) = \{\text{UN, LUR, VUN, LAP}\}$ , la zone LN n'étant pas concernée par les repeuplements ; Fig. III.1),  $\xi(z(l))$ , et du type d'habitat (radier/rapide vs plat), le même que pour la production naturelle ( $\beta^{(0)}(h(l))$  ; Eq. (IV.17)). Il a été montré que la survie des individus de repeuplement dans les premières semaines après les lâchers est densité-dépendante (Nislow et al., 2004). Un paramètre  $\delta_d$  a donc été introduit pour prendre en compte cet effet.

$$d^{(\text{el})}(t,l) \Big| \mu_d^{(\text{el})}(t,l), \eta_d^{(\text{el})} \sim \text{Gamma} \left( \mu_d^{(\text{el})}(t,l), \eta_d^{(\text{el})} \right) \quad (\text{IV.24})$$

$$\mu_d^{(\text{el})}(t,l) = \tau_{\text{AL}}^{(\text{el})} d_{\text{AL}}(t, z(l)) (\delta_d)^{d_{\text{AL}}(t, z(l))} \xi(z(l)) \beta^{(0)}(h(l)) \quad (\text{IV.25})$$

avec  $d_{AL}(t, z(l))$  la densité d'alevins lâchés dans la zone  $z(l)$ , l'année  $t$ , rapportée à la surface de la zone en équivalent radier/rapide :

$$d_{AL}(t, z(l)) = \frac{AL(t, z(l))}{\sum_h S_{z(l)}(h) \beta^{(0)}(h)} \quad (IV.26)$$

avec  $S_{z(l)}(h)$  la surface de l'habitat  $h$  dans la zone  $z(l)$ .

Différents modèles testés (non présentés ici) n'ont pas montré de différences marquées des effets pour les zones UN, VUN et LUR. L'effet zone est donc supposé égal pour ces 3 zones (Eq. (IV.27)). Pour assurer l'identifiabilité des paramètres du modèle, un des effets zone doit être fixé, l'autre étant supposé suivre une distribution Gamma :

$$\xi(UN) = \xi(VUN) = \xi(LUR) = 1 \text{ et } \xi(LAP) \sim \text{Gamma}(1,0.01) \quad (IV.27)$$

Les lâchers de compensation sont un cas particulier de repeuplement. Ils portent cependant sur des effectifs somme toute modestes et ne concernent qu'un nombre limité de combinaisons (zone, année). Les mêmes hypothèses de modélisation que pour les repeuplements sont donc reprises, mais avec des simplifications pour faciliter l'identification des paramètres du modèle. Des covariables  $VR(t, z(l))$  et  $AL(t, z(l))$  permettent de prendre en compte la quantité d'individus lâchés, respectivement au stade vésicule résorbée et au stade alevin (même stade que pour les repeuplements), leurs paramètres de survie moyenne étant respectivement  $\tau_{VR}^{(comp)}$  et  $\tau_{AL}^{(comp)}$ . Les lâchers au stade œuf étant très ponctuels (une année et pour 2 zones seulement), les tacons  $0^+$  qu'ils produisent sont agrégés avec la production naturelle. Contrairement aux repeuplements, les lâchers de compensation sont réalisés dans des zones déjà colonisées naturellement par le saumon. La survie des individus provenant de lâchers de compensation dépend donc potentiellement du nombre de juvéniles issus de la production naturelle déjà présents au moment des lâchers. Cet effectif n'étant pas connu, l'effet densité-dépendant sur la survie n'a pas été introduit. Aucun effet zone n'a été introduit. La variabilité des densités issues de lâchers de compensation entre les sites a également été ignorée.

$$d^{(\text{comp})}(t, l) = \mu_d^{(\text{comp})}(t, l) = \left( \tau_{\text{VR}}^{(\text{comp})} d_{\text{VR}}(t, z(l)) + \tau_{\text{AL}}^{(\text{comp})} d_{\text{AL}}(t, z(l)) \right) \beta^{(0)}(h(l)), \text{ avec} \quad (\text{IV.28})$$

$$d_{\text{VR}}(t, z(l)) = \frac{VR(t, z(l))}{\sum_h S_{z(l)}(h) \beta^{(0)}(h)} \quad (\text{IV.29})$$

Pour comparer la contribution des différents types de production, une moyenne de la densité, pondérée par la surface des sites échantillonnés et par la surface des zones échantillonnées ( $\mu_{\text{ech}}^{(\text{prod})}(t)$ ), a été calculée :

$$\mu_{\text{ech}}^{(\text{prod})}(t) = \frac{\sum_{z(\text{ech}(t))} \left( \frac{\sum_{l \in z(\text{ech}(t))} (d^{(\text{prod})}(t, l) S^{(0)}(l))}{\sum_{l \in z(\text{ech}(t))} (S^{(0)}(l) \beta^{(0)}(h(l)))} \sum_h (S_{z(\text{ech}(t))}(h) \beta^{(0)}(h)) \right)}{\sum_{z(\text{ech}(t))} \sum_h (S_{z(\text{ech}(t))}(h) \beta^{(0)}(h))} \quad (\text{IV.30})$$

$z(\text{ech}(t))$  signifie que la somme est prise seulement sur les zones échantillonnées l'année  $t$ . Les notations de cette partie du modèle sont regroupées dans la Table IV.6. Le modèle complet peut également être résumé par un DAG (Fig. IV.7).

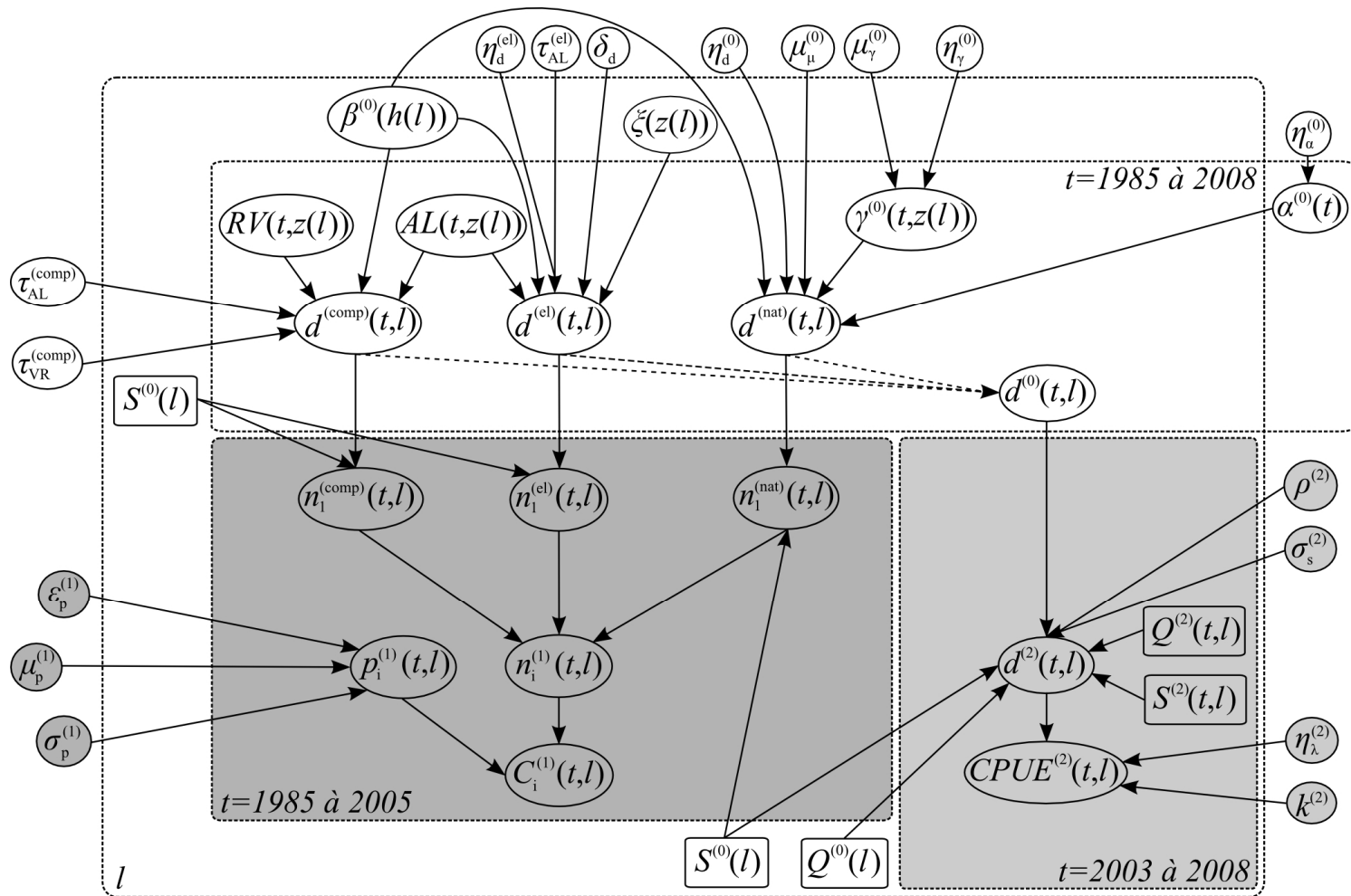
**Table IV.6.** Notations pour les grandeurs relatives aux lâchers de compensation et de repeuplement, pour le modèle d'estimation de l'abondance des tacons  $0^+$  de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de de la Nivelle (France)

Notations	Définition	Equation
$l$	Site échantillonné dans la rivière	
$prod$	Type de production : <i>nat</i> –production naturelle, <i>comp</i> –lâchers de compensation, <i>el</i> –lâchers de repeuplement	
$t$	Année, de 1985 à 2008	
$z$	Zone : Basse Nivelle (Lower Nivelle, LN), Haute Nivelle (Upper Nivelle, UN), Lurgorrieta (LUR), Très Haute Nivelle (Very Upper Niver, VUN) et Lapitxuri (LAP)	
Paramètres		
$\delta_d$	Paramètre d'effet densité dépendant sur la survie des individus issus des lâchers de repeuplement	Eq. (IV.25)
$\eta_d^{(prod)}$	Paramètre d'échelle-inverse de la distribution Gamma de $d^{(prod)}(t, l)$	Eq. (IV.24)
$\tau_{AL}^{(prod)}$	Taux de survie moyen pour les individus issus du type de production <i>prod</i> et lâchés au stade alevin (mai-juin), entre la date du lâcher et le stade tacon $0^+$ en automne	Eqs. (IV.25) et (IV.28)
$\tau_{RV}^{(comp)}$	Taux de survie moyen pour les individus issus des lâchers de compensation et lâchés au stade vésicule résorbée (mars-avril), entre la date du lâcher et le stade tacon $0^+$ en automne	Eq. (IV.28)
$\xi(z(l))$	Effet fixe zone sur la survie des individus issus des lâchers de repeuplement	Eqs. (IV.25) et (IV.27)
Variables latentes		
$d^{(prod)}(t, l)$	Densité de tacons $0^+$ issus du type de production <i>prod</i> , relativement à la surface $S^{(0)}(l)$ pour le site $l$ et l'année $t$	Eqs. (IV.24), (IV.28) et (IV.30)
$d_{AL}(t, z(l))$	Densité de tacons $0^+$ lâchés en mai-juin l'année $t$ et dans la zone $z(l)$	Eqs. (IV.25), (IV.26) et (IV.28)
$d_{VR}(t, z(l))$	Densité de tacons $0^+$ lâchés au stade vésicule résorbée, i.e. en mars-avril, l'année $t$ et dans la zone $z(l)$	Eqs. (IV.28) et (IV.29)



$n_1^{(\text{prod})}(t, l)$	Effectif de tacons $0^+$ issus du type de production <i>prod</i> pour le site <i>l</i> et l'année <i>t</i>	Eq. (IV.22)
$\mu_d^{(\text{prod})}(t, l)$	Moyenne de $d^{(\text{prod})}(t, l)$ pour l'année <i>t</i> , la zone $z(l)$ et l'habitat $h(l)$	Eqs. (IV.24), (IV.25) et (IV.28)
$\mu_{\text{ech}}^{(\text{prod})}(t)$	Moyenne de la densité de tacons $0^+$ , pondérée par la surface des sites échantillonnés et par la surface des zones échantillonnées, par type de production	Eq. (IV.30)
<b>Covariables</b>		
$AL(t, z(l))$	Effectif d'alevins lâchés en mai-juin l'année <i>t</i> et dans la zone $z(l)$	Eq. (IV.26)
$RV(t, z(l))$	Effectif d'alevins lâchés au stade vésicule résorbée, i.e. en mars-avril, l'année <i>t</i> et dans la zone $z(l)$	Eq. (IV.29)
$S_z(h)$	Surface de la zone $z$ et pour l'habitat <i>h</i>	Eqs. (IV.26), (IV.29) et (IV.30)

---



**Figure IV.7.** Graphe Acyclique Orienté (DAG pour Directed Acyclic Graph) du modèle d'estimation d'abondance, par type de production (i.e. production naturelle, lâchers de compensation et lâchers de repeuplement), de la population de tacons  $0^+$  en automne de la Nivelle (France). Le lecteur peut se référer aux Tables IV.2 et IV.6 pour plus de détails concernant les notations. Les nœuds représentent les grandeurs du modèle (des rectangles pour les covariables connues et des cercles pour les grandeurs aléatoires) et les flèches représentent les relations conditionnelles entre les grandeurs (des lignes pleines pour les relations probabilistes et des lignes en pointillés pour les relations déterministes). Les différentes couleurs représentent les différents protocoles d'échantillonnage (gris foncé : premier protocole—enlèvements successifs ; gris clair : deuxième protocole—capture par unité d'effort ; blanc : les deux protocoles).

### IV.3.2. Priors et inférences Bayésiennes

Des priors faiblement informatifs ont été attribués aux paramètres (Table IV.7). Les résultats d'inférence a posteriori présentés par la suite sont obtenus par échantillonnage MCMC sous OpenBUGS<sup>®</sup> V3.1.0 rev 482. Ils sont issus d'un échantillon de 10 000 valeurs à partir d'une seule chaîne. La convergence de l'échantillon MCMC a été vérifiée visuellement avec les graphiques de stationnarité des percentiles 2.5, 50 et 97.5, implémentés par OpenBUGS<sup>®</sup>.

**Table IV.7.** Distributions de probabilité a priori pour les paramètres concernant les lâchers de compensation et de repeuplement du modèle d'estimation de l'abondance des tacons  $0^+$  de la Nivelle (France).

Paramètre	Prior
$\delta_d$	Gamma(1,0.01)
$\eta_d^{(el)}$	Gamma(30,0.003)
$\tau_{AL}^{(comp)}$	Uniforme(0.001,1)
$\tau_{VR}^{(comp)}$	Uniforme(0.001,1)
$\tau_{AL}^{(el)}$	Uniforme(0.001,1)
$\xi(LAP)$	Gamma(1,0.01)

**Note:** Les distributions Gamma sont écrites avec leurs paramètres de moyenne,  $\mu$ , et d'échelle inverse,  $\eta$ , (Gamma( $\mu, \eta$ )).

### IV.3.3. Résultats

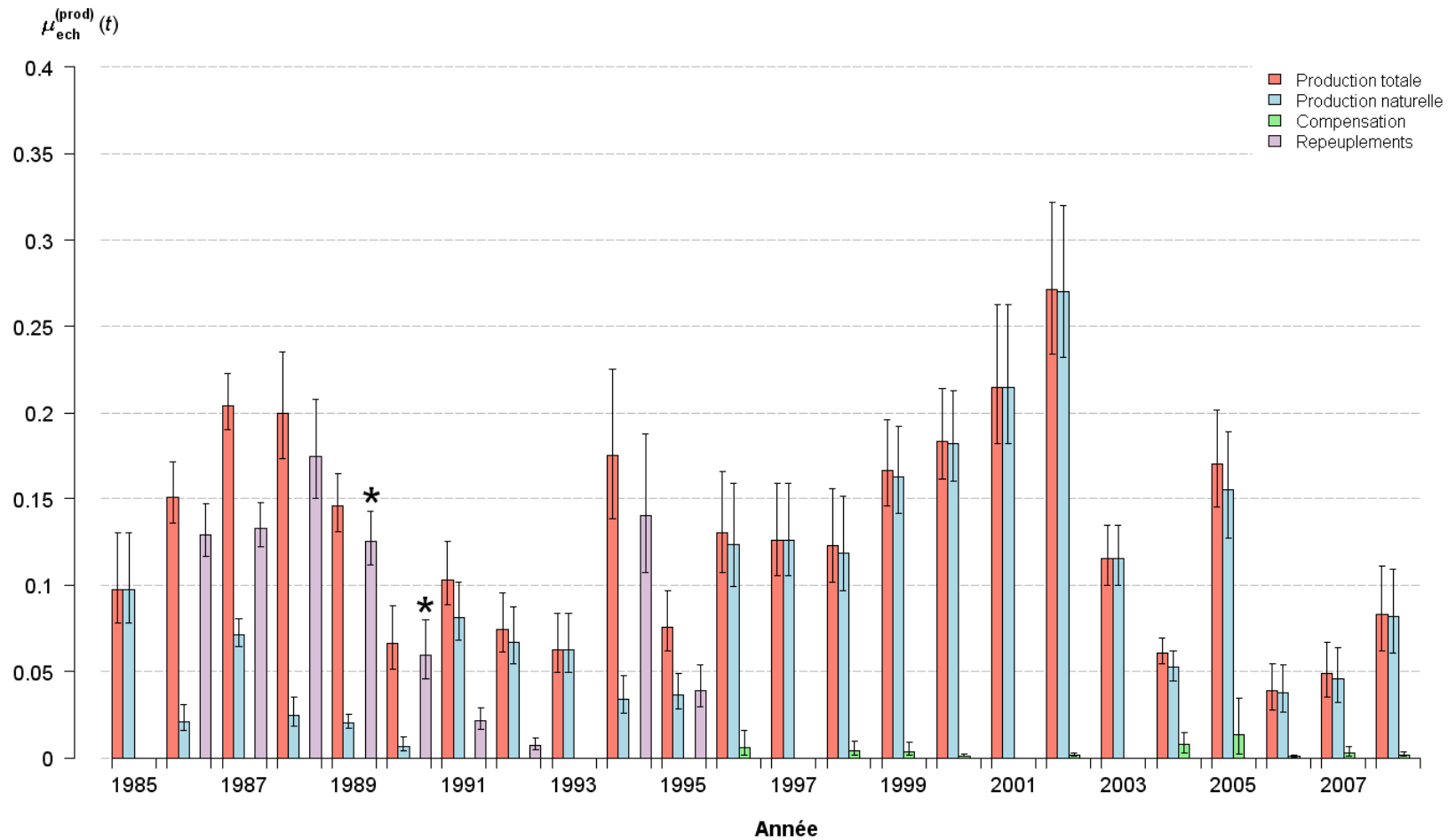
La comparaison des écart-types a priori et a posteriori montre une très bonne mise à jour des distributions de probabilité des paramètres (Table IV.8). Le paramètre  $\delta_d$  est significativement inférieur à 1 (valeur 1 non comprise dans le BCI à 90 %), il y a donc un effet densité-dépendant négatif sur la survie des alevins de repeuplement. Les paramètres de survie moyenne  $\tau_{AL}^{(el)}$  et  $\tau_{AL}^{(comp)}$  des alevins sont estimés autour de 23-24 %, l'estimation étant plus incertaine en ce qui concerne les lâchers de compensation. Dans le cas des repeuplements, ce taux de survie moyen correspond à une valeur maximale car elle reflète la survie moyenne pour de faibles densités de repeuplement et l'habitat le plus favorable aux juvéniles. La survie des alevins au stade vésicule résorbée est beaucoup plus faible (2 % en moyenne pour l'habitat le plus favorable). Enfin, l'affluent Lapitxuri (zone LAP) est une zone très productive, avec un effet zone très important ( $\xi(LAP) = 4.22$  en moyenne), indiquant une survie plus de 4 fois plus importante des lâchers de repeuplement.

**Table IV.8.** *Résumé statistique des distributions marginales a posteriori des paramètres concernant les lâchers de compensation et de repeuplement du modèle d'estimation de l'abondance des tacons  $0^+$  de la Nivelle (France).*

Paramètre	Moyenne	SD	5 %	50 %	95 %	SD a priori
$\delta_d$	0.73	0.08	0.60	0.72	0.87	10
$\eta_d^{(el)}$	39.38	9.84	25.31	38.26	57.38	100
$\tau_{AL}^{(comp)}$	0.23	0.17	0.02	0.20	0.56	0.29
$\tau_{VR}^{(comp)}$	0.02	0.01	0.00	0.02	0.05	0.29
$\tau_{AL}^{(el)}$	0.24	0.04	0.18	0.23	0.30	0.29
$\xi(LAP)$	4.22	0.73	3.11	4.16	5.50	10

**Note :** SD : Ecart-type (Standard Deviation) ; X % : X<sup>ème</sup> percentile. L'écart-type de la distribution a priori est aussi indiqué pour évaluer la mise à jour a posteriori de la distribution de probabilité. Le lecteur peut se référer à la Table IV.6 pour plus de détails concernant les notations des grandeurs.

La densité moyenne pondérée de tacons  $0^+$  varie en moyenne entre 0.04 et 0.27 tacons  $0^+ \cdot m^{-2}$  (Fig. IV.8). La part de tacons  $0^+$  issus des lâchers de compensation est très faible contrairement aux tacons  $0^+$  issus des lâchers de repeuplement qui représentent certaines années la majorité de la production.



**Figure IV.8.** Résumé des distributions a posteriori de la densité moyenne de tacons  $0^+$ , pondérée par la surface des sites échantillonnés et par la surface des zones échantillonnées, par type de production. Les barres indiquent la médiane de la distribution et les intervalles indiquent l'intervalle de crédibilité Bayésien à 90 %, i.e. les 5<sup>ème</sup> et 95<sup>ème</sup> percentiles. Les étoiles indiquent les années pour lesquelles la zone VUN n'est pas incluse dans le calcul car, bien qu'ayant fait l'objet de lâchers de juvéniles elle n'a pas été échantillonnée).

#### IV.3.4. Discussion

L'estimation des paramètres est bonne malgré la principale difficulté de cette partie du modèle : la différenciation entre la production naturelle et les lâchers de compensation. En effet, pour les unités ( $t,l$ ) concernées, les données observées correspondent à la somme de ces deux productions et aucun marquage ne permet de les différencier lors des échantillonnages automnaux. Les résultats semblent peu influencés par les priors, les moyennes et écart-types des distributions des paramètres concernant la reproduction naturelle (section IV.2.5) et les lâchers de compensation (section IV.3.3) sont notablement mis à jour a posteriori. Le fait que les lâchers de compensation n'ont pas lieu toutes les années et dans toutes les zones a pu contribuer à cette bonne estimation des paramètres.

Les lâchers de repeuplement représentent une part importante de la production de tacons  $0^+$ . Lors des années pour lesquelles les zones UN et LUR sont inaccessibles aux reproducteurs, les lâchers de repeuplement sur ces zones permettent d'arriver à des niveaux de production similaires aux années pour lesquelles ces zones sont accessibles.

#### IV.4. Références (hors article)

- Ainslie, B., Post, J., Paul, A. 1998. Effects of Pulsed and Continuous DC Electrofishing on Juvenile Rainbow Trout. *North Am. J. Fish. Manag.* 18(4), 905-918.
- Arnason, F., Antonsson, T., Einarsson, S.M. 2005. Evaluation of single-pass electric fishing to detect changes in population size of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) juveniles. *Icel. Agric. Sci.* 18, 67-73.
- Dauphin, G., Prevost, E., Adams, C.E., Boylan, P. 2009. A Bayesian approach to estimating Atlantic salmon fry densities using a rapid sampling technique. *Fish. Manag. Ecol.* 16, 399-408.
- Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Arjas, E. 2005. Bayesian removal estimation of a population size under unequal catchability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 291-300.
- Niemelä, E., Julkunen, M., Erkinaro, J. 1999. Densities of the juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the subarctic Teno River watercourse, northern Finland. *Boreal Environ. Res.* 4, 125-136.
- Nislow, K.H., Einum, S., Folt, C.L. 2004. Testing predictions of the critical period for survival concept using experiments with stocked Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 65(suppl. A), 188-200.
- Rivot, E., Prévost, E., Cuzol, A., Baglinière, J.-L., Parent, E. 2008. Hierarchical Bayesian modelling with habitat and time covariates for estimating riverine fish population size by successive removal method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65, 117-133.

- Schreer, J.F., Cooke, S.J., Connors, K.B. 2004. Electrofishing-induced cardiac disturbance and injury in rainbow trout. *J. Fish Biol.* 64(4), 996-1014.
- Wyatt, R.J. 2002. Estimating riverine fish population size from single- and multiple-pass removal sampling using a hierarchical model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 695-706.

## ***Chapitre V. Un modèle hiérarchique Bayésien pour l'estimation de l'abondance et de la répartition spatiale des géniteurs***

---

### ***V.1. Introduction***

Ce chapitre présente le deuxième modèle d'observation du SSM décrivant la dynamique de renouvellement de la population de saumon atlantique de la Nivelle. Il permet d'estimer l'abondance et la répartition spatiale des géniteurs dans les différentes zones (Fig. III.1). Etudier l'abondance des adultes au retour de leur périple océanique est incontournable compte tenu de l'importance de ce stade en termes d'exploitation et de renouvellement de la population. La répartition spatiale des géniteurs est également un point important en termes de conservation et de gestion de la population et de son habitat. Ces points sont présentés plus en détails dans la section V.2.3.

Ce modèle combine les deux sources de données concernant les adultes (cf. sections III.2 et V.2.4.2). Des données de Capture-Marquage-Recapture (CMR) permettent d'estimer l'abondance des géniteurs dans les zones LN2 et HC (Fig. III.1) et des données de comptage de frayères permettent d'estimer l'abondance des géniteurs dans la zone LN1 et dans les zones UN et LUR séparément (Fig. III.1). La méthodologie présentée dans la section IV.2.4.2 est utilisée pour combiner ces deux sources d'information et estimer l'abondance d'une manière homogène malgré une modification du protocole de CMR en 1992.

Dans un premier temps, l'intérêt d'étudier la répartition spatiale des géniteurs et d'utiliser des modèles hiérarchiques Bayésiens pour répondre aux problématiques de ce modèle est présenté. Dans un second temps, le site d'étude est décrit à nouveau et les données et le modèle sont détaillés. Enfin, les résultats sont présentés et discutés.

### ***V.2. 2<sup>ème</sup> article : Estimating the spatial repartition of spawner abundances by coupling Capture-Mark-Recapture data with redd counting: a Bayesian approach***

Cette partie correspond à un article soumis dans le Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Sa structure (e.g. la présence d'un résumé en Français) suit les recommandations du journal, sauf la numérotation (sections, figures, tables et équations) et la mise en page qui a été modifiée afin d'homogénéiser le manuscrit de thèse.



Mélanie Brun<sup>a,b,d,e,\*</sup>, Christophe Abraham<sup>d,e</sup>, Marc Jarry<sup>a,c</sup>, Jacques Dumas<sup>a,b</sup>, Frédéric Lange<sup>a,b</sup>, and Etienne Prévost<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'hydrobiologie, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France. mbrun@st-pee.inra.fr, Marc.Jarry@univ-pau.fr, Frederic.Lange@st-pee.inra.fr, Etienne.Prevost@st-pee.inra.fr

<sup>b</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, Campus de Montaury, 64600 Anglet, France. mbrun@st-pee.inra.fr, Frederic.Lange@st-pee.inra.fr, Etienne.Prevost@st-pee.inra.fr

<sup>c</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, IBEAS, Avenue de l'Université, 64013 Pau, France. Marc.Jarry@univ-pau.fr

<sup>d</sup> INRA, UMR MISTEA, 2 Place Viala, 34060 Montpellier, France. mbrun@st-pee.inra.fr, abraham@supagro.inra.fr

<sup>e</sup> Montpellier SupAgro, UMR MISTEA, 2 Place Viala, 34060 Montpellier, France. mbrun@st-pee.inra.fr, abraham@supagro.inra.fr

\* Corresponding author. Address: INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'hydrobiologie, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France. Tel.: +33 559515976; Fax: +33 559545152; E-mail: mbrun@st-pee.inra.fr

### *V.2.1. Abstract*

In salmonid populations, spawner abundance and their geographical repartition both affect population dynamics as they condition reproductive success and subsequent juvenile recruitment. For decision makers, identifying the main areas of reproduction and tracking the evolution of their utilization over time is most useful as well. A hierarchical Bayesian modelling approach is proposed for combining capture-mark-recapture data and spatially distributed redd count data. The coupling of these two data sources in a unique, spatially explicit and consistent framework allows simultaneously the estimation of spawner abundance and of their spatial repartition.

The approach is illustrated with data coming from the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (south-west of France). A long term monitoring program provides capture-mark-recapture data, which data collection procedure varies over time, and redd count data over twenty four years. The spatio-temporal evolution of spawner abundance shows major changes mostly due to management actions (i.e. opening access to new reproduction areas and stockings). Spawner composition, by age class and sex, is also

considered. It varied between reproduction areas due to different behaviours in front of fish passage facilities.

### V.2.2. *Résumé*

Chez les salmonidés, l'abondance ainsi que la répartition spatiale des géniteurs influencent la dynamique de renouvellement de la population en conditionnant le succès reproducteur et le recrutement qui en découle. Pour les gestionnaires, identifier les principales zones de reproduction et suivre l'évolution dans le temps de leur utilisation est également nécessaire. Une approche par modélisation hiérarchique Bayésienne est proposée pour combiner des données de capture-marquage-recapture et de comptage de frayères spatialisé. Le couplage de ces deux sources de données dans un cadre unique, cohérent et spatialement explicite permet d'estimer simultanément l'abondance des géniteurs ainsi que leur répartition spatiale.

Cette approche est illustrée par des données provenant de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle (sud-ouest de la France). Un programme de suivi à long terme de cette population fournit des données de capture-marquage-recapture, dont le protocole varie au cours du temps, et de comptage de frayères sur une période de vingt-quatre ans. L'évolution spatio-temporelle de l'abondance des géniteurs montre des modifications majeures principalement dues à des actions de gestion (i.e. l'ouverture de nouvelles zones de reproduction et des repeuplements). La composition des géniteurs, par classe d'âge et par sexe, est également considérée. Elle varie entre les zones de reproduction du fait de comportements différents face aux installations permettant leur migration.

### V.2.3. *Introduction*

In salmonid populations, spawner abundance and their geographical repartition both affect population dynamics as they condition reproductive success and subsequent juvenile recruitment (Baglinière et al. 2005; Einum et al. 2008b). Local spawner concentration can increase local density at early stages, thus increasing mortality (Einum and Nislow 2005) and decreasing growth (Einum et al. 2008a). These density-dependent phenomena limit young abundance and subsequent stock size, or delay age at first migration to the ocean (Egglshaw and Shackley 1980). Because juvenile dispersal is limited (Egglshaw and Shackley 1980; Einum and Nislow 2005 and references therein), spawning determines juvenile rearing locations. These can differ in quality (e.g. in shelter availability; Finstad et al. 2009) or food availability (Orpwood et al. 2006) and result in spatial variation in survival and abundance.

Identifying the main areas of reproduction and tracking the evolution of their utilization over time is most useful from a population management point of view as well. Natural environment and human activities can modify upstream migration pattern (Thorstad et al. 2007) and then lead to spawner concentration at different scales (Gosset et al. 2006; Tentelier

and Piou 2010). Quantifying the colonization of newly accessible areas allows to assess the efficiency of fishways (Croze et al. 2008).

Capture-Mark-Recapture (CMR; Williams et al. 2002 chapter 14) allows to estimate spawner abundance (e.g. Rivot and Prévost 2002). Redd counting is a good indicator of the geographical distribution of spawning activity (Heggberget et al. 1986) and can also be used, after a calibration step, to estimate spawner abundance (Dauphin et al. 2010). Hierarchical Bayesian modelling (HBM) allows to assimilate multiple sources of data, as well as to deal with missing data, for studying ecological processes at different scales in a unique and consistent framework (Gelman and Hill 2006; Clark 2007 chapter 8; Royle and Dorazio 2008; Cressie et al. 2009). Recently, Brun et al. (2011) proposed a HBM setting to estimate homogeneous abundance series when the data collection procedure varies over time. In the present paper, a HBM approach is proposed for combining CMR data and spatially distributed redd count data. It is illustrated with data coming from the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelles River (south-west of France). They allow to estimate the evolution of total spawner abundance and their spatial repartition, especially recolonization of newly open areas, over a period of 24 years. This paper is an application of the methodology suggested by Brun et al. (2011) as the data collection procedure used for CMR data changed in 1992. It is also an extension of the approach proposed by Dauphin et al. (2010) for estimating spawner abundance from redd count data.

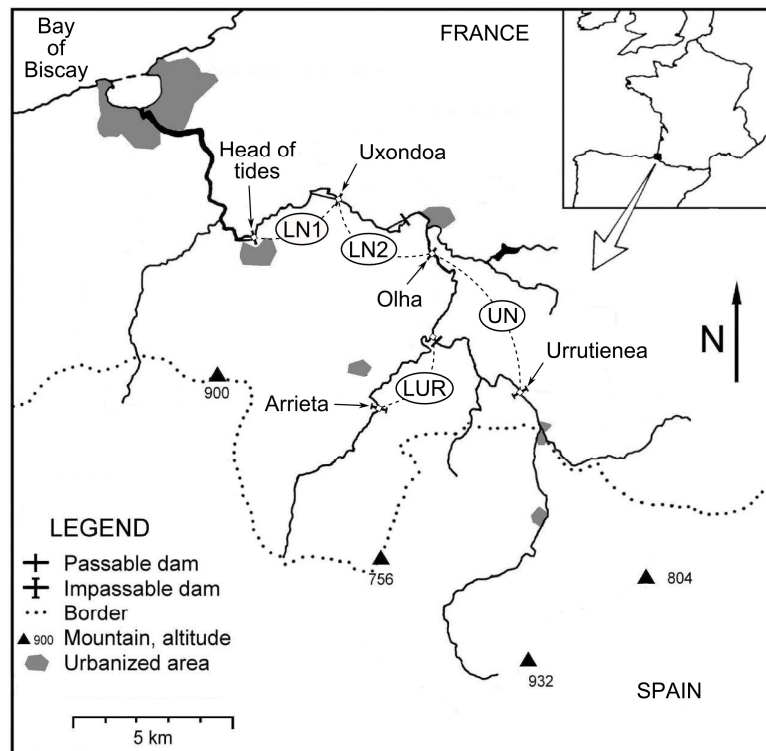
#### *V.2.4. Material and methods*

##### *V.2.4.1. Study site*

The Nivelles River (Fig. V.1) is a small coastal stream (39 km long, 238 km<sup>2</sup> of watershed surface area) located at the border between France and Spain and flowing into the Bay of Biscay. Water quality declines downstream from Saint-Pée-sur-Nivelles (Dumas and Haury 1995). Several dams and Uxondoa partial-trap, used for monitoring programs, were constructed along the river (Fig. V.1). Up to 1991, Olha dam (located 9 km above the head of tides) was the upstream limit for salmon colonization. Since 1992, thanks to the construction of a fishway, salmon has access to an additional 9 km long upstream stretch of the mainstream (up to Urrutienea dam), and to a 4.7 km long section of the main tributary, the Lurgorrieta (up to Arrieta dam; Dumas and Prouzet 2003). These facilities split the river into 4 zones (Fig. V.1):

- (i) the downstream Lower Nivelles (LN1, from the head of tides to Uxondoa trap);
- (ii) the upstream Lower Nivelles (LN2, from Uxondoa trap to Olha dam);
- (iii) the Upper Nivelles (UN, from Olha dam to Urrutienea dam);
- (iv) and the Lurgorrieta (LUR, up to Arrieta dam).

The zone consisting of UN and LUR is called the High Catchment (HC; Fig. V.1). Other accessible tributaries are small and not significant areas of reproduction and are ignored.



**Figure V.1.** The Nivelle River, located at the border between France and Spain. Uxondoa—partial-trap (Capture); Olha dam—total trap (Recapture from 1992); Urrutienea dam—upstream limit for salmon colonization; Arrieta dam—upstream limit for salmon colonization in the tributary; zone LN1—downstream Lower Nivelle; zone LN2—upstream Lower Nivelle; zone UN—Upper Nivelle; zone LUR—Lurgorrieta; zones LN1 and LN2—zone LN (Lower Nivelle); zones UN and LUR—zone HC (High Catchment).

#### V.2.4.2. Data

CMR data were collected from 1984 to 2007 (Table V.1). Spawners were captured at Uxondoa partial trap, during their upstream migration. They were marked with alcian blue thanks to a dermojet<sup>®</sup>, scales were removed for age determination and sex was determined visually and/or based on the upper mandible length (Maisse and Baglinière 1986; Prévost et al. 1991, 1992). Most of them were released just above the trap, but some were removed for experimental purpose while others were released in zone HC (Table V.1). Two Data Collection Procedures (DCPs, according to Brun et al. 2011 terminology) were performed to recapture spawners. The first one is based on Electric Fishing (EF; Cowx and Lamarque 1990) and was used until 1991. Spawners were fished in the downstream vicinity of Olha impassable dam. The few, when any, angling catches and spawners found dead were added. Alive spawners were released at the place they were caught or in zone HC upstream Olha dam

(in 1990 and 1991 only; Table V.1) or were removed for experimental purpose and not released in the river. The second DCP is associated with a total trap located at the end of the fishway constructed at Olha dam in 1992. It catches spawners during their upstream migration. Recaptured spawners were released immediately upstream from the dam. As for the first DCP, some spawners were removed for experimental purpose and not released in the river (Table V.1). Angling catches, in zones LN1 and LN2 (angling is not allowed above Olha dam), and spawners found dead, in all zones, were registered. Spawners can only cross Olha dam through the fishway, so their abundance in zone HC is known.

Redds (Crisp 1993) were counted at the same time each year for all zones colonized by spawners (Table V.2), i.e. for zones {LN1, LN2} only from 1984 to 1989 and for zones {LN1, LN2, UN, LUR} from 1990 to 2007. These data are the only ones which provide information about spawner distribution between zones UN and LUR and about their abundance in zone LN1. Brown trout (*Salmo trutta* L.) also spawn in the Nivelle River (Dumas and Haury 1995) but, except for the rather exceptional individuals of approximately the same size than salmon spawners, trout redds cannot be mistaken with salmon redds.

River flow can affect redd observation (Heggberget et al. 1986) and influence spawning site selection and redd construction by females (Beall and Marty 1983; Crisp 1993; Armstrong et al. 2003; Webb et al. 2007 pp. 28). Daily discharge measurements from a gauging station located at Saint-Pée-sur-Nivelle (Fig. V.1) were used as a covariate explaining part of redd number variability.

**Table V.1.** Capture-Mark-Recapture (CMR) data concerning the adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelles River (France), adult number removed from the river for experimental purpose (or dead during sampling process) and adult number moved in the High Catchment (HC) after capture or recapture.

Year		Male – 1 Sea Winter					Female – 1 Sea Winter					Male – Multi Sea Winter					Female – Multi Sea Winter				
		Total	M	UM	Exp.	HC	Total	M	UM	Exp.	HC	Total	M	UM	Exp.	HC	Total	M	UM	Exp.	HC
1984	C	42	5		37		81	14		67		6	4		2		11	7		4	
	R	5	2	3	2		5	5	3	2		2	2				1	1			
1985	C	34	10		24		28	4		24		6	2		4		30	14		16	
	R	0					1	1				0					4	4		2	
1986	C	106	48		58		109	40		69		8	3		5		23	13		10	
	R	7	4	3	6		10	7	3	8		1	1		1		2	2		1	
1987	C	53	21		32		89	23		66		7	3		4		29	15		14	
	R	8	6	2	6		12	8	4	11		1	1				7	6	1	4	
1988	C	36	18		18		31	13		18		2			2		17	4		13	
	R	16	10	6	4		12	9	3	2		0					3		3	3	
1989	C	76	24		52		75	29		46		9	8		1		27	24		3	
	R	5	4	1	3		6	5	1	3		2	1	1	2		6	4	2	5	
1990	C	78	42		16	20	117	69		19	29	8	6		1	1	23	17		2	4
	R	26	19	7	10	16	16	15	1	4	11	0					2	2			1
1991	C	54	23		2	29	59	39		5	15	10	9		1		23	20			3

	R	5	5		1	4	6	6		2	4	0			9	6	3		7		
1992	C	71	43		12	16	83	62		10	11	7	5		1	1	35	26		1	8
	R	40	30	10	2	38	41	34	7	3	38	0					5	4	1		5
1993	C	141	83	33	20	5	198	131	42	21	4	4		4			26	19	6	1	
	R	130	74	56	2	128	116	73	43	2	114	1		1		1	12	5	7	2	10
1994	C	109	49	26	29	5	126	65	30	27	4	2	2				30	22	5	3	
	R	64	35	29		64	53	20	33	1	52	3	2	1	1	2	11	7	4	1	10
1995	C	67	34		15	18	83	56		12	15	5	5				30	29		1	
	R	39	33	6		39	37	35	2		37	4	1	3		4	6	4	2		6
1996	C	61	52		9		89	83		6		4	3		1		32	29		3	
	R	38	35	3	4	34	72	70	2	5	67	2	2			2	23	19	4	2	21
1997	C	37	29		8		64	50		14		1	1				9	9			
	R	18	18			18	39	37	2		39	1	1			1	5	5			5
1998	C	68	64		4		65	55		10		1			1		6	6			
	R	47	42	5		47	45	43	2		45	1		1		1	7	5	2		7
1999	C	63	62		1		52	50		2		3	3				18	18			
	R	55	52	3	9	46	48	40	8	2	46	5	1	4		5	10	8	2	3	7
2000	C	59	52			7	47	41		1	5	5	5				19	18		1	
	R	6	5	1		6	5	4	1		5	0					2	2			2

2001	C	75	64		2	9	69	54		4	11	3	3		15	15			
	R	64	53	11		64	42	39	3		42	1	1	1	14	10	4	14	
2002	C	130	120		2	8	128	120		2	6	3	3		25	25			
	R	89	60	29		89	100	78	22		100	1	1	1	14	12	2	14	
2003	C	10	4		6		13	10		3		10	10		40	37		3	
	R	2	2			2	9	8	1		9	8	8	8	18	18		18	
2004	C	31	29		2		36	31		5		2	2		13	12		1	
	R	15	12	3	3	12	12	11	1	3	9	0			4	4		1	3
2005	C	28	22		3	3	35	34		1		0			10	10			
	R	20	17	3	3	17	24	21	3	5	19	0			5	5		5	
2006	C	15	6		7	2	14	8		6		3	3		17	15		1	1
	R	6	2	4		6	6	4	2		6	3	2	1	3	8	6	2	8
2007	C	26	19		7		21	15		6		4	4		7	5		1	1
	R	18	16	2		18	12	9	3		12	3	3		3	4	2	2	4

**Note:** Total: Total captured or recaptured fish; M: Marked; UM: Unmarked; Exp.: Removed for experimental purpose or dead during capture process; HC: released in the High Catchment; C: Capture; R: Recapture.



**Table V.2.** Redd count data concerning the adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (France).

Year	Zone LN1	Zone LN2	Zone UN	Zone LUR
1984	20	21		
1985	7	13		
1986	24	23		
1987	10	25		
1988	27	40		
1989	29	17		
1990	3	10	17	1
1991	18	28	27	4
1992	5	6	19	16
1993	25	61	88	56
1994	23	49	61	32
1995	10	33	47	28
1996	1	18	13	40
1997	1	16	22	22
1998	8	24	30	34
1999	6	19	38	27
2000	4	24	30	29
2001	18	32	66	17
2002	21	57	88	29
2003	14	32	33	11
2004	11	29	13	11
2005	15	24	20	7
2006	14	26	28	6
2007	13	20	25	10

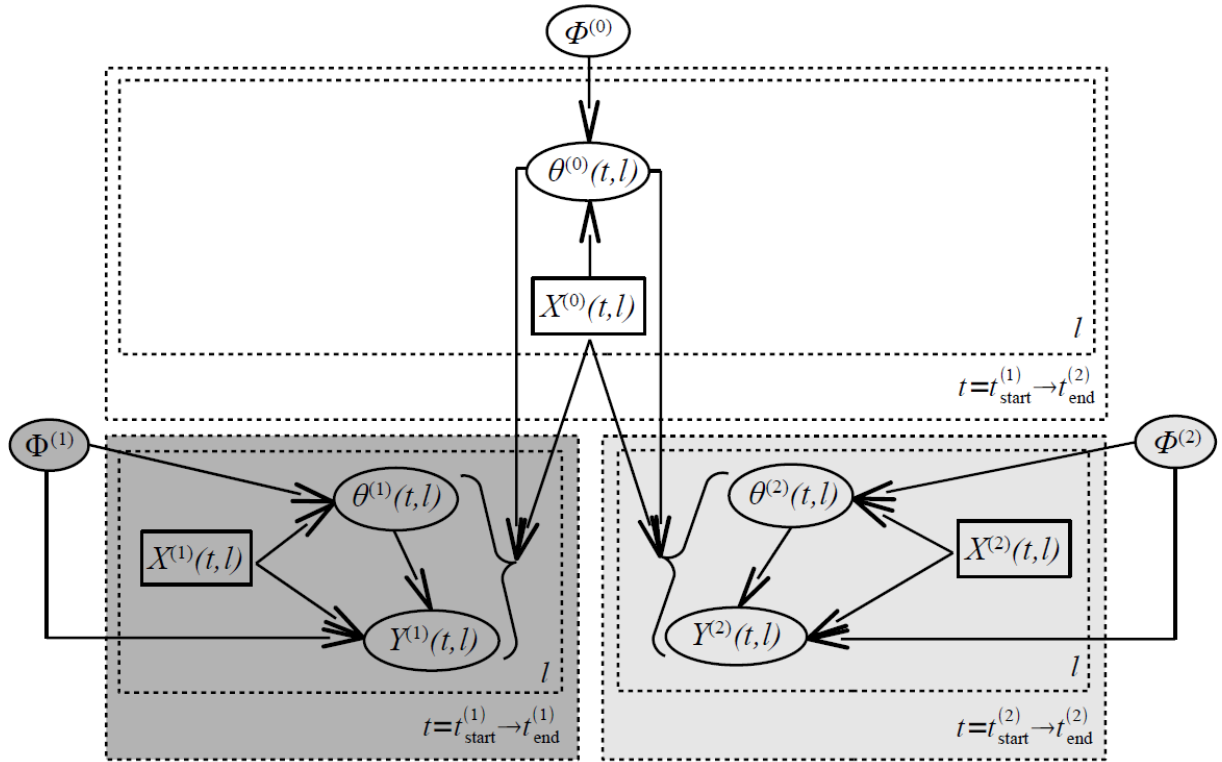
**Note:** Zone LN1: Downstream Lower Nivelle; Zone LN2: Upstream Lower Nivelle; Zone UN: Upper Nivelle; Zone LUR: Lurgorrieta (Fig. V.1).

#### V.2.4.3. Notation

Observable quantities and covariates are denoted by capital Roman or Greek letters. Unobservable quantities are denoted by Greek or Roman lower-case letters. The conditional probability distribution of  $a$  depending on  $b$  is noted  $a|b \sim \text{distribution}(f_a(b))$ , where  $f_a$  is a deterministic function of  $b$ . Indices written between brackets indicate the year ( $t$ ) and the (sex X sea age class) fish category ( $g$ ). In the Nivelle River, there are 4 categories: 1 Sea Winter (1SW) males ( $g = 1$ ), 1SW females ( $g = 2$ ), Multi Sea Winter (MSW) males ( $g = 3$ ) and MSW females ( $g = 4$ ). Superscripts and subscripts are used to bring additional information about the quantity.

#### V.2.4.4. A general HBM approach for the joint treatment of multiple DCPs

Fig. V.2 represents the Directed Acyclic Graph (DAG), a conventional representation of the conditional dependency structure for Bayesian models, of Brun et al. (2011) general HBM approach. Nodes represent model quantities: the set of parameters, i.e. the unknown quantities which are not conditioned by any other quantity, the full set of observables (the data when observed), i.e. the quantities which do not condition any other quantity, and squeezed between these two sets is the set of latent quantities. Arrows represent probabilistic (full arrows) or deterministic (broken arrows) relationships between quantities. The structure is complemented by a set of covariates, i.e. rectangles in the DAG, influencing directly the latent layer or the observables.



**Figure V.2.** Simplified Directed Acyclic Graph for the general hierarchical Bayesian modelling framework with only two data collection procedures (DCPs), proposed by Brun et al. (2011). Superscripts represent the DCP (1 for the first DCP; 2 for the second DCP; 0 for both DCPs). Frames represent the different layers of the hierarchical model and repetitions of structures over time and space. Within layers, nodes represent quantities (squares for known covariates and ovals for random variables) and arrows indicate conditional relations between nodes. Each layer includes several variables which can depend on time  $t$  and/or site  $l$  and which can be linked by probabilistic or deterministic relationships.  $Y = \{Y^{(1)}, Y^{(2)}\}$ : observables (i.e. data when observed);  $X = \{X^{(0)}, X^{(1)}, X^{(2)}\}$ : covariates;  $\theta = \{\theta^{(0)}, \theta^{(1)}, \theta^{(2)}\}$ : latent variables;  $\Phi = \{\Phi^{(0)}, \Phi^{(1)}, \Phi^{(2)}\}$ : parameters.

#### V.2.4.5. Modelling

Our case study includes two DCPs for recapture of fish marked at the Uxondoa trapping station: the first one (DCP1) occurs between  $t_{\text{start}}^{(1)} = 1984$  and  $t_{\text{end}}^{(1)} = 1991$ , and the second one (DCP2) occurs between  $t_{\text{start}}^{(2)} = 1992$  and  $t_{\text{end}}^{(2)} = 2007$ . According to Brun et al. (2011) general model, the crucial point is to link both DCPs with quantities included in a common latent layer  $\theta^{(0)}$ .

In the following, we present our hierarchical Bayesian model starting from the head of tides and moving up to zone HC step by step in order to describe the fate of adult salmons during their upstream migration. Adult upstream migration, which conditions their repartition, is distinguished from their observation (by means of catches) with two sets of probabilities. The set  $p = \{ p_{ij}, ij = \text{the zone} \}$  is composed of the probabilities to stay in the zone  $ij$  when the fish reaches it. The index  $i$  indicates the lower ( $i = 1$ ) and the upper ( $i = 2$ ) part of the river. The index  $j$  corresponds to a subdivision of the first one. Then,  $ij$  corresponds to 11 for the zone LN1, 12 for the zone LN2, 1• for the zone LN, 21 for the zone UN, 22 for the zone LUR, 2• for the zone HC and •• for all zones. The set  $\pi = \{ \pi_v, v = \text{the capture device} \}$  is composed of the probabilities to be caught by the device  $v$ . The last step is the description of the spawners to redd counts relationship, inspired from the one proposed by Dauphin et al. (2010). All model quantities are summarized in Table V.3.

Adults are supposed to not run downstream during their migration and all mortalities are supposed to be known. These important assumptions are discussed in section V.2.6.

**Table V.3.** Notations for the quantities of the model set for the adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (France).

Notation	Definition	Equation
$t$	Year from 1984 to 2007	
$g$	Adult / spawner category (i.e. (sex X sea age class) characteristics): 1–Male/1 Sea Winter; 2–Female/1 Sea Winter; 3–Male/Multi Sea Winter; 4–Female/Multi Sea Winter	
$h$	Habitat category: 1–riffle/rapid; 2–run	
$ij$	Zone: 11–Downstream Lower Nivelle (LN1); 12–Upstream Lower Nivelle (LN2); 1•–Lower Nivelle (LN = LN1 U LN2); 21–Upper Nivelle (UN); 22–Lurgorrieta (LUR); 2•–High Catchment (HC = UN U LUR); ••–LN1 U LN2 U UN U LUR (Fig. V.1)	
$v$	Capture device: U–Uxondoa partial trap; EF–recapture by Electric Fishing, angling or by finding dead adults (until 1991); O–Olha total trap (from 1992)	
Parameters		
$\eta_{i\bullet}$	Inverse scale parameter of $\alpha_{i\bullet}$ Gamma distribution, for zone $i\bullet$	Eq. (V.17)
$k_{i\bullet}$	Proportionality coefficient between $S_{ij}(t)$ mean and the female spawning escapement, for zone $i\bullet$	Eqs. (V.21) and (V.16)
$\mu_{ij}^{(p)}(g)$	Mean probability of staying in zone $ij$ for category $g$	Eq. (V.19)
$\mu_v^{(\pi)}(g)$	Mean probability of capture for capture device $v$ , category $g$	Eq. (V.19)
$\sigma_{ij}^{(p)}(g)$	Standard deviation of the logit transformed probability of staying in zone $ij$ for	Eq. (V.19)

	category $g$	
$\sigma_v^{(\pi)}(g)$	Standard deviation of the logit transformed probability of capture for capture device $v$ , category $g$	Eq. (V.19)
$\lambda_{n_{\bullet\bullet}}(t, g)$	Mean and variance of total adult number returning at the head of tides for category $g$ , year $t$	Eq. (V.1)
$\rho$	Flow effect on redd count	Eq. (V.16)

#### Latent quantities

$\alpha_{i\bullet}(t)$	Year effect on redd count for year $t$ , zone $i\bullet$	Eqs. (V.22)-(V.17)
$d_{ij}^{(e)}(t)$	Spawner density, relatively to juvenile productive area, for zone $ij$ , year $t$	Eq. (V.18)
$e_{ij}(t, g)$	Spawning escapement in zone $ij$ , category $g$ , year $t$	Eqs. (V.3), (V.8), (V.11)-(V.15), (V.16) and (V.18)
$n_{\bullet\bullet}(t, g)$	Total adult number returning at the head of tides for category $g$ , year $t$	Eqs. (V.1)-(V.2), (V.4), (V.7)-(V.8), (V.10)-(V.11)
$n_{ij}(t, g)$	Adult number in zone $ij$ for category $g$ , year $t$	Eqs. (V.2)-(V.4), (V.7)-(V.8), (V.10)-(V.11)
$p_{ij}(t, g)$	Probability of staying in zone $ij$ , for an adult having reached zone $ij$ , for category $g$ , year $t$	Eqs. (V.2), (V.9)-(V.10), (V.12)-(V.13)
$\pi_v(t, g)$	Probability of capture for capture device $v$ , category $g$ , year $t$	Eqs. (V.4), (V.6)-(V.7)

## Observables

$C_v(t, g)$	Total catch for capture device $v$ , category $g$ , year $t$	Eqs. (V.4)-(V.5), (V.7), (V.10)-(V.11), (V.13) and (V.15)
$C_v^m(t, g)$	Number of marked adults caught with device $v$ , for category $g$ , year $t$	Eqs. (V.5)-(V.6) and (V.9)
$C_v^{um}(t, g)$	Number of unmarked adults caught with device $v$ , for category $g$ , year $t$	Eqs. (V.5), (V.7) and (V.10)
$\Omega_{ij}(t)$	Redd count for zone $ij$ , year $t$	Eq. (V.16)
$S_{ij}(h)$	Surface area for habitat $h$ , zone $ij$	Eq. (V.18)

## Covariates

$A_{ij}(t, g)$	Adult number caught by angling for zone $ij$ , category $g$ , year $t$	Eqs. (V.3), (V.8) and (V.11)
$D_{ij}(t, g)$	Adult number found dead for zone $ij$ , category $g$ , year $t$	Eqs. (V.3), (V.8), (V.11), (V.13) and (V.15)
$R_v(t, g)$	Adult number removed for experimental purpose or dead during capture process for device $v$ , category $g$ , year $t$	Eqs. (V.5), (V.8), (V.11), (V.13) and (V.15)
$M_v(t, g)$	Adult number caught and released in the zone HC for device $v$ , category $g$ , year $t$	Eqs. (V.5), (V.8), (V.11)-(V.15)
$Q(t)$	Mean daily river flow in December for year $t$	Eq. (V.16)

---

V.2.4.5.(a). *Adult return and Capture-Mark procedure*

The number of adults arriving at the head of tides,  $n_{\bullet\bullet}(t, g)$ , is naturally assumed to follow a Poisson distribution with mean and variance  $\lambda_{n_{\bullet\bullet}}(t, g)$ :

$$n_{\bullet\bullet}(t, g) | \lambda_{n_{\bullet\bullet}}(t, g) \sim \text{Poisson}(\lambda_{n_{\bullet\bullet}}(t, g)) \quad (\text{V.1})$$

These adults have two migration alternatives: staying in zone LN1 or moving upstream. The number of adults of category  $g$  staying in zone LN1 the year  $t$ ,  $n_{11}(t, g)$ , is assumed to be a Binomial draw dependent on  $n_{\bullet\bullet}(t, g)$  and on the probability of staying in zone LN1,  $p_{11}(t, g)$ :

$$n_{11}(t, g) | n_{\bullet\bullet}(t, g), p_{11}(t, g) \sim \text{Binomial}(n_{\bullet\bullet}(t, g), p_{11}(t, g)) \quad (\text{V.2})$$

Spawning escapement in this zone,  $e_{11}(t, g)$ , corresponds to adults staying in zone LN1 minus dead ones,  $D_{11}(t, g)$ , and angling catch,  $A_{11}(t, g)$ :

$$e_{11}(t, g) = n_{11}(t, g) - D_{11}(t, g) - A_{11}(t, g) \quad (\text{V.3})$$

Adults migrating upstream from Uxondoa dam may avoid the trap. The total trapping catches,  $C_U(t, g)$ , are assumed to be Binomially-distributed conditionally on the number of spawners leaving zone LN1,  $n_{\bullet\bullet}(t, g) - n_{11}(t, g)$ , and the probability of capture at Uxondoa trap,  $\pi_U(t, g)$ :

$$C_U(t, g) | n_{\bullet\bullet}(t, g), n_{11}(t, g), \pi_U(t, g) \sim \text{Binomial}(n_{\bullet\bullet}(t, g) - n_{11}(t, g), \pi_U(t, g)) \quad (\text{V.4})$$

The number of marked adults released upstream from Uxondoa trap,  $C_U^m(t, g)$ , is potentially different from  $C_U(t, g)$  as some fish may be removed for experimental purpose,  $R_U(t, g)$ , moved to zone HC,  $M_U(t, g)$ , or unmarked,  $C_U^{um}(t, g)$  (for 1993 and 1994 only):

$$C_U^m(t, g) = C_U(t, g) - R_U(t, g) - M_U(t, g) - C_U^{um}(t, g) \quad (V.5)$$

#### V.2.4.5.(b). DCPI for recapture: Electric Fishing

From 1984 to 1991, adults were recaptured by one pass EF, angling or by being found dead. Catches of marked,  $C_{EF}^m(t, g)$ , and unmarked,  $C_{EF}^{um}(t, g)$ , adults are assumed to be Binomially-distributed conditionally on the probability of recapture,  $\pi_{EF}(t, g)$ , and respectively on marked ( $C_U^m(t, g)$ ) and unmarked ( $n_{..}(t, g) - n_{11}(t, g) - C_U(t, g) + C_U^{um}(t, g)$ ) adult numbers in zone LN2:

$$C_{EF}^m(t, g) | C_U^m(t, g), \pi_{EF}(t, g) \sim \text{Binomial}(C_U^m(t, g), \pi_{EF}(t, g)) \quad (V.6)$$

$$C_{EF}^{um}(t, g) | n_{..}(t, g), n_{11}(t, g), C_U(t, g), C_U^{um}(t, g), \pi_{EF}(t, g) \\ \sim \text{Binomial}(n_{..}(t, g) - n_{11}(t, g) - C_U(t, g) + C_U^{um}(t, g), \pi_{EF}(t, g)) \quad (V.7)$$

Spawning escapement in zone LN2,  $e_{12}(t, g)$ , corresponds to the number of adults migrating upstream from Uxondoa, minus those dead in zone LN2,  $D_{12}(t, g)$ , caught by angling in zone LN2,  $A_{12}(t, g)$ , removed for experiments after capture or recapture,  $R_U(t, g)$  or  $R_{EF}(t, g)$ , and moved to zone HC (in 1990 and 1991) after capture or recapture,  $M_U(t, g)$  or  $M_{EF}(t, g)$ :

$$e_{12}(t, g) = n_{..}(t, g) - n_{11}(t, g) - D_{12}(t, g) - A_{12}(t, g) \\ - R_U(t, g) - R_{EF}(t, g) - M_U(t, g) - M_{EF}(t, g) \quad (V.8)$$



V.2.4.5.(c). DCP2 for recapture: Olha total trap

Catches of marked,  $C_O^m(t, g)$ , and unmarked,  $C_O^{um}(t, g)$ , adults are assumed to be Binomially-distributed conditionally on the probability of recapture,  $\pi_O(t, g)$ , and respectively on marked and unmarked adult numbers in zone LN2 (as described for DCP1). As adults moving upstream from Olha dam cannot avoid the trap, the probability of recapture  $\pi_O(t, g)$  is equal to the probability of leaving zone LN2,  $(1 - p_{12}(t, g))$ :

$$C_O^m(t, g) | C_U^m(t, g), \pi_O(t, g) \sim \text{Binomial}(C_U^m(t, g), \pi_O(t, g)) \quad (\text{V.9})$$

$$\begin{aligned} C_O^{um}(t, g) | n_{..}(t, g), n_{11}(t, g), C_U(t, g), C_U^{um}(t, g), \pi_O(t, g) \\ \sim \text{Binomial}(n_{..}(t, g) - n_{11}(t, g) - C_U(t, g) + C_U^{um}(t, g), \pi_O(t, g)) \end{aligned} \quad (\text{V.10})$$

Then,  $e_{12}(t, g)$ , is the total adult number migrating in zone LN2 minus the number of fish removed for experiments, moved to HC after capture, caught at Olha trap ( $C_O(t, g)$ ), dead in zone LN2 ( $D_{12}(t, g)$ ) and caught by angling in zone LN2 ( $A_{12}(t, g)$ ):

$$\begin{aligned} e_{12}(t, g) = n_{..}(t, g) - n_{11}(t, g) - R_U(t, g) \\ - M_U(t, g) - C_O(t, g) - D_{12}(t, g) - A_{12}(t, g) \end{aligned} \quad (\text{V.11})$$

V.2.4.5.(d). Spatial repartition of spawners in zone HC

In zone HC, spawners have the choice to reproduce in zone UN or in zone LUR (Fig. V.1). Spawning escapement in zone UN,  $e_{21}(t, g)$ , is assumed to be Binomially-distributed, conditionally on spawning escapement in zone HC,  $e_{2.}(t, g)$ , and the probability of staying in zone UN,  $p_{21}(t, g)$ . In 1990 and 1991,  $e_{2.}(t, g)$  corresponds to the sum of adults moved to zone HC after having been caught elsewhere during their migration:

$$\begin{aligned} e_{21}(t, g) | M_U(t, g), M_{EF}(t, g), p_{21}(t, g) \\ \sim \text{Binomial}(M_U(t, g) + M_{EF}(t, g), p_{21}(t, g)), \text{ for } t = 1990 \text{ and } 1991 \end{aligned} \quad (\text{V.12})$$

From 1992, spawning escapement in zone HC is not necessarily equal to total catch at Olha trap as some of these fish were removed,  $R_o(t, g)$ , and others were found dead after release,  $D_{2\bullet}(t, g)$ . Moreover, the number of adults caught at Uxondoa trap and moved to zone HC increases the number of spawners:

$$e_{21}(t, g) | C_o(t, g), R_o(t, g), D_{2\bullet}(t, g), M_U(t, g), p_{21}(t, g) \sim \text{Binomial}(C_o(t, g) - R_o(t, g) - D_{2\bullet}(t, g) + M_U(t, g), p_{21}(t, g)), \text{ for } t = 1992 \text{ to } 2007 \quad (\text{V.13})$$

Spawning escapement in zone LUR,  $e_{22}(t, g)$ , corresponds to spawners which do not stay in zone UN:

$$e_{22}(t, g) = M_U(t, g) + M_{EF}(t, g) - e_{21}(t, g), \text{ for } t = 1990 \text{ and } 1991 \quad (\text{V.14})$$

$$e_{22}(t, g) = C_o(t, g) - R_o(t, g) - D_{2\bullet}(t, g) + M_U(t, g) - e_{21}(t, g), \text{ for } t = 1992 \text{ to } 2007 \quad (\text{V.15})$$

#### V.2.4.5.(e). Spawners to redd counts relationship

Redds are built by females and the number of redds dug per female is variable among them (Grimardias et al. 2010). Variations in environmental conditions according to zone and year are known to influence the mean number of redds counted per females (Dauphin et al. 2010). The redd counts,  $\Omega_{ij}(t)$ , were thus assumed to follow a probability distribution which mean is proportional to female spawning escapement, conditionally on year and zone (LN1, LN2, UN, LUR; Fig. V.1). An additional effect of the mean daily river flow during spawning, i.e. mainly in December,  $Q(t)$ , was also included. The redd counts are naturally assumed to follow a Poisson distribution, with multiplicative effects:

$$\Omega_{ij}(t) | k_{ij}, \alpha_{ij}(t), \rho, Q(t), e_{ij}(t, g) \sim \text{Poisson}(k_{ij} \alpha_{ij}(t) \rho^{Q(t)} (e_{ij}(t,2) + e_{ij}(t,4))) \quad (\text{V.16})$$

Then, the mean redd counts is the product of:

(i) a proportionality coefficient, dependent on zone,  $k_{ij}$ ;

(ii) a random annual effect, dependent on zone,  $\alpha_{ij}(t)$ ;

(iii) a fixed river flow effect,  $\rho$ , raised to the power of the mean daily river flow during December,  $Q(t)$ ;

(iv) and the female spawning escapement,  $e_{ij}(t,2) + e_{ij}(t,4)$ .

The random annual effect is assumed to follow a Gamma distribution with a mean equal to 1 to ensure identifiability:

$$\alpha_{ij}(t) | \eta_{ij} \sim \text{Gamma}(1, \eta_{ij}) \quad (\text{V.17})$$

with  $\eta_{ij}$  the inverse scale parameter of the Gamma distribution.

#### V.2.4.5.(f). Total spawner density

Total spawner density in zone  $ij$ , in year  $t$ ,  $d_{ij}^{(e)}(t)$ , was calculated relative to juvenile productive surface area. This surface area is measured in  $\text{m}^2$  of riffle/rapid equivalent as defined by Brun et al. (2011). It corresponds to the total surface area of riffle/rapid habitat ( $S_{ij}(1)$ ) plus the total surface area of run habitat ( $S_{ij}(2)$ ) adjusted with a specific weighing factor (estimated to 0.21 for the Nivelle; Brun et al. 2011) reflecting the habitat effect on juvenile production.

$$d_{ij}^{(e)}(t) = \frac{\sum_g e_{ij}(t, g)}{S_{ij}(1) + 0.21 S_{ij}(2)} \quad (\text{V.18})$$

This density allows to compare spawning escapement across zones and years independently from the amount of habitat available in each of the zones with regards to subsequent juvenile production.

V.2.4.5.(g). *Hierarchical structure on probabilities*

A hierarchical structure on the sets of probabilities  $p = \{ p_{11}, p_{21} \}$  and  $\pi = \{ \pi_U, \pi_{EF}, \pi_O \}$  is introduced to reflect exchangeability between years for a given fish category  $g$ . The between year exchangeability depends on probability meaning (Table V.4).

**Table V.4.** *Exchangeability concerning probabilities used in the model set for the adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelles River.*

Probability	Exchangeability
$p_{11}(t, g)$	$t$ : 1984 to 1991 and $t$ : 1992 to 2007
$p_{21}(t, g)$	$t$ : 1990 to 2007
$\pi_U(t, g)$	$t$ : 1984 to 2007
$\pi_{EF}(t, g)$	$t$ : 1984 to 1991
$\pi_O(t, g)$	$t$ : 1992 to 2007

**Note:** 11: Downstream Lower Nivelles (LN1); 21: Upper Nivelles (UN); U: Uxondoa partial trap for capture procedure; EF: Electric Fishing procedure for recapture between 1984 and 1991; O: Olha total trap for recapture between 1992 and 2007;  $t$ : year;  $g$ : (sex X age class) category.

The logit transformed probabilities,  $\text{logit}(p_{ij}(t, g))$  and  $\text{logit}(\pi_v(t, g))$ , are assumed to be Normally-distributed with mean  $\{ \text{logit}(\mu_{ij}^p(g)), \text{logit}(\mu_v^\pi(g)) \}$ , with  $ij = \text{zone}$  and  $v = \text{capture device}$  } and standard deviation  $\{ \sigma_{ij}^p(g), \sigma_v^\pi(g) \}$ , with  $ij = \text{zone}$  and  $v = \text{capture device}$  }:

$$\text{logit}(p_{ij}(t, g)) \mid \mu_{ij}^p(g), \sigma_{ij}^p(g) \sim \text{Normal}(\text{logit}(\mu_{ij}^p(g)), \sigma_{ij}^p(g)) \quad (\text{V.19})$$

$$\text{logit}(\pi_v(t, g)) \mid \mu_v^\pi(g), \sigma_v^\pi(g) \sim \text{Normal}(\text{logit}(\mu_v^\pi(g)), \sigma_v^\pi(g)) \quad (\text{V.20})$$

V.2.4.5.(h). *DAG*

Our probabilistic model can be summarized by a DAG (Fig. V.3). According to the general modelling structure and notation of Brun et al. (2011) summarized at Fig. V.2, the model consists of:

(i) a set of parameters made of three subsets  $\Phi^{(0)} = \{ \mu_U^\pi(g), \mu_{11}^p(g), \mu_{21}^p(g), \sigma_U^\pi(g), \sigma_{11}^p(g), \sigma_{21}^p(g), \lambda_{n_{\bullet\bullet}}(t, g), \rho, \eta_{ij}, k_{ij} \}$ ,  $\Phi^{(1)} = \{ \mu_{EF}^\pi(g), \sigma_{EF}^\pi(g) \}$  and  $\Phi^{(2)} = \{ \mu_O^\pi(g), \sigma_O^\pi(g) \}$ ;

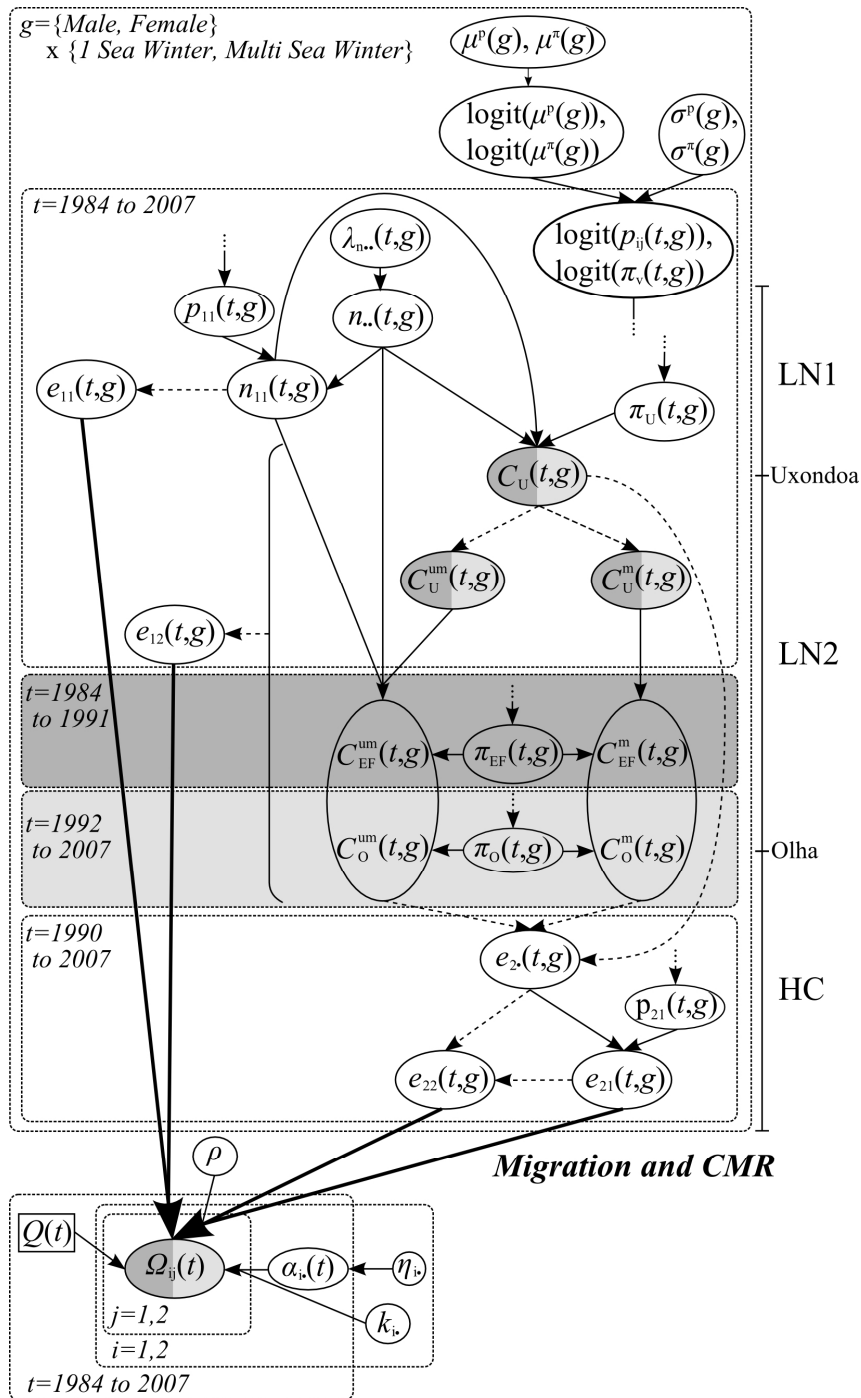
(ii) a set of observables  $Y$  made of 2 subsets  $Y^{(1)} = \{ C_U(t, g), C_U^m(t, g), C_U^{um}(t, g), C_{EF}^{um}(t, g), C_{EF}^m(t, g), \Omega_{ij}(t) \}$  and  $Y^{(2)} = \{ C_U(t, g), C_U^m(t, g), C_U^{um}(t, g), C_O^{um}(t, g), C_O^m(t, g), \Omega_{ij}(t) \}$ ;

(iii) a set of latent variables  $\theta$  made of 3 subsets  $\theta^{(0)} = \{ \pi_U(t, g), p_{11}(t, g), p_{21}(t, g), n_{\bullet\bullet}(t, g), n_{ij}(t, g), e_{ij}(t, g), \alpha_{ij}(t) \}$ ,  $\theta^{(1)} = \{ \pi_{EF}(t, g) \}$  and  $\theta^{(2)} = \{ \pi_O(t, g) \}$ ;

(iv) and a set of covariates  $X$  made of 3 subsets  $X^{(0)} = \{ Q(t), A_{ij}(t, g), D_{ij}(t, g), R_U(t, g), M_U(t, g) \}$ ,  $X^{(1)} = \{ R_{EF}(t, g), M_{EF}(t, g) \}$  and  $X^{(2)} = \{ R_O(t, g) \}$ .

Then, as indicated in Brun et al. (2011), the abundance indicators of interest  $\{ n_{\bullet\bullet}(t, g), n_{ij}(t, g), e_{ij}(t, g) \}$  are included in the set  $\theta^{(0)}$ .

The link between CMR and redd count, via spawning escapement, clearly appears in the DAG.



### CMR-Redd counts coupling

**Figure V.3.** Simplified Directed Acyclic Graph of the model set for the estimation of salmon spawner spatial repartition. The reader can refer to Table V.3 for details about the notation of quantities. The same colours than the general hierarchical Bayesian model proposed by Brun et al. (2011) represent the Data Collection Procedure (DCP; dark grey for the first DCP: Electric Fishing recapture; light grey for the second DCP: trapping recapture; white for both DCPs). Nodes represent quantities (squares for known covariates and ovals for random variables) and arrows indicate conditional relations between nodes. Bold arrows indicate the link between spawners and redd counts. Infinite arrows on probability nodes are linked with the infinite line on the hierarchical structure.

V.2.4.5.(i). Identification issues and model simplification

Given the observed data at hand, the model just described is not fully identifiable. Indeed, the only zone specific data available for zones LN1, UN and LUR are redd counts and these are informative only about females and do not allow to distinguish among sea age class. Then, additional hypotheses about zone effects are introduced in the spawners to redd counts relationship to ensure identifiability. The proportionality coefficient,  $k_{ij}$ , the annual effect,  $\alpha_{ij}(t)$ , and consequently  $\eta_{ij}$ , are supposed to be equal for zones LN1 and LN2 and for zones UN and LUR:

$$k_{11} = k_{12} = k_{1\bullet} \quad \text{and} \quad k_{21} = k_{22} = k_{2\bullet} \quad (\text{V.21})$$

$$\alpha_{11} = \alpha_{12} = \alpha_{1\bullet} \quad \text{and} \quad \alpha_{21} = \alpha_{22} = \alpha_{2\bullet} \quad (\text{V.22})$$

$$\eta_{11} = \eta_{12} = \eta_{1\bullet} \quad \text{and} \quad \eta_{21} = \eta_{22} = \eta_{2\bullet} \quad (\text{V.23})$$

These assumptions still acknowledge differences between the downstream (LN) and the upstream (HC) part of the river as preliminary results and expertise of field observers suggest. For the same reasons, equality hypothesis across adult categories within year  $t$  for  $p_{11}$  and  $p_{21}$  are imposed:

$$p_{11}(t,1) = p_{11}(t,2) = p_{11}(t,3) = p_{11}(t,4) = p_{11}(t) \quad (\text{V.24})$$

$$p_{21}(t,1) = p_{21}(t,2) = p_{21}(t,3) = p_{21}(t,4) = p_{21}(t) \quad (\text{V.25})$$

The model complexity was also reduced when it seemed not warranted. After several tests (see discussion),  $\pi_U(t, g)$  and  $\pi_{EF}(t, g)$  were supposed to be constant across adult categories within year  $t$  and sea age class for  $\pi_U(t, g)$  and within year  $t$  for  $\pi_{EF}(t, g)$ :

$$\pi_U(t,1) = \pi_U(t,2) \quad \text{and} \quad \pi_U(t,3) = \pi_U(t,4) \quad (\text{V.26})$$

$$\pi_{EF}(t,1) = \pi_{EF}(t,2) = \pi_{EF}(t,3) = \pi_{EF}(t,4) = \pi_{EF}(t) \quad (\text{V.27})$$

The same methodology was set up for  $\pi_o(t, g)$  which is assumed to be different across adult categories.

*V.2.4.5.(j). Prior for the parameters and Bayesian inference*

Parameters are not conditioned upon any other quantity (Fig. V.3). In a Bayesian setting, a prior probability distribution has to be attributed to these quantities. Weakly informative and independent priors (Gelman 2006, 2009) are used (Table V.5) so that Bayesian posterior inferences mainly reflect the information brought by the data through the likelihood.

**Table V.5.** *Prior probability distributions of the parameters of the model set for the adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelles River (France).*

Parameter	Prior
$\eta_{i\bullet}$	Gamma(1,0.01)
$k_{i\bullet}$	Gamma(1,0.01)
$\mu_{ij}^p(g)$	Uniform(0,1)
$\mu_v^\pi(g)$	Uniform(0,1)
$\sigma_{ij}^p(g)$	Uniform(0.01,10)
$\sigma_v^\pi(g)$	Uniform(0.01,10)
$\lambda_{n\bullet\bullet}(t, g)$	Uniform(0,1000)
$\rho$	Gamma(1,0.01)

**Note:** Gamma distributions are written with their mean,  $\mu$ , and inverse-scale,  $\eta$ , parameters (Gamma( $\mu, \eta$ )). See Table V.3 for notation of quantities.

Bayesian inferences were performed by means of Monte Carlo Markov Chain sampling (MCMC; Gelman et al. 2004) as implemented by OpenBUGS<sup>®</sup> (V3.1.0 rev 482; Thomas et al. 2006; Lunn et al. 2009). This software carries out the sampling from the joint posterior distribution of all unknown quantities, i.e. the distribution of the unknowns conditioned by the observed data. Convergence of the MCMC sampling was checked by means of the Gelman-Rubin diagnostic (Brooks and Gelman 1998) as implemented by OpenBUGS<sup>®</sup>. Three chains were used and good mixing was obtained quickly. Additional iterations were performed to ensure the 2.5, 50 and 97.5 percentiles were stationary (remained essentially unchanged with additional sampling). All the results presented thereafter are based on a sample of 10,000 values from the second half of the simulation ( $10^6$  MCMC iterations but retaining 1 value



every 100) obtained from a single chain after an initial burn-in period of  $10^6$  iterations (the first half of the simulations, as recommended by Gelman and Shirley 2011).

#### V.2.4.5.(k). Posterior checks

Model fitting was checked by means of the  $\chi^2$  discrepancy measure (Eq. (V.28)) which assesses the consistency between observed data,  $Y^{\text{obs}}$ , and replicated data,  $Y^{\text{rep}}$ , i.e. data that could have been observed assuming the model is true (see Gelman et al. 1996, 2004 for more details).

$$\chi^2(Y, \theta, \Phi | X) = \sum_{(t,g)} \frac{(Y(t, g) - E(Y(t, g) | \theta(t, g), \Phi, X(t, g)))^2}{\text{Var}(Y(t, g) | \theta(t, g), \Phi, X(t, g))} \quad (\text{V.28})$$

where E and Var are respectively the expectation and variance of the data  $Y$  conditionally on all latent quantities,  $\theta$ , all parameters,  $\Phi$ , and all covariates  $X$ .

The  $\chi^2$  discrepancy measure calculated with the observed data  $Y^{\text{obs}}$  is compared to the same statistic calculated with predicted values  $Y^{\text{rep}}$ . A  $p_{\text{value}}$  is defined as the probability that the replicated  $\chi^2$  is lower than the observed  $\chi^2$ :

$$p_{\text{value}}(Y^{\text{obs}} | X) = \iint p(\chi^2(Y^{\text{obs}}, \theta, \Phi | X) \geq \chi^2(Y^{\text{rep}}, \theta, \Phi | X)) p(\theta, \Phi | X, Y^{\text{obs}}) d\theta d\Phi \quad (\text{V.29})$$

The  $p_{\text{values}}$  were computed successively for every observable, i.e.  $C_U$ ,  $C_{\text{EF}}^m$ ,  $C_{\text{EF}}^{\text{um}}$ ,  $C_O^m$ ,  $C_O^{\text{um}}$  and  $\Omega_{ij}(t)$ .

### V.2.5. Results

#### V.2.5.1. Sampling procedure and model adequacy

Whatever the observable, the  $\chi^2$  statistic does not show significant discrepancy between the replicated and the observed data ( $p_{\text{value}}$  are not far from 0.5; Table V.6). The  $p_{\text{value}}$  for the observable  $C_{\text{EF}}^m$  is the highest but still acceptable. No apparent inadequacy between the

available observations and the model is revealed. Comparison of prior to posterior standard deviation (SD) of parameters shows that in most case the observed data lead to a significant increase in precision, especially for parameters of the spawners to redd counts relationship (Table V.7). The weakest reduction in uncertainty is obtained for  $\eta_{2\bullet}$  but the mean is well updated. Posterior distributions reflect mainly the information brought by the data through the likelihood and are not little influenced by priors.

**Table V.6.** Probability that the replicated  $\chi^2$  discrepancy measure is lower than the observed  $\chi^2$  discrepancy measure ( $p_{\text{value}}$ ) for every observables, i.e.  $C_U$ ,  $C_{EF}^m$ ,  $C_{EF}^{um}$ ,  $C_O^m$ ,  $C_O^{um}$  and  $\Omega_{ij}$ .

Observable	$p_{\text{value}}$
$C_U$	0.63
$C_{EF}^m$	0.89
$C_{EF}^{um}$	0.58
$C_O^m$	0.70
$C_O^{um}$	0.67
$\Omega_{ij}$	0.67

The mean probability of staying in zone LN1,  $\mu_{11}^p$ , has decreased after the fishway construction: before 1991, a mean of 28% of the adults stayed in zone LN1 against only 15% since 1992. In zone HC, more spawners stay in zone UN (65%) than in zone LUR. Globally, the probability of capture at Uxondoa is very high and is higher for 1SW (0.88 against 0.80 for MSW). The mean probability of recapture before 1991 is low ( $\mu_{EF}^\pi = 0.24$ ). The probability of leaving zone LN2 ( $\mu_O^\pi$ ) is higher for 1SW (respectively 0.72 and 0.63 for males and females having reached zone LN2 against 0.47 and 0.40 for MSW males and females) and, for a given sea age class, males are more prone to migrate in zone HC.

The posterior mean of  $k_{i\bullet}$  is higher in zone HC than in zone LN, so a higher mean redd number is counted per female. The between year variability of  $\alpha_{i\bullet}$  is low for both zones but higher for zone LN ( $1/\eta_{1\bullet} = 0.35$ ) than for zone HC ( $1/\eta_{2\bullet} = 0.08$ ). The parameter  $\rho$  is significantly lower than 1 (90% Bayesian Credible Interval = [0.90,0.96]), so the higher the flow the fewer the redds counted per female.

**Table V.7.** Summary statistics of the marginal posterior distributions of the parameters of the model set for the adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (France).

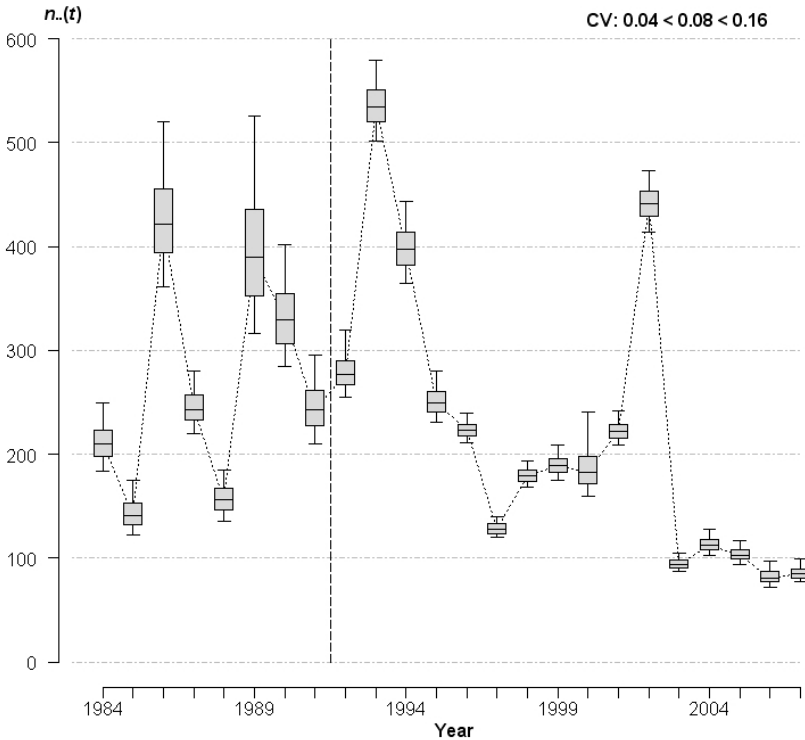
Parameter	Mean	SD	5%	50%	95%	Prior SD
$\eta_{1\bullet}$	2.90	0.93	1.61	2.78	4.59	10
$\eta_{2\bullet}$	12.65	6.23	5.29	11.37	24.29	10
$k_{1\bullet}$	1.19	0.23	0.85	1.16	1.61	10
$k_{2\bullet}$	1.94	0.32	1.47	1.90	2.50	10
$\mu_{11}^p$ , from 1984 to 1991	0.28	0.05	0.19	0.27	0.37	0.29
$\mu_{11}^p$ , from 1992 to 2007	0.15	0.02	0.12	0.15	0.18	0.29
$\mu_{0}^{\pi}(1)$	0.72	0.05	0.63	0.72	0.80	0.29
$\mu_{0}^{\pi}(2)$	0.63	0.04	0.56	0.64	0.70	0.29
$\mu_{0}^{\pi}(3)$	0.47	0.11	0.29	0.47	0.66	0.29
$\mu_{0}^{\pi}(4)$	0.40	0.06	0.31	0.40	0.50	0.29
$\mu_{21}^p$	0.65	0.05	0.57	0.65	0.72	0.29
$\mu_{EF}^{\pi}$	0.24	0.06	0.16	0.24	0.34	0.29
$\mu_{U}^{\pi}(1)$	0.88	0.02	0.85	0.88	0.91	0.29
$\mu_{U}^{\pi}(3)$	0.80	0.04	0.73	0.80	0.87	0.29
$\sigma_{11}^p$ , from 1984 to 1991	0.63	0.32	0.24	0.57	1.20	2.88
$\sigma_{11}^p$ , from 1992 to 2007	0.29	0.19	0.04	0.27	0.63	2.88
$\sigma_{0}^{\pi}(1)$	0.88	0.25	0.55	0.84	1.34	2.88
$\sigma_{0}^{\pi}(2)$	0.64	0.18	0.41	0.62	0.97	2.88
$\sigma_{0}^{\pi}(3)$	1.32	0.76	0.29	1.20	2.69	2.88
$\sigma_{0}^{\pi}(4)$	0.72	0.23	0.40	0.69	1.14	2.88
$\sigma_{21}^p$	0.69	0.20	0.41	0.67	1.05	2.88
$\sigma_{EF}^{\pi}$	0.80	0.35	0.40	0.73	1.43	2.88
$\sigma_{U}^{\pi}(1)$	0.57	0.15	0.36	0.55	0.84	2.88
$\sigma_{U}^{\pi}(3)$	0.80	0.35	0.28	0.77	1.43	2.88
$\rho$	0.93	0.02	0.90	0.93	0.96	10

**Note:** SD: Standard Deviation; X%: Xth percentile. The SD of the prior distribution is also indicated to assess the prior to posterior updating. DCP: Data Collection Procedure (1: recapture by Electric-Fishing; 2: recapture by trapping). See Table V.3 for details about notation of quantities.

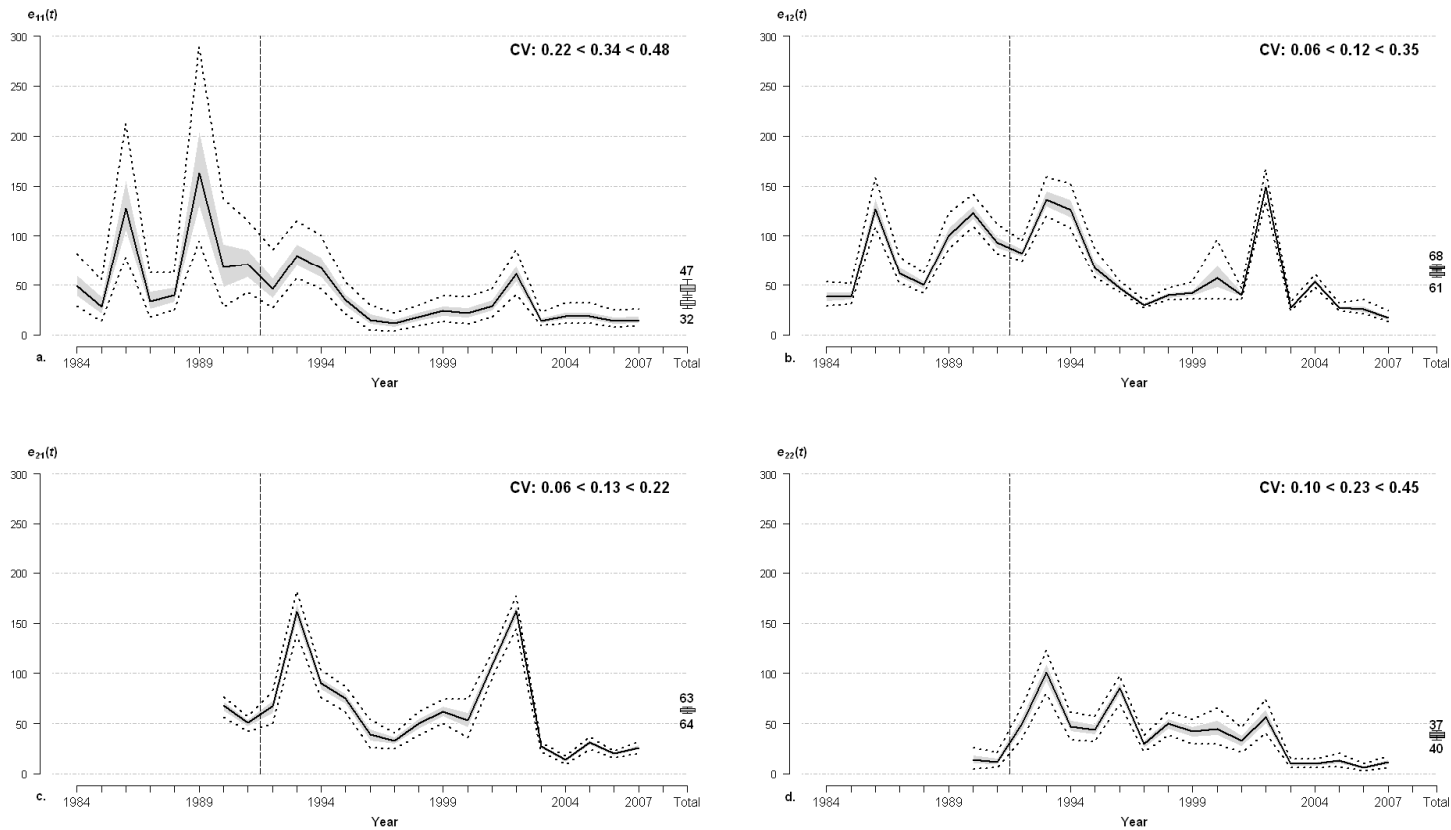
#### V.2.5.2. Population abundance and spatial repartition

Total adult number estimates are fairly precise, with a posterior estimates coefficient of variation (CV) which varies between 0.04 and 0.16 with a mean of 0.08 (Fig. V.4). During the

study period, total adult number remains below 600 individuals and varies around a minimum of 100 adults over the last 5 years. The average CV of the posterior spawner estimates is lower in zones LN2 and UN (respectively 0.12 and 0.13; Fig. V.5) but higher in zones LUR (mean CV = 0.23) and LN1 (mean CV = 0.34). The same decreasing pattern appears for zones LN1 and LN2, with spawner numbers being respectively around 20 and 50 spawners recent years. In zones UN and LUR spawner numbers varied widely from 1990 to 2002 and fell around respectively 25 and 10 spawners during the last 5 years.



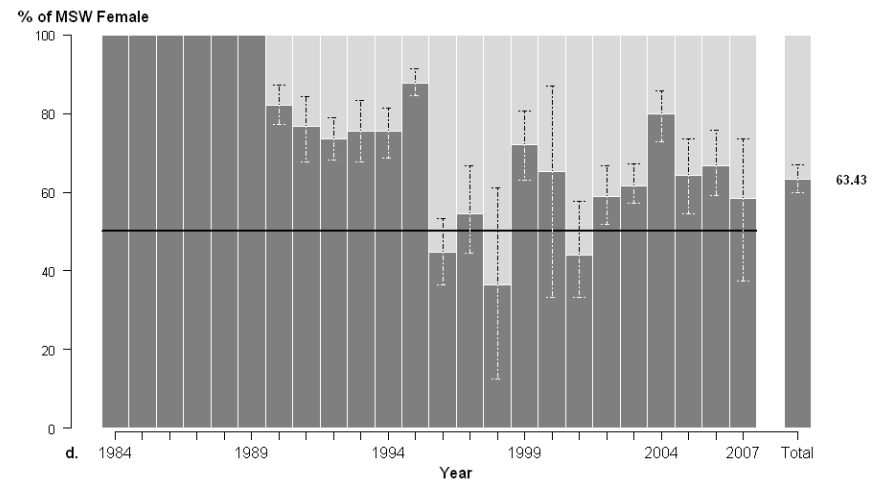
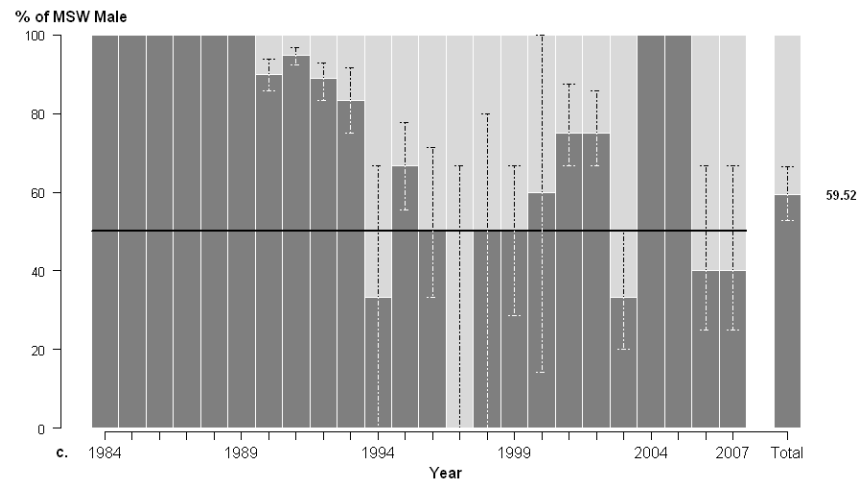
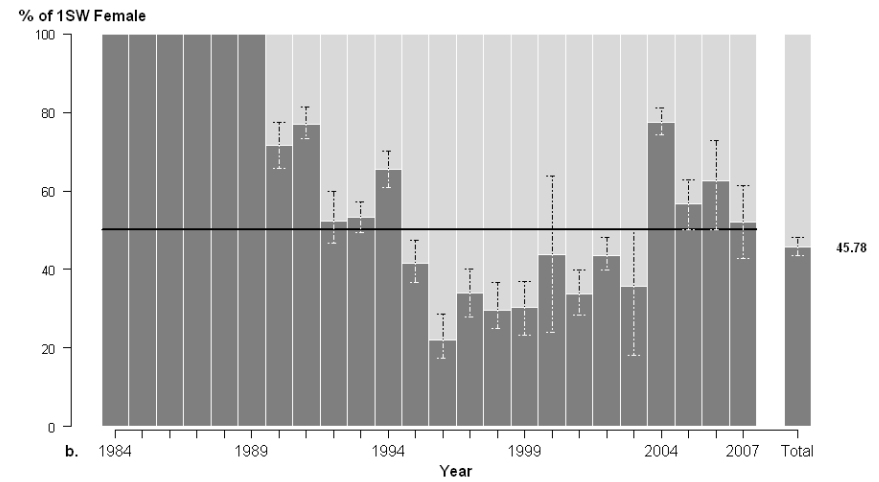
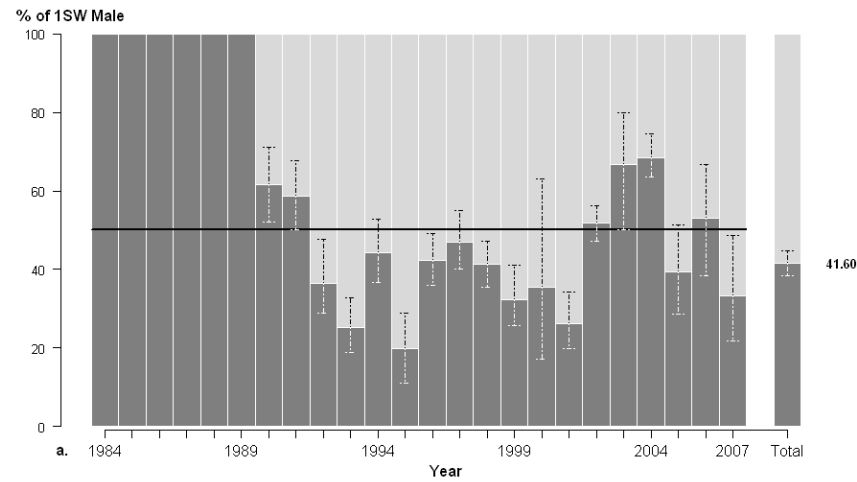
**Figure V.4.** Summary of yearly posterior distributions of total adult number returning at the head of tides  $n_{..}(t,l)$ , from 1984 to 2007. Box plots indicate the 5, 25, 50, 75 and 95 percentiles of posterior distributions. Vertical broken line represents the construction of a fishway at Olha dam (Fig. V.1). CV: Coefficient of variation. Numbers correspond to Min CV < Mean CV < Max CV.



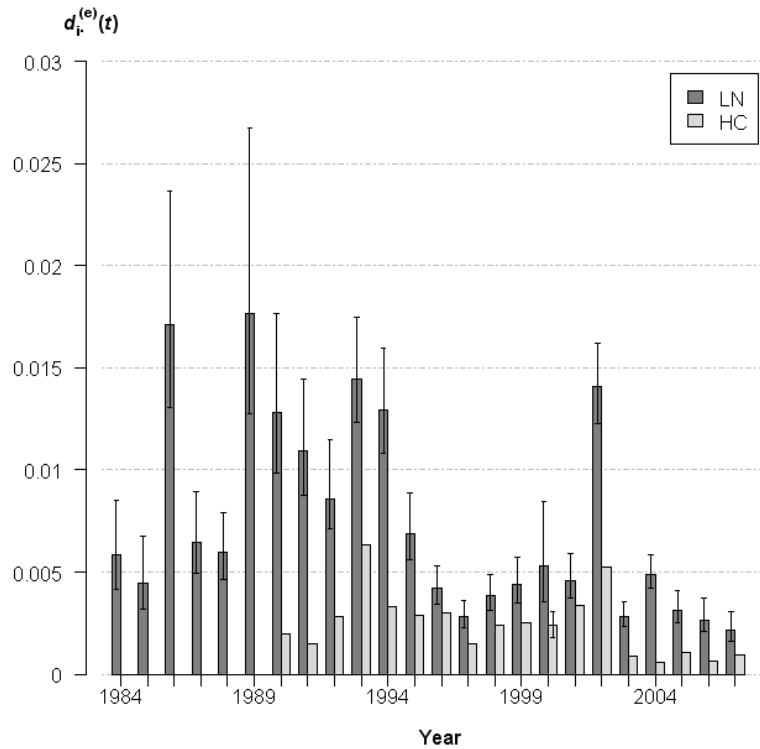
**Figure V.5.** Summary of yearly posterior distributions of spawner number, from 1984 to 2007, and box plot of the posterior distribution of the mean spawner number over years (from 1984 to 2007 for the grey box plot and from 1992 to 2007 for the white box plot) a. in zone LN1,  $e_{11}(t)$ ; b. in zone LN2,  $e_{12}(t)$ ; c. in zone UN,  $e_{21}(t)$ ; d. in zone LUR,  $e_{22}(t)$ . Bold line represents the median; light grey area represents the 25 and 75 percentiles; bold broken line represents the 5 and 95 percentiles of posterior distributions. Box plots indicate the 5, 25, 50, 75 and 95 percentiles of posterior distributions. Numbers above and under box plots correspond to the mean of posterior distributions. Vertical broken line represents the construction of a fishway at Olha dam (Fig. V.1). CV: Coefficient of variation, with numbers corresponding to  $\text{Min CV} < \text{Mean CV} < \text{Max CV}$ .

### *V.2.5.3. LN versus HC comparison*

Given our modelling hypotheses and the data available, relevant geographical comparison of spawner composition by (sex X sea age class) can only be made between the zones LN and HC. This comparison allows us to analyse retrospectively the zone HC colonization. The selectivity of Olha facility leads to spatial variations of spawner composition (Fig. V.6): from 1992 to 2007, on average 41.60% of 1SW males, 45.78% of 1SW females, 59.52% of MSW males and 63.43% of MSW females stayed in zone LN. Due to small MSW male numbers in some years, the yearly proportion estimates are not precise for this fish category (Fig. V.6c). Every year, spawner density relative to juvenile productive surface area is higher in zone LN (Fig. V.7), with a mean density of  $0.6 \times 10^{-3} \text{ m}^{-2}$  over the years from 1992 to 2007, against  $0.2 \times 10^{-3} \text{ m}^{-2}$  in zone HC.



**Figure V.6.** Summary of yearly posterior distributions of spawner percentage in zone LN (dark grey) and zone HC (light grey), from 1984 to 2007, and posterior distribution of the mean spawner percentage over years from 1992 to 2007 a. for 1 Sea Winter (1SW) Males; b. for 1 Sea Winter Females; c. for Multi Sea Winter (MSW) Males; d. for Multi Sea Winter Females. Bars indicate the median of posterior distributions. Vertical broken lines represent the 5 and 95 percentiles of posterior distributions.



**Figure V.7.** Yearly spawner density ( $m^{-2}$ ) relative to juvenile productive surface area in zones LN and HC,  $d_i^{(e)}(t)$  (Eq. (V.18)). Bars indicate the median and intervals indicate the 5 and 95 percentiles of posterior distributions.

### V.2.6. Discussion

The HBM framework proposed revealed effective in estimating at once abundance (Fig. V.4), spatial repartition (Figs. V.5 and V.7) and composition (Fig. V.6), by (sex X age class), of spawners over time. It extends and combines earlier approaches dealing with CMR data (e.g. Rivot and Prévost 2002), redd counting (Heggberget et al. 1986) or calibration of redd counts with an absolute abundance measure (Dauphin et al. 2010). It successfully applies the methodology proposed by Brun et al. (2011) to deal with a change in the DCP for recapture. In our case study, it allows to use all the information available in zones LN2 and HC, and thanks to the hierarchical structuring and the common latent layer  $\theta^{(0)}$ , to transfer it in order to estimate spawner numbers in zones LN1, UN and LUR. Our general HBM framework could be applied to a wide range of species and DCPs. The key is to have data information about spatial repartition (e.g. nests, droppings, etc.) together with data allowing to estimate the absolute abundance and to model the link between these two sets.

Due to data structure some assumptions were warranted to ensure identifiability of the model, i.e. equality between adult categories for  $p_{11}$  and  $p_{21}$  and equality between zones LN1 and LN2 or zones UN and LUR for  $k_{i\bullet}$  and  $\alpha_{i\bullet}$  parameters. Then, it is not possible to detect behavioural variations according to adult categories in the colonization of zones LN1 vs LN2



and zones UN vs LUR. However, the main obstacle in the river system is Olha dam and its selective influence on spatial repartition of spawner categories is captured by the model.

Moreover, due to the information at hand, adults are supposed to not run downstream during their migration and all mortalities are supposed to be known. The first assumption can lead to an overestimation of spawner number in some zones and to an underestimation in other zones. The second assumption can lead to an overestimation of spawner number in the whole river, whereas some of them are dead and do not participate to the reproduction. Radio-tracking experiments could give more information about migration behaviour and mortalities but this procedure can be very expensive and human consuming when applied to a large number of fish.

Inspiring from Gelman et al. (2004) and Craigmile et al. (2009), the final version of the model presented herein results from a succession of steps, including preliminary exploratory data analysis, several trials and posterior checks. For example, probabilities were supposed to be different according to adult categories. Posterior estimations showed no evidence of difference between adult categories for  $\pi_{EF}$  and between males and females in each age class for  $\pi_U$ . The model was then modified by making more parsimonious assumptions. The reader can refer to the discussion in Brun et al. (2011) for more details about model building and selection.

The number of redds counted per females is on average higher and less variable in zone HC compared to LN. This may reflect behavioural differences between females according to the zone or variations between zones in the counting procedure itself. There is more habitat suitable for spawning in zone HC while on average the majority of females stay in zone LN. Then, competition between females for spawning sites (Fleming 1996) may be higher in zone LN and may cause a reduction in the number of redds dug per female (Tentelier and Piou 2010). At the same time, lower depth and clearer water in zone HC compared to LN can allow to observe more redds per female with less variability among years.

The results obtained in our study are useful both in terms of ecology and management of anadromous fish populations. Probabilities  $p_{ij}$  give information about adult behaviour during upstream migration. They allow to assess the impact of opening access of new areas on this behaviour. Studies about dam effects (e.g. Gerlier and Roche 1998; Gosset et al. 2006) and the efficiency of various type of fishways facilitating migration (Croze et al. 2008 among others) are quite numerous and of direct interest for guiding management decisions. However, they are often restricted in their spatio-temporal coverage, e.g. studying adult behaviour only in front of these obstacles, or limited to a small population fraction. Our HBM approach can provide complementary information by allowing to follow over several years the evolution of the spatial repartition of the spawning population and then the impact of building fishways on the population dynamics. In the Nivelle River, the Olha fishway construction allowed to increase salmon spawner dispersal. A smaller proportion of adults stay in LN1 and newly accessible spawning areas have been readily colonized. However, the Olha fishway still limit selectively adult migration. At the same time, the mean spawner density relative to the

juvenile productive surface area is 3 times higher in zone LN than in zone HC. At a smaller scale, on average the same number of spawners reproduce in zones LN2 and UN, although juvenile productive surface area is more than 3.75 times higher in zone UN (33,374 m<sup>2</sup> of riffle/rapid equivalent) than in zone LN2 (8,893 m<sup>2</sup> of riffle/rapid equivalent). Zones LN1 and LUR, which have the lower mean number of spawners, also have the lower juvenile productive surface area (respectively 6,117 and 8,191 m<sup>2</sup> of riffle/rapid equivalent). Despite the construction of the Olha fishway, there is a concentration of spawners in zone LN, the zone HC remaining under-colonized relative to its juvenile salmon production potential (as measured by the amount of habitat available for juvenile production). Moreover, adults do not pass the Olha dam in the same proportion according to their sex and sea age. This induces a lack of females in zone HC, and especially MSW ones which have the highest fecundity.

#### V.2.7. Acknowledgements

We thank the staff of INRA at Saint-Pée-sur-Nivelle research station, MIGRADOIR and Adrien Gonçalves for collecting the data.

#### V.2.8. References

- Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M., and Milner, N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fish. Res.* 62: 143-170.
- Baglinière, J.L., Marchand, F., and Vauclin, V. 2005. Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and in-stream habitat. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 695-707.
- Beall, E., and Marty, C. 1983. Reproduction du saumon atlantique, *Salmo salar* L. en milieu semi-naturel contrôlé. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 289: 77-93.
- Brooks, S.P., Gelman, A. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *J. Comput. Graph. Stat.* 7(4), 434-455.
- Brun, M., Abraham, C., Jarry, M., Dumas, J., Lange, F., and Prévost, E. 2011. Estimating an homogeneous series of a population abundance indicator despite changes in data collection procedure: A hierarchical Bayesian modelling approach. *Ecol. Model.* 222: 1069-1079.
- Clark, J.S. 2007. *Models for Ecological Data. An Introduction.* Princeton, USA, 617 pp.
- Cowx, I.G., and Lamarque, P. 1990. *Fishing with electricity. Applications in freshwater fisheries management.* Fishing News Books, Oxford, 248 pp.

- Craigmile, P.F., Calder, C.A., Li, H., Paul, R., and Cressie, N. 2009. Hierarchical model building, fitting, and checking: a behind-the-scenes look at a Bayesian analysis of Arsenic exposure pathways. *Bayesian Anal.* 4(1): 1-36. doi: 10.1214/09-BA401.
- Cressie, N., Calder, C.A., Clark, J.S., Ver Hoef, J.M., and Wikle, C.K. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecol. Appl.* 19(3): 553-570. doi: 10.1890/07-0744.1.
- Crisp, D.T. 1993. The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. *Freshwater Forum* 3: 176-202.
- Croze, O., Bau, F., and Delmouly, L. 2008. Efficiency of a fish lift for returning Atlantic salmon at a large-scale hydroelectric complex in France. *Fish. Manag. Ecol.* 15: 467-476. doi: 10.1111/j.1365-2400.2008.00628.x.
- Dauphin, G., Prévost, E., Adams, C.E., and Boylan, P. 2010. Using redd counts to estimate salmonids spawner abundances: a Bayesian modelling approach. *Fish. Res.* 106: 32-40. doi: 10.1016/j.fishres.2010.06.014.
- Dumas, J., and Haury, J. 1995. Une rivière du Piémont Pyrénéen: la Nivelles (Pays Basques). *Acta Biol. Mont.* XI: 113-146.
- Dumas, J., and Prouzet, P. 2003. Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 356-370. doi: 10.1016/S1054-3139(03)00003-1.
- Egglisshaw, H.J., and Shackley, P.E. 1980. Survival and growth of salmon, *Salmo salar* (L.), planted in a Scottish stream. *J. Fish Biol.* 16: 565-584. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb03734.x.
- Einum, S., and Nislow, K.H. 2005. Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia*: 143(2), 203-10. doi: 10.1007/s00442-004-1793-y.
- Einum, S., Nislow, K.H., Mckelvey, S., and Armstrong, J.D. 2008. Nest distribution shaping within-stream variation in Atlantic salmon juvenile abundance and competition over small spatial scales. *J. Anim. Ecol.* 77(1): 167-72. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01326.x.
- Einum, S., Nislow, K.H., Reynolds, J.D., and Sutherland, W.J. 2008. Predicting population responses to restoration of breeding habitat in Atlantic salmon. *J. Appl. Ecol.* 45(3): 930-938. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01464.x.
- Finstad, A.G., Einum, S., Ugedal, O., and Forseth, T. 2009. Spatial distribution of limited resources and local density regulation in juvenile Atlantic salmon. *J. Anim. Ecol.* 78(1): 226-35. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01476.x.

- Fleming, I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Rev. Fish Biol. Fish.* 6: 379-416.
- Gelman, A. 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (Comment on Article by Browne and Draper). *Bayesian Anal.* 1(3), 515-534. doi: 10.1214/06-BA117A.
- Gelman, A. 2009. Bayes, Jeffreys, prior distributions and the philosophy of statistics. *Stat. Sc.* 24(2), 141-172. doi: 10.1214/09-STS284.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., and Rubin, D.B. 2004. *Bayesian data analysis*. Second Edition. Chapman & Hall/CRC, Texts in Statistics, New York, USA, 668 pp.
- Gelman, A., and Hill, J. 2006. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, New York, USA, 625 pp.
- Gelman, A., Meng, X.L., and Stern, H. 1996. Posterior predictive assessment of model fitness via realized discrepancies. *Stat. Sin.* 6: 733-807. Retrieved from <http://www3.stat.sinica.edu.tw/statistica/oldpdf/A6n41.pdf>.
- Gerlier, M., and Roche, P. 1998. A radio telemetry study of the migration of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in the upper Rhine. *Hydrobiol.* 371/372: 283-293. doi: 10.1023/A:1017061608281.
- Gosset, C., Rives, J., and Labonne, J. 2006. Effect of habitat fragmentation on spawning migration of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecol. Fresh. Fish* 15: 247-254. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00144.x.
- Grimardias, D., Merchermek, N., Manicki, A., Garnier, J., Gaudin, P., Jarry, M., Beall, E. 2010. Reproductive success of Atlantic salmon (*Salmo salar*) mature male parr in a small river, the Nivelle: influence of shelters. *Ecol. Freshw. Fish* 19(4), 510-519.
- Heggberget, T.G., Haukebø, T., and Veie-Rosvoll, B. 1986. An aerial method of assessing spawning activity of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in Norwegian streams. *J. Fish Biol.* 28: 335-342. doi: 10.1111/j.1095-8649.1986.tb05170.x.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A., and Best, N. 2009. The BUGS project: Evolution, critique and future directions. *Stat. Med.* 28: 3049-3067. doi: 10.1002/sim.3680.
- Maisse, G., and Baglinière, J.L. 1986. Le sexage morphologique du saumon atlantique (*Salmo salar*). *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 300: 13-18. doi: 10.1051/kmae:1986013.
- Orpwood, J.E., Griffiths, S.W., and Armstrong, J.D. 2006. Effects of food availability on temporal activity patterns and growth of Atlantic salmon. *J. Anim. Ecol.* 75(3): 677-85. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01088.x.

- Prévost, E., Vauclin, V., Baglinière, J.L., Brana-Vigil, F., and Nicieza, A.G. 1991. Application d'une méthode de détermination externe du sexe chez le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) dans les rivières des Asturies (Espagne). *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 323: 149-159. doi: 10.1051/kmae:1991002.
- Prévost, E., Chaput, G., and Mullins, C.C. 1992. Essai d'utilisation du dimorphisme sexuel de la mâchoire supérieure pour déterminer le sexe de saumons (*Salmo salar*) capturés en milieu estuarien ou côtier. *Cons. Int. Explor. Mer C.M.*1992/M: 1-6.
- Rivot, E., and Prévost, E. 2002. Hierarchical Bayesian analysis of capture–mark–recapture data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*: 59: 1768-1784. doi: 10.1139/F02-145.
- Royle, J.A., and Dorazio, R.M. 2008. Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations, and communities. Academic Press , San Diego, 444 pp.
- Tentelier, C., and Piou, C. 2010. Obstacles to migration constrain nest distribution of Atlantic salmon. *Ecol. Fresh. Fish* 20:no. doi: 10.1111/j.1600-0633.2010.00452.x.
- Thomas, A., O'Hara, B., Ligges, U., and Sturtz, S. 2006. Making BUGS Open. *R News* 6(1): 12-17. Retrieved from [http://www.r-project.org/doc/Rnews/Rnews\\_2006-1.pdf](http://www.r-project.org/doc/Rnews/Rnews_2006-1.pdf).
- Thorstad, E.B., Økland, F., Aarestrup, K., and Heggberget, T.G. 2007. Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Rev. Fish Biol. Fish.* 18(4): 345-371. doi: 10.1007/s11160-007-9076-4.
- Webb, J., Verspoor, E., Aubin-horth, N., Romakkaniemi, A., and Amiro, P. 2007. The Atlantic salmon. In E. Verspoor, L. Stradmeyer, and J. Nielsen (Eds.), *The Atlantic salmon, genetics, conservation and management*. Blackwell Publishing Ltd, 520pp.
- Williams, B.K., Nichols, J.D., and Conroy, M.J. 2002. *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego, USA, 817 pp.

## ***Chapitre VI. Un modèle de la dynamique de renouvellement de la population***

---

### ***VI.1. Introduction***

Les chapitres IV et V présentent deux modèles permettant d'estimer l'abondance de la population de saumon atlantique de la Nivelle. Ils constituent les modules d'observation d'un SSM plus complet permettant d'analyser la dynamique de renouvellement de cette population. Dans ce chapitre, les deux principaux processus démographiques impliqués sont présentés :

- (i) la transition entre les stades géniteur et tacon  $0^+$ , i.e. la relation stock-recrutement ;
- (ii) et la transition entre les stades tacon  $0^+$  et adulte.

La complexité du SSM dans son ensemble, résultant de celle de ses modules d'observation et de sa structure dynamique, complique les calculs nécessaires pour mener les inférences statistiques par les méthodes MCMC. Sous OpenBUGS<sup>®</sup>, les temps de simulation nécessaires dépassent la journée sur un ordinateur de bureau équipé d'un processeur 64 bits de dernière génération. Ces calculs pourraient certainement être optimisés par rapport à la façon dont ils sont menés par un logiciel généraliste tel qu'OpenBUGS<sup>®</sup>. Plutôt que d'investir du temps dans le développement d'algorithmes de calcul pour les inférences Bayésiennes optimisés pour mon cas d'étude, j'ai choisi de simplifier le SSM complet et d'ignorer l'incertitude due aux erreurs aléatoires d'observation (cf. section II.1). Par la suite, les états de la dynamique de la population (effectifs aux stades tacons  $0^+$  et adulte) sont supposés connus et égaux à leurs estimateurs ponctuels, i.e. moyennes, déduits des modules d'observation.

Ce chapitre devrait faire l'objet d'un article en langue française. Dans un premier temps, les hypothèses de modélisation retenues pour représenter les deux transitions démographiques représentant le renouvellement de la population de saumon de la Nivelle sont décrites. La manière dont sont intégrées les estimations des modules d'observation pour estimer les grandeurs régissant la dynamique de la population est indiquée. Dans un deuxième temps, les résultats obtenus avec ce modèle sont présentés et discutés.

### ***VI.2. 3<sup>ème</sup> article : un modèle stochastique Bayésien pour l'étude de la dynamique de renouvellement de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle (sud-ouest de la France)***

Mélanie Brun<sup>a,b,d,e,\*</sup>, Christophe Abraham<sup>d,e</sup>, Marc Jarry<sup>a,c</sup>, Jacques Dumas<sup>a,b</sup>, Frédéric Lange<sup>a,b</sup>, and Etienne Prévost<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'hydrobiologie, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France. mbrun@st-pee.inra.fr, Marc.Jarry@univ-pau.fr, Frederic.Lange@st-pee.inra.fr, Etienne.Prevost@st-pee.inra.fr

<sup>b</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, Campus de Montaury, 64600 Anglet, France. mbrun@st-pee.inra.fr, Frederic.Lange@st-pee.inra.fr, Etienne.Prevost@st-pee.inra.fr

<sup>c</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, IBEAS, Avenue de l'Université, 64013 Pau, France. Marc.Jarry@univ-pau.fr

<sup>d</sup> INRA, UMR MISTEA, 2 Place Viala, 34060 Montpellier, France. mbrun@st-pee.inra.fr, abraham@supagro.inra.fr

<sup>e</sup> Montpellier SupAgro, UMR MISTEA, 2 Place Viala, 34060 Montpellier, France. mbrun@st-pee.inra.fr, abraham@supagro.inra.fr

\* Correspondant. Adresse: INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'hydrobiologie, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France. Tel.: +33 559515976; Fax: +33 559545152; E-mail: mbrun@st-pee.inra.fr

### VI.2.1. Résumé

Un modèle stochastique Bayésien est proposé pour représenter les deux transitions démographiques impliquées dans la dynamique de renouvellement de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle : les relations stock (reproducteur)–recrutement (juvéniles) et recrutement–stock. Ce modèle permet d'estimer les paramètres démographiques régissant la dynamique de renouvellement de cette population sur plus de 20 ans.

Les principaux résultats indiquent que cette population est fortement régulée par des phénomènes de densité dépendance, agissant aussi bien sur la survie en rivière (jusqu'au stade tacon  $0^+$  en automne) que sur la survie en mer. Les effets densité indépendants agissant sur la survie de l'œuf au tacon  $0^+$  varient de manière cyclique au cours de la période d'étude, alors que la survie en mer diminue. Enfin, aucune différence entre la survie en mer des individus issus de lâchers de repeuplement au stade alevin et celle des individus sauvages n'est mise en évidence.

### VI.2.2. Introduction

La population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle fait l'objet d'un suivi annuel depuis les années 80 par la station d'Hydrobiologie INRA de Saint-Pée-sur-Nivelle, dans les Pyrénées Atlantique (Dumas, 1984 à 2005 ; Dumas et Lange, 2006 à 2008 ; Lange et

Prévoist, 2009). Des séries de données sont ainsi disponibles pour l'estimation de l'abondance des tacons 0<sup>+</sup> en automne (chapitre IV) et de l'abondance et la répartition spatiale des géniteurs (chapitre V).

Pour comprendre le renouvellement d'une population, l'estimation de son abondance à différents stades de développement ne suffit pas. Il est alors nécessaire d'étudier les relations stock (reproducteur)–recrutement (juvéniles) et recrutement–stock. Dans le cas des salmonidés anadromes, la survie entre le stock et le recrutement et la survie en mer (incluse dans la relation recrutement–stock) agissent comme des goulots d'étranglement dans le cycle de vie de la population (Elliott, 2001). Des mortalités élevées interviennent lors des phases d'incubation et de développement embryo-larvaire sous les graviers des frayères. Les principales menaces sont les crues (Lapointe et al., 2000) ou le surcreusement par les autres femelles (de saumon ou autres espèces) détruisant les frayères et le colmatage des graviers réduisant l'apport d'oxygène aux embryons à l'intérieur des frayères (Lapointe et al., 2004 ; Levasseur et al., 2006) et empêchant les alevins d'émerger. Peu après l'émergence des alevins et lors de l'arrivée en mer des smolts, les individus font face à des risques accrus en terme de prédation (Thorpe, 1994 ; Mather, 1998) et de compétition pour les ressources alimentaires. Le laps de temps durant lequel les jeunes rencontrent les conditions favorables pour smoltifier et migrer est court (McCormick et al., 1998).

La relation stock–recrutement est une relation stochastique qui correspond à la transition entre le stock de géniteurs et sa descendance (le recrutement). Cette dernière peut être considérée à différents stades du cycle de vie, généralement situés avant toute exploitation. Walters et Korman (2001) définissent cette relation comme une famille de distributions de probabilité dont les moyennes et variances dépendent de l'abondance des géniteurs. La courbe reliant les moyennes de ces distributions est alors appelée la courbe stock–recrutement. Ce terme sera utilisé dans la suite en ce sens. La variabilité autour de cette moyenne est généralement modélisée par une distribution Log-Normale (Walters et Korman, 2001). Il est largement admis que les populations de saumon sont régulées par des phénomènes de densité–dépendance de la survie lors des premiers stades de vie (Elliott, 2001 ; Milner et al., 2003). Achord et al. (2003) ont montré que ces phénomènes pouvaient également agir lorsque l'abondance de la population a atteint des niveaux historiquement bas, si cette réduction des effectifs résulte d'une modification de la capacité d'accueil. Des effets densité–indépendant agissent également sur l'abondance des populations (Milner et al., 2003). De nombreux modèles ont été proposés pour représenter la courbe stock–recrutement (Brännström et Sumpter, 2005) mais les deux relations les plus utilisées pour les salmonidés (Michielsens et McAllister, 2004) sont :

(i) la relation de Ricker (Ricker, 1954) ;

(ii) et la relation de Beverton et Holt (Beverton et Holt, 1957 ; Beverton, 1995 ; Walters et Martell, 2004 chapitre 6).

Ces deux relations reposent sur 2 hypothèses différentes relatives aux effets de densité–dépendance. La relation de Ricker suppose un phénomène de surcompensation, i.e. un déclin



du recrutement pour des valeurs fortes du stock. La courbe stock–recrutement a alors une forme de cloche, qui traduit une augmentation du recrutement avec le stock jusqu'à un maximum à partir duquel le recrutement décroît. La relation de Beverton et Holt suppose un phénomène de compensation, i.e. un recrutement asymptotique pour des valeurs fortes du stock. La courbe stock–recrutement a alors une forme hyperbolique monotone croissante qui tend vers la quantité maximale admissible par le milieu, nommée capacité d'accueil.

Un modèle de cycle de vie est proposé pour représenter les transitions démographiques impliquées dans la dynamique de renouvellement de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle et en estimer les paramètres sur plus de 20 ans. Ce modèle intègre les estimations d'abondance des modèles des chapitres IV et V dans une démarche d'inférence statistique.

### *VI.2.3. Matériel et méthodes*

#### *VI.2.3.1. Notations*

La distribution de probabilité de  $a$  conditionnellement à  $b$  est notée  $a|b \sim \text{distribution}(f_a(b))$ , où  $f_a$  est une fonction déterministe de  $b$ . Les caractères entre parenthèses, les indices et les exposants sont utilisés pour indiquer à quoi se rapporte la grandeur, e.g. l'année  $t$  ou la catégorie d'adulte  $g$ . Quatre catégories d'adultes sont identifiées :

- (i)  $g = 1$  pour les mâles d'une année de mer (1SW pour 1 Sea Winter) ;
- (ii)  $g = 2$  pour les femelles 1SW ;
- (iii)  $g = 3$  pour les mâles de plusieurs années de mer (MSW pour Multi Sea Winter) ;
- (iv) et  $g = 4$  pour les femelles MSW.

La Table VI.1 présente l'ensemble des grandeurs utilisées dans ce chapitre et leur notation.

**Table VI.1.** Notations pour les quantités du modèle de cycle pour la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L) de la Nivelle (France).

Notation	Définition	Equation
$g$	Catégorie d'adultes / de géniteurs (i.e. caractéristiques (sexe X classe d'âge de mer)) : 1 – Male/1 an de mer, 2 – Femelle/1 an de mer, 3 – Male/Plusieurs années de mer, 4 – Femelle/Plusieurs années de mer	
$h$	Catégorie d'habitat : 1 – radier/rapide, 2 – plat	
$ij$	Zone : 1• – Basse Nivelle (LN = LN1 $\cup$ LN2), 21 – Haute Nivelle (UN), 22 – Lurgorrieta (LUR), 2• – Haut Bassin (HC = UN $\cup$ LUR), •• – Zone accessible (LN $\cup$ HC), 31 – Très Haute Nivelle (VUN), 32 – Lapitxuri (LAP), 3• – Zone inaccessible	
$l$	Sites échantillonnés dans la rivière (Pêches électriques)	
$prod$	Type de production : <i>nat</i> – production naturelle, <i>comp</i> – lâchers de compensation, <i>sauv</i> – production sauvage = nat $\cup$ comp, <i>el</i> – lâchers de repeuplement	
$t$	Année de 1980 à 2008 pour les tacons $0^+$ et de 1984 à 2007 pour les adultes	
Paramètres		
$\alpha_{YOY}(t)$	Effet annuel sur la transition du stade tacon $0^+$ au stade adulte pour l'année $t$	Eqs. (VI.14)–(VI.16)
$\delta_{YOY}$	Effet de densité-dépendance sur la transition entre les stades tacon $0^+$ et adulte	Eqs. (VI.14) et (VI.15)
$\kappa_{ij}$	Capacité d'accueil des tacons $0^+$ dans la zone $ij$	Eqs. (VI.5) et (VI.7)
$\psi$	Paramètre de pondération de la transition entre les stades tacon $0^+$ et adulte	Eq. (VI.14) et (VI.15)
$\varphi(g)$	Effet de catégorie d'adulte sur la transition du tacon $0^+$ au stade adulte pour la catégorie $g$	Eqs. . (VI.14) et (VI.15)

$\tau_{\text{YOY}}(t)$	Taux de survie des tacons $0^+$ aux faibles déposes d'œufs (pente de la relation stock-recrutement), pour l'année $t$	Eqs. (VI.5) et (VI.6)
$\sigma_{\alpha}$	Ecart-type de $\alpha_{\text{YOY}}(t)$	Eq. (VI.16)
$\sigma_{n_{\bullet\bullet}}$	Ecart-type de la transformation logarithmique de $\lambda_{n_{\bullet\bullet}}^{(\text{prod})}(t, g)$	Eq. (VI.13)
$\sigma_{\tau}$	Ecart-type de la transformation logarithmique de $\tau_{\text{YOY}}(t)$	Eq. (VI.6)
$\sigma_{ij}^{(\text{YOY})}$	Ecart-type de la transformation logarithmique de la densité de tacons $0^+$ , en équivalent radier/rapide, pour la zone $ij$	Eq. (VI.5)
$\tau_{\text{AL}}^{(\text{prod})}$	Taux de survie de l'alevin (mai-juin) au tacon $0^+$ automnal pour les lâchers de la production $prod$	Eqs. (VI.10) et (VI.11)
$\tau_{\text{VR}}^{(\text{comp})}$	Taux de survie de l'alevin au stade vésicule résorbée (mars-avril) au tacon $0^+$ automnal pour les lâchers de compensation	Eq. (VI.10)
$\nu_{ij}$	Paramètre de corrélation entre la capacité d'accueil de la zone $ij$ et la zone LN	Eq. (VI.7)
$\zeta(prod)$	Effet du type de production sur la transition du stade tacon $0^+$ au stade adulte, pour la production $prod$	Eqs. (VI.14) et (VI.15)

#### Variables latentes

$\lambda_{n_{\bullet\bullet}}^{(\text{prod})}(t, g)$	Paramètre de la distribution de Poisson sur $n_{\bullet\bullet}^{(\text{prod})}(t, g)$	Eqs. (VI.12) et (VI.13)
$n_{\bullet\bullet}^{(\text{prod})}(t, g)$	Effectif total d'adultes de la catégorie $g$ retournant dans la Nivelle l'année $t$ et issus du type de production $prod$	Eq. (VI.12)
$n_1^{(\text{prod})\text{pred}}(t, ij)$	Effectif de tacons $0^+$ issus du type de production $prod$ prédit dans la surface non échantillonnée, ou échantillonnée avec le protocole de CPUE, de la zone $ij$ , pour l'année $t$	Eqs. (VI.8)–(VI.11)

$\mu_{n\bullet\bullet}^{(\text{prod})}(t, g)$	Moyenne de l'effectif total d'adultes de la catégorie $g$ retournant dans la Nivelles l'année $t$ et issus du type de production $prod$	Eqs. (VI.13)–(VI.15)
$YOY^{(\text{prod})}(t)$	Effectif de tacons $0^+$ l'année $t$ et issus du type de production $prod$	Eqs. (VI.8), (VI.14) et (VI.15)

#### Données / Estimateurs ponctuels

$\alpha^{(0)}(t)$	Effet annuel sur la densité de tacons $0^+$ pour l'année $t$	Eqs. (VI.3) et (VI.9)
$\beta^{(0)}(h)$	Effet de l'habitat $h$ sur la densité de tacon $0^+$	Eqs. (VI.2), (VI.9)–(VI.11)
$d_{\text{AL}}(t, ij)$	Densité d'alevin (mai-juin) dans la zone $ij$ , l'année $t$ , relativement à la surface en équivalent radier/rapide	Eqs. (VI.10) et (VI.11)
$d_{\text{VR}}(t, ij)$	Densité d'alevin au stade vésicule résorbée (mars-avril) dans la zone $ij$ , l'année $t$ , relativement à la surface en équivalent radier/rapide	Eq. (VI.10)
$d_{ij}^{(w)}(t)$	Densité d'œufs déposés dans la zone $ij$ , l'année $t$ , relativement à la surface en équivalent radier/rapide	Eqs. (VI.2) et (VI.5)
$d_{ij}^{(\text{YOY})}(t)$	Densité de tacons $0^+$ dans la zone $ij$ , l'année $t$ , relativement à la surface en équivalent radier/rapide	Eqs. (VI.3) et (VI.5)
$\delta_d$	Effet de densité-dépendance sur la survie des lâchers de repeuplement, entre la date de lâcher et les pêches électriques automnales	Eq. (VI.11)
$e_{ij}(t, g)$	Nombre de reproducteurs de la catégorie $g$ , dans la zone $ij$ , l'année $t$	Eq. (VI.1)
$\gamma^{(0)}(t, ij)$	Effet d'interaction (zone X année) sur la densité de tacons $0^+$ pour l'année $t$ et la zone $ij$	Eqs. (VI.3) et (VI.9)
$\xi(ij)$	Effet de la zone $ij$ sur la survie des lâchers de repeuplement entre la date de lâcher et les pêches électriques automnales	Eq. (VI.11)

$\mu_{\mu}^{(0)}$	Moyenne globale de la densité de tacons $0^+$ dans la zone LN et l'habitat radier/rapide	Eqs. (VI.3) et (VI.9)
$n_{\bullet\bullet}(t, g)$	Effectif total d'adultes de la catégorie $g$ retournant dans la Nivelles l'année $t$	
$n_1^{(\text{prod})}(t, l)$	Effectif de tacons $0^+$ dans le site $l$ , l'année $t$ et issus du type de production $prod$	Eq. (VI.8)
$S_{ij}(h)$	Surface de l'habitat $h$ dans la zone $ij$	Eq. (VI.2)
$S_{ij}^{(\text{us})}(h)$	Surface de l'habitat $h$ dans la zone $ij$ non échantillonnée (unsampled) par pêche électrique, ou échantillonnée par le protocole de CPUE.	Eqs. (VI.9)–(VI.11)
$w_{ij}(t)$	Nombre d'œufs déposés dans la zone $ij$ , l'année $t$	Eq. (VI.1)
$W_{ij}(t)$	Nombre d'œufs lâchés à des fins de compensation du retrait de géniteurs femelles, dans la zone $ij$ , l'année $t$	Eqs. (VI.1) et (VI.2)

---

### VI.2.3.2. Site d'étude

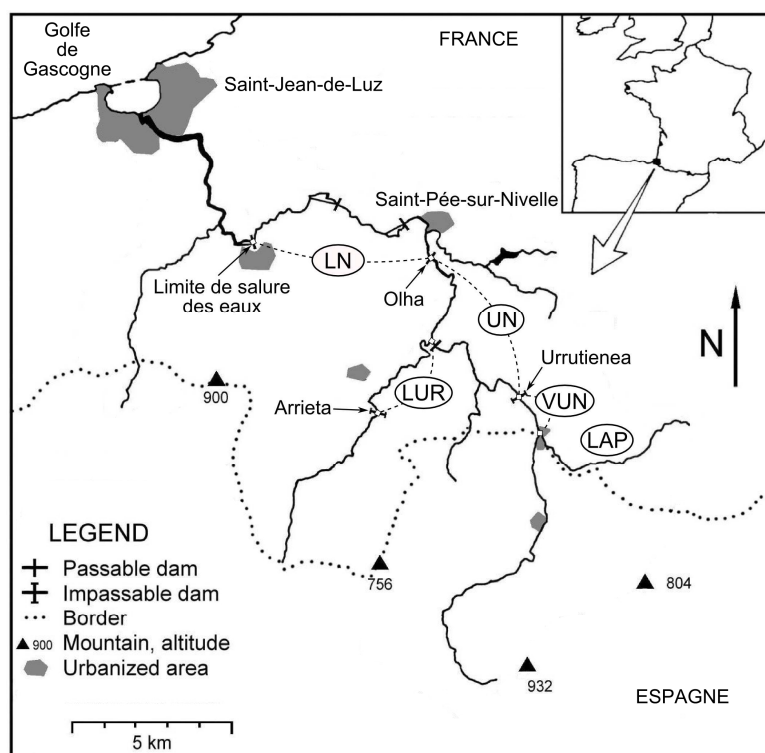
La Nivelles (Fig. VI.1) est un petit fleuve côtier situé à la frontière entre la France et l'Espagne. Elle prend sa source en Espagne et se déverse 39 km en aval dans le Golfe de Gascogne, à Saint-Jean-de-Luz (Pyrénées Atlantiques, France). Elle draine un bassin versant de 238 km<sup>2</sup>, dans un territoire agro-pastoral avec une densité de population moyenne de 40 hab.km<sup>2</sup> en 1995 (Dumas et Haury, 1995). La qualité de l'eau est plutôt bonne mais se dégrade en aval de Saint-Pée-sur-Nivelles (Dumas et Haury, 1995 ; Dumas et Prouzet, 2003).

Plusieurs barrages et dispositifs de suivi ont été construits sur la Nivelles, divisant la rivière en plusieurs zones (Fig. VI.1) :

- (i) la basse Nivelles (LN pour the Lower Nivelles, de la limite de salure des eaux jusqu'au barrage d'Olha) ;
- (ii) la haute Nivelles (UN pour the Upper Nivelles, d'Olha jusqu'au barrage infranchissable d'Urrutienea) ;
- (iii) la très haute Nivelles (VUN pour the Very Upper Nivelles, d'Urrutienea jusqu'à la jonction avec l'affluent "Le Lapitxuri") ;
- (iv) l'affluent "Le Lapitxuri" (LAP) ;
- (v) et l'affluent "Le Lurgorrieta" (LUR, jusqu'au barrage infranchissable d'Arrieta).

Le barrage d'Olha était infranchissable jusqu'en 1992, année durant laquelle une passe à poissons a été construite au niveau de ce barrage. Des lâchers d'alevins d'élevage étaient alors réalisés dans les zones situées en amont. Depuis 1992, les saumons adultes ont accès aux zones LN, UN et LUR. Ces zones comptent 18 km dans le cours principal, jusqu'au barrage d'Urrutienea, et 4.7 km dans l'affluent principal, le Lurgorrieta (Fig. VI.1), jusqu'au barrage d'Arrieta (Dumas et Prouzet, 2003). Jusqu'en 1995, des lâchers de repeuplement avaient encore lieu dans les zones VUN et LAP. Dans ce modèle, la relation stock–recrutement est donc modélisée à l'échelle de la zone, pour les zones {LN, UN, LUR} seulement, et la relation recrutement–stock est modélisée à l'échelle du cours d'eau, i.e. prenant en compte l'ensemble des zones {LN, UN, LUR, VUN, LAP}.

Par la suite, les zones sont indicées par les lettres *ij*. L'indice *i* indique les parties accessibles basse (*i* = 1) et haute (*i* = 2) et la partie inaccessible (*i* = 3) de la rivière. L'indice *j* correspond à la subdivision de l'indice *i*. Ainsi, *ij* correspond à 1• pour la zone LN, 21 pour la zone UN, 22 pour la zone LUR, 2• pour la zone HC, •• pour l'ensemble des zones accessibles {LN, UN, LUR}, 31 pour la zone VUN, 32 pour la zone LAP et 3• pour l'ensemble des zones inaccessibles {VUN, LAP}.



**Figure VI.1.** La Nivelle, située à la frontière entre la France et l'Espagne. LN–Lower Nivelle (Basse Nivelle) ; UN–Upper Nivelle (Haute Nivelle) ; LUR–Lurgorrieta ; VUN–Very Upper Nivelle (Très Haute Nivelle) ; LAP–Lapitxuri.

### VI.2.3.3. La transition du géniteur au tacon $0^+$ : la relation stock–recrutement

Les stades utilisés dans cette relation sont l'œuf, pour le stock, et le tacon  $0^+$ , pour le recrutement. L'utilisation du stade œuf permet de prendre en compte la différence de contribution des femelles selon leur âge de mer, les femelles les plus âgées produisant un nombre d'œufs plus important (e.g. Dumas et Prouzet, 2003). Pour ce faire, il est nécessaire de calculer la quantité d'œufs déposés par les femelles, dont les effectifs sont estimés via le modèle d'observation du chapitre V (Annexe A-I, Table A-I.1).

#### VI.2.3.3.(a). Du nombre de femelles à la densité d'œufs

Le nombre d'œufs  $w_{ij}(t)$  déposés dans la zone  $ij$ , l'année  $t$ , est calculé selon une relation déterministe combinant le nombre de femelles présentes la même année et dans la même zone,  $e_{ij}(t,2) + e_{ij}(t,4)$ , et les taux de fécondité moyens estimés par Dumas et Prouzet (2003) (4 200 pour les femelles 1SW et 8 500 pour les femelles MSW). A ce nombre d'œufs s'ajoute ceux introduits dans la rivière lors des lâchers de compensation ( $W_{ij}(t)$ , pour l'année 1999 et dans les zones LN et UN seulement ; cf. section III.2 et Table III.1).

$$w_{ij}(t) = 4\,200 e_{ij}(t,2) + 8\,500 e_{ij}(t,4) + W_{ij}(t) \quad (\text{VI.1})$$

Les nombres d'œufs obtenus apparaissent dans la Table A-I.2 (Annexe A-I).

La densité d'œufs déposés l'année  $t$  et dans la zone  $ij$ ,  $d_{ij}^{(w)}(t)$  (Annexe A-I, Table A-I.2), est calculée relativement à la surface d'habitat favorable à la production de tacons  $0^+$ , mesurée en  $\text{m}^2$  d'équivalent radier/rapide (voir Baglinière et Champigneulle, 1986, pour plus de détails concernant les préférendums d'habitat des juvéniles de saumon en rivière). Cette surface correspond à la surface totale d'habitat radier/rapide dans la zone  $ij$  ( $S_{ij}(1)$ ) plus la surface totale d'habitat plat ( $S_{ij}(2)$ ) ajustée d'un facteur reflétant l'effet de l'habitat sur la production de tacons  $0^+$ ,  $\beta^{(0)}(2)$ . Pour la Nivelles, cette valeur est de 0.21 (cf. chapitre IV) :

$$d_{ij}^{(w)}(t) = \frac{w_{ij}(t)}{S_{ij}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}(2)} \quad (\text{VI.2})$$

#### VI.2.3.3.(b). De la densité d'œufs à la densité de tacons $0^+$

La densité de tacons  $0^+$  en équivalent radier/rapide produits l'année  $t+1$  et dans la zone  $ij$ ,  $d_{ij}^{(\text{YOY})}(t+1)$ , est déduite du modèle d'observation du chapitre IV. Elle est considérée comme connue sans incertitude et égale à la moyenne de la distribution a posteriori de  $\mu_d^{(0)}(t+1, l)$  (Eq. (IV.15) pour  $z(l) = ij$  et  $h(l) = 1$  ; Annexe A-I, Tables A-II.3 et A-II.4) :

$$d_{ij}^{(\text{YOY})}(t+1) = \mu_{\mu}^{(0)} \alpha^{(0)}(t+1) \gamma^{(0)}(t+1, ij) \quad (\text{VI.3})$$

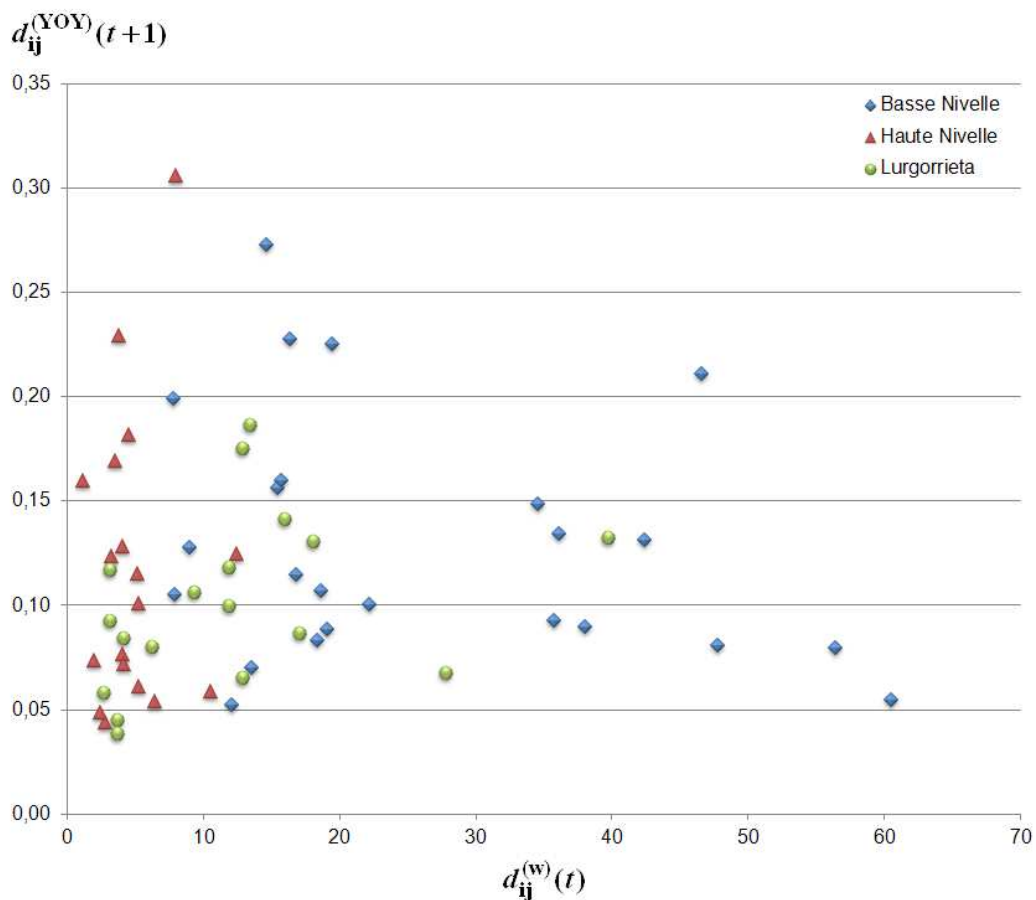
Michielsens et McAllister (2004) comparent les relations de Beverton et Holt et de Ricker pour plusieurs populations de saumon atlantique et concluent que la relation de Beverton et Holt est plus plausible que celle de Ricker. Se fondant sur des arguments plus théoriques au plan écologique, Walters et Martell (2004) recommandent également l'utilisation de la relation de Beverton et Holt. Dans le cas de la population de la Nivelles, une analyse graphique de  $d_{ij}^{(\text{YOY})}(t+1)$  en fonction de  $d_{ij}^{(w)}(t)$  (Fig. VI.2) montre qu'il existe une forte variabilité du recrutement pour un niveau de stock donné. L'analyse graphique ne permet pas de trancher



entre les deux relations. En l'absence d'indication contraire claire, la relation de Beverton et Holt a donc été utilisée. Cette relation est traduite mathématiquement par l'équation suivante :

$$\text{Recrutement} = \frac{\text{Stock}}{\frac{1}{\tau} + \frac{\text{Stock}}{\kappa}}, \quad (\text{VI.4})$$

avec  $\tau$  la pente à l'origine, i.e. la survie pour des valeurs faibles du stock, et  $\kappa$  la capacité d'accueil du milieu.



**Figure VI.2.** Densité de tacons  $0^+$  dans la zone  $ij$ , l'année  $t+1$  ( $d_{ij}^{(\text{YOY})}(t+1)$ ), en fonction de la densité d'œufs déposés dans la zone  $ij$ , pour l'année de remontée  $t$  ( $d_{ij}^{(w)}(t)$ ). Les valeurs ont été calculées avec les estimateurs ponctuels des modèles d'observation (chapitres IV et V).

La moyenne de la densité en équivalent radier/rapide de tacons  $0^+$  produits l'année  $t+1$ , dans la zone  $ij$ , dépend :

(i) d'un taux de survie annuel  $\tau_{\text{YOY}}(t+1)$  aux faibles déposes d'œufs, i.e. la pente à l'origine de la relation ;

(ii) de la capacité d'accueil de la zone  $ij$ ,  $\kappa_{ij}$ , i.e. l'asymptote de la relation ;

(iii) et de la densité d'œufs en équivalent radier/rapide, déposés l'année  $t$  (année de remontée) et dans la zone  $ij$ ,  $d_{ij}^{(w)}(t)$ .

La densité de tacons  $0^+$  en équivalent radier/rapide, produits l'année  $t+1$  et dans la zone  $ij$ ,  $d_{ij}^{(YOY)}(t+1)$ , est supposée suivre une loi Log-Normale d'écart-type  $\sigma_{ij}^{(YOY)}$  (Walters et Martell, 2004) :

$$\log(d_{ij}^{(YOY)}(t+1) | d_{ij}^{(w)}(t), \tau_{YOY}(t+1), \kappa_{ij}, \sigma_{ij}^{(YOY)}) \sim \text{Normale} \left( \log \left( \frac{d_{ij}^{(w)}(t)}{\frac{1}{\tau_{YOY}(t+1)} + \frac{d_{ij}^{(w)}(t)}{\kappa_{ij}}} \right), \sigma_{ij}^{(YOY)} \right) \quad (\text{VI.5})$$

Plusieurs essais de modèle n'ont pas permis de mettre en évidence une valeur différente de la pente à l'origine selon la zone.  $\tau_{YOY}(t)$  est donc supposé constant au travers des zones mais pouvant varier selon l'année en fonction de l'évolution de facteurs environnementaux. Ces variations sont supposées être auto-corrélées, i.e. que le taux de survie aux faibles déposes d'œufs de l'année  $t$  dépend du taux de survie aux faibles déposes d'œufs de l'année  $t-1$ . Un œuf ne pouvant produire au plus qu'un seul tacon  $0^+$ ,  $\tau_{YOY}(t)$  est compris entre 0 et 1.  $\tau_{YOY}(t)$  est donc supposé suivre une loi Log-Normale restreinte au domaine  $[0,1]$  et d'écart-type  $\sigma_{\tau}$  :

$$\log(\tau_{YOY}(t) | \tau_{YOY}(t-1), \sigma_{\tau}) \sim \text{Normale}(\log(\tau_{YOY}(t-1)), \sigma_{\tau}) \quad (\text{VI.6})$$

$\kappa_{ij}$  contrôle les effets densité dépendants : si la dépose d'œufs augmente, alors le recrutement moyen plafonne car la survie de l'œuf au tacon  $0^+$  décroît. Les zones considérées dans le modèle ont des caractéristiques différentes, e.g. une qualité de l'eau qui se dégrade entre l'amont et l'aval (Dumas et Haury, 1995). Les capacités d'accueil sont donc supposées différentes. Un paramètre  $\nu_{ij}$  permet de prendre en compte la différence entre les capacités d'accueil de la zone  $ij$  relativement à la zone LN :

$$\kappa_{ij} = \nu_{ij} \kappa_{1\bullet}, \text{ pour } ij = \{21, 22\} \quad (\text{VI.7})$$

Aucune différence de la variabilité autour de la courbe stock–recrutement entre les zones LN et UN n'a pu être mise en évidence. Les paramètres  $\sigma_{1\bullet}^{(\text{YOY})}$  et  $\sigma_{21}^{(\text{YOY})}$  sont donc supposés égaux.

*VI.2.3.3.(c). Des densités de tacons  $0^+$  issus de la reproduction naturelle à une estimation de l'effectif total de tacons  $0^+$  sur l'ensemble de la rivière*

L'extrapolation (prédiction) des effectifs sur l'ensemble de la zone d'étude, i.e. les zones {LN, UN, LUR, VUN, LAP}, a été réalisée à partir du modèle d'estimation d'abondance des tacons  $0^+$  (chapitre IV). Ce dernier permet d'estimer la densité moyenne de tacons  $0^+$  par type de production par année et par zone. Afin d'estimer les effectifs correspondant selon le type de production, une simplification de la méthode proposée par Rivot et al. (2008) est employée. L'effectif de tacons  $0^+$  de l'année  $t$  et issu du type de production  $prod$ ,  $YOY^{(prod)}(t)$ , est la somme sur l'ensemble des zones des effectifs  $n_1^{(prod)}(t, l)$  estimés l'année  $t$  dans les sites  $l$  échantillonnés par le protocole d'enlèvements successifs (DCP1 dans le chapitre IV) et de l'effectif prédit  $n_1^{(prod),pred}(t, ij)$  dans la surface non échantillonnée ou dans les sites échantillonnés par le protocole de CPUE (DCP2 dans le chapitre IV) :

$$YOY^{(prod)}(t) = \sum_{ij} \left( \left( \sum_{l \in ij} n_1^{(prod)}(t, l) \right) + n_1^{(prod),pred}(t, ij) \right) \quad (\text{VI.8})$$

A cet effectif s'ajoute, seulement pour la zone VUN et l'année 1993, l'effectif de tacons  $0^+$  lâchers en Novembre (cf. section III.2). Cette approche permet de prendre en compte l'information que l'on a sur les sites échantillonnés par enlèvements successifs et qui permet d'estimer les effectifs présents. Le protocole de CPUE ne permettant pas d'estimer directement les effectifs dans les unités échantillonnées, ces dernières sont considérées comme non échantillonnées pour le calcul de l'effectif total de tacons  $0^+$ . Leur surface est donc ajoutée à la surface des sites non échantillonnés.

L'effectif prédit dans la zone  $ij$ , l'année  $t$ ,  $n_1^{(prod),pred}(t, ij)$ , est estimé à partir :

(i) des estimateurs ponctuels, i.e. les moyennes a posteriori, des paramètres régissant la densité moyenne ;

(ii) et des surfaces non échantillonnées ou échantillonnées par le protocole de CPUE par type d'habitat  $h$  (radier/rapide ou plat) et dans la zone  $ij$ ,  $S_{ij}^{(\text{rep})}(h)$ . Ainsi, les effectifs prédits pour les 3 types de production, dans la zone  $ij$ , l'année  $t$ , suivent des lois de Poisson telles que :

$$n_1^{(\text{nat}),\text{rep}}(t, ij) \left| \mu_\mu^{(0)}, \alpha^{(0)}(t), \gamma^{(0)}(t, ij), \beta^{(0)}(h), S_{ij}^{(\text{rep})}(h) \right. \\ \sim \text{Poisson} \left( \mu_\mu^{(0)} \alpha^{(0)}(t) \gamma^{(0)}(t, ij) \left( S_{ij}^{(\text{rep})}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}^{(\text{rep})}(2) \right) \right) \quad (\text{VI.9})$$

$$n_1^{(\text{comp}),\text{rep}}(t, ij) \left| \tau_{\text{VR}}^{(\text{comp})}, d_{\text{VR}}(t, ij), \tau_{\text{AL}}^{(\text{comp})}, d_{\text{AL}}(t, ij), \beta^{(0)}(h), S_{ij}^{(\text{rep})}(h) \right. \\ \sim \text{Poisson} \left( \left( \tau_{\text{VR}}^{(\text{comp})} d_{\text{VR}}(t, ij) + \tau_{\text{AL}}^{(\text{comp})} d_{\text{AL}}(t, ij) \right) \left( S_{ij}^{(\text{rep})}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}^{(\text{rep})}(2) \right) \right) \quad (\text{VI.10})$$

$$n_1^{(\text{el}),\text{rep}}(t, ij) \left| \tau_{\text{AL}}^{(\text{el})}, d_{\text{AL}}(t, ij), \delta_d, \xi(ij), \beta^{(0)}(h), S_{ij}^{(\text{rep})}(h) \right. \\ \sim \text{Poisson} \left( \tau_{\text{AL}}^{(\text{el})} d_{\text{AL}}(t, ij) (\delta_d)^{d_{\text{AL}}(t, ij)} \xi(ij) \left( S_{ij}^{(\text{rep})}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}^{(\text{rep})}(2) \right) \right) \quad (\text{VI.11})$$

#### VI.2.3.4. La relation recrutement–stock : du tacon $0^+$ au géniteur de retour dans la Nivelles

Le nombre d'adultes remontant dans la Nivelles l'année  $t$ , pour la catégorie de poisson  $g$ ,  $n_{\bullet\bullet}(t, g)$ , est estimé par le modèle d'observation du chapitre V. Les estimateurs ponctuels utilisés dans le modèle de renouvellement de la population sont résumés dans la Table A-I.5 (Annexe A-I).  $n_{\bullet\bullet}(t, g)$  correspond à la somme d'un effectif sauvage,  $n_{\bullet\bullet}^{(\text{sauv})}(t, g)$ , issu de la reproduction naturelle et des lâchers de compensation, et d'un effectif de repeuplement,  $n_{\bullet\bullet}^{(\text{el})}(t, g)$ . L'effectif d'adultes remontant dans la Nivelles est connu globalement mais la contribution de chaque type de production est incertaine faute de données permettant d'identifier les adultes selon leur origine au stade juvénile. Pour chaque type de production (sauvage et repeuplement), l'effectif d'adultes remontant l'année  $t$ , pour la catégorie  $g$ , est supposé suivre une loi de Poisson de paramètre  $\lambda_{n_{\bullet\bullet}}^{(\text{prod})}(t, g)$  :

$$n_{\bullet\bullet}^{(\text{prod})}(t, g) \left| \lambda_{n_{\bullet\bullet}}^{(\text{prod})}(t, g) \sim \text{Poisson} \left( \lambda_{n_{\bullet\bullet}}^{(\text{prod})}(t, g) \right) \quad (\text{VI.12})$$

Pour chaque type de production et pour chaque catégorie  $g$ , l'effectif d'adultes remontant dans la Nivelles l'année  $t$  dépend des effectifs de tacons  $0^+$  dont ils sont issus. Ces derniers correspondent à une somme pondérée de 2 cohortes (années de naissance), i.e. les cohortes  $t-2$  et  $t-3$  pour les 1SW et les cohortes  $t-3$  et  $t-4$  pour les MSW. Le paramètre  $\lambda_{n_{\bullet\bullet}}^{(\text{prod})}(t, g)$  est donc

modélisé pour rendre compte de ce chevauchement de cohortes et représenter l'influence de différents facteurs venant affecter la survie du tacon  $0^+$  à l'adulte. Des phénomènes de densité dépendance sur les jeunes stades peuvent entraîner une croissance plus faible des juvéniles en eau douce (Einum et al., 2006). Une petite taille des jeunes peut en retour diminuer la survie en mer des salmonidés (Vehanen et al., 1993 ; Jokikokko et al., 2006 ; Kallio-Nyberg et al., 2009, et références incluses). Un paramètre  $\delta_{YOY}$  a été introduit pour refléter l'effet du nombre de tacons  $0^+$  sur la survie entre les stades tacon  $0^+$  et adulte. Indépendamment de leur nombre, les juvéniles partagent un environnement commun, au moins durant une partie de la transition entre le stade tacon  $0^+$  et l'adulte de retour de la mer. Le taux de survie en mer peut ainsi varier d'une année à l'autre (e.g. Hvidsten et al., 2009) sous l'effet de facteurs environnementaux qui affecteraient conjointement tous les types de production et toutes les catégories d'adultes. Un effet aléatoire annuel  $\alpha_{YOY}(t)$  a été introduit pour représenter ces variations. Un effet fixe dépendant de la catégorie (sexe X âge de mer) d'adulte,  $\varphi(g)$ , permet de rendre compte des variations de survie en mer et de la composition des retours d'adultes selon les différents âges de mer et le sexe. Enfin, un effet fixe du type de production,  $\zeta(prod)$ , a été introduit pour refléter un écart systématique de taux de survie entre les poissons sauvages et les poissons d'élevage. Un bruit aléatoire est également introduit par le biais d'une loi Log-Normale d'écart-type  $\sigma_{n..}$ , pour tenir de source de variations autres que celles prises en compte ci-dessus :

$$\log(\lambda_{n..}^{(prod)}(t, g)) \mu_{n..}^{(prod)}(t, g), \sigma_{n..}^{(prod)} \sim \text{Normale} \left( \log(\mu_{n..}^{(prod)}(t, g)), \sigma_{n..} \right), \text{ avec :} \quad (\text{VI.13})$$

$$\begin{aligned} \log(\mu_{n..}^{(prod)}(t, g)) = & \\ & \log\left(\left(\psi YOY^{(prod)}(t-2)\right)^{\delta_{YOY}} + \left((1-\psi) YOY^{(prod)}(t-3)\right)^{\delta_{YOY}}\right) \\ & + \alpha_{YOY}(t) + \varphi(g) + \zeta(prod) \end{aligned} \quad , \text{ pour les 1SW} \quad (\text{VI.14})$$

$$\begin{aligned} \log(\mu_{n..}^{(prod)}(t, g)) = & \\ & \log\left(\left(\psi YOY^{(prod)}(t-3)\right)^{\delta_{YOY}} + \left((1-\psi) YOY^{(prod)}(t-4)\right)^{\delta_{YOY}}\right) \\ & + \alpha_{YOY}(t-1) + \varphi(g) + \zeta(prod) \end{aligned} \quad , \text{ pour les MSW} \quad (\text{VI.15})$$

$\psi$  est le facteur de pondération de la somme des cohortes de tacons  $0^+$  dont sont issus les adultes. Des contraintes sont introduites sur les différents effets dans le but d'assurer leur identifiabilité. Les effets fixes  $\varphi(1)$  (Male 1SW) et  $\zeta(sauv)$  sont supposés égaux à 0 et l'effet aléatoire annuel  $\alpha_{YOY}(t)$  est supposé suivre une loi Normale d'écart-type  $\sigma_a$  et de moyenne nulle :

$$\alpha_{YOY}(t) | \sigma_u \sim \text{Normale}(0, \sigma_u) \quad (\text{VI.16})$$

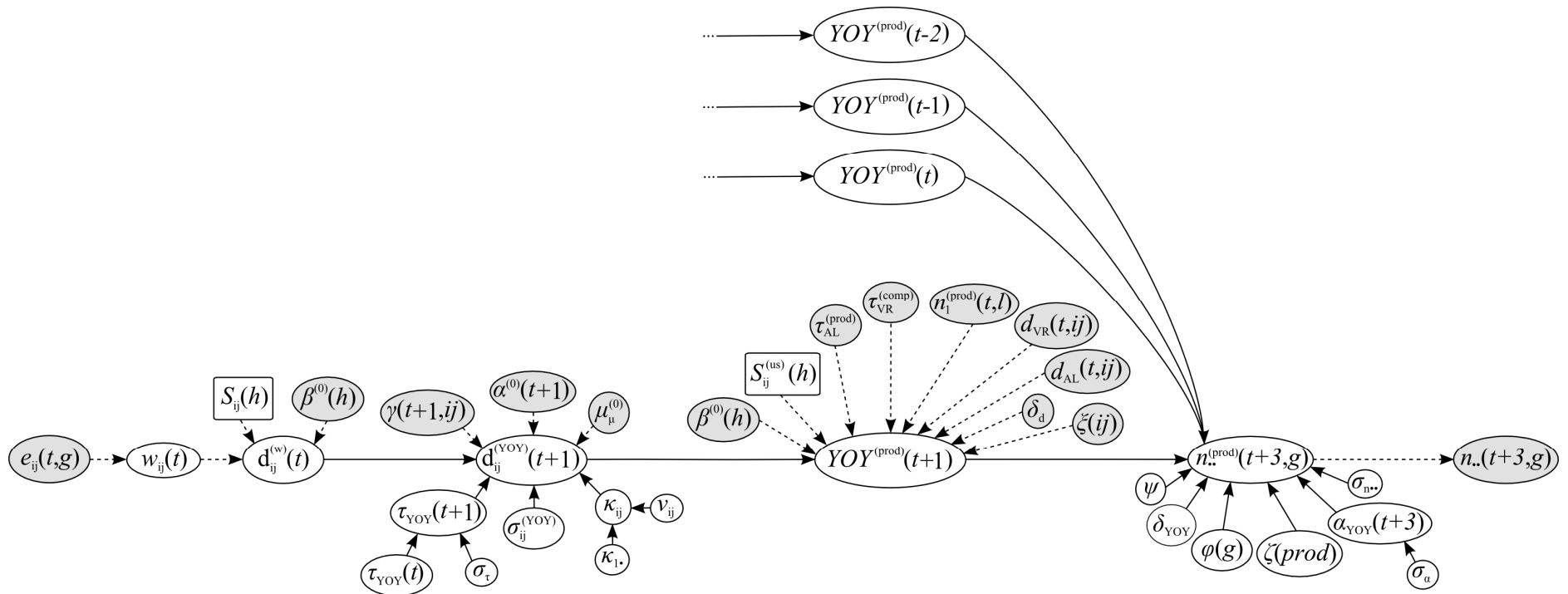
#### VI.2.4. Initialisation du cycle, DAG, priors et inférences Bayésiennes

Le modèle de renouvellement de la population de saumon de la Nivelles qui vient d'être décrit peut être résumé par un Graphe Acyclique Orienté (DAG pour Directed Acyclic Graph ; Fig. VI.3).

Le modèle du chapitre IV permet d'estimer l'abondance des tacons  $0^+$  de 1985 à 2008. Le modèle du chapitre V permet d'estimer l'abondance des géniteurs de 1984 à 2007. Les adultes de l'année  $t$  proviennent des cohortes  $t-2$ ,  $t-3$  et  $t-4$ . Ainsi, les abondances de l'ensemble des tacons  $0^+$  produisant les retours de 1984 à 1986, i.e. les cohortes de 1980 à 1984, sont estimées grâce aux équations (IV.16) et (VI.9). L'équation (IV.16) permet d'estimer l'effet annuel  $\alpha^{(0)}(t)$  pour  $t = 1980$  à 1984 (avec  $\eta_u^{(0)} = 4.46$ , sa moyenne a posteriori) et l'équation (VI.9) permet d'estimer l'effectif non échantillonné, qui est ici égal à l'effectif total, de tacons  $0^+$  dans la zone LN, seule zone accessible de 1980 à 1984.

Les inférences statistiques sur les grandeurs inconnues du modèle étant conduites dans un cadre Bayésien, des priors doivent être attribués aux paramètres. Des priors faiblement informatifs (Gelman, 2006, 2009) sont utilisés afin que les inférences a posteriori reflètent principalement l'information apportée par les estimateurs ponctuels d'abondance des tacons  $0^+$  et des adultes (Table VI.2).

Les inférences Bayésiennes ont été réalisées par échantillonnage MCMC (Monte Carlo Markov Chain ; Gelman et al., 2004) tel que mis en œuvre par OpenBUGS<sup>®</sup> (V3.1.0 rev 482 ; Thomas et al., 2006 ; Lunn et al., 2009). Ce logiciel effectue un échantillonnage dans la distribution a posteriori jointe de toutes les grandeurs du modèle, i.e. la distribution des grandeurs inconnues conditionnées par les données observées (ici les estimateurs ponctuels déduits des modèles d'observation). Les résultats présentés par la suite sont issus d'un échantillon de 10 000 valeurs ( $1.5 \times 10^6$  itérations MCMC mais en ne retenant que 1 valeur toutes les 150 valeurs), obtenu à partir d'une seule chaîne et après une période initiale de "burn-in" de  $1.5 \times 10^6$  itérations (la première moitié des simulations, comme recommandé par Gelman et Shirley, 2010).



**Figure VI.3.** Graphe Acyclique Orienté (DAG pour Directed Acyclic Graph) pour le modèle de cycle de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelles. Le lecteur peut se référer à la Table VI.1 pour les détails concernant les notations. Les nœuds représentent les quantités (des rectangles pour les covariables connues et des ovales pour les variables aléatoires) et les flèches indiquent les relations conditionnelles entre les nœuds (des lignes pleines pour les relations probabilistes et des lignes pointillées pour les relations déterministes). Les nœuds de couleur grise correspondent aux estimateurs ponctuels issus des modèles d'observation (chapitres IV et V).

**Table VI.2.** Distribution de probabilité pour les paramètres du modèle de cycle pour la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle (France).

Paramètre	Prior
$\delta_{\text{YOY}}$	Normale(0, $\sqrt{1000}$ )
$\kappa_{i\bullet}$	Gamma(1,0.01)
$\log(\tau_{\text{YOY}}(1985))$	Normale(-0.7, $\sqrt{1000}$ ), restreinte aux valeurs négatives
$\nu_{ij}$ , pour $ij = \{21, 22\}$	Gamma(1,0.01)
$\varphi(g)$ , pour $g = 2$ à 4	Normale(0, $\sqrt{1000}$ )
$\psi$	Uniforme(0,1)
$\sigma_{\alpha}$	Uniforme(0,10)
$\sigma_{ij}^{(\text{YOY})}$ , pour $ij = \{21, 22\}$	Uniforme(0.01,10)
$\sigma_{n\bullet\bullet}$	Uniforme(0.001,10)
$\sigma_{\tau}$	Uniforme(0.01,10)
$\xi(el)$	Normale(0, $\sqrt{1000}$ )

**Note:** Les distributions Gamma sont écrites avec leurs paramètres de moyenne,  $\mu$ , et d'échelle inverse,  $\eta$ , (Gamma( $\mu, \eta$ )). Les distributions Normales sont écrites avec leurs paramètres de moyenne,  $\mu$ , et d'écart-type,  $\sigma$ , (Normale( $\mu, \sigma$ )).

### VI.3. Résultats

La comparaison des écart-types a priori et a posteriori montre une très bonne mise à jour des distributions de probabilité (Table VI.3). Le seul paramètre dont la mise à jour est faible est  $\psi$ , qui règle la pondération moyenne entre cohorte contribuant à une même année de retours d'adultes.



**Table VI.3.** Résumé des statistiques des distributions marginales a posteriori des paramètres du modèle de cycle pour la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) de la Nivelle (France).

Paramètre	Moyenne	SD	5 %	50 %	95 %	SD a priori
$\delta_{\text{YOY}}$	0.44	0.02	0.40	0.44	0.48	31.62
$\kappa_{\bullet}$	0.14	0.01	0.12	0.14	0.17	100
$\log(\tau_{\text{YOY}}(1985))$	-3.13	1.29	-4.96	-3.31	-0.75	31.62
$\nu_{21}$	1.86	2.18	1.17	1.66	2.80	100
$\nu_{22}$	1.03	0.13	0.83	1.02	1.25	100
$\varphi(2)$	0.13	0.14	-0.11	0.13	0.37	31.62
$\varphi(3)$	-2.37	0.16	-2.64	-2.37	-2.10	31.62
$\varphi(4)$	-0.98	0.15	-1.23	-0.98	-0.73	31.62
$\psi$	0.41	0.19	0.12	0.40	0.74	0.29
$\sigma_{\alpha}$	0.65	0.13	0.47	0.64	0.88	2.89
$\sigma_{21}^{(\text{YOY})}$	0.37	0.05	0.29	0.37	0.46	2.88
$\sigma_{22}^{(\text{YOY})}$	0.20	0.05	0.13	0.20	0.31	2.88
$\sigma_{n..}$	0.57	0.06	0.49	0.57	0.67	2.89
$\sigma_{\tau}$	1.09	0.28	0.70	1.06	1.60	2.88
$\xi(\text{el})$	-0.07	0.14	-0.29	-0.07	0.16	31.62

**Note :** SD : Ecart-type (Standard Deviation); X % : X<sup>ème</sup> percentile. L'écart-type de la distribution a priori est aussi indiqué pour évaluer la mise à jour de la distribution de probabilité. Le lecteur peut se référer à la Table VI.1 pour le détail concernant les notations des grandeurs.

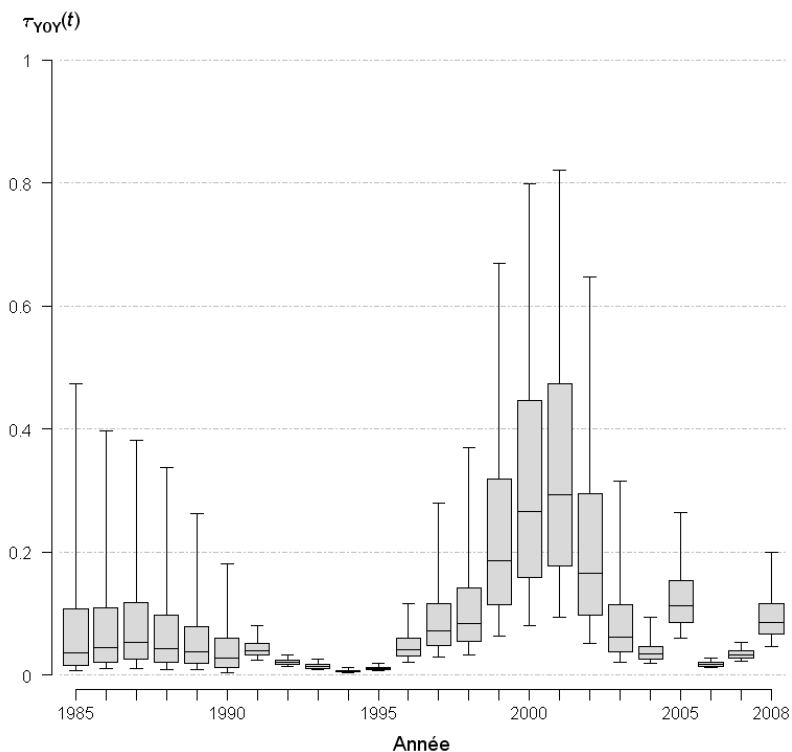
### VI.3.1. La relation stock-recrutement

Le paramètre  $\kappa_{\bullet}$  est très bien mis à jour et son estimation est très précise (écart-type = 0.01). La densité moyenne maximale de tacons 0<sup>+</sup> acceptable par la zone LN est de 0.14 tacon 0<sup>+</sup>.m<sup>-2</sup>. Le paramètre  $\nu_{22}$  est un peu moins bien estimé mais reste assez précis. Sa valeur moyenne est proche de 1 et son BCI à 90 % contient cette valeur. En moyenne, la capacité d'accueil de la zone LUR n'est pas (ou très peu) différente de celle de la zone LN. Le paramètre  $\nu_{21}$  est plus mal estimé, malgré une bonne mise à jour de sa distribution. La valeur 1 n'est pas comprise dans son BCI à 90 %, la capacité d'accueil de la zone UN est donc plus importante que celle de la zone LN, près de 2 fois plus élevée en moyenne. Les valeurs des

paramètres  $\sigma_{21}^{(YOY)}$  et  $\sigma_{22}^{(YOY)}$  révèlent une forte variabilité autour de la relation stock-recrutement (Fig. VI.2).

Le taux de survie annuel aux faibles déposes d'œufs est très variable (Fig. VI.4), avec des valeurs moyennes comprises entre  $\approx 0$  et 0.3. Selon l'année, ce taux est faible, i.e. pour les cohortes (dépose d'œufs de l'année  $t-1$ ) {1985 à 1996, 2004, 2006 à 2007}, ou fort, i.e. pour les cohortes {1997 à 2003, 2005, 2008}.

**Figure VI.4.** Résumé des distributions a posteriori du taux de survie annuel aux faibles déposes d'œufs ( $\tau_{YOY}(t)$ ), i.e. de la pente à l'origine de la relation de Beverton et Holt. Les Box plots indiquent les percentiles 5, 25, 50, 75 et 95 des distributions a posteriori. Les années indiquent la cohorte (dépose d'œufs de l'année  $t-1$ ).

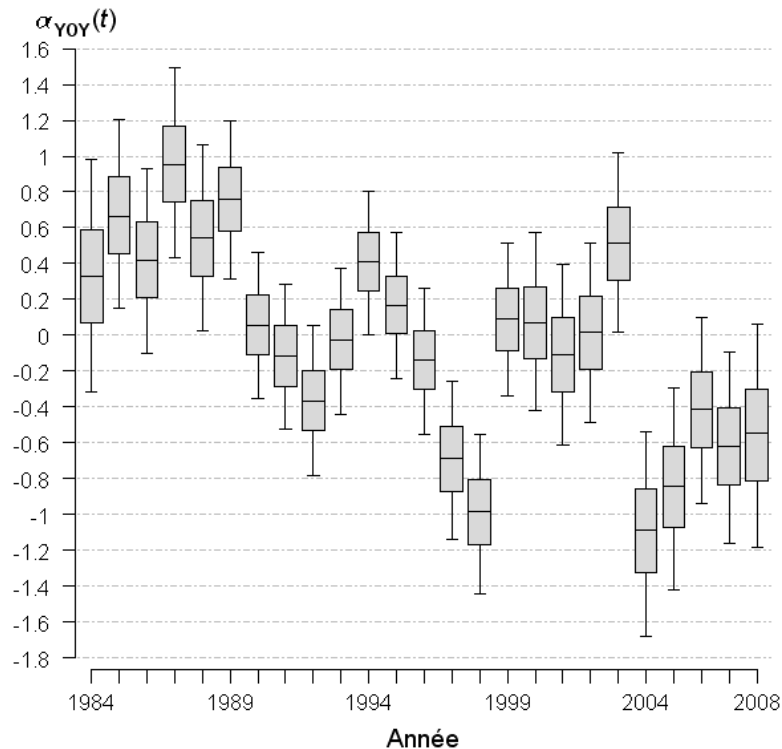


### VI.3.2. La relation recrutement-stock

L'effectif de tacons  $0^+$  a un fort effet négatif sur le taux de survie entre le stade tacon  $0^+$  et le stade adulte ( $\delta_{YOY}$  très inférieur à 1). Il y a peu (ou pas du tout) de différence entre les retours de mâles et de femelles 1SW (la valeur 0 est comprise dans le BCI à 90 % du paramètre  $\varphi(2)$ ), avec cependant un léger déséquilibre en faveur des femelles. Les retours de MSW sont beaucoup moins important que ceux de 1SW (valeur négative des paramètres  $\varphi(3)$  et  $\varphi(4)$ ) et, chez les MSW le sex-ratio est fortement biaisé en faveur des femelles ( $\varphi(3)$  est très inférieur à  $\varphi(4)$ ). Globalement, la survie du tacon  $0^+$  à l'adulte a diminué au cours de la

période étudiée (Fig. VI.5). Enfin, la valeur 0 est comprise dans le BCI à 90 % du paramètre  $\xi(el)$  et sa moyenne a posteriori est très proche de 0. Aucun effet notable de la provenance sauvage vs élevage des tacons  $0^+$  sur leur survie ultérieure n'est mis en évidence.

**Figure VI.5.** Résumé des distributions a posteriori de l'effet annuel sur la survie entre les stades tacon  $0^+$  et adulte. Les Box plots indiquent les percentiles 5, 25, 50, 75 et 95 des distributions a posteriori. Les années indiquent l'année de remontée des adultes.



#### VI.4. Discussion

Les résultats qui viennent d'être présentés montrent bien la complexité de la dynamique de renouvellement d'une population de saumon, même sur un système de petite taille tel que la Nivelle. Elle est sous l'influence de fluctuations des survies, certainement d'origine environnementale, asynchrones entre les milieux eau douce (Fig. VI.4) et marin (Fig. VI.5), auxquelles se surimpose un fort bruit aléatoire. Au sein du milieu eau douce, les variations spatiales de capacité d'accueil pour la production de juvéniles couplées avec la variabilité de la distribution spatiale des géniteurs contribuent également aux variations d'effectifs de la population.

#### VI.4.1. La relation stock-recrutement

Les capacités d'accueil (Table VI.3) sont estimées avec des précisions et des niveaux moyens variables selon la zone considérée. Ces variations sont liées aux gammes de dépose d'œufs observées dans les 3 zones LN, UN et LUR (Fig. VI.2). La zone LN présente des déposes d'œufs allant jusqu'à 60 œufs.m<sup>-2</sup> d'équivalent radier/rapide. Ces très fortes déposes d'œufs permettent de maximiser la production de juvéniles sur cette zone. On dispose ainsi d'observations de production correspondant à la capacité d'accueil, grâce auxquelles on peut estimer cette dernière ( $\kappa_*$ ) avec précision (écart-type = 0.01). En ce qui concerne la zone LUR, seulement 2 points dépassent la valeur de 25 œufs.m<sup>-2</sup> et la dépose d'œufs observée la plus importante est de 40 œufs.m<sup>-2</sup> d'équivalent radier/rapide. Ceci rend plus difficile l'estimation de la capacité d'accueil. Les 2 plus grandes valeurs de dépose d'œufs sont associées à des densités de tacons 0<sup>+</sup> correspondant à des valeurs moyennes ou basses observées sur la zone LN. Aucune différence entre les capacités d'accueil des zones LN et LUR ne peut donc être mise en évidence. Pour la zone UN, la dépose d'œufs maximale observée est de 13 œufs.m<sup>-2</sup> d'équivalent radier/rapide, ce qui est bien inférieur à celles des zones LN et LUR. La densité de tacons 0<sup>+</sup> est en outre très variable sur la zone UN (Fig. VI.2), mais elle atteint des niveaux maximum supérieurs à ceux observés sur les deux autres zones. Il est par conséquent à la fois très difficile d'estimer avec précision la capacité d'accueil de la zone UN (écart type de  $\nu_{21} = 2.18$ ), mais il semble bien qu'elle soit supérieure à celle des zones LN et LUR. Ce résultat corrobore l'évaluation de la qualité de l'environnement plus favorable à la production de juvéniles de salmonidés sur la zone UN par rapport aux deux autres zones (i.e. meilleure qualité de l'eau, diversité spécifique réduite, etc. ; Dumas et Haury, 1995).

La précision des estimations des taux de survie annuels aux faibles déposes d'œufs,  $\tau_{\text{YOY}}(t)$ , est directement corrélée avec son niveau moyen (Fig. VI.4). Cet effet est certainement directement induit par la structure Log-Normale du modèle servant à représenter son évolution temporelle (Eq. (VI.6)).

#### VI.4.2. La relation recrutement-stock

La mise à jour du paramètre  $\psi$  est faible, ce qui reflète le manque d'information que l'on a sur l'âge de rivière des adultes. L'intégration de cette caractéristique permettrait une meilleure estimation de ce paramètre.

Un effet négatif important de l'effectif de tacons 0<sup>+</sup> en automne sur le taux de survie entre les stades tacon 0<sup>+</sup> et adulte est mis en évidence. Cet effet valide a posteriori ce qui le sous-tendait (cf. section VI.2.3.4) : un nombre important de jeunes entraînerait une compétition accrue pour les ressources en rivière et une diminution de la croissance, entraînant elle-même une diminution de la survie en mer compte tenu du lien positif entre taille des smolts et taux de survie en mer (Vehanen et al., 1993 ; Jokikokko et al., 2006 ; Kallio-Nyberg et al., 2009).

Friedland et al. (1993) ont également suggéré qu'il pouvait exister un effet densité-dépendant sur la survie en mer, qui apparaîtrait en hiver pour les populations Nord-Américaines et au printemps pour les populations Européennes.

Le taux de survie entre les stades tacon  $0^+$  et adulte diminue fortement au cours de la période d'étude. Une diminution de la survie des adultes en mer a également été montrée chez d'autres populations de saumon atlantique (Friedland et al., 1993 ; Kallio-Nyberg et al., 2009). Plusieurs études montrent une corrélation positive entre la température de l'eau à différents moments lors de la première année de vie en mer et le taux de retour des adultes de saumon atlantique (Friedland et al., 2000 ; Kallio-Nyberg et al., 2004 ; Hvidsten et al., 2009). La température des océans à l'échelle mondiale augmente depuis le siècle dernier (GIEC, 2007) et Koutsikopoulos et al. (1998) mettent en évidence un réchauffement de l'eau de mer en surface entre 1972 et 1993 dans le Golfe de Gascogne, particulièrement prononcé à la frontière Franco-Espagnole. Les études de Friedland et al. (2000), Kallio-Nyberg et al. (2004) et Hvidsten et al. (2009), qui portent sur des populations Norvégienne, Finlandaise et Ecossaise, suggèrent qu'un réchauffement océanique serait favorable à la survie en mer. Contrairement à ces populations, celle de la Nivelle se situe en limite sud de l'aire de répartition du saumon atlantique. Dans ce cas, le réchauffement pourrait alors avoir un impact négatif sur la survie des adultes en mer. Face au réchauffement des eaux, certaines espèces migrent vers le Nord (Philippart et al., 2011). Hemery et al. (2008) ont montré une modification des communautés (cétacés, oiseaux marins et poissons) dans le Golfe de Gascogne avec un remplacement d'espèces d'eaux froides par des espèces d'eaux chaudes). Le saumon, qui est une espèce appréciant les eaux froides à tempérées, pourrait modifier ses routes de migration à la recherche d'eaux plus fraîches situées plus au Nord, entraînant ainsi une diminution du taux de survie dans les rivières du Sud de son aire de répartition. De nombreux autres facteurs agissent sur le taux de retour du saumon atlantique (Hansen et Quinn, 1998 ; Jonsson et Jonsson, 2004), e.g. les parasites ou la prédation, et pourraient également être à l'origine de la diminution observée dans le cas de la population de la Nivelle. Une dégradation de la qualité de l'eau de la Nivelle au cours du temps avec une augmentation de la concentration de certains xénobiotiques ayant un effet sur la smoltification (Rosseland et al., 1992 ; Kroglund et al., 2007, 2008) pourrait également induire une diminution de la survie entre le tacon  $0^+$  et l'adulte. Faute de données, il n'est pas possible d'établir un lien entre l'exploitation côtière et estuarienne de cette population et la survie en mer des adultes. Le taux d'exploitation du saumon atlantique dans l'Atlantique nord-est a diminué depuis le milieu des années 80 (ICES, 2010). D'après les données disponibles, l'exploitation n'explique pas la diminution observée du taux de survie entre les stades tacon  $0^+$  et adulte.

Aucune différence significative dans les taux de survie des tacons  $0^+$  sauvage et d'élevage n'est mise en évidence. Dans le cas de la Nivelle, il est impossible de distinguer les adultes provenant de la reproduction naturelle de ceux issus des lâchers de repeuplement, ce qui rend difficile la mise en évidence d'un effet de l'origine des tacons  $0^+$ . Plusieurs études montrent une survie plus faible en mer des individus issus de lâchers de repeuplement au stade smolt (Jonsson et al., 2003 ; Kallio-Nyberg et al., 2004 ; Jokikokko et al., 2006) mais Jokikokko et al. (2006) montrent une survie en mer identique des individus issus d'élevage lâchés au stade

tacon et des individus sauvages. Ces études laissent penser que plus le stade utilisé pour les lâchers est jeune, plus la survie en mer va se rapprocher de celle des individus sauvages. Dans le cas de la Nivelle, la survie en mer des individus lâchés au stade alevin (mai-juin) serait (quasi) identique à la survie des individus sauvages.

## **VI.5. Références**

- Achord, S., Levin, P.S., Zabel, R.W. 2003. Density-dependent mortality in Pacific salmon: the ghost of impacts past? *Ecol. Lett.* 6(4): 335-342.
- Baglinière, J.L., Champigneulle, A. 1986. Population estimates of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, as indices of smolt production in the R. Scorff, Brittany. *J. Fish Biol.* 29: 467-482.
- Beverton, R.J.H. 1995. Spatial limitation of population size; the concentration hypothesis. *Netherlands J. Sea Res.* 34(1-3): 1-6.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Int. J. Palliat. Nurs.* Chapman and Hall, London, UK, 533 pp.
- Brännström, Å., Sumpter, D.J.T. 2005. The role of competition and clustering in population dynamics. *Proc. R. Soc. B* 272: 2065-2072.
- Dumas, J. 1984 à 2005. La population de saumons adultes de la Nivelle de 1983 à 2004. Centre de Recherche en Hydrobiologie, INRA, St Pée sur Nivelle.
- Dumas, J., Haury, J. 1995. Une rivière du Piémont Pyrénéen: la Nivelle (Pays Basques). *Acta Biol. Mont.* XI: 113-146.
- Dumas, J., Lange, F. 2006 à 2008. Les populations de saumons, truites de mer et grandes aloses de la nivelle de 2005 à 2007. Centre de Recherche en Hydrobiologie, INRA, St Pée sur Nivelle.
- Dumas, J., Prouzet, P. 2003. Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 356-370.
- Einum, S., Sundt-Hansen, L., Nislow, K.H. 2006. The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos* 113(3): 489-496.
- Elliott, J.M. 2001. The relative role of density in the stock-recruitment relationship of salmonids. In: Prévost, E., Chaput, G. (Eds.), *Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon.* INRA, Paris, France, pp. 25-66.

- Friedland, K.D., Hansen, L.P., Dunkley, D.A, MacLean, J.C. 2000. Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. ICES J. Mar. Sci. 57(2): 419-429.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G., Kocik, J.F. 1993. Marine survival of North American and European Atlantic salmon: effects of growth and environment. ICES J. Mar. Sci. 50(4): 481-492.
- Gelman, A. 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models(Comment on Article by Browne and Draper). Bayesian Anal. 1(3): 515-534.
- Gelman, A. 2009. Bayes, Jeffreys, prior distributions and the philosophy of statistics. Stat. Sci. 24(2): 141-172.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B. 2004. Bayesian data analysis. Second Edition. Chapman & Hall/CRC, New York, USA, 668 pp.
- Gelman, A., Shirley, K. 2011. Inference from simulations and monitoring convergence. In: Brooks, S., Gelman, A., Galin, L.J., Meng, X.-L. (Eds), Handbook of Markov Chain Monte Carlo, Chapman and Hall/CRC Press, 619 pp.
- GIEC. 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. [Équipe de rédaction principale, Pachauri, R.K. et Reisinger, A.]. GIEC, Genève, Suisse, 103 pp.
- Hansen, L.P., Quinn, T.P. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55(S1): 104-118.
- Hemery, G., D'Amico, F., Castege, I., Dupont, B., D'Elbee, J., Lalanne, Y., Mouches, C. 2008. Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: The case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). Glob. Chang. Biol. 14: 27-38.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Rikardsen, A.H., Finstad, B., Aure, J., Stefansson, S., Fiske, P., Johnsen, B.O. 2009. Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. J. Fish Biol. 74(7): 1532-1548.
- ICES. 2010. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon ( WGNAS ). ICES CM 2010/ACOM:09. Retrieved from : [http://www.ices.dk/reports/ACOM/2010/WGNAS/WGNAS\\_2010.pdf](http://www.ices.dk/reports/ACOM/2010/WGNAS/WGNAS_2010.pdf).
- Jokikokko, E., Kallio-Nyberg, I., Saloniemi, I., Jutila, E. 2006. The survival of semi-wild, wild and hatchery-reared Atlantic salmon smolts of the Simojoki River in the Baltic Sea. J. Fish Biol. 68: 430-442.

- Jonsson, B., Jonsson, N. 2004. Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 2369-2383.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P. 2003. The marine survival and growth of wild and hatchery-reared Atlantic salmon. *J. Appl. Ecol.* 40: 900-911.
- Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Saloniemi, I., Jokikokko, E. 2004. Association between environmental factors, smolt size and the survival of wild and reared Atlantic salmon from the Simojoki River in the Baltic Sea. *J. Fish Biol.* 65: 122-134.
- Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemi, I., Kannala-Fisk, L. 2009. Marine survival of reared Atlantic salmon in the Baltic Sea: The effect of smolt traits and annual factors. *Fish. Res.* 96(2-3): 289-295.
- Koutsikopoulos, C., Beillois, P., Leroy, C., Taillefer, F. 1998. Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanol. Acta* 21(2): 335-344.
- Kroglund, F., Rosseland, B.O., Teien, H., Salbu, B., Kristensen, T., Finstad, B. 2008. Water quality limits for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) exposed to short term reductions in pH and increased aluminum simulating episodes. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 12: 491-507.
- Kroglund, F., Finstad, B., Stefansson, S.O., Nilsen, T.O., Kristensen, T., Rosseland, B.O., Teien, H.C., Salbu, B. 2007. Exposure to moderate acid water and aluminum reduces Atlantic salmon post-smolt survival. *Aquac.* 273: 360-373.
- Lange, F., Prévost, E. 2009. La population de saumons, truites de mer et grandes aloses de la Nivelle en 2008. Centre de Recherche en Hydrobiologie, INRA, St Pée sur Nivelle, 29 pp.
- Lapointe, M.F., Bergeron, N.E., Bérubé, F., Pouliot, M.-A., Johnston, P. 2004. Interactive effects of substrate sand and silt contents, redd-scale hydraulic gradients, and interstitial velocities on egg-to-emergence survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61(12): 2271-2277.
- Lapointe, M., Eaton, B., Driscoll, S., Latulippe, C. 2000. Modelling the probability of salmonid egg pocket scour due to floods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(6): 1120-1130.
- Levasseur, M., Bergeron, N.E., Lapointe, M.F., Bérubé, F. 2006. Effects of silt and very fine sand dynamics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) redds on embryo hatching success. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 1450-1459.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A., Best, N. 2009. The BUGS project: Evolution, critique and future directions. *Stat. Med.* 28: 3049-3067.
- Mather, M.E. 1998. The role of context-specific predation in understanding patterns exhibited by anadromous salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 232-246.



- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55(S1): 77-92.
- Michielsens, C.G.J., McAllister, M.K. 2004. A Bayesian hierarchical analysis of stock – recruit data: quantifying structural and parameter uncertainties. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 1032-1047.
- Milner, N.J., Elliott, J.M., Armstrong, J.D., Gardiner, R., Welton, J.S., Ladle, M. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fish. Res.* 62(2): 111-125.
- Philippart, C.J.M., Anadón, R., Danovaro, R., Dippner, J.W., Drinkwater, K.F., Hawkins, S.J., Oguz, T., O'Sullivan, G., Reid, P.C. 2011. Impacts of climate change on European marine ecosystems: Observations, expectations and indicators. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400(1-2): 52-69.
- Ricker, W.E. 1954. Stock and Recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* 11(5): 559-623.
- Rivot, E., Prévost, E., Cuzol, A., Baglinière, J.-L., Parent, E. 2008. Hierarchical Bayesian modelling with habitat and time covariates for estimating riverine fish population size by successive removal method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65: 117-133.
- Rosseland, B.O., Blakar, I.A., Bulger, A., Kroglund, F., Kvellstad, A., Lydersen, E., Oughton, D.H., Salbu, B., Staurnes, M., Vogt, R. 1992. The mixing zone between limed and acidic river waters: complex aluminium chemistry and extreme toxicity for salmonids. *Environ. Pollut.* 78: 3-8.
- Thomas, A., O'Hara, B., Ligges, U., Sturtz, S. 2006. Making BUGS Open. *R News* 6(1): 12-17. Retrieved from [http://www.r-project.org/doc/Rnews/Rnews\\_2006-1.pdf](http://www.r-project.org/doc/Rnews/Rnews_2006-1.pdf).
- Thorpe, J.E. 1994. Salmonid fishes and the estuarine environment. *Estuaries* 17(1): 76-93.
- Vehanen, T., Aspi, J., Pasanen, P. 1993. The effect of size, fin erosion, body silvering and precocious maturation on recaptures in Carlin-tagged Baltic salmon (*Salmo salar* L.). *Ann. Zool. Fennici* 30: 277-285.
- Walters, C.J., Martell, S.J.D. 2004. Fisheries ecology and management. Princeton University Press, Princeton, 448 pp.
- Walters, C., Korman, J. 2001. Analysis of stock-recruitment data for deriving escapement reference points. In: Prévost, E., Chaput, G. (Eds.), Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon. INRA, Paris, France, pp. 67-94.

---

*- Partie II -*

*- Couplage du modèle et de la  
théorie de la décision en univers  
incertain -*

---

Dans cette partie, le modèle dynamique construit dans la partie I est utilisé dans le cadre de la théorie de la décision en univers incertain. Dans un premier temps (chapitre VII), le principe de la théorie de la décision en univers incertain et les difficultés à surmonter lorsque l'on passe de la théorie à la pratique sont décrits. Dans un second temps (chapitre VIII), cette théorie est appliquée à la gestion des ressources naturelles vivantes, et plus particulièrement au cas du saumon atlantique de la Nivelle. La difficulté de la construction de la fonction d'utilité et la dualité entre les intérêts de conservation et d'exploitation des différents acteurs sont mises en avant au travers d'une classe de fonctions d'utilité bi-variées. Dans un dernier temps (chapitre IX), un chapitre plus méthodologique explique comment cette classe de fonctions d'utilité est explorée.

## ***Chapitre VII. Introduction à la théorie de la décision en univers incertain***

---

Fishburn (1983) revoit l'histoire de la théorie de la décision en univers incertain jusqu'au début des années 80. Le lecteur peut se référer à cet article pour plus de détails sur la naissance et le développement de cette théorie. Dans ce chapitre, la théorie de la décision en univers incertain est brièvement décrite. Puis, les difficultés qui se posent lorsque l'on passe de la théorie à la pratique sont exposées.

Notation : pour différencier les variables utilisées dans cette partie de celles utilisées dans le modèle dynamique, la police est différente (type "Lucida Calligraphy") et les caractères apparaissent en gras. Pour simplifier, la même notation est employée pour les lois et les densités de probabilité.

### ***VII.1. Cadre théorique***

#### ***VII.1.1. Les composantes de la théorie de la décision en univers incertain***

La théorie de la décision en univers incertain, décrite par Berger (1985) et Lindley (1985), propose un cadre formel pour aider un décideur individuel face à un problème décisionnel dans lequel les événements futurs sont incertains. En effet, si le décideur connaît exactement tous les événements futurs, alors il connaît les conséquences qui découleront de sa décision et le choix de cette dernière est simple. Par contre, s'il ne connaît pas ces événements avec certitude, alors la décision est plus délicate à choisir. Le cadre général de la théorie de la décision en univers incertain comprend plusieurs composantes (Berger, 1985 ; Lindley, 1985 ; Punt et Hilborn, 1997 ; Hilborn, 2001 ; Abraham, 2009 ; Prévost et Rivot, 2009 ; Fig. VII.1) :

- (i) un ensemble  $\mathcal{A}$  d'actions possibles  $\mathbf{a}$ , également appelées décisions ;
- (ii) un ensemble  $\mathcal{E}$  d'états de la nature  $\mathbf{e}$ , ou "paramètres", qui peuvent se produire dans le futur ;
- (iii) un ensemble  $\mathcal{P}$  de probabilités d'occurrence  $\mathbf{p}(\mathbf{e})$  associées à chaque état  $\mathbf{e}$  ;
- (iv) un ensemble  $\mathcal{C}$  de conséquences  $\mathbf{c}$  associées à chaque couple  $(\mathbf{a}, \mathbf{e})$  ;
- (v) un ensemble  $\mathcal{P}_{\mathbf{a}, \mathbf{e}}$  de probabilités  $\mathbf{p}_{\mathbf{a}, \mathbf{e}}(\mathbf{c})$  qui dépendent de  $\mathbf{a}$  et/ou de  $\mathbf{e}$  ;
- (vi) et une fonction d'utilité  $\mathbf{u}(\mathbf{c})$  de  $\mathcal{C}$  dans  $\mathbb{R}$ .

Les ensembles  $\mathcal{A}$  et  $\mathcal{E}$  doivent être exclusifs, i.e. qu'il n'est pas possible de choisir plusieurs éléments de l'ensemble en même temps. L'ensemble des états  $\mathbf{e}$  et leurs probabilités

d'occurrence  $\mathcal{P}(\mathbf{e})$  sont obtenus via l'analyse statistique des données disponibles. Les conséquences sont parfois aussi appelées "mesures de performance". Elles peuvent également être incertaines, i.e. pour un couple  $(\mathbf{a}, \mathbf{e})$  donné plusieurs conséquences sont possibles. La quantité  $\mathbf{c}$  est donc une variable aléatoire avec une densité de probabilité  $\mathcal{P}_{\mathbf{a}, \mathbf{e}}(\mathbf{c})$  de  $\mathcal{P}_{\mathbf{a}, \mathbf{e}}$  qui dépend de  $\mathbf{a}$  et/ou de  $\mathbf{e}$ . Enfin, la fonction d'utilité permet de classer les différentes conséquences par ordre de préférence, i.e. la conséquence  $\mathbf{c}_1$  est préférée à la conséquence  $\mathbf{c}_2$  si  $\mathbf{u}(\mathbf{c}_1) > \mathbf{u}(\mathbf{c}_2)$ . Une fonction de perte est souvent utilisée à la place de la fonction d'utilité mais l'une étant l'opposée de l'autre, cela ne change pas la méthodologie. Notons que les actions, les états de la nature et/ou les conséquences peuvent être en temps discret ou continu.

*Exemple VII.1. Deux problèmes de décision*

	<b>Temps discret (dans les pêcheries)</b>	<b>Temps continu (en aquaculture)</b>
<b><math>\mathcal{A}</math></b>	Nombre de poissons pêchés pour une année donnée (captures).	Quantité de nourriture donnée aux poissons (exprimée en kg).
<b><math>\mathcal{E}</math></b>	Nombre d'adultes la même année (retours ou recrutement).	Taux de croissance.
<b><math>\mathcal{C}</math></b>	Nombre d'adultes restant pour la reproduction (échappement).	Quantité de chair disponible pour la commercialisation (exprimée en kg).

Il est possible de calculer l'utilité espérée  $\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a})$  en intégrant  $\mathbf{u}(\mathbf{c})$  sur l'ensemble des conséquences. La moyenne sur cet ensemble dépend de l'action et de l'état de la nature, qui est incertain. Ainsi, l'intégration est également réalisée sur l'ensemble des états de la nature.

$$\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}) = \int_{\mathcal{E}} \left( \int_{\mathcal{C}} \mathbf{u}(\mathbf{c}) \mathcal{P}_{\mathbf{a}, \mathbf{e}}(d\mathbf{c}) \right) \mathcal{P}(d\mathbf{e}) \quad (\text{VII.1})$$

Comme la fonction  $\mathbf{u}(\mathbf{c})$  est positive, bornée et qu'elle est intégrée sur des mesures de probabilité, alors elle est intégrable et les intégrales peuvent être interverties (théorème de Fubini). Ainsi, l'Eq. (VII.1) devient :

$$\bar{u}(a) = \int_{\mathcal{C}} u(c) \left( \int_{\mathcal{E}} p_{a,e}(c) p(de) \right) dc = \int_{\mathcal{C}} u(c) p_a(dc), \quad (\text{VII.2})$$

avec  $p_a(c)$  la probabilité d'occurrence de  $c$  si l'action  $a$  est prise :

$$p_a(c) = \int_{\mathcal{E}} p_{a,e}(c) p(de) \quad (\text{VII.3})$$

La décision optimale  $a_{\text{opt}(\bar{u})}$ , appelée également action de Bayes, est alors la décision qui maximise l'utilité espérée. Notons que pour une fonction  $u$  donnée, plusieurs décisions optimales peuvent exister.

$$\bar{u}(a_{\text{opt}(\bar{u})}) = \sup_{a \in \mathcal{A}} (\bar{u}(a)) = \sup_{a \in \mathcal{A}} \left( \int_{\mathcal{C}} u(c) p_a(dc) \right) \quad (\text{VII.4})$$

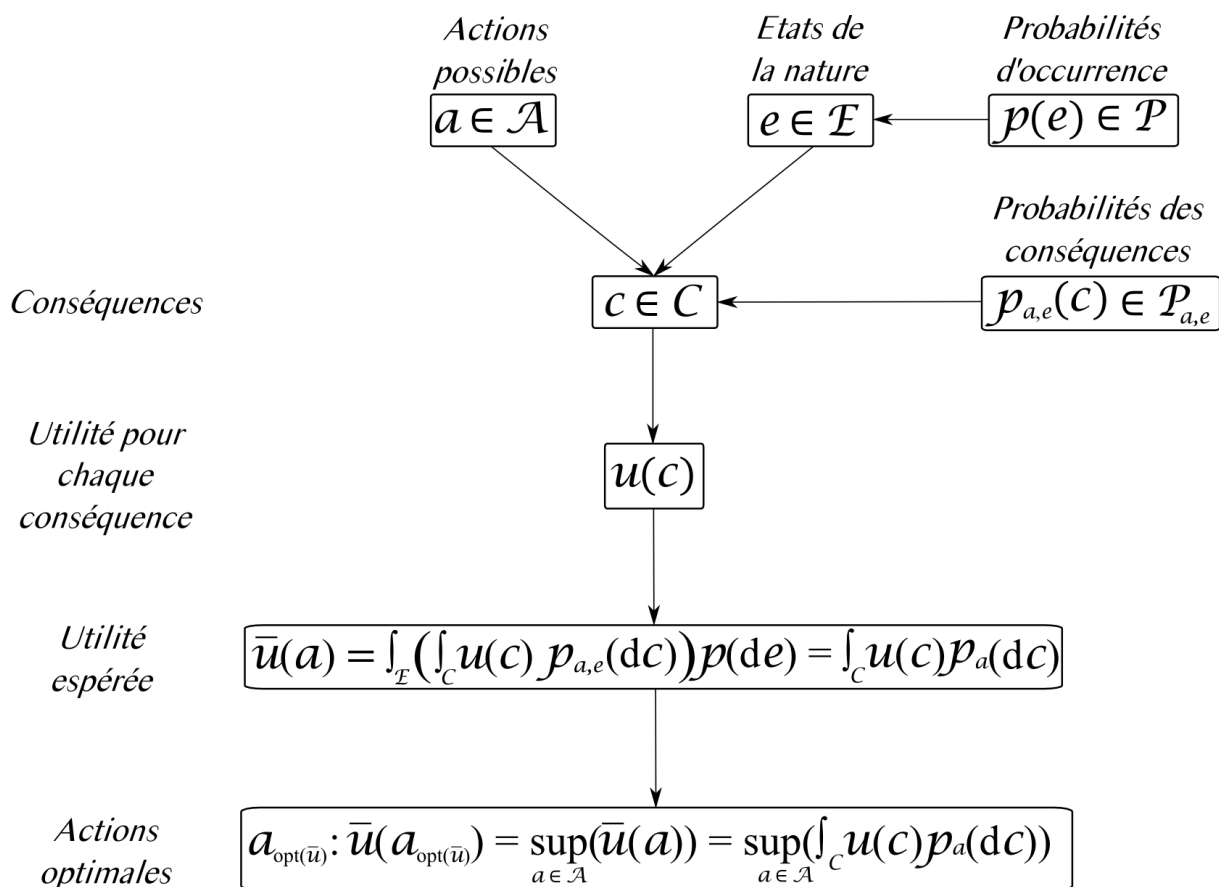


Figure VII.1. Schéma général de la théorie de la décision en univers incertain.

### VII.1.2. Les intérêts de la fonction d'utilité

La fonction d'utilité est un point important de la théorie de la décision puisqu'elle permet de classer les conséquences par ordre de préférence. Son utilisation présente plusieurs intérêts. Premièrement, les conséquences n'ont pas toujours d'échelle claire (Berger, 1985 p. 46). C'est le cas par exemple du prestige. La fonction d'utilité permet alors de définir une valeur pour ces conséquences. Deuxièmement, pour une conséquence mesurable, l'échelle directe de mesure des conséquences ne traduit pas forcément l'échelle des préférences (Berger, 1985 p. 46). Une augmentation de la valeur de la conséquence n'entraîne pas toujours une augmentation de la satisfaction (Exemple VII.2). De plus, l'échelle de variation entre 2 conséquences ne traduit pas toujours l'échelle de variation des préférences (Exemple VII.3).

*Exemple VII.2.* Si un stock de poissons n'est pas exploité alors une augmentation du nombre de captures peut être désirée, dans le but de nourrir les populations humaines et d'assurer un revenu aux pêcheurs et aux autres acteurs de la filière. Par contre, si l'on souhaite conserver la ressource alors une augmentation trop importante des captures ne sera pas désirée. Dans cet exemple, lorsque le nombre de captures augmente, la satisfaction (i.e. l'utilité) augmente jusqu'à un seuil acceptable, puis diminue.

*Exemple VII.3.* Pour un pêcheur, un ajout de 500 poissons à ses captures lorsque ces dernières sont proches de 0 entraîne une augmentation de la satisfaction plus importante que le même ajout lorsqu'elles sont déjà très élevées.

Enfin, il peut également y avoir plusieurs conséquences d'intérêts qui n'ont pas forcément la même échelle (e.g. un nombre de captures et le coût d'une décision) ou qui n'évoluent pas dans le même sens (cf. section VIII.2.5.1). Dans ce cas-là, il est difficile de les comparer directement.

Ainsi, une fonction d'utilité permet de définir une valeur pour chaque conséquence qui reflète le degré de satisfaction du décideur. La théorie de la décision est par conséquent subjective : elle est définie pour un individu, avec sa fonction d'utilité propre.

### VII.1.3. Principe de la construction d'une fonction d'utilité

L'idée de base est de comparer chaque conséquence  $c \in C$  avec deux autres conséquences distinctes (Farquhar, 1984 ; Berger, 1985 chapitre 2). La méthode la plus commune est de prendre, lorsqu'elles existent, la meilleure conséquence,  $c^+$ , et la pire conséquence,  $c^-$ . On pose arbitrairement  $u(c^+) = 1$  et  $u(c^-) = 0$ . L'utilité  $u$  prend alors ses valeurs dans  $[0,1]$ . Ensuite, chaque conséquence  $c$  est comparée à la conséquence  $k \langle c^+ \rangle + (1-k) \langle c^- \rangle$ , qui correspond à une variable aléatoire qui prend la valeur  $c^+$  avec une probabilité  $k$  et la valeur  $c^-$  avec une probabilité  $(1 - k)$ . Pour chaque  $c$ , le décideur doit alors trouver un nombre  $k$ , compris entre 0 et 1, tel qu'il est indifférent entre obtenir de façon sûre la conséquence  $c$  et

obtenir la conséquence aléatoire  $\bar{k} \langle c^+ \rangle + (1 - \bar{k}) \langle c^- \rangle$ . Or, si deux conséquences sont équivalentes, alors les utilités de ces conséquences sont égales. L'utilité de la conséquence  $c$  est alors :

$$u(c) = \bar{k} u(c^+) + (1 - \bar{k}) u(c^-) = \bar{k}, \quad (\text{VII.5})$$

avec  $u(c)$  l'utilité de la conséquence sûre  $c$  et  $\bar{k} u(c^+) + (1 - \bar{k}) u(c^-)$  l'utilité de la conséquence aléatoire  $\bar{k} \langle c^+ \rangle + (1 - \bar{k}) \langle c^- \rangle$ .

La fonction d'utilité peut prendre ses valeurs dans  $]-\infty, +\infty[$ , mais le choix de la borner sur l'intervalle  $[0,1]$  permet de comparer l'utilité de la conséquence  $c$  à la probabilité d'obtenir la conséquence  $c^+$ .

*Exemple VII.4.* Nous nous intéressons au nombre de saumons adultes remontant dans un petit fleuve de la taille de la Nivelles. Nous estimons que  $c^+ = 600$  et  $c^- = 0$ . Nous souhaitons ensuite définir l'utilité pour la conséquence  $c = 100$  en la comparant à  $c^+$  et à  $c^-$ . Si  $\bar{k} = 0.1$  alors le décideur est indifférent entre la sécurité d'avoir 100 adultes (conséquence  $c$ ) et avoir 600 adultes avec une probabilité de 0.1 et aucun adulte avec une probabilité de 0.9 (conséquence  $\bar{k} \langle c^+ \rangle + (1 - \bar{k}) \langle c^- \rangle$ ). En langage des jeux, il est prêt à "parier" ses 100 adultes si la probabilité de "gagner" 600 adultes est de 0.9. Par conséquent la probabilité de tout perdre est de 0.1.

## VII.2. Cadre pratique

### VII.2.1. La fonction d'utilité

#### VII.2.1.1. La multiplicité de la fonction d'utilité

La théorie qui vient d'être succinctement présentée suppose que l'individu qui fait face à un problème décisionnel puisse définir une fonction d'utilité de manière précise. Ceci est en pratique très difficile. En effet, pour chaque conséquence  $c$ , il est très malaisé de définir une valeur  $\bar{k}$  précise. Pour prendre en compte cette incertitude sur les valeurs de  $\bar{k}$ , l'individu aura un ensemble de fonctions d'utilité possibles.

*Exemple VII.5.* Si nous reprenons l'Exemple VII.4, il est difficile de définir si  $\bar{k}$  vaut plutôt 0.1, 0.11, 0.15 ou 0.2.

La théorie de la décision est également subjective car elle est définie pour un individu donné. Or dans un contexte de gestion des ressources naturelles vivantes, le problème décisionnel ne concerne jamais une seule personne. Chaque individu aura son propre ensemble de fonctions d'utilité et ceci pour 2 raisons. Premièrement, deux personnes ayant strictement les mêmes intérêts peuvent percevoir les conséquences différemment. Ils ne vont donc pas associer la même valeur d'utilité pour chaque conséquence. Ceci peut être dû à des différences individuelles de comportement, i.e. certains individus aiment prendre plus ou moins de risques, ou à des facteurs externes au problème de décision (Exemple VII.6).

*Exemple VII.6.* Un pêcheur qui ne peut pêcher qu'une seule espèce va avoir une augmentation très forte de son utilité associée à l'augmentation du nombre de captures de cette espèce, alors qu'un autre pêcheur pouvant diversifier les espèces pêchées ou ayant une autre activité ne verra pas une augmentation aussi importante de son utilité.

Deuxièmement, tous les acteurs concernés par le problème de décision ne partagent pas les mêmes intérêts.

*Exemple VII.7.* La dualité entre les objectifs de conservation et d'exploitation discutée dans ce travail de thèse (cf. chapitres I et VIII) est un exemple de diversité d'intérêts entre les acteurs impliqués dans le problème décisionnel. Ainsi, les différents groupes d'acteurs ne partagent pas les mêmes préférences, ils ont donc des fonctions d'utilité différentes.

Ainsi, en pratique il est nécessaire de définir une classe de fonctions d'utilité qui permet de prendre en compte l'incertitude sur les valeurs de l'utilité et la variabilité interindividuelle des acteurs impliqués.

### *VII.2.1.2. La construction de la classe de fonctions d'utilité*

La première étape lors de la construction d'une classe de fonctions d'utilité est de regarder quelles sont les contraintes de forme (e.g. croissance/décroissance, convexité/concavité) de la fonction. L'ensemble des fonctions d'utilité respectant ces contraintes est noté  $\mathcal{S}$ .

*Exemple VII.8.* Si la conséquence d'intérêt correspond aux captures réalisées. Un pêcheur peut vouloir maximiser ses captures. Dans ce cas-là, son utilité augmentera si les captures augmentent, ce qui conduit à une fonction d'utilité croissante. De plus, en reprenant l'*Exemple VII.3*, on peut supposer que cette croissance sera très forte au début puis de plus en plus faible. On aboutit donc à une fonction d'utilité concave.

La deuxième étape est de regarder quelles sont les contraintes de valeur sur l'utilité. On ne définit plus une valeur précise pour chaque conséquence (cf. section VII.1.3), mais un intervalle  $[\underline{\kappa}_j, \bar{\kappa}_j]$  pour un nombre fini de conséquences  $\mathcal{C}_j$  avec  $j = 1$  à  $J$ . On obtient un ensemble de fonctions d'utilité respectant ces contraintes de valeur, noté  $\mathcal{V}$ , avec



$\mathcal{V} = \{ \mathbf{u} : \mathcal{C} \rightarrow \mathbb{R} : \mathbf{k}_j^- < \mathbf{u}(\mathbf{c}_j) < \mathbf{k}_j^+, j = 1 \text{ à } J \}$ . Enfin, on obtient une classe  $\mathcal{U}$  de fonctions d'utilité, qui correspond à l'intersection des deux ensembles décrit ci-dessus :  $\mathcal{U} = \mathcal{S} \cap \mathcal{V}$ .

A chaque fonction d'utilité correspond une (des) décision(s) optimale(s). Dans la pratique il est important de faire une étude de sensibilité pour évaluer si cette (ces) décision(s) optimale(s) et si l'utilité espérée maximale varie beaucoup selon la fonction d'utilité considérée.

### VII.2.2. Analyse de la robustesse vis-à-vis de la fonction d'utilité

Il existe trois types d'analyses de la robustesse vis-à-vis de la fonction d'utilité, décrites par Berger et al. (2000) :

- (i) l'approche informelle ;
- (ii) la robustesse globale ;
- (iii) et la robustesse locale.

L'*approche informelle* consiste à choisir un nombre fini de fonctions d'utilité et de regarder comment la grandeur d'intérêt, i.e. décision(s) optimale(s) ou utilité espérée maximale, varie lorsque l'on change de fonction d'utilité. Cette approche est simple mais elle ne prend pas en compte toutes les fonctions d'utilité possibles. La *robustesse globale* consiste à faire varier la fonction d'utilité dans une classe contenant toutes les fonctions d'utilité possibles et d'étudier l'effet de ces variations sur la valeur de la grandeur d'intérêt. La *robustesse locale* consiste à appliquer une légère perturbation sur une seule fonction d'utilité et à regarder à quelle vitesse la décision optimale varie.

La robustesse globale permet de prendre en compte l'ensemble des fonctions d'utilité. C'est pourquoi seule cette approche sera développée par la suite. Plusieurs mesures permettent d'étudier la robustesse globale (Abraham et Cadre, 2004) et l'une d'entre elles est détaillée par Abraham (2009). L'idée est de regarder l'étendue des décisions optimales lorsque la fonction d'utilité varie dans  $\mathcal{U}$ . Soit  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$  la plus grande et  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$  la plus petite des décisions optimales, ainsi :

$$\mathbf{a}_{\text{opt}}^+ = \sup_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\mathbf{a}_{\text{opt}}(\bar{\mathbf{u}})) \text{ et } \mathbf{a}_{\text{opt}}^- = \inf_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\mathbf{a}_{\text{opt}}(\bar{\mathbf{u}})) \quad (\text{VII.6})$$

Si  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$  et  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$  sont égales, ou très proches, alors l'analyse est robuste et la décision à prendre est  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+ \approx \mathbf{a}_{\text{opt}}^-$ . Si  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$  et  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$  sont très éloignées alors la décision prise dépend beaucoup de la fonction d'utilité que l'on regarde. Pour une décision optimale donnée, l'utilité espérée maximale ne sera atteinte que pour une, ou quelques, fonction(s) d'utilité(s) et par conséquent pour quelques acteurs. Dans le cas où l'utilité espérée des autres acteurs est très inférieure à leur utilité espérée maximale, les points de vue des acteurs vis-à-vis du problème de décision d'intérêt sont alors très divergents et donc potentiellement conflictuels. Il sera alors important d'évaluer la perte d'utilité que subiront les acteurs par la prise d'une décision qui n'est pas optimale pour eux.

Il est également intéressant d'étudier l'étendue de l'utilité espérée maximale lorsque la fonction d'utilité varie dans  $\mathcal{U}$ . Soit  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+$  la plus grande et  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^-$  la plus petite des utilités espérées maximales, ainsi :

$$\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+ = \sup_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}_{\text{opt}}(\bar{\mathbf{u}}))) = \sup_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\sup_{\mathbf{a} \in \mathcal{A}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}))) \quad (\text{VII.7})$$

$$\text{et } \bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^- = \inf_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}_{\text{opt}}(\bar{\mathbf{u}}))) = \inf_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\sup_{\mathbf{a} \in \mathcal{A}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a})))$$

Si  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+$  et  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^-$  sont égales, ou très proches, alors l'utilité espérée sera la même quelle que soit la décision optimale choisie (mais si l'analyse n'est pas robuste vis-à-vis de la décision optimale, l'utilité espérée obtenue pour une décision optimale prise ne sera pas la même selon les acteurs). Si  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+$  et  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^-$  sont très éloignées alors le degré de satisfaction maximale sera très variables selon les acteurs.

### VII.3. Références

- Abraham, C. 2009. A computation method in robust Bayesian decision theory. *Int. J. Approx. Reason.* 50(2): 289-302.
- Abraham, C., Cadre, B. 2004. Asymptotic global robustness in Bayesian decision theory. *Ann. Stat.* 32(4): 1341-1366.
- Berger, J.O. 1985. *Statistical decision theory and Bayesian analysis*. Second Edition. Springer-Verlag, New York, USA, 641 pp.

- Berger, J.O., Ríos Insua, D., Ruggeri, F. 2000. Bayesian robustness. In: Ríos Insua, D., Ruggeri, F. (Eds.), *Robust Bayesian Analysis*. Springer-Verlag, New-York, USA, pp. 1-32.
- Farquhar, P.H. 1984. Utility assessment methods. *Manag. Sci.* 30(11): 1283-1300.
- Fishburn, P.C. 1983. Research in decision theory: a personal perspective. *Math. Soc. Sci.* 5(2): 129-148.
- Hilborn, R. 2001. Risk analysis for salmon spawning reference levels. In: Prévost, E., Chaput, G. (Eds.), *Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon*. INRA, Paris, France, pp. 177-193.
- Lindley, D.V. 1985. *Making decisions*. Second Edition. John Wiley & Sons, Chichester, England, 207 pp.
- Prévost, E., Rivot, E. 2009. Aide à la décision pour la régulation de l'exploitation des populations naturelles de saumon atlantique (*Salmo salar*). In: de Turckheim, E., Hubert, B., Messéan, A. (Eds.), *Concevoir et construire la décision. Démarches en agriculture, agroalimentaire et espace rural*. Quae, Versailles, France, pp. 241-262.
- Punt, A.E., Hilborn, R. 1997. Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. *Rev. Fish Biol. Fish* 7, 35-63.

## ***Chapitre VIII. Application de la théorie de la décision pour la conservation du saumon atlantique (*Salmo salar L.*) de la Nivelle (France)***

---

### ***VIII.1. Introduction***

Ce chapitre propose et met en œuvre une méthodologie d'aide à la décision pour la gestion d'une population de saumon atlantique fondée sur les principes exposés au chapitre VII. Pour que cette méthodologie soit réellement opérationnelle, le choix des actions de gestion ainsi que la définition de la classe de fonctions d'utilité doivent être fait avec les différents acteurs concernés par le problème décisionnel. Cette thèse reste un travail académique visant à développer une méthodologie pour l'aide à la décision. Ces deux étapes résultent donc de notre appréciation du problème et n'ont pas été réalisées en concertation avec les acteurs. Cet aspect est discuté dans le chapitre X.

Ce chapitre fera l'objet d'un article dont le manuscrit est présenté à suivre. Dans un premier temps, la théorie de la décision en univers incertain est brièvement décrite, tout comme le cycle de vie du saumon atlantique et la Nivelle. Dans un second temps, le cadre de gestion choisi, la classe de fonctions d'utilité et la méthodologie employée pour l'analyse de la robustesse sont présentés. Enfin, les résultats sont exposés puis discutés.

### ***VIII.2. 4<sup>ème</sup> article : Application of the decision theory under uncertainty for the conservation of natural resources, an Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) study case***

Mélanie Brun<sup>a, b, d, e, \*</sup>, Etienne Prévost<sup>a, b</sup>, Marc Jarry<sup>a, c</sup>, Christophe Abraham<sup>d, e</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'hydrobiologie, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France, mbrun@st-pee.inra.fr, eprevost@st-pee.inra.fr, Marc.Jarry@univ-pau.fr

<sup>b</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, Campus de Montaury, 64600 Anglet, France, mbrun@st-pee.inra.fr, eprevost@st-pee.inra.fr

<sup>c</sup> Université de Pau et des Pays de l'Adour, UMR ECOBIOP, IBEAS, Avenue de l'Université, 64013 Pau, France, Marc.Jarry@univ-pau.fr

<sup>d</sup> INRA, UMR MISTEA, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France, mbrun@st-pee.inra.fr, abraham@supagro.inra.fr

<sup>c</sup> Montpellier SupAgro, UMR MISTEA, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France, mbrun@st-pee.inra.fr, abraham@supagro.inra.fr

\* Corresponding author. Address: INRA, UMR ECOBIOP, Pôle d'hydrobiologie, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France. Tel.: +33 559515976; Fax: +33 559545152; E-mail: mbrun@st-pee.inra.fr

### *VIII.2.1. Summary*

1. In a context of increasing scarcity of natural living resources, concerns to preserve them are growing. To manage natural living resources, decision makers have to deal with conflicting ecological, social and economic interests. Then, improving existing tools and developing new ones to predict resource evolution according to various management options and to take into account the different interests are requested to advise decision makers.

2. In this paper, the decision theory under uncertainty is applied to the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (France). In theory, a utility function reflects the preferences of a single individual involved in a decision problem. In practice, this methodology still raises difficulties, mainly in the construction of the utility function which is not unique and in the analysis of the optimal management action(s). Then, a set of bivariate utility functions, reflecting the duality conservation vs exploitation, is constructed. Next, a robustness analysis is performed to study if the optimal action varies when the utility function varies.

3. In our study case, a unique optimal action does not exist and each optimal action is the best for a group of stakeholders but involves a loss of utility for the other stakeholders. Then, decision makers can not satisfy all of them. Further developments, and more particularly a survey with the stakeholders, would allow to specify more precisely and hopefully to reduce the class of utility functions.

4. *Synthesis and applications.* The methodology proposed in this paper can be applied to a wide range of decision problems for the management of natural living resources. It allows to take into account the interests of the various stakeholders separately, and then to analyze if a compromise is possible or what is the loss of stakeholders utility if a sub-optimal decision for them is taken. The next step would be to apply this methodology in a real world management context with the various stakeholders involved in the decision problem.

### *VIII.2.2. Keywords*

Conservation, exploitation, habitat, management, robustness, stocking, utility.

### VIII.2.3. Introduction

The impact of human activities on all the ecosystem (Vitousek et al., 1997) and their interactions with biological and environmental factors (Keane et al., 2005; Price and Gittleman, 2007) are responsible for an increasing scarcity of natural living resources. In such context, concerns to preserve them are growing (Gordon et al., 2004; Vié et al., 2009; Gascuel et al., 2011). Improving existing tools and developing new ones to predict resource evolution according to various management options are requested to advise decision makers.

To manage natural living resources, decision makers have to deal with conflicting ecological, social and economic interests (Gordon et al., 2004; Walters and Martell, 2004 chapter 2). For exploited species, a good population exploitation and its conservation are major but contradictory objectives. They represent different interests among stakeholders and have to be included in the management decision problem.

Decision makers have also to deal with uncertainty (Hilborn, 1987). The decision theory under uncertainty (Berger, 1985; Lindley, 1985) provides a coherent framework to help an individual in its choices, including for natural living resources management (Wade, 2000). In theory, a consequence is the result of an action taken by the decision maker and the state of nature which occurs. A utility function, depending of the possible consequences, reflects the preferences of a single individual involved in a decision problem. In practice, this methodology still raises difficulties in its application to real study cases. Firstly, it is difficult to assign a precise value to each consequence. Secondly, there is usually more than one individual involved in the decision problem. Consequently, it is not possible to construct precisely only one utility function (e.g. Keeney, 1976) and it is more realistic to consider a class of utility functions. An additional difficulty is that, due to the various interests the decision maker has to take into account, the utility function depends on several variables (e.g. population size, catch, economic cost, biodiversity, genetic variability). Then, how to construct a set of multi-attribute utility functions which takes into account the uncertainty about the function and the diverse interests of the various stakeholders?

In this paper, a methodology for decision making based on the decision theory under uncertainty is applied to the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelles River (France). This species faces several major threats: a fragmentation of its habitat, mainly due to dam constructions, a degradation of water quality and a commercial or leisure fishery exploitation (Parrish et al., 1998). Today, some populations are seriously endangered (Webb et al., 2007), among which are French populations (Dumas et Prouzet, 2003; Webb et al., 2007). In this study, we consider a fake but realistic decision problem involving two types of management actions: restoration of connectivity between river zones, i.e. the construction of a fishway in an impassable dam or not, and stocking to compensate the loss of spawning and juvenile rearing habitat upstream from the impassable dam. A set of two attributes utility functions, reflecting conservation and exploitation interests, is built. Next, a robustness analysis is performed to study if the optimal action varies when the utility function varies.

This paper is an extension of Abraham (2009) work, on a set of one attribute utility functions, and of Prévost and Rivot (2009) work, on decision making for the conservation of Atlantic salmon populations. First, the decision theory under uncertainty is briefly exposed and then, its application for the salmon population of the Nivelle River is described. Finally, results are exposed and discussed.

#### *VIII.2.4. Materials and methods*

##### *VIII.2.4.1. Notation*

Quantities for decision making framework are denoted by bold and "Lucida Calligraphy" type letters. For the sake of simplicity, the same notation is used for probability laws and densities. Quantities concerning the model set for the population dynamics are denoted by Roman or Greek letters. More details about these latter quantities can be found in chapitres IV, V and VI, but these details are not necessary to understand the present paper.

##### *VIII.2.4.2. A global framework for decision making*

The decision theory under uncertainty (Berger, 1985; Lindley, 1985) provides a coherent framework to help an individual in his choices. It is composed of several elements (Berger, 1985; Lindley, 1985; Punt and Hilborn, 1997; Hilborn, 2001; Abraham, 2009; Prévost and Rivot, 2009; Fig. VIII.1):

- (i) a set  $\mathcal{A}$  of actions  $\mathbf{a}$ ;
- (ii) a set  $\mathcal{E}$  of states of nature  $\mathbf{e}$ ;
- (iii) a set  $\mathcal{P}$  of occurrence probabilities  $\mathbf{p}(\mathbf{e})$ ;
- (iv) a set  $\mathcal{C}$  of random consequences  $\mathbf{c}$ ;
- (v) a set  $\mathcal{P}_{\mathbf{a},\mathbf{e}}$  of probabilities  $\mathbf{p}_{\mathbf{a},\mathbf{e}}(\mathbf{c})$  depending on  $\mathbf{a}$  and  $\mathbf{e}$ ;
- (vi) and a utility function  $\mathbf{u}$  from  $\mathcal{C}$  to  $\mathbb{R}$ .

A utility function allows to sort the consequences according to preferences, i.e.  $\mathbf{c}_1$  is preferred to  $\mathbf{c}_2$  if  $\mathbf{u}(\mathbf{c}_1) > \mathbf{u}(\mathbf{c}_2)$ .

It is possible to calculate the expected utility  $\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a})$ , by integrating  $\mathbf{u}(\mathbf{c})$  over the set of consequences. The mean over this set depends on the action and the state of nature, which is uncertain. Then, the integration is also made over the set of states of nature.

$$\bar{u}(\mathbf{a}) = \int_{\mathcal{E}} \left( \int_{\mathcal{C}} \mathbf{u}(\mathbf{c}) \mathcal{P}_{\mathbf{a},e}(\mathrm{d}\mathbf{c}) \right) \mathcal{P}(\mathrm{d}e) \quad (\text{VIII.1})$$

As the function  $\mathbf{u}(\mathbf{c})$  is positive, bounded and integrated over probability measures, then it is integrable and the integrals can be inverted (Fubini's theorem). Then, Eq. (VIII.1) becomes:

$$\bar{u}(\mathbf{a}) = \int_{\mathcal{C}} \mathbf{u}(\mathbf{c}) \left( \int_{\mathcal{E}} \mathcal{P}_{\mathbf{a},e}(\mathbf{c}) \mathcal{P}(\mathrm{d}e) \right) \mathrm{d}\mathbf{c} = \int_{\mathcal{C}} \mathbf{u}(\mathbf{c}) \mathcal{P}_{\mathbf{a}}(\mathrm{d}\mathbf{c}), \quad (\text{VIII.2})$$

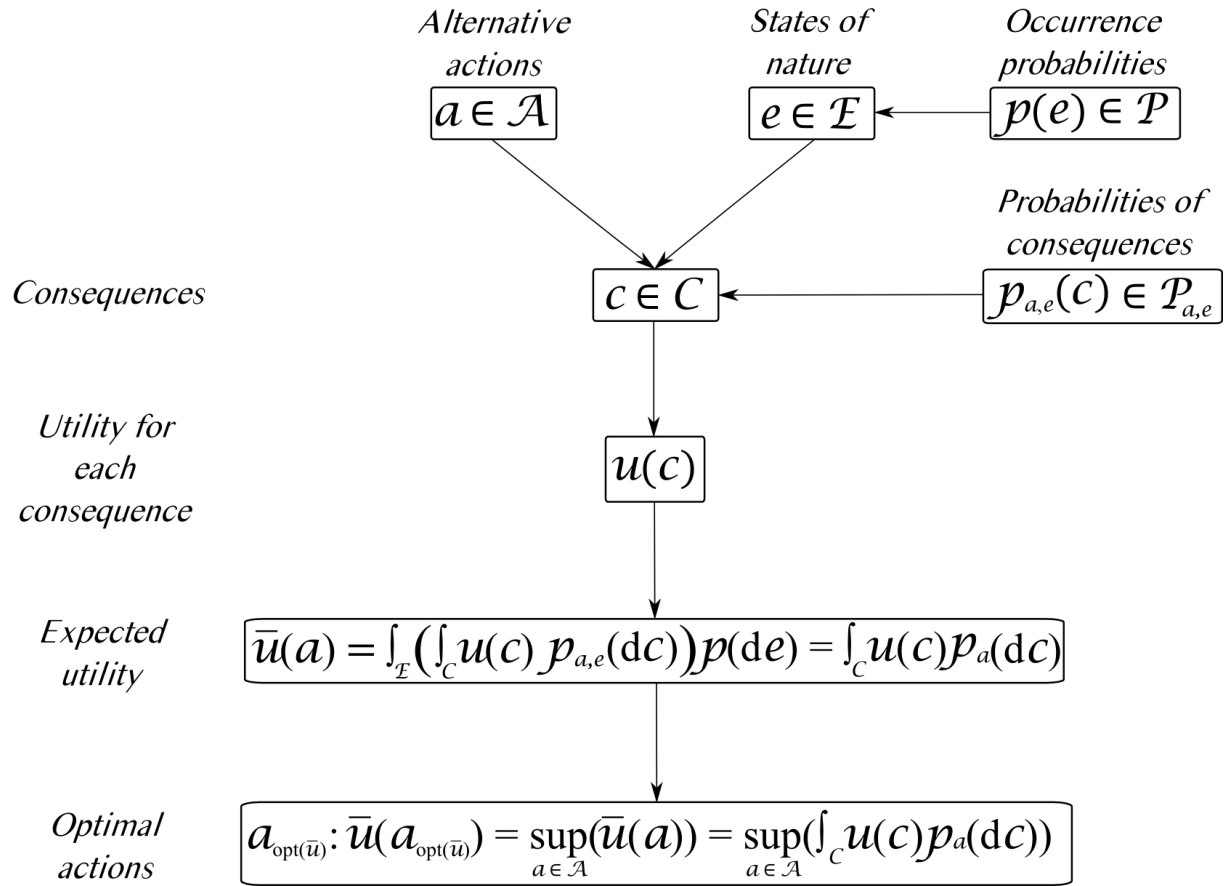
with  $\mathcal{P}_{\mathbf{a}}(\mathbf{c})$  the occurrence probability of  $\mathbf{c}$  if the action  $\mathbf{a}$  is taken:

$$\mathcal{P}_{\mathbf{a}}(\mathbf{c}) = \int_{\mathcal{E}} \mathcal{P}_{\mathbf{a},e}(\mathbf{c}) \mathcal{P}(\mathrm{d}e) \quad (\text{VIII.3})$$

Then, the optimal action(s),  $\mathbf{a}_{\text{opt}}(\bar{u})$ , is (are) the action(s) which maximize(s) the expected utility function:

$$\bar{u}(\mathbf{a}_{\text{opt}}(\bar{u})) = \sup_{\mathbf{a} \in \mathcal{A}} (\bar{u}(\mathbf{a})) = \sup_{\mathbf{a} \in \mathcal{A}} \left( \int_{\mathcal{C}} \mathbf{u}(\mathbf{c}) \mathcal{P}_{\mathbf{a}}(\mathrm{d}\mathbf{c}) \right) \quad (\text{VIII.4})$$





**Figure VIII.1.** General framework of the decision theory under uncertainty.

A usual approach for eliciting a utility function is to compare each consequence  $c \in \mathcal{C}$  with two other consequences (Farquhar, 1984; Berger, 1985 chapter 2). If they exist, the best,  $c^+$ , and the worst,  $c^-$ , consequences are usually used. We set arbitrarily  $u(c^+) = 1$  and  $u(c^-) = 0$ . Consequently, the utility takes its values in  $[0,1]$ . Next, each consequence  $c$  is compared with the consequence  $\bar{k} \langle c^+ \rangle + (1 - \bar{k}) \langle c^- \rangle$  which corresponds to a random variable taking the value  $c^+$  with a probability  $\bar{k}$  and the value  $c^-$  with a probability  $(1 - \bar{k})$ . For each  $c$ , the individual has to find a value  $\bar{k}$ , between 0 and 1, as he is indifferent between having the sure consequence  $c$  and having the random consequence  $\bar{k} \langle c^+ \rangle + (1 - \bar{k}) \langle c^- \rangle$ . If these two consequences are equivalent, their utilities are equal. Then, the utility for the consequence  $c$  is:

$$u(c) = \bar{k} u(c^+) + (1 - \bar{k}) u(c^-) = \bar{k}, \quad (\text{VIII.5})$$

with  $u(c)$  the utility of the sure consequence  $c$  and  $\bar{k} u(c^+) + (1 - \bar{k}) u(c^-)$  the utility of the random consequence  $\bar{k} \langle c^+ \rangle + (1 - \bar{k}) \langle c^- \rangle$ . Theoretically, a value  $\bar{k}$  is obtained for each of these consequences, but in practice it is difficult to specify a value for each of them (e.g.  $u(c) = 0.1$  or  $0.12$ ?). So, an interval  $[\bar{k}, \bar{k}^+]$  is defined for each consequence instead. There is also usually more than one stakeholder involved in a decision problem, and there is one utility function for each stakeholder. It is then natural to define a set  $\mathcal{U}$  of utility functions reflecting the uncertainty on the values of  $u$  and the different interests of the various stakeholders. As  $a_{\text{opt}}(\bar{u})$  depends on one utility function, there is at least one optimal action for each utility function. It is thus interesting to study if the optimal action(s) and the maximum expected utility vary when the utility function varies in  $\mathcal{U}$ . This sensitivity analysis is called the global robustness analysis and is described in the sequel (Berger et al., 2000).

In practice, the elements (ii), (iii) and (v) are defined and estimated by scientists and the elements (i), (iv) and (vi) need to be established with the stakeholders involved in the decision problem (Hilborn, 2001). Because this paper aims primarily at developing a methodology for decision making, all elements were defined according to our perception of the problem. The dialog work with the various stakeholders is left for a next step in the application of this methodology.

#### VIII.2.4.3. Case study: the Atlantic salmon population of the Nivelle River (France)

##### VIII.2.4.3.(a). Atlantic salmon life cycle, threats and study site

The Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) life cycle (Webb et al., 2007) is divided into two parts:

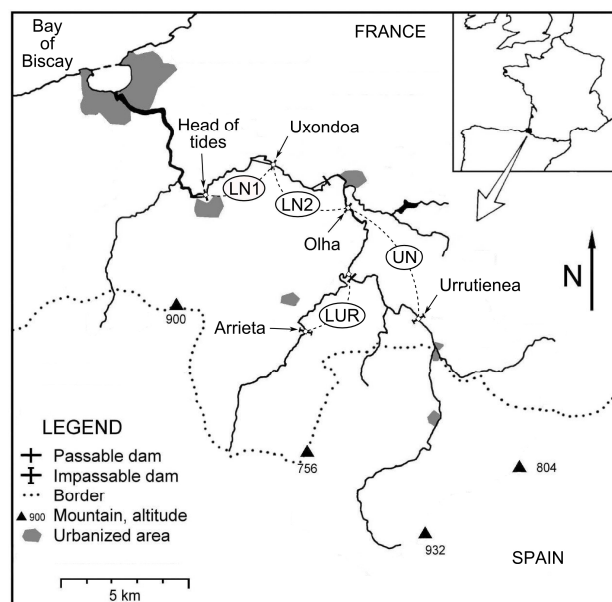
- (i) riverine reproduction and juvenile rearing, during one or two years for French populations;
- (ii) and long range migration and rapid growth in the Atlantic ocean, during one or two years (exceptionally three) for French populations.

After marine migration, one sea winter (one year at sea) and multi sea winter (two or three years at sea) adults come back to their natal river to spawn. The main threats to this species are the degradation of water quality, the fragmentation of its habitat (by dams) and the fishery exploitation, both commercial and recreational (Parrish et al., 1998).

The management decision framework proposed in this paper is applied to the Atlantic salmon population of the Nivelle River (Dumas and Haury, 1995). The Nivelle River is a small coastal stream (39 km long, 238 km<sup>2</sup> of watershed surface area) located at the border between France and Spain and flowing into the Bay of Biscay (Fig. VIII.2). Several dams were constructed along the river. Up to 1991, Olha dam (located 9 km above the head of

tides), was the upstream limit for salmon colonization. Since 1992, a fishway was constructed to give access to an additional 9 km long upstream stretch of the mainstream and to a 4.7 km long section of the main tributary (Dumas and Prouzet, 2003). These facilities split the river into 4 zones (Fig. VIII.2):

- (i) the downstream Lower Nivelles (zone LN1, from the head of tides to Uxondoa dam);
- (ii) the upstream Lower Nivelles (zone LN2, from Uxondoa dam to Olha dam);
- (iii) the Upper Nivelles (zone UN, from Olha dam to Urrutienea dam);
- (iv) and the Lurgorrieta (zone LUR, up to Arrieta dam).



**Figure VIII.2.** The Nivelle River, located at the border between France and Spain. Olha dam = upstream limit for salmon colonization until 1991; Urrutienea dam = upstream limit for salmon colonization since 1992; Arrieta dam = upstream limit for salmon colonization in the tributary; LN1 = downstream Lower Nivelles; LN2 = upstream Lower Nivelles; UN = Upper Nivelles; LUR = Lurgorrieta; LN1+LN2 = zone LN (Lower Nivelles); UN+LUR = zone HC (High Catchment).

A State Space Model (SSM; King et al., 2010 chapter 10) was constructed for this population. Chapitres IV and V describe the two observation models which allow to estimate the abundance of Young of the Year (YOY) juveniles and of adult returning to their natal river. Chapitre VI describes the population dynamics model.

VIII.2.4.3.(b). *The management decision problem: restoration of connectivity vs juvenile stocking*

Dams preventing access of adults to some spawning areas are a major cause of population decline in anadromous species and especially in salmonids. Stocking of juveniles reared in aquaculture has often been, and is still, used to compensate for the losses caused to the population by dams. As an illustrative example we consider a fake but realistic decision situation where the construction of a new dam at the location of the Olha dam would be planned. The salmon management decision problem would then be to build or not a new fishway to maintain connectivity between both sides of the Olha dam. In the event of not building, a stocking would be envisaged to compensate the loss of spawning and juvenile rearing habitat upstream from Olha dam. The proposed set  $\mathcal{A}$  of management actions is then composed of two sub-sets  $\mathcal{A}^{(1)}$  and  $\mathcal{A}^{(2)}$  with:

- (i)  $\mathbf{a}^{(1)} \in \mathcal{A}^{(1)}$  corresponding to the opening of Olha dam thanks to a fishway, i.e. adults have access to zones {LN1, LN2, UN, LUR};
- (ii) and  $\mathbf{a}^{(2)} \in \mathcal{A}^{(2)}$  corresponding to the closing of Olha dam, i.e. adults have access to zones {LN1, LN2} only, plus stocking of alevins upstream from the dam, i.e. in zones {UN, LUR}.

The set  $\mathcal{A}^{(1)}$  is made of only one action whereas the set  $\mathcal{A}^{(2)}$  is made of forty one actions, each one corresponding to a density from 0 to 2 alevins.m<sup>-2</sup>. Then,  $\mathcal{A}^{(2)} = \{0, 0.05, 0.1, \dots, 1.95, 2\}$ . The management action is supposed to be set up in 2008 and maintained fifteen years, i.e. from 2008 to 2022. This duration corresponds in France to three successive five-year management plans. In case of juvenile stocking, the same density is released every year. The consequences of management are assessed over the last five-year management plan.

We focus on the trade-off between the conservation of a wild self-sustaining population and the potential of fishing exploitation. Indeed, we assume the adult returning in the Nivelle are not exploited during the fifteen years period but might be afterwards. This corresponds to the current situation where the exploitation in the Nivelle River is insignificant, but this might change if fishermen perceived there is a good catch opportunity. The consequences of a management action are based on considering that adult returns are made of two components:

- (i) fish originating from natural reproduction (*nat*), i.e. from spawning in wild conditions whatever their origin as juvenile;
- (ii) and fish arising from stockings of artificially reared juveniles (*el*).

These two components are not of the same interest for conservation vs exploitation. Then, the set of consequences  $\mathcal{C}$  is composed of 2 sub-sets  $\mathcal{C}^{(1)}$  and  $\mathcal{C}^{(2)}$  with:

(i)  $\mathbf{c}^{(1)} \in \mathbf{C}^{(1)}$  corresponding to the mean during the third five-year management plan of the total adult number in the river (Eq. (VIII.6));

(ii) and  $\mathbf{c}^{(2)} \in \mathbf{C}^{(2)}$  corresponding to the mean during the third five-year management plan of the percentage of adults coming from natural reproduction (Eq. (VIII.7)).

$$\mathbf{c}^{(1)} = \frac{\sum_{t=2018 \text{ to } 2022} \sum_g n_{..}(t, g)}{5} \quad (\text{VIII.6})$$

$$\mathbf{c}^{(2)} = \frac{\sum_{t=2018 \text{ to } 2022} \left( \frac{100 \left( \sum_g n_{..}^{(\text{nat})}(t, g) \right)}{\sum_g n_{..}(t, g)} \right)}{5} \quad (\text{VIII.7})$$

$n_{..}(t, g)$  is the yearly adult number for each (sex X age) category  $g$ .  $n_{..}^{(\text{nat})}(t, g)$  is the yearly adult number for each (sex X age) category  $g$  coming from natural reproduction.  $\mathbf{C}^{(1)} = \mathbb{N}$  (natural number) and  $\mathbf{C}^{(2)} = [0,100]$ , and each consequence  $\mathbf{c} \in \mathbf{C}$  is bivariate, with  $\mathbf{c} = (\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ .  $\mathbf{C}^{(1)}$  corresponds to the exploitation interest (potential for good catch whatever the origin of the fish). The conservation interest considers both  $\mathbf{C}^{(1)}$  and  $\mathbf{C}^{(2)}$  because it is the number of naturally produced adults that matters.

#### VIII.2.4.3.(c). Population projection under a given management action

The SSM developed for the Atlantic salmon population (cf. section VIII.2.4.3.(a)) of the Nivelles River was used to estimate the sets  $\mathbf{E}$  and  $\mathbf{P}$  and to project the sets  $\mathbf{C}$  and  $\mathbf{P}_{a,e}$  under any management action  $\mathbf{a} \in \mathcal{A}$  over our 15 years time horizon. More details about the model used are exposed in Annexe A-II. The projections were performed with R<sup>®</sup> (V2.13.0; www.r-project.org). The set of probability  $\mathbf{P}_{a,e}$  is obtained after 10,000 iterations:

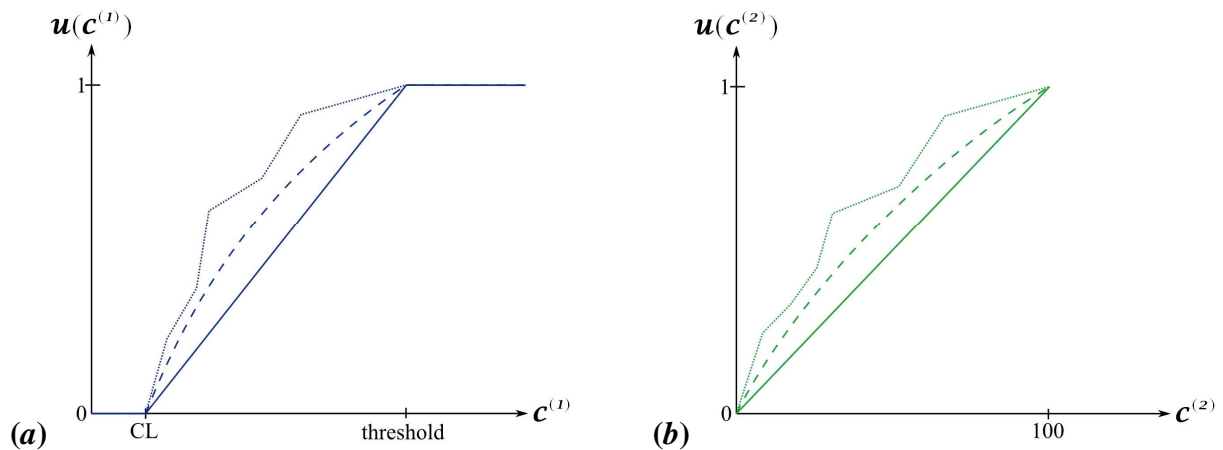
$$\mathbf{p}_{a,e}(\mathbf{c} = (\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)}), \mathbf{c}^{(1)} \in [\mathbf{x}_1^-, \mathbf{x}_1^+] \text{ and } \mathbf{c}^{(2)} \in [\mathbf{x}_2^-, \mathbf{x}_2^+]) = \frac{\sum_{\text{iteration}=1}^{10,000} \left( \mathbb{1}_{\mathbf{c}^{(1)} \in [\mathbf{x}_1^-, \mathbf{x}_1^+] \cap \mathbf{c}^{(2)} \in [\mathbf{x}_2^-, \mathbf{x}_2^+]} \right)}{10,000} \quad (\text{VIII.8})$$

VIII.2.4.3.(d). A class of utility functions

When we look at the information we have about the utility function, we have a set of shape constraints,  $\mathcal{S}$ , and a set of value constraints,  $\mathcal{V}$ . Then, we obtain a class  $\mathcal{U}$  of utility functions, which satisfies both  $\mathcal{S}$  and  $\mathcal{V}$ :  $\mathcal{U} = \mathcal{S} \cap \mathcal{V}$ . The utility function is arbitrarily supposed to take its values in the interval  $[0,1]$ . The set  $\mathcal{C}$  is bivariate, then the utility function,  $u(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ , is defined on  $\mathcal{C}^{(1)} \times \mathcal{C}^{(2)}$ . Our class of utility functions is purposely broad in an attempt to limit the constraints to principles broadly accepted or acceptable by management bodies.

Shape constraints  $\mathcal{S}$

In our study case, high values of  $\mathbf{c}^{(1)}$  (adult number) correspond to good opportunities for fishing exploitation and for natural spawning. High values of  $\mathbf{c}^{(2)}$  (natural production percentage) correspond to natural production providing the main contribution to adult returns. Then, the higher the consequences, the higher the utility, i.e. the utility function is increasing with respect to the consequences  $\mathbf{c}^{(1)}$  and  $\mathbf{c}^{(2)}$ . We further assume that above a threshold value for  $\mathbf{c}^{(1)}$ , some stakeholders do not see any interest in further increase of adult numbers whether for fishing exploitation or for spawning, then the utility function remains constant. According to management recommendations from the North Atlantic Salmon Conservation Organization (NASCO), decision makers should not allow a wild population to fall under a minimum adult number, also called the Conservation Limit (CL; section I.3.3). Then, the utility under this CL is set to 0. Finally, the utility is supposed smooth, i.e. the utility of two neighboring consequences must not be too different. Shapes constraints with respect to  $\mathbf{c}^{(1)}$  and  $\mathbf{c}^{(2)}$  are respectively noted  $\mathcal{S}^{(1)}$  (Fig. VIII.3(a)) and  $\mathcal{S}^{(2)}$  (Fig. VIII.3(b)).



**Figure VIII.3.** Three univariate utility functions meeting the shape constraints for (a) the consequence  $\mathbf{c}^{(1)}$ : the mean during the third five-year management plan of total adult number, and (b) the consequence  $\mathbf{c}^{(2)}$ : the mean during the third five-year management plan of the percentage of these adults coming from natural production.

Several definitions are available for the CL (Potter, 2001) and we choose the number of adults which produces a YOY number equal to the half of the maximal YOY number, called the "carrying capacity". CL calculation is detailed in Annexe A-III (section A-III.1). It is based on considering that the zones of the Nivelle River would be accessible to spawners and only natural reproduction occurs (no juvenile stocking).

### Value constraints $\mathcal{V}$

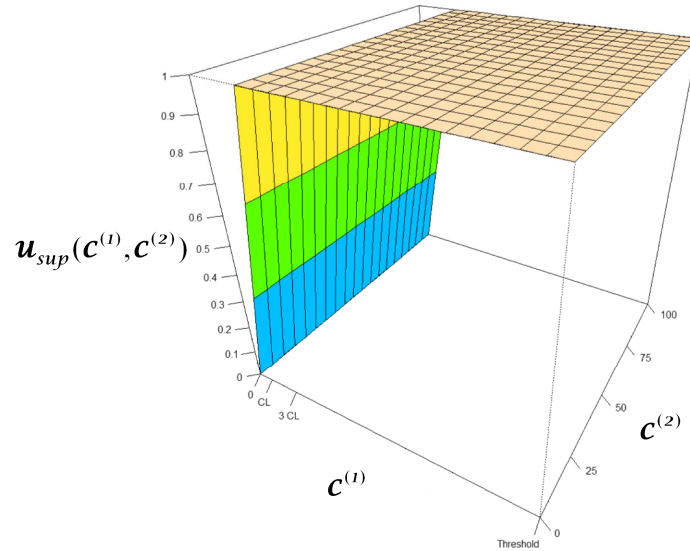
The methodology generally used to construct a utility function (cf. section VIII.2.4.2) is not easy to put in practice because it relies on a comparison between two abstract situations having little correspondence with reality. Then, we choose to define two extreme functions,  $\mathbf{u}_{sup}$  and  $\mathbf{u}_{inf}$ , representing the bounds of  $\mathbf{u}$  and reflecting the two most contrasted stakeholders with:

- (i) an individual only interested in the exploitation and easy to satisfy as far as some significant numbers of adults comes back into the river ( $\mathbf{u}_{sup}$ );
- (ii) and an individual only interested in the conservation of a natural population and very difficult to satisfy, i.e. for whom there is "never" enough wild spawning adults ( $\mathbf{u}_{inf}$ ).

The hypotheses for  $\mathbf{u}_{sup}$  are the followings (Fig. VIII.4):

- (i)  $\mathbf{u}_{sup}$  does not vary with  $\mathbf{c}^{(2)}$ ;
- (ii)  $\mathbf{u}_{sup} = 0$  when  $\mathbf{c}^{(1)}$  is under the CL;
- (iii)  $\mathbf{u}_{sup} = 1$  when  $\mathbf{c}^{(1)}$  is above or equal to 3 times the CL;
- (iv) and  $\mathbf{u}_{sup}$  is increasing linearly between  $\mathbf{c}^{(1)} = \text{the CL}$  and  $\mathbf{c}^{(1)} = 3 \text{ times the CL}$ .

Note that the corresponding stakeholder is fully satisfied as far as the adult returns reach 3 times the CL, whatever the origin of these fish.

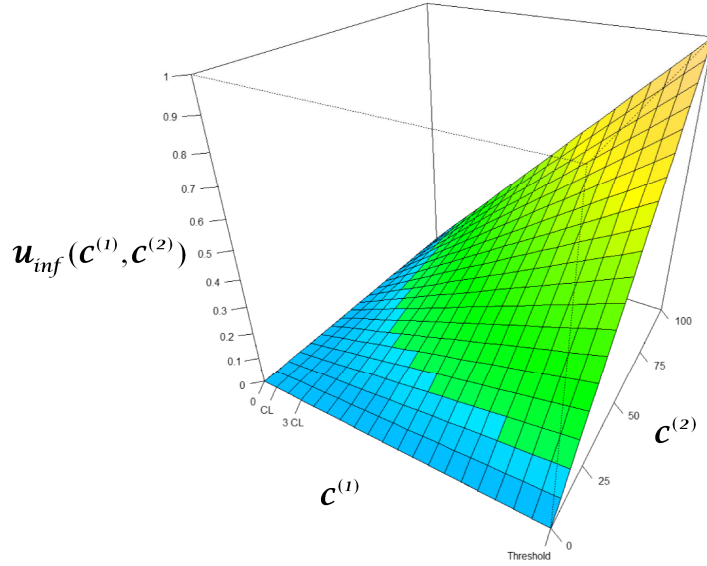


**Figure VIII.4.** Function  $\mathbf{u}_{sup}$  representing the upper bound of the set  $\mathbf{U}$  of utility functions. For the sake of simplification, the quantities  $\mathbf{c}^{(1)}$  and  $\mathbf{c}^{(2)}$  are discretized. Then, the point  $\mathbf{c}^{(1)} = 0$  corresponds to all the values under the CL. That is why the plateau for  $\mathbf{c}^{(1)} < CL$  does not appear in the figure.

The hypotheses for  $\mathbf{u}_{inf}$  are the followings (Fig. VIII.5):

- (i)  $\mathbf{u}_{inf} = 0$  when  $\mathbf{c}^{(1)}$  is under the CL and when  $\mathbf{c}^{(2)} = 0\%$ ;
- (ii)  $\mathbf{u}_{inf}$  increases linearly between  $\mathbf{c}^{(1)} = CL$  and  $\mathbf{c}^{(1)} = \text{threshold}$ , i.e. 19 times the CL;
- (iii) and  $\mathbf{u}_{inf}$  increases linearly between  $\mathbf{c}^{(2)} = 0\%$  and  $\mathbf{c}^{(2)} = 100\%$ .





**Figure VIII.5.** Function  $\mathbf{u}_{inf}$  representing the lower bound of the set  $\mathbf{U}$  of utility functions. For the sake of simplification, the quantities  $\mathbf{c}^{(1)}$  and  $\mathbf{c}^{(2)}$  are discretized. Then, the point  $\mathbf{c}^{(1)} = 0$  corresponds to all the values under the CL. That is why the plateau for  $\mathbf{c}^{(1)} < CL$  does not appear in the figure.

#### VIII.2.4.3.(e). The robustness analysis

There are three kinds of robustness analysis, described by Berger et al. (2000). In the *informal approach*, a few utility functions are considered, and the variation on the optimal decision is studied according to the function used. In the *local robustness analysis*, only one utility function is taken and the speed of the optimal decision modification is studied when a small modification is applied to the function. None of these two methodologies take into account all possible functions. The *global robustness analysis* deals with all the utility functions within a predefined class, then it will be the only approach used in the following. This approach consists in making vary the utility function in the class and in studying the effect of these variations on the value of some quantity of interest. Several measures allow to assess robustness (Abraham et Cadre, 2004). Abraham (2009) proposes to measure the range of the quantity of interest when the utility function varies in  $\mathbf{U}$ . In this paper, 2 quantity of interest are studied:

- (i) the optimal action (Eq. (VIII.9));
- (ii) and the maximal expected utility (Eq. (VIII.10)).

Let be  $\mathbf{a}_{opt}^+$  the largest and  $\mathbf{a}_{opt}^-$  the lowest optimal action, and  $\bar{\mathbf{u}}_{max}^+$  the largest and  $\bar{\mathbf{u}}_{max}^-$  the lowest maximal expected utility, then:

$$\mathbf{a}_{\text{opt}}^+ = \sup_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}) \text{ et } \mathbf{a}_{\text{opt}}^- = \inf_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}) \quad (\text{VIII.9})$$

$$\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+ = \sup_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})})) = \sup_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\sup_{\mathbf{a} \in \mathcal{A}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}))) \quad (\text{VIII.10})$$

$$\text{and } \bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^- = \inf_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})})) = \inf_{\mathbf{u} \in \mathcal{U}} (\sup_{\mathbf{a} \in \mathcal{A}} (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a})))$$

We assume there is only one optimal action per utility function. To find the quantities  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$ ,  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$ ,  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+$  and  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^-$ , we use a simulated annealing algorithm (Robert, 1996 chapter 2; Press et al., 2007 chapter 10), which aims at finding the optimum of a function  $h$  of interest. A quantity which depends on the iteration  $\ell$ , called the temperature and noted  $\mathcal{T}(\ell)$ , allows to converge towards the global optimum of  $h$  while avoiding local ones. For instance, to find  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$ , for each iteration  $\ell$  the algorithm is:

(i) generating  $\mathbf{u}_\ell(\mathbf{c})$  by modifying  $\mathbf{u}_{\ell-1}(\mathbf{c})$ ;

(ii) calculating  $\bar{\mathbf{u}}_\ell(\mathbf{a})$  with Eqs. (VIII.1)–(VIII.3):

$$\bar{\mathbf{u}}_\ell(\mathbf{a}) = \int_{\mathcal{C}} \mathbf{u}_\ell(\mathbf{c}) \mathbf{p}_a(d\mathbf{c}); \quad (\text{VIII.11})$$

(iii) maximizing  $\bar{\mathbf{u}}_\ell(\mathbf{a})$  to find  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell)$ ;

(iv) accepting  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell)$  with a probability  $\rho_a^+(\ell)$  such as:

$$\rho_a^+(\ell) = \inf \left( \exp \left( \frac{(\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell) - \mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell-1))}{\mathcal{T}(\ell)} \right), 1 \right), \quad (\text{VIII.12})$$

taking  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell-1)$  and keeping the function  $\mathbf{u}_{\ell-1}(\mathbf{c})$  otherwise;

(v) and modifying  $\mathcal{T}(\ell)$  to  $\mathcal{T}(\ell+1)$ .

Chapitre IX proposes a methodology to explore the class  $\mathcal{U}$  (step (i) of the above algorithm) and the reader can refer to this chapter for more details. The convergence of the simulated annealing algorithm towards the global optimum was proved with a temperature on the form  $\mathcal{T}(\ell) = (\text{constante}/\log(\ell))$  (Bartoli and Del Moral, 2001). The temperature decreases at each iteration, hence the probability of acceptance  $\rho_a^+(\ell)$  decreases if  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell) < \mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell-1)$  (Eq. (VIII.12)). The probability of accepting a value of  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell)$  lower than  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\ell-1)$  is

high at the beginning of the chain to avoid local maximum. Then, at the end of the chain this probability tends to 0 to converge towards  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$ . Nevertheless, we find that this temperature does not allow to converge quickly enough. We tested several forms of temperature (Annexe A-IV) to find the one which performs the best with regards to these two criteria:

- (i) a high probability  $\rho_{\mathbf{a}}^+(\mathcal{L})$  when  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\mathcal{L}) < \mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\mathcal{L} - 1)$  at the beginning of the chain;
- (ii) and a very small probability  $\rho_{\mathbf{a}}^+(\mathcal{L})$  at the end of the chain.

The temperature used in the following is  $\mathcal{T}(\mathcal{L}) = (70/\mathcal{L})$ , as we consider it as the optimal one.

The same idea is kept to find the other quantities, but the probability  $\rho_{\mathbf{a}}^+(\mathcal{L})$  is changed. Then, to find  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$ ,  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+$  and  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^-$  the probabilities are respectively:

$$\rho_{\mathbf{a}}^-(\mathcal{L}) = \exp\left(\frac{-(\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\mathcal{L}) - \mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}(\mathcal{L} - 1))}{\mathcal{T}(\mathcal{L})}\right) \wedge 1 \quad (\text{VIII.13})$$

$$\rho_{\bar{\mathbf{u}}}^+(\mathcal{L}) = \exp\left(\frac{(\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}(\mathcal{L}) - \bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}(\mathcal{L} - 1))}{\mathcal{T}(\mathcal{L})}\right) \wedge 1 \quad (\text{VIII.14})$$

$$\rho_{\bar{\mathbf{u}}}^-(\mathcal{L}) = \exp\left(\frac{-(\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}(\mathcal{L}) - \bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}(\mathcal{L} - 1))}{\mathcal{T}(\mathcal{L})}\right) \wedge 1 \quad (\text{VIII.15})$$

$\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}(\mathcal{L})$  is the maximum of  $\bar{\mathbf{u}}_{\mathcal{L}}(\mathbf{a})$ .

The action "dam opened" ( $\mathbf{a}^{(1)}$ ) cannot be compared with the quantity of alevins released ( $\mathbf{a}^{(2)}$ ), i.e. the action  $\mathbf{a}^{(1)}$  is not smaller or higher than the action  $\mathbf{a}^{(2)}$ . Then, the algorithms set to find  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$  and  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$  are only run with the set of actions  $\mathcal{A}^{(2)}$ . To find  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+$  and  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^-$ , the actions do not need to be sorted. Then, the algorithms are run with the set of actions  $\mathcal{A}$ .

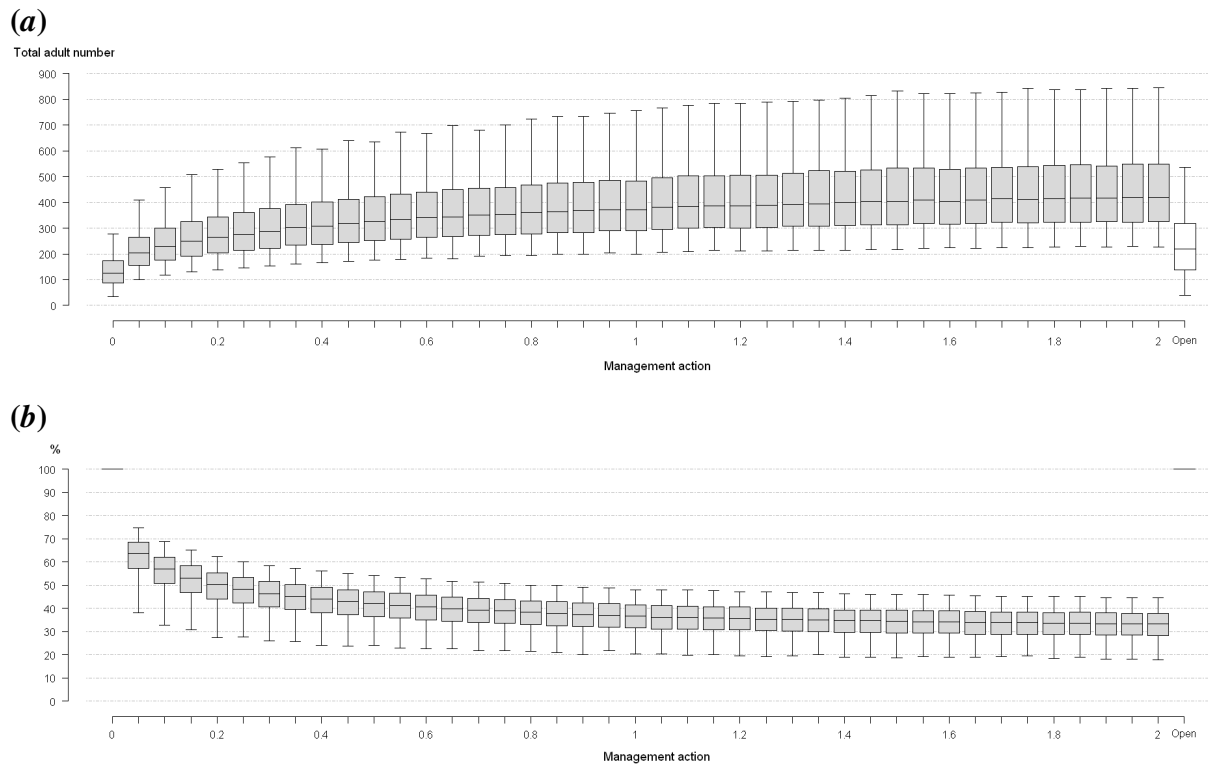
The robustness analysis was performed with R<sup>®</sup> (V2.13.0; www.r-project.org). The results presented thereafter are obtained after 20,000 iterations for each simulated annealing algorithm, i.e. 20,000 iterations for  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$  (or  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^+$ ) and 20,000 iterations for  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$  (or  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}^-$ ). The 40,000 iterations last around 2 hours on a last generation 64 bits PC.

## VIII.2.5. Results

### VIII.2.5.1. Predictions of the consequences

Logically, for the set  $\mathcal{A}^{(2)}$  the total adult number increases and the percentage of adults from natural reproduction decreases when the number of alevins stocked increases (Fig. VIII.6). The consequences  $\mathbf{c}^{(1)}$  and  $\mathbf{c}^{(2)}$  evolve slowly toward an asymptote.

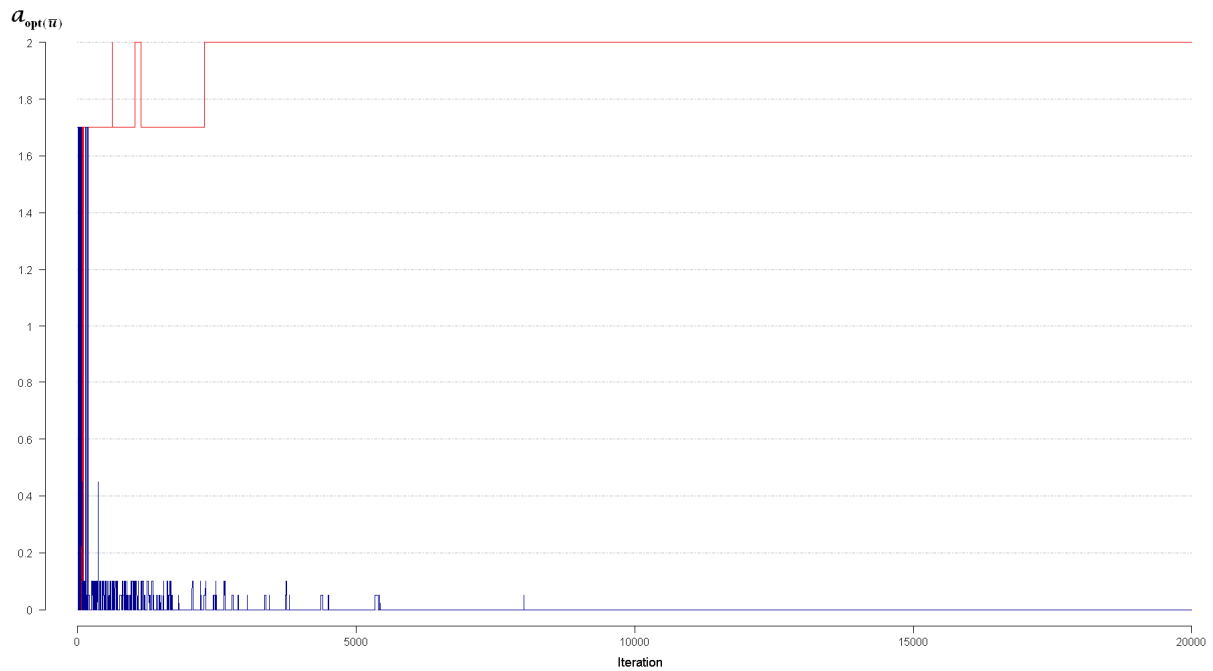
Total adult number is lower when the dam is opened than when the dam is closed and the stocking is large, but in this later case the percentage of adults coming from natural reproduction is the lowest.



**Figure VIII.6.** Evolution of (a) total adult number and (b) the percentage of total adult number coming from natural production, according to the various actions proposed for the management of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (France). The management actions are either the opening of a dam located 9 km above the head of tides (white box plot) either the closing of this dam plus stocking, from 0 to 2 alevins.m<sup>-2</sup>, in the zones located upstream the dam (grey box plots). Box plots indicate the 5, 25, 50, 75 and 95 percentiles of posterior distributions.

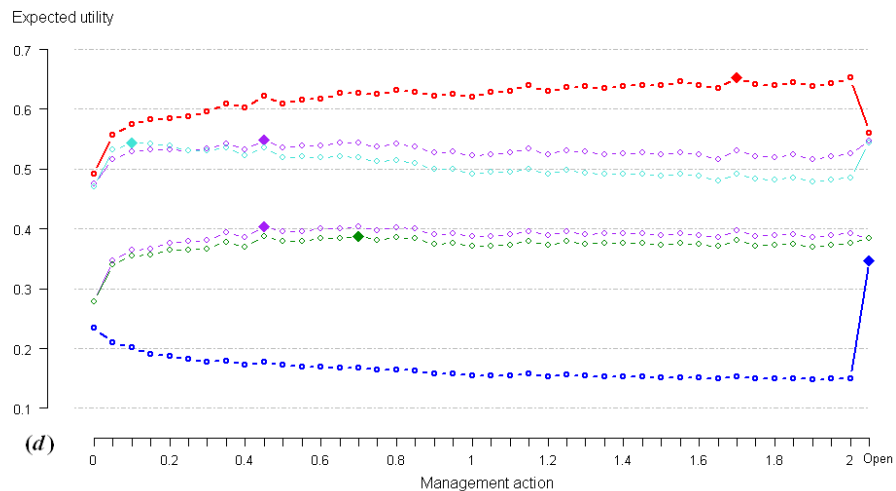
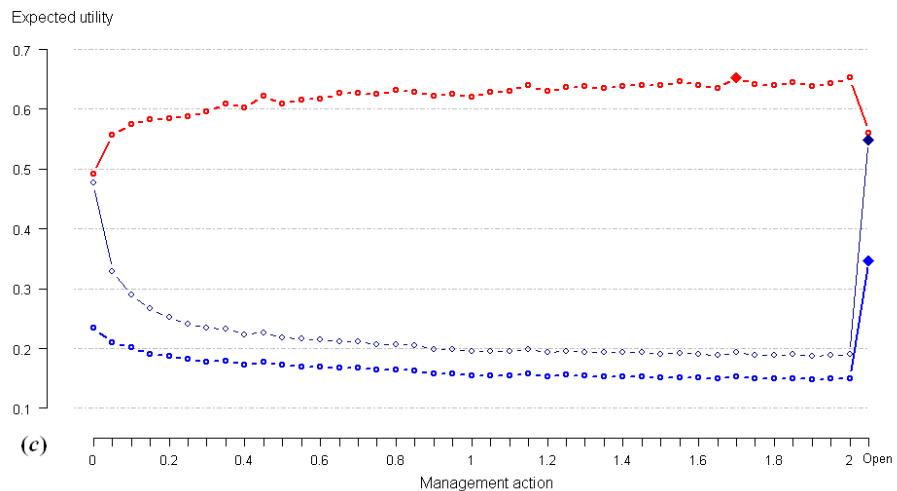
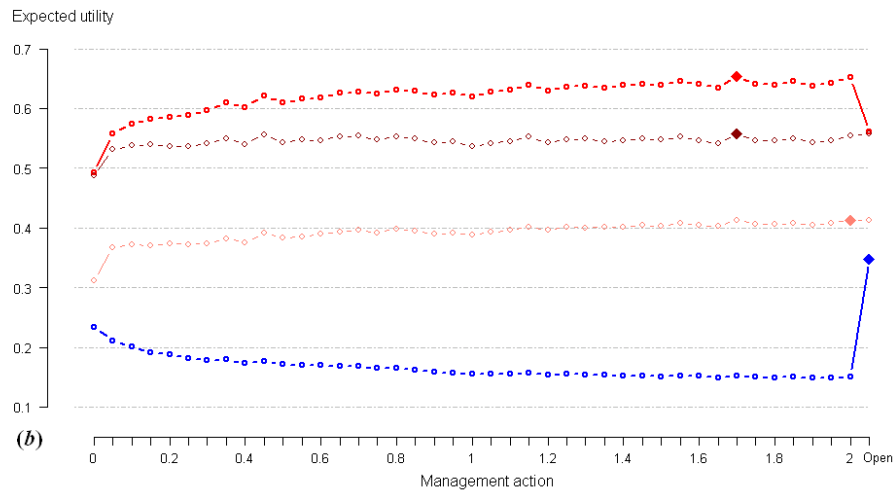
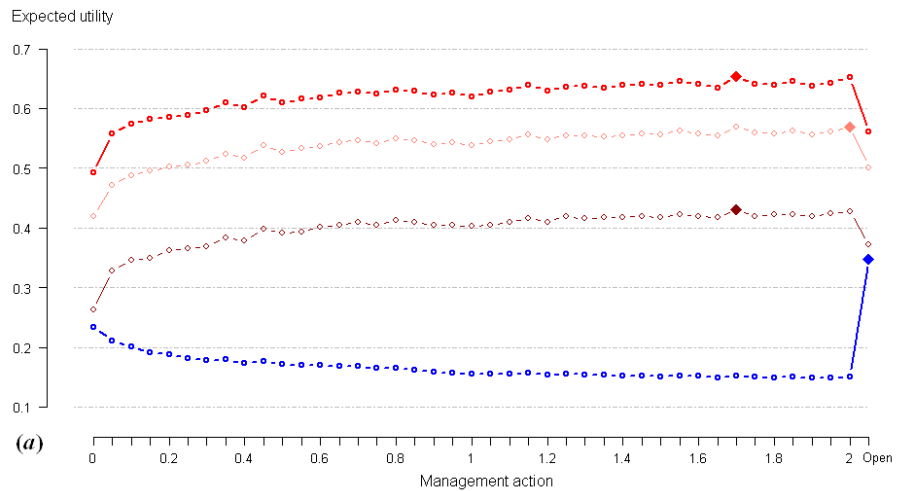
### VIII.2.5.2. Robustness analysis with respect to the optimal action

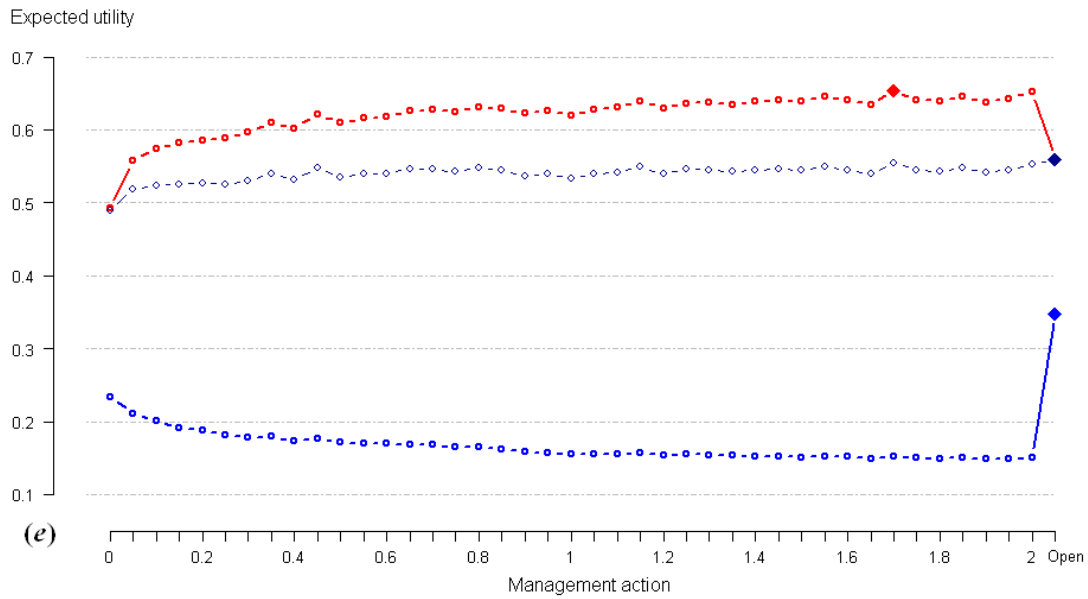
The simulated annealing algorithm seems to have converged (Fig. VIII.7) towards  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^+$  and  $\mathbf{a}_{\text{opt}}^-$ . Even if it would have not fully converged, it shows that the optimal action varies between 0 and 2 alevins.m<sup>-2</sup>, which are the minimal and the maximal actions.



**Figure VIII.7.** Simulated annealing algorithm run to find the lower (blue line) and the higher (red line) optimal actions,  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}$ , of the set  $\mathcal{A}^{(2)}$  ("dam closed" plus stocking of alevins upstream the dam, expressed as a density from 0 to 2 alevins.m<sup>-2</sup>:  $\mathcal{A}^{(2)} = \{0, 0.05, 0.1, \dots, 2\}$ ). The algorithm was run during 20,000 iterations and with a temperature of  $\mathcal{T}(\ell) = (70/\ell)$ , with  $\ell$  the iteration number.

This result does not include a comparison with the "dam opening" action. Fig. VIII.8 shows the expected utility for some utility functions generated during the algorithm. For the sake of clearness, few expected utility functions were shown. The expected utility is globally smooth, with sometimes few very different values, which explain that the analysis is not robust with respect to the optimal action. 5 types of expected utility are differentiate according to some particularities in their shape. Stakeholders having a utility function favoring the "no stocking" action when the Olha dam is closed would prefer the "dam opening" action to any other action (Fig. VIII.8(c)). Such stakeholders strongly value the conservation of a wild population and the dam opening allows to obtain a larger wild population than the otherwise optimal action of "no stocking" when the dam remains closed. Some stakeholders having a utility function favoring the maximum stocking possible with the dam remaining closed would tend to prefer this action to the dam opening without stocking (Fig. VIII.8(a)). It is noteworthy there is a bunch of stakeholders having a utility function leading to no clear-cut preference among many alternative actions, including the dam opening without stocking (Fig. VIII.8(b), (d) and (e)). Then, the analysis is not robust with respect to the optimal action. This latter depends on the point of view traduced by the utility function.

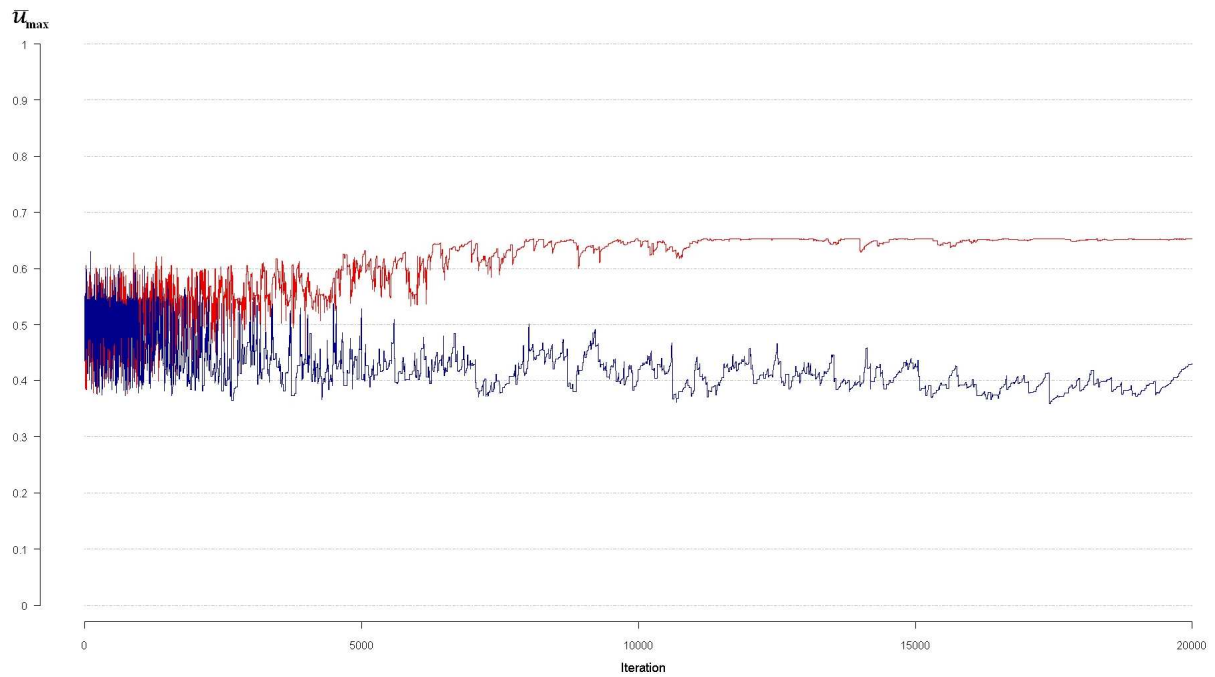




**Figure VIII.8.** Expected utility according to the management action for a sample of utility functions. In each graph, the bold lines correspond to the upper (red line) and the lower (blue line) bounds of the class of expected utility functions (see section VIII.2.4.3.(d)). Each panel correspond to broad categories of stakeholders: (a) a high value of stocking density for the optimal action and a significant loss of utility for actions without stocking, (b) same shape than (a) but the opening of the dam is less harmful, (c) the optimal decision is the opening of the dam and the expected utility strongly decreases with the alevin density, (d) the optimal decision corresponds to an intermediate value of alevin density and (e) low variations of the expected utility according the action.

### VIII.2.5.3. Robustness analysis with respect to the maximum expected utility

Fig. VIII.9 shows the results of the simulated annealing algorithm. It seems to have converged to the upper maximum expected utility ( $\bar{u}_{\max}^+$ ) but not quite yet to the lower maximum expected utility ( $\bar{u}_{\max}^-$ ). Despite this relative convergence flaw, the analysis shows that the maximum expected utility varies widely between 0.36 and 0.65 according to the utility function. The analysis is not robust with respect to the maximum expected utility.



**Figure VIII.9.** Simulated annealing algorithm run to find the lower (blue line) and the upper (red line) maximum utility,  $\bar{u}_{\max}$ , and for the set  $\mathcal{A}$ . The algorithm was run during 20,000 iterations and with a temperature of  $\mathcal{T}(\ell) = (70/\ell)$ , with  $\ell$  the iteration number.

Fig. VIII.8 shows that the maximum utility discrepancy is at its maximum for the two extreme utility functions used as bounds for the definition of the class of utility functions. However, it is worth noting that for the stakeholders clearly favoring the maximum stocking with the dam remaining closed, the loss of expected utility if the chosen action is "dam opening" is in general much smaller than the loss of expected utility for the stakeholders clearly favoring the "dam opening" action if maximum stocking with dam remaining closed is applied (Fig. VIII.8(a) and (c)).



### VIII.2.6. Discussion

In this paper, we propose a global methodology to help decision makers in their choices, while taking into account the uncertainty about population dynamics, via the set  $\mathcal{P}$ , the uncertainty about the utility function and the contradictory interests of the several stakeholders, via the construction of a set of bivariate utility functions. This work is an extension of the work of Abraham (2009) and of Prévost and Rivot (2009). Prévost and Rivot (2009) apply the decision theory under uncertainty via a global utility function combining the contradictory interests of conservation and exploitation. Their global utility function is a weighted sum of a conservation utility function and an exploitation utility function. The drawback of this methodology is that the potential interactions between the two terms are not taken into account. Prévost and Rivot (2009) proceed to an informal robustness analysis by varying the relative weight given to conservation vs exploitation over a limited set of management actions, i.e. a handful of fishery regulation strategies. Abraham (2009) analyses the global robustness of the optimal action for an infinite but bounded set of univariate utility functions. Here we consider the robustness with respect to the optimal decision and the maximum expected utility for a class of bivariate utility functions, combining the contradictory interest of exploitation vs conservation and allowing interaction between these two aspects.

A major merit of the approach of robustness we propose is it allows the decision makers to assess the potential for conflict vs agreement between stakeholders. In our study case, a unique optimal action does not exist. The optimal action for a group of stakeholders involves a loss of expected utility for the other stakeholders. Then, there is a potential for conflict among stakeholders and decision makers cannot satisfy all of them by a single management action. Nevertheless, the set of utility functions we considered is very large. The results could change if this set was narrowed down. In practice, the class of utility functions should be elaborated with the stakeholders. Such an exercise might allow to decrease the variability among utility functions. Indeed some of the extreme stakeholder behaviors we considered might not correspond to any reality. The management framework imposed by laws might also be used to downsize the class of utility functions. We already used this possibility by setting the utility to 0 for any adult number below CL.

Our methodology takes into account only two consequences. Others may be important too for the conservation and the exploitation of natural living resources. Possible effects of management actions on the genetic and phenotypic diversity of populations may also need to be taken into account. The economic cost of the actions is also an important factor for decision makers (Aprahamian et al., 2003). Further developments could perhaps consider the construction of a set of multi-dimensional utility functions. However, given our experience with a rather simple bivariate approach, it would become rapidly quite complex and feasibility is not assured due the computational issues.

The fake actions considered in our study case correspond to management actions already applied to the Atlantic salmon population of the Nivelles River. Although the action  $a^{(2)}$  ("dam

opened") was set up 17 years ago, it is difficult to compare its impact with the set of actions  $\mathcal{A}^{(t)}$  as stocking in zones UN and LUR was applied during only 5 years, with densities varying each year and in each zone, and as some additional stocking occurred in other zones as well. Decision makers have chosen "dam opening" action. Our analysis provides an assessment of its relative merits compared to the stockings with spawners' access restricted to the lower Nivelles. It suggests that the "dam opening" might not have been optimal for every stakeholder. However, it also suggests that this action is a good trade-off for among the diverse stakeholders. While being optimal for those most concerned by the conservation of a wild population, it generally leads to a small, if any, loss of expected utility for the others. Restoring connectivity vs adopting mitigation/compensatory measures such as stocking is a major issue for wild population management. Our study case shows that an approach similar to ours can help in assessing the relative merits of these alternative options facing the diversity of stakeholders' preferences.

Despite their general interest, the management actions considered in our study case does not encompass the full range of decisions that managers have to deal with. For exploited populations, measures are taken to regulate the removals. In case of fishery exploitation, fishing effort control or maximum allowable catch are often used. However, in this case, the links between the regulation measures taken by decision makers and their effects on the population in terms of removal should be modeled as well (e.g. Prévost and Rivot, 2009) in order to take into account the random implementation errors that necessarily go with such management actions (Hilborn, 2001).

We chose to assess the consequences of management actions over a period of 15 years. By using such a limited time horizon we sought to stick to the operational reality of management. In France, for anadromous and catadromous fish species, management plans last 5 years. Considering three successive management plans is already seen by stakeholders and decision makers as quite a long term perspective. Using a longer time horizon would be seen as disconnecting the approach from reality. The difficulty of using a short time period for population projection is that during such a period the population trajectory is transitory and depends on the initial state of the population, i.e. in 2008 in our case. Prévost and Rivot (2009) raise this point and argue that it is important to take into account both the short term and the long term consequences of the management action. Studying long term consequences (even with an infinite time horizon) has the advantage of freeing the analyst from considering the initial state of the population. But they most often rely on some stationary assumptions. These are little credible in the context of ongoing global environmental change affecting populations. The evolution of global change (including climate change) impacts are difficult, if not impossible, to predict (Polasky et al., 2011). They can modify the consequences of management actions. Short term studies are not fully protected against non-stationary of the environmental conditions and unpredictable evolution of the population (Ashley et al., 2003), but they certainly reduce the risk. Passive-adaptive (Dorazio and Johnson, 2003) approaches can be envisaged with periodic re-assessment (e.g. at the end of each management plan) of management actions incorporating on new data collected over time.

There is a debate about the use of utility functions. Some argue that the construction of a utility function is difficult and subjective, then they recommend to only present probability distributions of the consequences to decision makers and let them informally make their choice according to their implicit preferences (Punt and Hilborn, 1997; Hilborn, 2001). Others propose to combine consequences by means of an explicit global utility function. Prévost and Rivot (2009) use a weighed sum of two utility functions, which reflect the conservation and the exploitation interests. Dorazio and Johnson (2003) use a loss function, i.e. the contrary of a utility function, for the management of waterfowl habitat. In their study, they consider a unique loss function on the form of the sum of the absolute difference between predictions and a target value. In other studies, a unique multi-attribute utility function is also constructed as an additive combination of the utility function of each attribute (Keeney, 1976; Sheehan, 1976; Prato, 2000 and references therein). Despite the difficulty of constructing utility functions, we still favor their use. They can provide a formal framework fostering collaboration between stakeholders, decision makers and scientists. In real world management situations, their elicitation requires discussions among these groups to address the various aspects of the management decision problem at stake. But the main merit of utility functions may reside in that they help decision makers to explicitly acknowledge the diversity of stakeholders' behaviors. By doing so, it opens the door to the analysis of the implications of this diversity. A global robustness analysis such as the approach we proposed and implemented is an interesting tool to this aim. It allows decision makers to identify potential conflicts among stakeholders. Its theoretical foundation makes it attractive to the analyst. However, it remains debatable that the complication and the computational burden it implies is compensated by additional results that would not be obtained by a simpler and well thought informal robustness approach. When the analysis is not robust with respect to the optimal action, it is important to consider the expected utility of the various actions in order to guide decision makers towards an acceptable trade-off among conflicting interests.

Another difficulty is to find the temperature of the simulated annealing algorithm and to check for the convergence of the algorithm. We suggest to try various temperatures and initial utility functions and to compare the results. On the contrary, it is easy to run alternatively the algorithms for the robustness analysis on  $\mathbf{a}_{\text{opt}(\bar{\mathbf{u}})}$  and  $\bar{\mathbf{u}}_{\text{max}}$  as it just necessary to change few lines of the same script.

### *VIII.2.7. References*

- Abraham, C. 2009. A computation method in robust Bayesian decision theory. *Int. J. Approx. Reason.* 50(2), 289-302.
- Abraham, C., Cadre, B. 2004. Asymptotic global robustness in Bayesian decision theory. *Ann. Stat.* 32(4), 1341-1366.
- Aprahamian, M.W., Martin Smith, K., McGinnity, P., McKelvey, S., Taylor, J. 2003. Restocking of salmonids — opportunities and limitations. *Fish. Res.* 62, 211-227.

- Ashley, M.V., Willson, M.F., Pergams, O.R.W., O'Dowd, D.J., Gende, S.M., Brown, J.S. 2003. Evolutionarily enlightened management. *Biol. Conserv.* 111(2), 115-123.
- Bartoli, N., Del Moral, P. 2001. *Simulation & algorithmes stochastiques. Une introduction avec applications.* Cépaduès, 222 pp.
- Berger, J.O. 1985. *Statistical decision theory and Bayesian analysis.* Second edition. Springer-Verlag, New York, USA, 641 pp.
- Berger, J.O., Ríos Insua, D., Ruggeri, F. 2000. Bayesian robustness. In: D. Ríos Insua, F. Ruggeri (Eds.), *Robust Bayesian Analysis.* Springer-Verlag, New-York, USA, pp. 1-32.
- Dorazio, R.M., Johnson, F.A. 2003. Bayesian inference and decision theory — A framework for decision making in natural resource management. *Ecol. Appl.* 13(2), 556-563.
- Dumas, J., Haury, J. 1995. Une rivière du Piémont Pyrénéen: la Nivelles (Pays Basques). *Acta Biol. Mont.* XI, 113-146.
- Dumas, J., Prouzet, P. 2003. Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 356-370.
- Farquhar, P.H. 1984. Utility assessment methods. *Manag. Sci.* 30(11), 1283-1300.
- Gascuel, D., Bez, N., Forest, A., Guillotreau, P., Laloë, F., Lobry, J., Mahévas, S., Mesnil, B., Rivot, E., Rochette, S., Trenkel, V. 2011. A future for marine fisheries in Europe (Manifesto of the Association Française d'Halieumétrie). *Fish. Res.* 109(1), 1-6.
- Gordon, I.J., Hester, A.J., Festa-Bianchet, M. 2004. The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *J. Appl. Ecol.* 41(6), 1021-1031.
- Hilborn, R. 1987. Living with uncertainty in resource management. *N. Am. J. Fish. Manag.* 7(1), 1-5.
- Hilborn, R. 2001. Risk analysis for salmon spawning reference levels. In: E. Prévost, G. Chaput (Eds.), *Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon.* INRA, Paris, France, pp. 177-193.
- Keane, A., Brooke, M.L., McGowan, P.J.K. 2005. Correlates of extinction risk and hunting pressure in gamebirds (Galliformes). *Biol. Conserv.* 126(2), 216-233.
- Keeney, R.L. 1976. A utility function for examining policy affecting salmon. *J. Fish. Board Can.* 34, 49-63.
- King, R., Morgan, B.J.T., Gimenez, O., Brooks, S.P. 2010. *Bayesian analysis for population ecology.* Chapman & Hall, Boca Raton, USA, 442 pp.

- Lindley, D.V. 1985. Making decisions. Second edition. John Wiley & Sons, Chichester, England, 207 pp.
- Parrish, D.L., Behnke, R.J., Gephard, S.R., McCormick, S.D., Reeves, G.H. 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55(Suppl. 1), 281-287.
- Polasky, S., Carpenter, S.R., Folke, C., Keeler, B. 2011. Decision-making under great uncertainty: environmental management in an era of global change. Trends Ecol. Evol. 26(8), 398-404.
- Potter, T. 2001. Past and present use of reference points for Atlantic salmon. In: Prévost, E., Chaput, G. (Eds.), Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon. INRA, Paris, France, pp. 195-223.
- Prato, T. 2000. Multiple attribute evaluation of landscape management. J. Env. Manag. 60, 325-337.
- Press, W.H., Teukolsky, S.A., Vetterling, W.T., Flannery, B.P. 2007. Numerical recipes, the art of scientific computing. Third edition. Cambridge University Press, New York, USA, 1256 pp.
- Price, S.A., Gittleman, J.L. 2007. Hunting to extinction: biology and regional economy influence extinction risk and the impact of hunting in artiodactyls. Proc. R. Soc. B. 274, 1845-1851.
- Prévost, E., Rivot, E. 2009. Aide à la décision pour la régulation de l'exploitation des populations naturelles de saumon atlantique (*Salmo salar*). In: E. de Turckheim, B. Hubert, A. Messéan (Eds.), Concevoir et construire la décision. Démarches en agriculture, agroalimentaire et espace rural. Quae, Versailles, France, pp. 241-262.
- Punt, A.E., Hilborn, R. 1997. Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. Rev. Fish Biol. Fish. 7, 35-63.
- Robert, C. 1996. Méthodes de Monte Carlo par chaînes de Markov. Economica (Coll. Statistique Mathématique et Probabilité), Paris, France, 350 pp.
- Sheehan, S.W. 1976. Decision theory as a tool in sockeye salmon management of the Babine system. Master of science thesis, University of British Columbia.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. Science 277, 494-499.
- Vié, J.-C., Hilton-taylor, C., Stuart, S.N. 2009. Wildlife in a changing world - An analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN, Gland, Switzerland, 180 pp.

- Wade, P.R. 2000. Bayesian Methods in Conservation Biology. *Conserv. Biol.* 14(5), 1308-1316.
- Walters, C.J., Martell, S.J.D. 2004. *Fisheries ecology and management*. Princeton University Press, Princeton, 448 pp.
- Webb, J., Verspoor, E., Aubin-horth, N., Romakkaniemi, A., Amiro, P. 2007. The Atlantic salmon. In: E. Verspoor, L. Stradmeyer, J. Nielsen (Eds.), *The Atlantic salmon, genetics, conservation and management*. Blackwell Publishing Ltd, 520 pp.

## ***Chapitre IX. Une méthodologie pour l'exploration de la classe de fonctions d'utilité***

---

### ***IX.1. Introduction***

L'analyse de la robustesse globale par des méthodes numériques nécessite d'explorer la classe de fonctions d'utilité à la recherche d'optimums. Cette exploration est couplée avec un algorithme d'optimisation par recuit simulé. Ce chapitre décrit la méthodologie d'exploration de la classe  $\mathcal{U}$ . Elle doit respecter trois contraintes :

(i) couvrir l'ensemble des fonctions d'utilité ;

(ii) permettre à l'algorithme de recuit simulé associé de converger, i.e. qu'à terme la fonction générée lors de l'itération  $\ell$  doit être proche de la fonction générée lors de l'itération  $\ell-1$  ;

(iii) et permettre un temps d'exploration suffisamment rapide.

Si la première contrainte n'est pas respectée, certaines fonctions d'utilité peuvent être manquées et alors l'analyse de la robustesse ne portera pas sur la totalité de la classe  $\mathcal{U}$ . Si la deuxième contrainte n'est pas respectée, l'optimum recherché peut être manqué et la valeur finale obtenue ne sera pas la valeur recherchée.

La méthodologie développée est présentée puis appliquée à la classe définie dans le chapitre VIII. Ce chapitre est une ébauche d'article, c'est pourquoi il est rédigé en anglais. Cependant, il ne peut pas encore être lu indépendamment du chapitre précédent.

### ***IX.2. A global methodology to explore a class of bivariate smooth utility functions in the framework of the decision theory under uncertainty***

#### ***IX.2.1. Introduction***

The decision theory under uncertainty (Berger, 1985; Lindley, 1985) provides a coherent framework to help an individual in its choices. This theory has been applied to various study cases in natural living resources management (Keeney, 1976; Sheehan, 1976; Punt and Hilborn, 1997; Prato, 2000 and references therein; Dorazio and Johnson, 2003; Prévost and Rivot, 2009). In theory, a consequence is the result of an action taken by the decision maker and the state of nature which occurs. A utility function, depending of the possible consequences, reflects the preferences of a single individual involved in a decision problem and allows to find the optimal decision(s). In practice, the construction of this function still

raises difficulties. Firstly, it is difficult to assign a precise value for each consequence. Secondly, there is usually more than one individual involved in the management of natural living resources. Consequently, it is not possible to construct precisely a single utility function (e.g. Keeney, 1976). Moreover, due to the various interests the decision maker has to take into account, the utility function depends on several attributes (e.g. population size, catch, economic cost, biodiversity, genetic variability). In chapitre VIII, we propose a methodology for decision making for the management of natural living resources, via the use of a set  $\mathcal{U}$  of bivariate smooth utility functions instead of the use of a unique function.

When using a set of utility functions, it is important to study the robustness of the analysis (Berger et al., 2000; Abraham and Cadre, 2004; Abraham, 2009), i.e. how the optimal decision varies when the utility function varies in  $\mathcal{U}$ . A simulated annealing algorithm (Robert, 1996 chapter 2; Press et al., 2007) can be used to explore the range of optimal decisions. The main idea is to move quickly in the space of the optimal decisions at the beginning of the algorithm, and to be located more and more close to the global optimum (i.e. the minimum or the maximum optimal decision) as the algorithm progresses. The optimal decision is calculated by maximizing the expected utility. It is then necessary to develop an algorithm to explore the set  $\mathcal{U}$ . In this chapter, we propose a methodology to explore the set  $\mathcal{U}$  with two main objectives:

- (i) the methodology must allow to explore all the set  $\mathcal{U}$ ;
- (ii) and it must enable the simulated annealing algorithm to converge towards the global optimum.

Point (ii) is performed by exploring  $\mathcal{U}$  in a continuous manner, i.e. to the end the utility function generated during iteration  $\ell$  must be close to the utility function generated during iteration  $\ell-1$ . The methodology developed in this paper is applied to the set of utility functions used in chapitre VIII and the reader can refer to it for more details about constraint choices.

## *IX.2.2. Material and methods*

### *IX.2.2.1. A global framework for the exploration of the set of utility functions*

Three difficulties are met when exploring a set  $\mathcal{U}$  of utility functions (Abraham, 2009):

- (i)  $\mathcal{U}$  is an uncountable infinite set of functions;
- (ii) if the set  $\mathcal{C}$  is continuous, computations can be very long because we need to calculate the continuous integral  $\bar{u}(\mathbf{a})$  in an iterative manner;
- (iii) and shape and value constraints need to be fulfilled.



The first and the second difficulties are resolved by doing a discretization of the set  $\mathbf{C}$ . Then,  $\mathbf{U}$  becomes a set of vectors and  $\mathbf{C}$  becomes a vector. The calculation time of  $\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a})$  is then reduced as the calculation becomes a sum:

$$\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{a}) = \sum_{x=1}^n \mathbf{u}(\mathbf{c}_x) \mathcal{P}_a(\mathbf{c}_x) \quad (\text{IX.1})$$

In our study case, the sets  $\mathbf{C}^{(1)}$  and  $\mathbf{C}^{(2)}$  are both discretized in 20 consequences. Let  $\mathbf{C}^{(n)}$  be a vector containing all the consequences of the discretized set  $\mathbf{C}$ , i.e. all the couples made of the consequences of the discretized sets  $\mathbf{C}^{(1)}$  and  $\mathbf{C}^{(2)}$ :  $\mathbf{C}^{(n)} = \{(\mathbf{c}_j^{(1)}, \mathbf{c}_i^{(2)}), \text{ for } i = \text{from } 1 \text{ to } 20 \text{ and } j = \text{from } 1 \text{ to } 20\} = \{\mathbf{c}_1, \dots, \mathbf{c}_n; \text{ with } n = 400\}$ . Let  $\mathbf{u}_l^{(n)} = \{\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_1), \dots, \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_n)\}$  be a vector containing the utility of all the consequences of the set  $\mathbf{C}^{(n)}$  during iteration  $l$ . Let  $\bar{\mathbf{u}}_l = \{\bar{\mathbf{u}}_l(\mathbf{a}^{(1)}), \bar{\mathbf{u}}_l(\mathbf{a}_1^{(2)}), \dots, \bar{\mathbf{u}}_l(\mathbf{a}_{41}^{(2)})\}$  be a vector containing all the expected utilities during iteration  $l$ . Let  $\mathcal{P}_a$  be a matrix containing the probability distributions of the consequences of the set  $\mathbf{C}^{(n)}$  for each action. Then, the expected utility during iteration  $l$ ,  $\bar{\mathbf{u}}_l$ , can be calculated as a product of the matrix  $\mathcal{P}_a$  and the vector  $\mathbf{u}_l^{(n)}$ :

$$\begin{pmatrix} \bar{\mathbf{u}}_l(\mathbf{a}^{(1)}) \\ \bar{\mathbf{u}}_l(\mathbf{a}_1^{(2)}) \\ \vdots \\ \bar{\mathbf{u}}_l(\mathbf{a}_{41}^{(2)}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathcal{P}_{a^{(1)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{a^{(1)}}(\mathbf{c}_n) \\ \mathcal{P}_{a_1^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \ddots & & & \mathcal{P}_{a_1^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ \mathcal{P}_{a_{41}^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{a_{41}^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_1) \\ \vdots \\ \vdots \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} \quad (\text{IX.2})$$

If the utility function during iteration  $l$  is very close to the function during iteration  $l-1$ , this calculation is even simpler. For example, if the only differences between  $\mathbf{u}_l^{(n)}$  and  $\mathbf{u}_{l-1}^{(n)}$  are the utility values for  $\mathbf{c}_x$  and  $\mathbf{c}_{x+2}$ , then:

$$\begin{aligned}
& \begin{pmatrix} \bar{u}_l(\mathbf{a}^{(1)}) \\ \bar{u}_l(\mathbf{a}_1^{(2)}) \\ \vdots \\ \bar{u}_l(\mathbf{a}_{4l}^{(2)}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_n) \\ \mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \ddots & & & \mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ \mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} \left[ \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_1) \\ \vdots \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_1) \\ \vdots \\ \vdots \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_1) \\ \vdots \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} \right] \\
& = \begin{pmatrix} \mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_n) \\ \mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \ddots & & & \mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ \mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} \left[ \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_1) \\ \vdots \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x) \\ 0 \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_{x+2}) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_{x+2}) \\ 0 \end{pmatrix} \right] \\
& = \begin{pmatrix} \bar{u}_{l-1}(\mathbf{a}^{(1)}) \\ \bar{u}_{l-1}(\mathbf{a}_1^{(2)}) \\ \vdots \\ \bar{u}_{l-1}(\mathbf{a}_{4l}^{(2)}) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_n) \\ \mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \ddots & & & \mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ \mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_1) & \dots & \dots & \dots & \mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_n) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x) \\ 0 \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_{x+2}) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_{x+2}) \\ 0 \end{pmatrix} \\
& = \begin{pmatrix} \bar{u}_{l-1}(\mathbf{a}^{(1)}) \\ \bar{u}_{l-1}(\mathbf{a}_1^{(2)}) \\ \vdots \\ \bar{u}_{l-1}(\mathbf{a}_{4l}^{(2)}) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} (\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x))\mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_x) + (\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_{x+2}) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_{x+2}))\mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_{x+2}) \\ (\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x))\mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_x) + (\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_{x+2}) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_{x+2}))\mathcal{P}_{\mathbf{a}_1^{(2)}}(\mathbf{c}_{x+2}) \\ \vdots \\ (\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x))\mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_x) + (\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_{x+2}) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_{x+2}))\mathcal{P}_{\mathbf{a}_{4l}^{(2)}}(\mathbf{c}_{x+2}) \end{pmatrix}
\end{aligned} \tag{IX.3}$$

Then, we just need to calculate  $(\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x))\mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_x) + (\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_{x+2}) - \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_{x+2}))\mathcal{P}_{\mathbf{a}^{(1)}}(\mathbf{c}_{x+2})$  for each action.

Finally, the last difficulty is resolved by generating utility function values with a truncated distribution (Nadarajah and Kotz, 2006).

To construct a smooth utility function, we use a Gaussian process with a squared exponential covariance function. Let  $\mathcal{MU}_l = \{\mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_1), \dots, \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_n)\}$  be the mean vector and  $\Sigma$  be the covariance matrix, with  $\Sigma_{x,y} = \mathbf{b} \exp(-\mathbf{a}(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y))^2)$ , of the Gaussian distribution.  $d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y)$  corresponds to the Euclidian distance between the consequences  $\mathbf{c}_x$  and  $\mathbf{c}_y$ . This form

of covariance function is stationary, i.e. it is invariant to translation (Rasmussen and Williams, 2006 chapter 4). Then, the covariance between two consequences  $\mathbf{c}_x$  and  $\mathbf{c}_y$ , separated by a given distance  $d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y)$ , is the same however their position in the consequence space. Moreover, this covariance function induces a smooth trajectory (Rasmussen and Williams, 2006 chapter 4). Then,  $\mathbf{b}$  and  $\mathbf{a}$  have to be chosen to adjust the smoothing of the function and to satisfy the objectives of the exploration of  $\mathbf{U}$  (see section IX.2.1).

The main idea when exploring a class of utility functions is to generate the utility function at the iteration  $\mathcal{L}$  in a neighborhood of the one generated at the iteration  $\mathcal{L}-1$ . In this chapter, we propose an algorithm based on two types of modifications of the utility function. A *global modification* allows to make jumps in the algorithm, i.e. to go away from the previous utility function, and then to allow a wider and quicker exploration of  $\mathbf{U}$ . A *local modification* enables to remain close to the previous utility function and allows the simulated annealing algorithm to converge towards the global optimum. For the first iteration ( $\mathcal{L} = 1$ ),  $\mathbf{u}_1^{(n)}$  is generated according to a Multivariate Normal distribution:

$$\mathbf{u}_1^{(n)} \sim \text{Normal}_n(\mathcal{MU}_1, \Sigma), \quad (\text{IX.4})$$

with  $\mathcal{MU}_1$  the vector made of the middle between  $\mathbf{u}_{sup}$  and  $\mathbf{u}_{inf}$  for each  $\mathbf{c} \in \mathbf{C}^{(n)}$ .

Then, for  $\mathcal{L} > 1$ , the algorithm is such as:

- (i) generating  $\mathbf{u}_\mathcal{L}^{(n)} \sim \text{Normal}_n(\mathbf{u}_{\mathcal{L}-1}^{(n)}, \Sigma)$  with a probability  $\mathcal{P}_{glob}(\mathcal{L})$  or generating  $\mathbf{u}_\mathcal{L}^{(m)} \sim \text{Normal}_n(\mathbf{u}'_{\mathcal{L}-1}{}^{(m)}, \Sigma^{(m)})$  otherwise, with  $m$  the dimension of the area to modify;
- (ii) and modifying  $\mathcal{P}_{glob}(\mathcal{L})$  to  $\mathcal{P}_{glob}(\mathcal{L}+1)$ .

$\mathbf{u}'_{\mathcal{L}}{}^{(m)} = \{ \mathbf{u}_\mathcal{L}(\mathbf{c}'_1), \dots, \mathbf{u}_\mathcal{L}(\mathbf{c}'_m) \}$  is a vector containing the utility of all the consequences of the set  $\mathbf{C}'^{(m)}$ , which is a sub-set of  $\mathbf{C}^{(n)}$ , during iteration  $\mathcal{L}$ . Ideally, to keep smoothing characteristic,  $\mathbf{u}'_{\mathcal{L}}{}^{(m)}$  should be conditioned by the utility values which are not modified, i.e. all  $\mathbf{u}_\mathcal{L}(\mathbf{c})$  with  $\mathbf{c} \notin \mathbf{C}'^{(m)}$ . Due to calculative time problems, this conditioning is not done in this study.

The probability  $\mathcal{P}_{glob}$  allows to be more and more close to the previous function as it gradually decreases at each iteration, from 1 for  $\mathcal{L} = 1$  to 0 for the last iteration. At the

beginning of the chain the probability to do a jump in the set  $\mathcal{U}$ , i.e. a global modification, is high to enable a wide and a quick exploration. At the end of the chain this probability tends to 0 to allow a continuous exploration.

### IX.2.2.2. A methodology for a global modification of the utility function

#### IX.2.2.2.(a). A succession of conditional Normal distributions

In this section, the methodology to generate the values of a utility function via a multivariate Normal distribution (Annexe A-IV, section A-V.1) fulfilling shape and value constraints on  $\mathcal{U}$  is exposed. To fulfill constraints, we want to successively generate  $\mathbf{u}_f(\mathbf{c}_x)$  conditionally to  $(\mathbf{u}_f(\mathbf{c}_{x-1}), \dots, \mathbf{u}_f(\mathbf{c}_1))$  according to a truncated Normal distribution proposed by Nadarajah and Kotz (2006). To fulfill monotonicity constraints, the upper and the lower bounds of each  $\mathbf{c} \in \mathbf{C}^{(n)}$  can be updating each time a value is generated for  $\mathbf{u}_f(\mathbf{c}_x)$ ,  $x = 1$  to  $n$ .

A multivariate Normal distribution can be generated by a succession of conditional Normal distributions (Annexe A-IV, section A-V.1; Bilodeau and Brenner, 1999 chapter 5; Rasmussen and Williams, 2006 appendix A). In our study case, the multivariate Normal distribution is on the form:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{u}_f(\mathbf{c}_n) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_f(\mathbf{c}_x) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_f(\mathbf{c}_2) \\ \mathbf{u}_f(\mathbf{c}_1) \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{f-1}(\mathbf{c}_n) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{f-1}(\mathbf{c}_x) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{f-1}(\mathbf{c}_2) \\ \mathbf{u}_{f-1}(\mathbf{c}_1) \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \mathbf{b} & \dots & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_2))^2} & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_1))^2} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_2))^2} & \dots & \mathbf{b} & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}_2, \mathbf{c}_1))^2} \\ \vdots & \dots & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_1))^2} & \dots & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}_2, \mathbf{c}_1))^2} & \mathbf{b} \end{pmatrix} \right], \quad (\text{IX.5})$$

Let  $\mathcal{V}^{(x)}$  be the vector in the upper green box,  $\mathcal{M}^{(x)}$  the matrix in the red box, and  $\mathbf{u}_f^{(x-1)}$  (full line) and  $\mathbf{u}_{f-1}^{(x-1)}$  (broken line) the vectors in the purple boxes, then Eq. (IX.5) is equivalent to:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_n) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) \\ \mathbf{u}_l^{(x-1)} \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_n) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x) \\ \mathbf{u}_{l-1}^{(x-1)} \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \cdot & \cdots & \cdots & \cdot \\ \vdots & \ddots & & \\ \cdot & & \mathbf{b} & \mathcal{V}^{(x)} \\ \cdot & & (\mathcal{V}^{(x)})^t & \mathcal{M}^{(x)} \end{pmatrix} \right], \quad (\text{IX.6})$$

with  $(\mathcal{V}^{(x)})^t$  the transpose of the matrix  $\mathcal{V}^{(x)}$ . It is then possible to generate  $\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x)$  with a conditional Normal distribution:

$$\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x) | \mathbf{u}_l^{(x-1)} \sim \text{Normal}(\boldsymbol{\mu}_{\mathbf{x}(x-1, \dots, 2, 1)}, \boldsymbol{\Sigma}_{\mathbf{x}(x-1, \dots, 2, 1)}), \quad (\text{IX.7})$$

$$\text{with } \begin{cases} \boldsymbol{\mu}_{\mathbf{x}(x-1, \dots, 2, 1)} = \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_x) + \mathcal{V}^{(x)} (\mathcal{M}^{(x)})^{-1} [\mathbf{u}_l^{(x-1)} - \mathbf{u}_{l-1}^{(x-1)}] \\ \boldsymbol{\Sigma}_{\mathbf{x}(x-1, \dots, 2, 1)} = \mathbf{b} - \mathcal{V}^{(x)} (\mathcal{M}^{(x)})^{-1} (\mathcal{V}^{(x)})^t \end{cases}, \quad (\text{IX.8})$$

with  $(\mathcal{M}^{(x)})^{-1}$  the inverse of the matrix  $\mathcal{M}^{(x)}$ .

For  $\mathbf{x} = 1$  to  $\mathbf{n}$ , the quantities  $\mathcal{M}^{(x)}$ ,  $\mathbf{u}_l^{(x-1)}$  and  $\mathbf{u}_{l-1}^{(x-1)}$  do not need to be calculated each time and can be written as a combination of previous quantities:

$$\mathcal{M}^{(x)} = \begin{pmatrix} \mathbf{b} & \mathcal{V}^{(x-1)} \\ (\mathcal{V}^{(x-1)})^t & \mathcal{M}^{(x-1)} \end{pmatrix} \quad (\text{IX.9})$$

$$\mathbf{u}_l^{(x-1)} = \begin{pmatrix} \mathbf{u}_l(\mathbf{c}_{x-1}) \\ \mathbf{u}_l^{(x-2)} \end{pmatrix} \quad (\text{IX.10})$$

$$\mathbf{u}_{l-1}^{(x-1)} = \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}_{x-1}) \\ \mathbf{u}_{l-1}^{(x-2)} \end{pmatrix} \quad (\text{IX.11})$$

Then,  $\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x)$  can be successively generated conditionally to  $\mathbf{u}_l^{(x-1)}$ , for  $\mathbf{x} = 1$  to  $\mathbf{n}$ . If  $\boldsymbol{\mu}_{\mathbf{x}(x-1, \dots, 2, 1)}$  is not between the value bounds of  $\mathbf{c}_x$  and if  $\boldsymbol{\Sigma}_{\mathbf{x}(x-1, \dots, 2, 1)}$  is too low, the distribution proposed by Nadarajah and Kotz (2006) does not allow to generate  $\mathbf{u}_l(\mathbf{c}_x)$ . To avoid this numerical problem the nearest bound is taken as the mean in these cases.

IX.2.2.2.(b). Matrix  $\mathcal{M}^{(x)}$  inversion

The easier mean to inverse a matrix with the software R<sup>®</sup> is to use the function "solve". Nevertheless, this function can take a long time to inverse a high dimensional matrix and induce numerical problems. Then, we propose to use another method to inverse the matrix  $\mathcal{M}^{(x)}$ . Eq. (IX.9) shows that  $\mathcal{M}^{(x)}$  is composed of 4 matrices, then we can do a blockwise inversion (Boyd and Vandenberghe, 2004 Annex 5.5; Press et al., 2007, chapter 2 p. 81-82). We need that  $\mathcal{M}^{(x-1)}$  and its "Schur complement" can be inverted. In our case study, the Schur complement of  $\mathcal{M}^{(x-1)}$  is an integer, noted  $\mathbf{I}^{(x-1)}$ , calculated with the quantities  $\mathbf{b}$ ,  $\mathcal{V}^{(x-1)}$ ,  $(\mathcal{V}^{(x-1)})^t$  and the inverse of the matrix  $\mathcal{M}^{(x-1)}$ :

$$\mathbf{I}^{(x-1)} = \mathbf{b} - \mathcal{V}^{(x-1)} (\mathcal{M}^{(x-1)})^{-1} (\mathcal{V}^{(x-1)})^t \quad (\text{IX.12})$$

Then, the inverse of  $\mathcal{M}^{(x)}$  is a combination of the quantities  $\mathcal{V}^{(x-1)}$ ,  $(\mathcal{V}^{(x-1)})^t$ , the inverse of the integer  $\mathbf{I}^{(x-1)}$ , i.e.  $1/\mathbf{I}^{(x-1)}$ , and the inverse of  $\mathcal{M}^{(x-1)}$ , which was already calculated for generating  $\mathbf{u}_i(\mathbf{C}_{x-1})$ .

$$\begin{aligned} & (\mathcal{M}^{(x)})^{-1} = \\ & \left( \begin{array}{cc} \left[ \mathbf{I}^{(x-1)} \right]^{-1} & \left[ -(\mathbf{I}^{(x-1)})^{-1} \mathcal{V}^{(x-1)} (\mathcal{M}^{(x-1)})^{-1} \right] \\ \left[ -(\mathcal{M}^{(x-1)})^{-1} (\mathcal{V}^{(x-1)})^t (\mathbf{I}^{(x-1)})^{-1} \right] & \left[ (\mathcal{M}^{(x-1)})^{-1} + (\mathcal{M}^{(x-1)})^{-1} (\mathcal{V}^{(x-1)})^t (\mathbf{I}^{(x-1)})^{-1} \mathcal{V}^{(x-1)} (\mathcal{M}^{(x-1)})^{-1} \right] \end{array} \right) \end{aligned} \quad (\text{IX.13})$$

Then, the inverse of the matrix  $\mathcal{M}^{(x)}$  is successively calculated without inverting any matrices. For the sake of rapidity, all the calculations of the matrices  $\mathcal{M}^{(x)}$ , the vectors  $\mathcal{V}^{(x)}$  and the integers  $\Sigma_{\mathbf{x}(\mathbf{x}-1, \dots, 2, 1)}$ , for  $\mathbf{x} = 1$  to  $\mathbf{n}$ , are done at the beginning of the analysis. In this case, the order of the consequences  $\mathbf{C}^{(n)}$  must be kept during all the exploration. Then, this methodology is mainly useful for a local modification of the utility function as there are too much possible combinations of sets  $\mathbf{C}'^{(m)}$ .

### IX.2.2.3. A methodology for a local modification of the utility function

To locally modify the utility function, the same ideas than for a global modification are kept. The vector  $\mathbf{u}'^{(m)}$  is supposed to be distributed according to a multivariate Normal distribution, with:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{u}_l(\mathbf{c}'_m) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}'_x) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}'_2) \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}'_1) \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}'_m) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}'_x) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}'_2) \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}'_1) \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \cdot & \dots & \dots & \dots & \dots & \cdot \\ \vdots & \ddots & & & & \vdots \\ \cdot & & \mathbf{b} & \dots & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}'_x, \mathbf{c}'_2))^2} & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}'_x, \mathbf{c}'_1))^2} \\ \vdots & & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \cdot & & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}'_x, \mathbf{c}'_2))^2} & \dots & \mathbf{b} & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}'_2, \mathbf{c}'_1))^2} \\ \dots & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}'_x, \mathbf{c}'_1))^2} & \dots & \mathbf{b} e^{-a(d(\mathbf{c}'_2, \mathbf{c}'_1))^2} & \dots & \mathbf{b} \end{pmatrix} \right] \quad (\text{IX.14})$$

With the same notations than previously, Eq. (IX.14) is equivalent to:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{u}_l(\mathbf{c}'_m) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_l(\mathbf{c}'_x) \\ \mathbf{u}'^{(x-1)}_l \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}'_m) \\ \vdots \\ \mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}'_x) \\ \mathbf{u}'^{(x-1)}_{l-1} \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \cdot & \dots & \dots & \cdot \\ \vdots & \ddots & & \vdots \\ \cdot & & \mathbf{b} & \mathcal{V}'^{(x)} \\ \dots & (\mathcal{V}'^{(x)})^t & \mathcal{M}'^{(x)} & \end{pmatrix} \right] \quad (\text{IX.15})$$

The algorithm used is such as:

(i) randomly selecting the center of the area to modify;

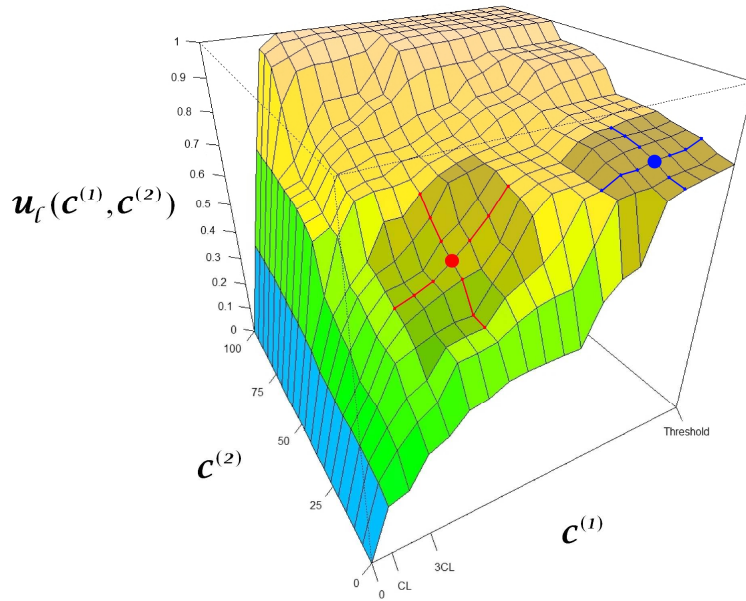
(ii) generating a quantity  $\mathbf{g}$  by a binomial draw such as  $(\mathbf{g}-1) \sim \text{Binomial}(4, \mathbf{p}_{glob}(\mathcal{I}))$ , in order to calculate area dimensions such as (if possible)  $\mathbf{g}$  points were selected in the four directions around the center position (Fig. IX.5);

(iii) calculating utility lower and upper bounds for each  $\mathbf{c}' \in \mathbf{C}'^{(m)}$ , to fulfill value and shape constraints;

(iv) for  $\mathbf{x} = 1$ , generating  $\mathbf{u}_l(\mathbf{c}'_1) \sim \text{Normal}(\mathbf{u}_{l-1}(\mathbf{c}'_1), \mathbf{b})$  and updating utility lower and upper bounds for each  $\mathbf{c}' \in \mathbf{C}'^{(m)}$ ;

(vi) for  $\mathbf{x} = 2$  to  $\mathbf{m}$ , calculating  $\mathcal{V}'^{(\mathbf{x})}$ , calculating  $(\mathcal{M}'^{(\mathbf{x})})^{-1}$ ,  $\mathbf{u}'_{\ell}^{(\mathbf{x}-1)}$  and  $\mathbf{u}'_{\ell-1}^{(\mathbf{x}-1)}$  with respectively the Eqs. (IX.13), (IX.10) and (IX.11), generating  $\mathbf{u}'_{\ell}(\mathbf{c}'_x) \sim \text{Normal}(\boldsymbol{\mu}'_{\mathbf{x}(\mathbf{x}-1, \dots, 2, 1)}, \boldsymbol{\Sigma}'_{\mathbf{x}(\mathbf{x}-1, \dots, 2, 1)})$ , with

$$\begin{cases} \boldsymbol{\mu}'_{\mathbf{x}(\mathbf{x}-1, \dots, 2, 1)} = \mathbf{u}'_{\ell-1}(\mathbf{c}'_x) + \mathcal{V}'^{(\mathbf{x})} (\mathcal{M}'^{(\mathbf{x})})^{-1} [\mathbf{u}'_{\ell}^{(\mathbf{x}-1)} - \mathbf{u}'_{\ell-1}^{(\mathbf{x}-1)}] \\ \boldsymbol{\Sigma}'_{\mathbf{x}(\mathbf{x}-1, \dots, 2, 1)} = \mathbf{b} - \mathcal{V}'^{(\mathbf{x})} (\mathcal{M}'^{(\mathbf{x})})^{-1} (\mathcal{V}'^{(\mathbf{x})})^t \end{cases}, \text{ and updating utility lower and upper bounds for each } \mathbf{c}' \in \mathcal{C}'^{(\mathbf{m})}.$$



**Figure IX.1.** Two examples of area which can be modified during iteration  $\ell+1$ , when  $\mathbf{g} = 3$ . The circle represents the center of the area, which is randomly selected. Colored lines represent the four directions according to which  $\mathbf{g}$  points are selected to define the whole area. If there are not  $\mathbf{g}$  points between the center of the area and the border of the utility function, the area stops at the border (e.g. the area defined by the blue lines).

#### IX.2.2.4. $\mathbf{a}$ and $\mathbf{b}$ values and exploration

Several values are tested for  $\mathbf{a}$  and  $\mathbf{b}$  to show the differences in the generated functions. In this paper, 5 tests are presented to illustrate the several behaviors of the algorithm (Table IX.1). For low values of  $\mathbf{a}$ , the matrix can become singular. Then, a low quantity equal to  $10^{-5}$  is added in the diagonal of the covariance matrix to avoid numerical problems. The exploration was performed with R<sup>®</sup> (V2.13.0; www.r-project.org).



**Table IX.1.** Values tested for the covariance function of the algorithm proposed for the exploration of a set of utility function generated by a multivariate Normal distribution.

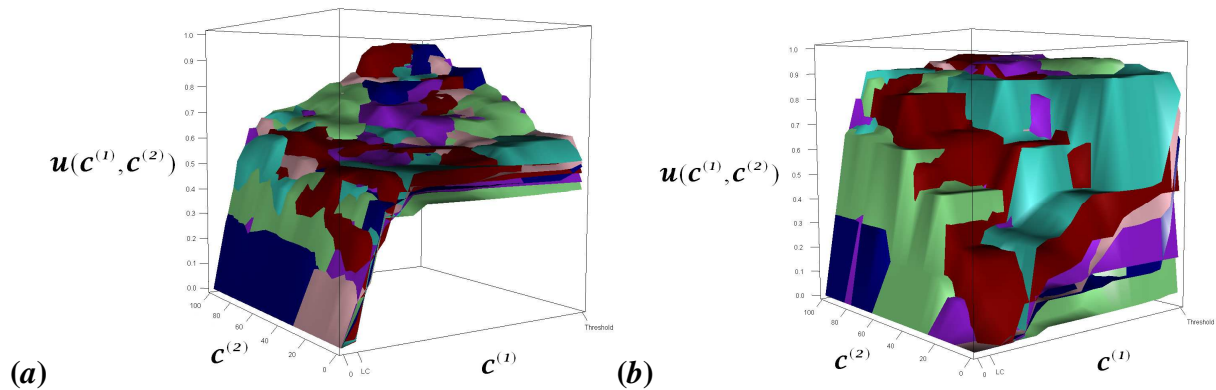
	$\mathbf{a}$	$\mathbf{b}$
Test 1	1	0.001
Test 2	1	0.1
Test 3	0.001	0.001
Test 4	0.001	0.1
Test 5	0.01	0.1

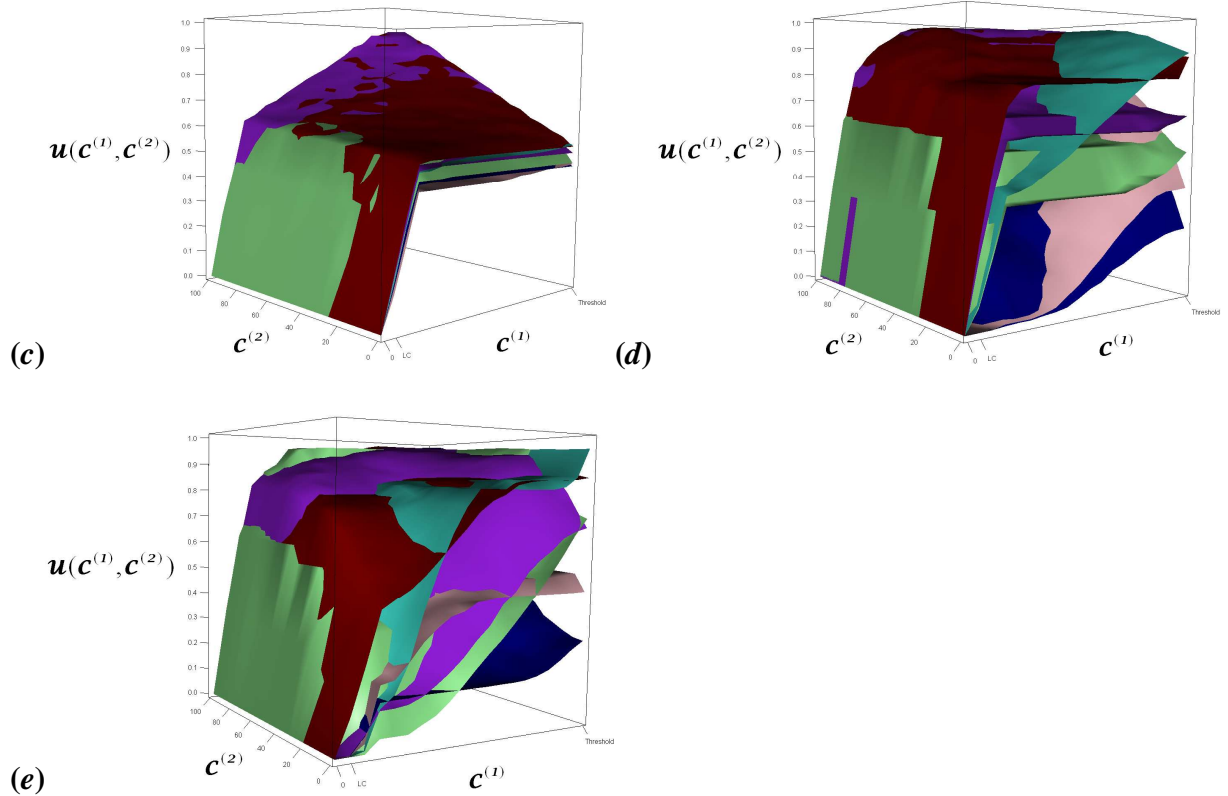
**Note:** the covariance function is a squared exponential function, on the form  $\Sigma_{x,y} = \mathbf{b} \exp(-\mathbf{a}(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y))^2)$ .  $d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y)$  corresponds to the Euclidian distance between the consequences  $\mathbf{c}_x$  and  $\mathbf{c}_y$ .

### IX.2.3. Results

#### IX.2.3.1. A global modification of the utility function

According to  $\mathbf{a}$  and  $\mathbf{b}$  values, the functions can have important variations of slope between two consecutive consequences (Fig. IX.6(b)) or be very smooth (Fig. IX.6(c)-(e)). Moreover, according to  $\mathbf{b}$  values, the jumps during the exploration of the set  $\mathcal{U}$  can be very small (Fig. IX.6(a) and (c)) or important (Fig. IX.6(b), (d) and (e)). In our study case, the tests 4 (Figs. IX.6(d)) and 5 (Fig. IX.6(e)) seem the more suitable as they allow a quick exploration of the set, i.e. important jumps, and smooth functions. Then, in the following the values  $\mathbf{a} = 0.001$  and  $\mathbf{b} = 0.1$  are kept.

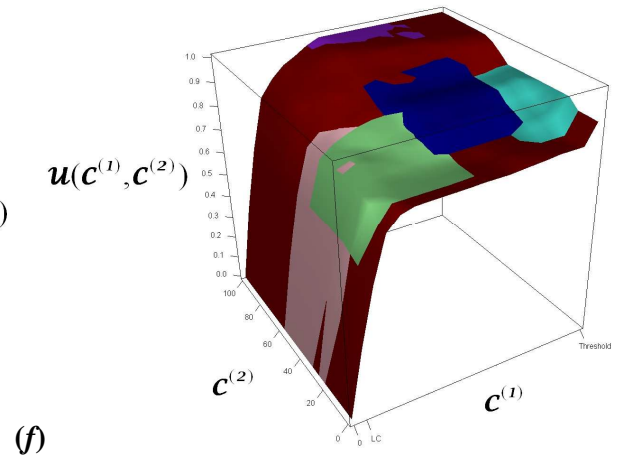
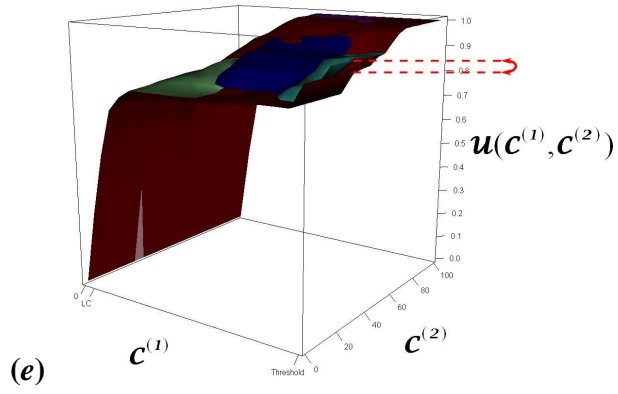
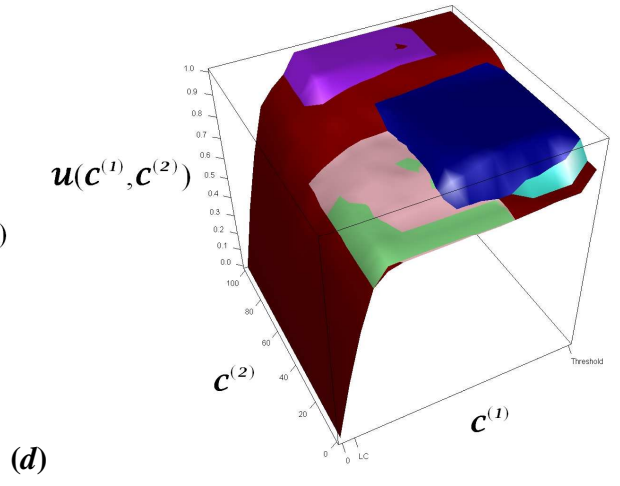
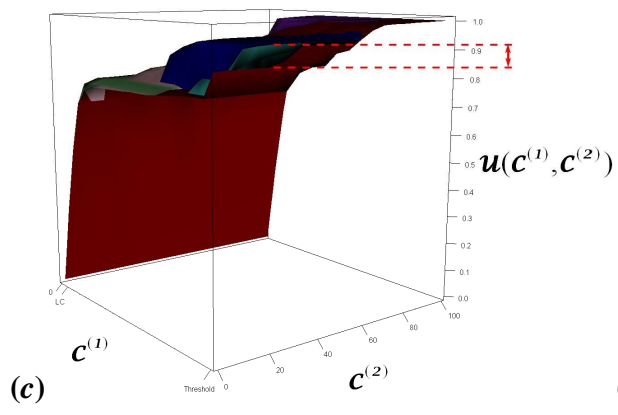
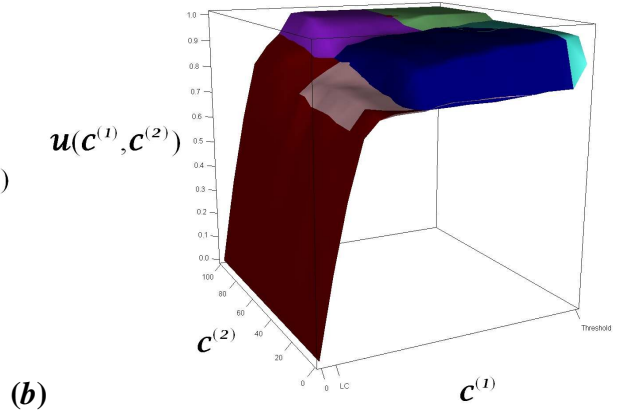
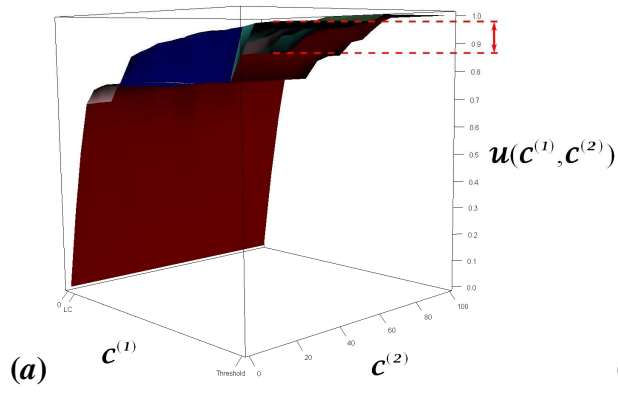


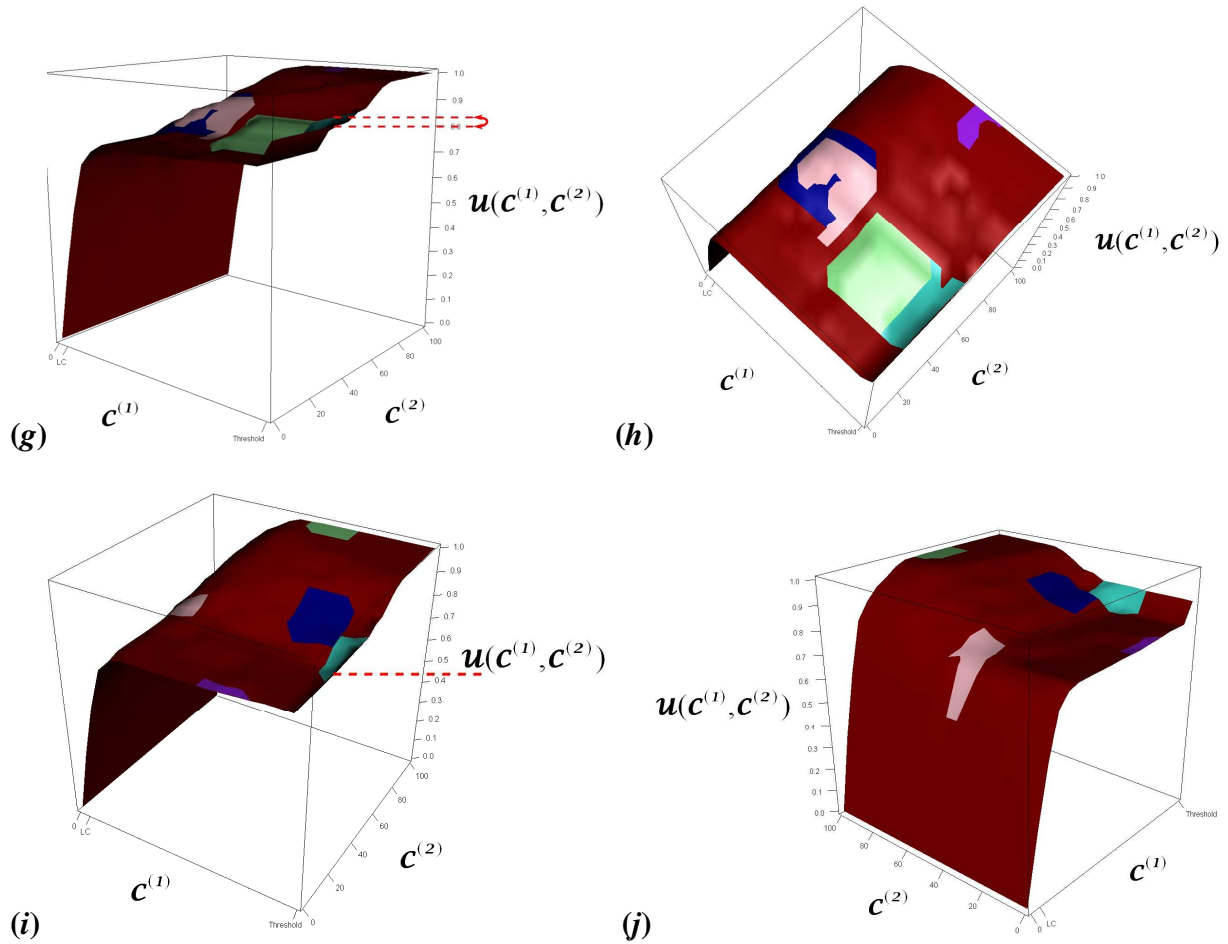


**Figure IX.2.** Six utility functions of the set  $\mathcal{U}$ , successively generated by a multivariate Normal distribution with a squared exponential covariance equal to  $(\mathbf{b} \exp(-\mathbf{a}(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y))^2))$  and a mean vector equals to the previous values of the function. (a)  $\mathbf{a} = 1$  and  $\mathbf{b} = 0.001$ , (b)  $\mathbf{a} = 1$  and  $\mathbf{b} = 0.1$ , (c)  $\mathbf{a} = 0.001$  and  $\mathbf{b} = 0.001$ , (d)  $\mathbf{a} = 0.001$  and  $\mathbf{b} = 0.1$  and (e)  $\mathbf{a} = 0.01$  and  $\mathbf{b} = 0.1$ .  $\mathbf{c}_x$ ,  $\mathbf{x} = 1$  to  $\mathbf{n}$ , corresponds to a couple of consequences  $(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ .  $d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y)$  corresponds to the distance between the consequences  $\mathbf{c}_x$  and  $\mathbf{c}_y$ . The first generated function is the red one.

### IX.2.3.2. A local modification of the utility function

More  $\mathbf{g}$  is low, more  $\mathbf{u}_i(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$  is close to  $\mathbf{u}_{\mathbf{c}_i}(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$  (Fig. IX.7(a), (c), (e), (g), (i)) and obviously more the modified area is small (Fig. IX.7(b), (d), (f), (h), (j)). Then, at the end of the chain, i.e. when  $\mathbf{p}_{\mathbf{g} \log \mathbf{b}}(\mathbf{b})$  is low, the utility function does not change a lot.

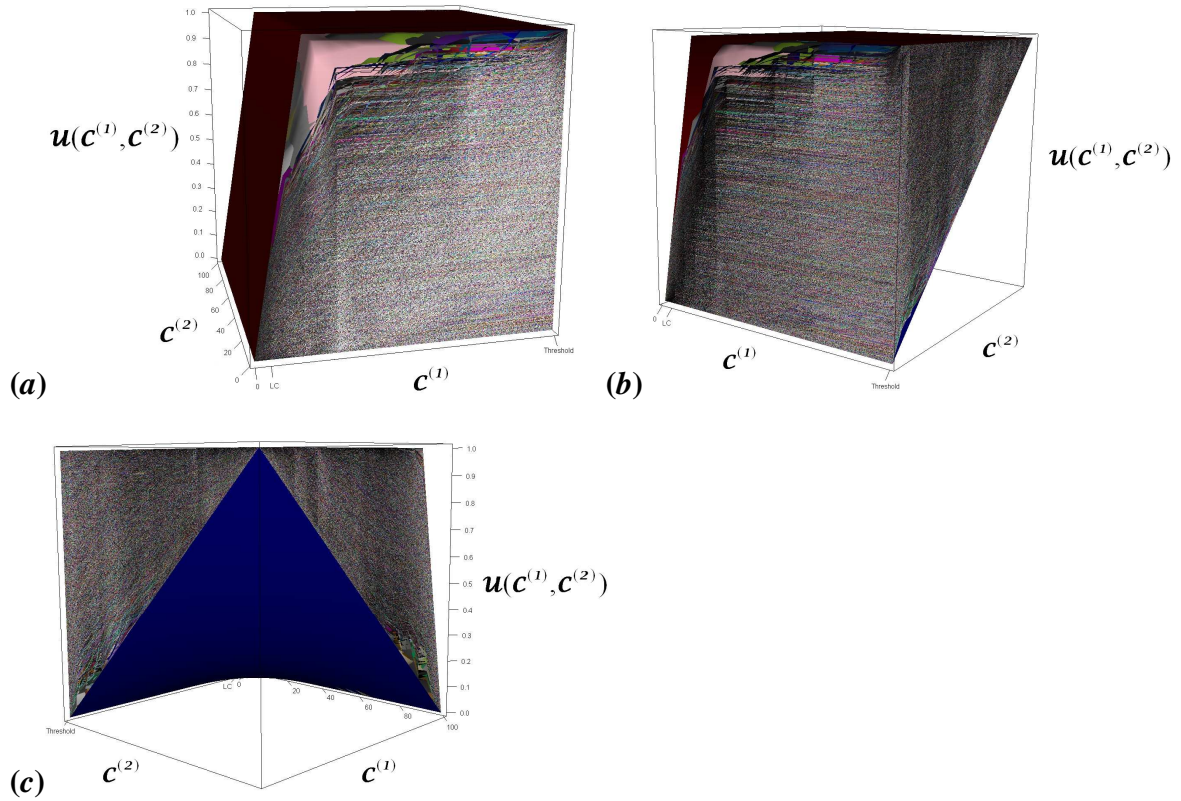




**Figure IX.3.** Six utility functions of the set  $\mathcal{U}$  generated by a multivariate Normal distribution with a covariance equal to  $(\mathbf{b} \exp(-\mathbf{a}(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y))^2))$ .  $\mathbf{a} = 0.001$  and  $\mathbf{b} = 0.1$ . The red function is the first function,  $\mathbf{u}_1(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ . Others correspond to a local modification of the previous function, with  $\mathbf{u}_2(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ —the turquoise function,  $\mathbf{u}_3(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ —the blue function,  $\mathbf{u}_4(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ —the pink function,  $\mathbf{u}_5(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ —the purple function and  $\mathbf{u}_6(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ —the light green function. (a)–(b)  $\mathbf{g} = 5$ ; (c)–(d)  $\mathbf{g} = 4$ ; (e)–(f)  $\mathbf{g} = 3$ ; (g)–(h)  $\mathbf{g} = 2$ ; and (i)–(j)  $\mathbf{g} = 1$ .  $\mathbf{c}_x \cdot \mathbf{x} = 1$  to  $\mathbf{n}$ , corresponds to a couple of consequences  $(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ .  $d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y)$  corresponds to the Euclidian distance between the consequences  $\mathbf{c}_x$  and  $\mathbf{c}_y$ .

### IX.2.3.3. The whole exploration of the set $\mathcal{U}$

The results presented thereafter are obtained after 20,000 iterations.  $\mathcal{U}$  has been successfully explored (Fig. IX.8(a)–(c)).



**Figure IX.4.** Exploration of the set  $\mathcal{U}$  of utility functions, generated by a multivariate Normal distribution with a covariance equal to  $(\mathbf{b} \exp(-\mathbf{a}(d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y))^2))$ .  $\mathbf{a} = 0.001$  and  $\mathbf{b} = 0.1$ . The red and blue functions are respectively the upper and the lower bounds of  $\mathcal{U}$ . Others correspond to the utility function of each iteration  $\ell$ , for  $\ell = 1$  to 20,000. (a)–(c) three views of the set  $\mathcal{U}$ .  $\mathbf{c}_x$ ,  $\mathbf{x} = 1$  to  $\mathbf{n}$ , corresponds to a couple of consequences  $(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ .  $d(\mathbf{c}_x, \mathbf{c}_y)$  corresponds to the Euclidian distance between the consequences  $\mathbf{c}_x$  and  $\mathbf{c}_y$ .

#### IX.2.4. Discussion

The methodology proposed for the exploration of a set of two dimensional smooth utility functions achieves its main objectives, i.e. a good exploration of the set and a weak modification of the function at the end of the simulation. The use of truncated distributions and of a Gaussian process with a squared exponential covariance function allows to fulfill shape and value constraints. The discretization of the set  $\mathcal{C}$  enables to calculate the expected utility in a quick and simple manner. Finally, the use of the conditional Normal distribution and the blockwise inversion allows us to simplify the algorithm and then to optimize the simulation time.

Improvement of this methodology can be performed. Firstly, the local modification of the function can be improved by conditioning the modified values by the values which are not. This improvement should not involve a loss in the simulation time. Secondly, the speed of the algorithm would be still improved. It would be beneficial to be able to do at least 10 times

more iterations and to have a thinner discretization of the consequences, without taking much more time. Finally, the truncated distributions proposed by Nadarajah and Kotz (2006) does not allow to generate  $\mathbf{u}(\mathbf{C})$  when the mean is not between  $\mathbf{u}(\mathbf{C})$  bounds and the standard deviation is too low. A new methodology to fulfill shape and value constraints could improve the methodology.

### ***IX.3. References***

- Abraham, C. 2009. A computation method in robust Bayesian decision theory. *Int. J. Approx. Reason.* 50(2), 289-302.
- Abraham, C., Cadre, B. 2004. Asymptotic global robustness in Bayesian decision theory. *Annals Stat.* 32(4), 1341-1366.
- Berger, J.O. 1985. *Statistical decision theory and Bayesian analysis*. Second edition. Springer-Verlag, New York, USA, 641 pp.
- Berger, J.O., Ríos Insua, D., Ruggeri, F. 2000. Bayesian robustness. In: Ríos Insua, D., Ruggeri, F. (Eds.), *Robust Bayesian Analysis*. Springer-Verlag, New-York, USA, pp. 1-32.
- Bilodeau, M., Brenner, D. 1999. *Theory of multivariate statistics*. Springer-Verlag, New York, USA, 306 pp.
- Boyd, S., Vandenberghe, L. 2004. *Convex optimization*. Optimization Methods and Software. Cambridge University Press, New York, USA, 730 pp.
- Dorazio, R.M., Johnson, F.A. 2003. Bayesian inference and decision theory — A framework for decision making in natural resource management. *Ecol. Appl.* 13(2), 556-563.
- Keeney, R. L. 1976. A utility function for examining policy affecting salmon. *J. Fish. Board Can.* 34, 49-63.
- Lindley, D.V. 1985. *Making decisions*. Second edition. John Wiley & Sons, Chichester, England, 207 pp.
- Nadarajah, S., & Kotz, S. 2006. R programs for computing truncated distributions. *J. Stat. Softw.* 16, 1-8.
- Prato, T. 2000. Multiple attribute evaluation of landscape management. *J. Env. Manag.* 60, 325-337.

- Press, W.H., Teukolsky, S.A., Vetterling, W.T., Flannery, B.P. 2007. Numerical recipes, the art of scientific computing. Third edition. Cambridge University Press, New York, USA, 1256.
- Prévoist, E., & Rivot, E. 2009. Aide à la décision pour la régulation de l'exploitation des populations naturelles de saumon atlantique (*Salmo salar*). In: de Turckheim, E., Hubert, B., Messéan, A. (Eds.), Concevoir et construire la décision. Démarches en agriculture, agroalimentaire et espace rural. Quae, Versailles, France, pp. 241-262.
- Punt, A.E., Hilborn, R. 1997. Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. Rev. Fish Biol. Fish 7, 35-63.
- Rasmussen, C.E., Williams, C.K.I. 2006. Gaussian processes for machine learning. Int. J. Neural Syst. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 248 pp.
- Robert, C. 1996. Méthodes de Monte Carlo par chaînes de Markov. Economica (Coll. Statistique mathématique et Probabilité), Paris, France, 350 pp.
- Sheehan, S.W. 1976. Decision theory as a tool in sockeye salmon management of the Babine system. Master of science thesis, University of British Columbia, 53 pp.

---

- *Conclusion générale*  
*et perspectives* -

---



### ***X.1. Objectifs de la thèse, méthodes et résultats***

#### *X.1.1. Objectifs*

Le but de ce travail de thèse était de contribuer au développement d'une méthodologie d'aide à la décision pour la gestion des ressources naturelles vivantes. Cette méthodologie devait intégrer l'incertitude sur l'état et la dynamique de renouvellement de la ressource ainsi que sur les préférences des acteurs impliqués, tout en prenant en compte la dualité conservation vs exploitation. La thèse a bien répondu à ces objectifs. En partant d'un cas d'étude, la population de saumon atlantique de la Nivelle, une méthodologie a été développée et testée. Elle est fondée sur la théorie de la décision Bayésienne en univers incertain (Berger, 1985 ; Lindley, 1985) qui offre un cadre formel cohérent pour l'aide à la décision. Les difficultés inhérentes à sa mise en œuvre pratique (cf. sections VII.2 et VIII.2.4) ont dû être résolues. Le cas d'étude retenu était bien adapté aux objectifs initiaux car nous disposons pour cette population de longues séries spatio-temporelles d'observations de sa dynamique de renouvellement. En outre, le saumon, à la fois espèce menacée et exploitée, est au cœur de la dualité conservation vs exploitation. Le travail a été fractionné en deux étapes majeures :

(i) la construction d'un modèle dynamique Bayésien de renouvellement de la ressource ;

(ii) et le développement d'une approche novatrice pour l'application de la théorie de la décision en univers incertain, qui passe par la construction de fonctions d'utilité multi-attributs.

#### *X.1.2. Etape 1 : la construction d'un modèle dynamique de renouvellement de la population*

Un modèle dynamique de renouvellement de la population de saumon atlantique de la Nivelle a été élaboré au moyen de modèles hiérarchiques Bayésiens (HBM ; Gelman et al., 2004 chapitre 5 ; Gelman et Hill, 2006 ; Clark, 2007 chapitre 8 ; Royle et Dorazio, 2008 ; Cressie et al., 2009), et en particulier de modèles stochastiques d'états (SSM pour State Space Model ; King et al., 2010 chapitre 10). L'utilisation d'une approche Bayésienne a permis de prendre en compte l'incertitude sur les grandeurs inconnues des modèles conditionnellement aux données d'observation disponibles. Lors de la construction de ce modèle, deux difficultés principales ont dû être résolues. La première est l'intégration de séries spatio-temporelles de données dont les protocoles de récolte varient dans le temps et l'espace. Cet aspect, présenté et discuté dans les chapitres IV et V, a été traité grâce à la flexibilité des HBM. Deux HBM ont alors permis l'estimation sur une vingtaine d'années d'indicateurs d'abondance spatialisés homogènes pour les stades tacon  $0^+$  en automne et adulte. La deuxième difficulté importante

est la représentation d'une dynamique complexe, influencée par diverses mesures de gestion, i.e. repeuplement et restauration de la connectivité ouvrant de nouvelles zones à la colonisation. Le SSM construit a permis l'estimation des grandeurs démographiques inconnues du modèle, dont celles spécifiques aux mesures de gestion implémentées sur la Nivelles. Ces dernières ont alors pu être utilisées pour prédire l'évolution de la population sur 15 ans sous des scénarios reprenant des mesures de gestion similaires.

### *X.1.3. Etape 2 : couplage du modèle dynamique et de la théorie de la décision*

Au-delà des différentes questions abordées lors de la construction du modèle dynamique, l'aspect le plus novateur de ce travail de thèse réside dans son utilisation ultérieure dans le cadre de la théorie de la décision en univers incertain. Cette théorie est conçue pour aider un unique individu avec sa fonction d'utilité propre lors d'un problème décisionnel. Une fonction d'utilité permet à un individu de classer les conséquences possibles des actions de gestion par ordre de préférence. La difficulté principale lors de la mise en pratique de cette théorie réside dans la construction de cette fonction. Premièrement, pour un individu donné, il est impossible d'identifier exactement les valeurs prises par sa fonction d'utilité. Deuxièmement, la gestion des ressources naturelles vivantes concernent plusieurs acteurs ayant des perceptions et des objectifs différents, souvent contradictoires, et par conséquent des fonctions d'utilité différentes. Une classe de fonctions d'utilité bidimensionnelles a été élaborée pour répondre à ces difficultés pratiques. Il était alors nécessaire d'évaluer la sensibilité de la (les) décision(s) optimale(s) vis-à-vis de la fonction d'utilité. Un algorithme d'exploration de cette classe de fonctions a été construit et une analyse de la robustesse de la décision optimale et de l'utilité espérée vis-à-vis de la fonction d'utilité a été réalisée. Cette analyse a montré que, sur notre cas d'étude, la décision était sensible à la fonction d'utilité, révélant une situation potentiellement conflictuelle entre acteurs. Elle permet aussi de guider les décideurs vers les décisions de compromis les plus acceptables.

## ***X.2. Une méthodologie générale pour la gestion des ressources naturelles vivantes***

Bien que cette méthodologie soit appliquée au cas du saumon atlantique, elle est généralisable à de nombreuses ressources naturelles vivantes. Leur gestion durable nécessite des outils adaptés prenant en compte la dualité exploitation vs conservation (cf. section I.2). La méthodologie générique proposée dans ce travail de thèse peut être résumée en plusieurs tâches :

- (i) récolter des données concernant la ressource d'intérêt ou collecter des séries préexistantes ;
- (ii) élaborer un modèle stochastique pour la dynamique de renouvellement de la ressource, prenant en compte les principales sources d'incertitude ;

- (iii) poser le problème de gestion dans le cadre de la théorie de la décision en univers incertain et construire une classe de fonctions d'utilité reflétant l'incertitude et la variabilité des préférences des acteurs ;
- (iv) coupler le modèle dynamique de renouvellement de la ressource avec les mesures de gestion envisagées pour prédire l'évolution de la ressource ;
- (v) et analyser la robustesse des décisions optimales vis-à-vis de la fonction d'utilité.

Un des acquis importants de cette thèse est de démontrer que le déroulement de ces cinq étapes successives est concrètement réalisable sur un cas d'étude réel.

La récolte de données sur le long terme est primordiale pour permettre une estimation précise des processus écologiques et des prédictions en fonction des différentes options de gestion envisagées. Le choix de l'horizon temporel de projection est également un point important. Il doit répondre aux attentes des acteurs mais également permettre des prédictions réalistes. L'étude de l'impact d'une mesure de gestion sur le long terme est importante pour la conservation d'une espèce et elle permet de s'affranchir du point initial du modèle dynamique (i.e. les dernières années estimées). Une mesure de gestion optimale sur le court terme, car adaptée à des conditions initiales particulières, peut devenir néfaste sur le long terme. Pour autant, des horizons de temps court sont privilégiés dans ce travail. En effet, certains phénomènes, tels que le changement climatique (Polasky et al., 2011), sont imprévisibles sur le long terme. Cette non-stationnarité de l'environnement rend illusoire une prévision de l'évolution des populations à long terme, qui intégrerait l'incertitude sur l'évolution de l'environnement. Même s'ils ne sont pas une garantie absolue contre l'occurrence d'événements imprévisibles, des horizons de temps plus court limitent les problèmes engendrés par la non-stationnarité de l'environnement. Ils sont également plus en phase avec la réalité de la gestion opérationnelle qui raisonne à des échelles de temps humaines souvent rythmées par des plans de gestion de quelques années (5 ans en France pour les poissons migrateurs amphihalins). Dans notre cas d'étude, i.e. pour une population dont la production l'année  $t$  est issue de celle des années  $(t-4)$  à  $(t-2)$ , l'étude des conséquences à la fin d'un seul plan ne serait pas raisonnable car elle ne reflèterait pas l'impact de la mesure de gestion. L'horizon de projection utilisé dans ce travail, i.e. 3 plans de gestion, semble donc un bon compromis.

Pendant les années qui correspondent à l'horizon de projection, la récolte de données doit être poursuivie pour suivre l'évolution de l'environnement, de la ressource d'intérêt ainsi que pour vérifier l'effet de la mesure de gestion choisie. La méthodologie proposée peut être périodiquement réutilisée au regard des nouvelles connaissances acquises. L'approche statistique Bayésienne est bien adaptée car elle permet cette mise à jour des connaissances à partir de nouvelles données via le théorème de Bayes (cf. section II.2).

### *X.3. Les principaux intérêts de la méthodologie proposée*

La méthodologie d'aide à la décision proposée s'appuie sur le cadre formel de la théorie de la décision en univers incertain. Ce cadre de référence est utile pour concevoir les problèmes de gestion des ressources naturelles vivantes. Ce faisant il facilite l'organisation des échanges nécessaires entre les scientifiques, les différents acteurs et les décideurs pour décortiquer le problème auquel ils font face. Pendant les trois années de cette thèse, mes encadrants et moi en avons en quelque sorte fait "l'expérience". Les actions de gestion à considérer, via la problématique de l'accès aux zones de reproduction et des repeuplements, a rapidement fait l'objet d'un consensus entre nous. La définition des conséquences et surtout de la classe de fonctions d'utilité ont été beaucoup plus longues à émerger.

Ce travail de thèse est une avancée par rapport aux travaux déjà réalisés concernant l'utilisation de la théorie de la décision pour la gestion des ressources naturelles vivantes. Jusqu'à présent, la diversité des intérêts des acteurs était accommodée au travers d'une fonction d'utilité globale, résultant généralement d'une somme pondérée des fonctions univariées des différents attributs, ou types de conséquence. Nous avons étendu les travaux d'Abraham (2009) sur la construction d'une classe de fonctions d'utilité mono-attribut et sur l'analyse de la robustesse vis-à-vis de ces fonctions. Le passage en 2 dimensions permet d'étudier conjointement les intérêts contradictoires d'exploitation et de conservation et de rendre compte de la non indépendance (au sens non statistique du terme) des conséquences. En d'autres termes, l'utilité  $u(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$  ne se réduit pas à un modèle additif du type  $u(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)}) = u(\mathbf{c}^{(1)}) + u(\mathbf{c}^{(2)})$  car la variation de l'utilité entre les conséquences  $(\mathbf{c}^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$  et  $(\mathbf{c}^{(1)} + \delta^{(1)}, \mathbf{c}^{(2)})$ , avec  $\delta^{(1)}$  une modification de la composante  $\mathbf{c}^{(1)}$ , peut dépendre de la valeur de la composante  $\mathbf{c}^{(2)}$ . En reconnaissant explicitement la diversité des préférences entre acteurs et en l'analysant dans un contexte de robustesse, on peut identifier les situations potentiellement conflictuelles et orienter les décideurs vers des décisions de compromis, aussi acceptable que possible. La quantification des pertes d'utilité espérée de certains acteurs lorsque qu'une décision, éventuellement optimale pour un autre groupe d'acteurs, est prise, se révèle alors fort utile.

### *X.4. Les limites et perspectives*

L'utilisation des estimateurs ponctuels des modèles d'observation pour la construction du modèle dynamique de renouvellement de la ressource ne nous permet pas de prendre en compte les erreurs aléatoires d'observation. Un modèle prenant en compte cette incertitude demande actuellement un temps de calcul de plusieurs journées, sur un ordinateur 64 bits de dernière génération, pour que les inférences Bayésiennes par échantillonnage de Monte Carlo par chaîne de Markov convergent vers la distribution jointe a posteriori de toutes les grandeurs inconnues, incluant les effectifs de la population sur toutes les unités spatio-temporelles considérées. La construction d'un SSM prenant en compte ces erreurs d'observation permettrait de rétablir le flot d'information entre toutes les grandeurs inconnues

du modèle. Il laisserait l'information provenant de la dynamique de la ressource influencer les estimations d'abondance des tacons  $0^+$  et des adultes.

Une mesure de gestion peut avoir un grand nombre de conséquences sur la ressource d'intérêt et sur les acteurs liés à cette dernière. Par exemple, Keeney (1976) construit une fonction d'utilité globale comprenant 12 conséquences (ou attributs) pour évaluer les options de gestion de la population de saumon de la rivière Skeena (Canada). Un élargissement de la méthodologie proposée dans ce travail de thèse en prenant en compte un nombre plus important de conséquences serait intéressant. Cependant, alors que la construction d'une fonction à deux dimensions est certes possible mais reste délicate à mettre en œuvre, comme le montre cette thèse, le passage à une fonction de plus grande dimension semble difficilement envisageable.

L'intérêt d'une approche pluridisciplinaire pour aborder des problèmes d'aide à la décision pour la gestion est largement reconnu. De ce point de vue, cette thèse n'offre pas d'avancée significative. Cela découle d'un choix initial assumé de limiter le champ d'étude pour le rendre compatible avec les échéances à trois ans d'un projet de thèse. Un élargissement disciplinaire n'en est pas moins souhaitable. Il doit permettre de prendre en compte le coût économique des actions de gestion, qui est un critère de choix important. Dans notre cas d'étude, le repeuplement entraîne des coûts récurrents alors que l'ouverture du barrage d'Olha se limite essentiellement à un investissement initial. Cet élément a joué un rôle dans la décision d'ouverture du barrage mise en œuvre actuellement. Une ouverture vers les sciences sociales permettrait également de mieux caractériser les comportements des acteurs. Elle pourrait aider à définir des grands types d'acteurs dans l'optique de remplacer l'approche de robustesse globale appliquée ici par une approche informelle (cf. sections VII.2.2 et VIII.2.4.3.(e)).

Par rapport à une approche informelle, l'approche de robustesse globale développée dans cette thèse est plus exhaustive et mieux fondée au plan théorique. Pour autant, sa mise en œuvre pose des problèmes techniques et requiert une expertise en calcul numérique qu'il n'est pas évident de pouvoir mobiliser pour l'appliquer dans des situations réelles de gestion opérationnelle (cf. chapitres VIII et IX). La démarche d'aide à la décision proposée dans cette thèse requiert en outre la mise au point d'un modèle dynamique de renouvellement de la ressource. Ceci requiert également des compétences affirmées et (encore) peu répandues, mais aussi un temps de développement assez long qui se compte en mois, voire en années (cf. cette thèse). L'ensemble de ces éléments sont un frein majeur à la diffusion de la démarche d'aide à la décision proposée dans cette thèse auprès des instances de gestion des ressources naturelles regroupant acteurs et décideurs. Ces dernières ne disposent pas des compétences requises pour mettre en œuvre une telle démarche et ni même le plus souvent pour interagir de façon fructueuse avec des experts scientifiques à qui elles auraient délégué cette mise en œuvre. En outre, les agendas des instances de gestion sont le plus souvent restreints par des échéances peu compatibles avec les temps de développement nécessaires pour aborder des problèmes de gestion selon la démarche proposée dans cette thèse.

L'ensemble des limitations identifiées ci-dessus sont autant de perspectives d'approfondissement et de prolongement de ce travail de thèse. Le dernier point soulevé est

certainement le défi le plus crucial et le plus délicat à relever. Des progrès techniques et méthodologiques devraient permettre de faciliter à l'avenir la mise en œuvre pratique d'une démarche d'aide à la décision du type de celle proposée dans cette thèse. En parallèle, la diffusion des résultats de cette dernière auprès des acteurs et décideurs de la gestion, des compétences et méthodes qu'elle a permis de développer, est un effort à moyen terme qu'il convient sans doute d'engager sans tarder.

## *X.5. Références*

- Berger, J.O. 1985. *Statistical decision theory and Bayesian analysis*. Second edition. Springer-Verlag, New York, USA, 641 pp.
- Clark, J.S. 2007. *Models for Ecological Data. An Introduction*. Princeton University Press, Princeton, USA, 617 pp.
- Cressie, N., Calder, C.A., Clark, J.S., Ver Hoef, J.M., Wikle, C.K. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecol. Appl.* 19(3): 553-570.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B. 2004. *Bayesian data analysis*. Second Edition. Chapman & Hall/CRC, New York, USA, 668 pp.
- Gelman, A., Hill, J. 2006. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, New York, USA, 625 pp.
- Keeney, R.L. 1976. A utility function for examining policy affecting salmon. *J. Fish. Bd Canada* 34: 49-63.
- King, R., Morgan, B.J.T., Gimenez, O., Brooks, S.P. 2010. *Bayesian analysis for population ecology*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, USA, 442 pp.
- Lindley, D.V. 1985. *Making decisions*. Second edition. John Wiley & Sons, Chichester, England, 207 pp.
- Polasky, S., Carpenter, S.R., Folke, C., Keeler, B. 2011. Decision-making under great uncertainty: environmental management in an era of global change. *Trends Ecol. Evol.* 26(8): 398-404.
- Royle, J.A., Dorazio, R.M. 2008. *Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations, and communities*. Academic Press, San Diego, 444 pp.

---

# *Glossaire*

---

**Amphihaline** : relatif à un poisson pouvant vivre dans des eaux douces ou salées.

**Anadrome** : relatif à un poisson vivant en mer et remontant les cours d'eau pour se reproduire.

**Cynégétique** : relatif à la chasse.

**Limite de conservation** : niveau minimal à atteindre en nombre de géniteurs.

**Phylopatrique** : relatif à des individus retournant sur le lieu précis de leur naissance pour se reproduire.

**Poecilotherme ou poïkilotherme** : relatif aux animaux dont la température du corps varie avec celle du milieu ambiant (poissons, amphibiens, reptiles).

**Sac vitellin** : poche de réserves nutritive.

---

# ABREVIATIONS

---

**1SW** : 1 Sea Winter (1 an de mer)

**BCI** : Bayesian Credibility Interval (intervalle de crédibilité Bayésien)

**CMR** : Capture-Mark-Recapture

**CPUE** : Catch Per Unit of Effort (capture par unité d'effort)

**CV** : Coefficient of variation

**DAG** : Directed Acyclic Graph (graphe acyclique orienté)

**DCP** : Data Collection Procedure (procédure de collection de données)

**DP** : Distribution de Probabilité

**EF** : Electric Fishing (pêche électrique)

**HBM** : Hierarchical Bayesian Model (modèle hiérarchique Bayésien) ou Hierarchical Bayesian Modeling

**CL** : Conservation Limit (limite de conservation)

**HC** : High Catchment (haut bassin)

**LAP** : Lapitxuri

**LN** : Lower Nivelles (basse Nivelles)

**LN1** : downstream Lower Nivelles (basse Nivelles aval)

**LN2** : upstream Lower Nivelles (basse Nivelles amont)

**LUR** : Lurgorrieta

**MCMC** : Monte Carlo Markov Chain

**MSW** : Multi Sea Winter (plusieurs années de mer)

**SD** : Standard Deviation (écart-type)

**SSM** : State Space Model (modèle stochastique d'états)



**NASCO** : North Atlantic Salmon Conservation Organization

**ORE** : Observatoire de Recherche en Environnement

**PFC** : Petits Fleuves Côtiers

**SR** : Successive Removals (enlèvements successifs)

**UN** : Upper Nivelles (haute Nivelles)

**VUN** : Very Upper Nivelles (très haute Nivelles)

**YOY** : Young of the Year (les jeunes de l'année ou tacons 0<sup>+</sup>)

---

# *Annexes*

---

---

# Liste des annexes

---

*Annexe A-I. Résumé des statistiques des distributions a posteriori et estimateur ponctuel des quantités estimées par les modèles d'observation et utilisées dans le modèle de cycle. .... 1*

*Annexe A-II. Model used for the estimation of the sets E and P and for the prediction of the sets C and Pa,e..... 12*

*Annexe A-III. Calculation of the Conservation Limit (CL) for the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) population of the River Nivelle (France)..... 19*

*A-III.1. Calculation of the CL ..... 19*

*A-III.2. Calculation for the product 0.75 x the carrying capacity..... 20*

*Annexe A-IV. Convergence analysis of the simulated annealing algorithm under various temperatures ..... 22*

*Annexe A-V. Generation of a Multivariate Normal distribution via successive conditional Normal distribution ..... 24*

*A-IV.1. The Multivariate Normal distribution ..... 24*

*A-IV.2. A series of conditional Normal distributions ..... 24*

*Annexe A-I. Résumé des statistiques des distributions a posteriori et estimateur ponctuel des quantités estimées par les modèles d'observation et utilisées dans le modèle de cycle.*

**Table A-I.1.** *Résumé des statistiques de la distribution a posteriori et estimateur ponctuel du nombre de géniteurs femelle (a) dans la partie basse de la Nivelles et (b) dans la partie haute de la Nivelles, pour le modèle de cycle de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.).*

(a)

Année	Basse Nivelles aval (zone LN1)						Basse Nivelles amont (zone LN2)					
	$e_{11}(t,2)$ : Femelle 1SW			$e_{11}(t,4)$ : Femelle MSW			$e_{12}(t,2)$ : Femelle 1SW			$e_{12}(t,4)$ : Femelle MSW		
	Moy.	90 % BCI	Estim.	Moy.	90 % BCI	Estim.	Moy.	90 % BCI	Estim.	Moy.	90 % BCI	Estimat.
1984	27.91	[16 ; 44]	28	2.91	[0 ; 8]	3	17.97	[12 ; 26]	18	8.00	[6 ; 12]	8
1985	8.71	[3 ; 17]	9	8.85	[3 ; 18]	9	6.81	[4 ; 11]	7	16.04	[11 ; 24]	16
1986	58.49	[34 ; 93]	58	13.18	[5 ; 24]	13	49.55	[39 ; 64]	50	16.12	[12 ; 23]	16
1987	18.65	[9 ; 32]	19	4.47	[0 ; 10]	4	25.60	[19 ; 35]	26	13.14	[9 ; 19]	13
1988	14.17	[8 ; 22]	14	5.78	[1 ; 12]	6	18.39	[15 ; 24]	18	7.66	[4 ; 13]	8
1989	65.01	[36 ; 107]	65	29.23	[12 ; 55]	29	33.65	[28 ; 41]	34	29.01	[22 ; 40]	29
1990	36.34	[14 ; 69]	36	6.42	[1 ; 15]	6	66.90	[59 ; 77]	67	17.72	[15 ; 22]	18
1991	28.36	[17 ; 44]	28	11.77	[3 ; 23]	12	37.16	[33 ; 43]	37	22.63	[16 ; 34]	23
1992	21.24	[11 ; 37]	21	9.28	[3 ; 18]	9	33.88	[30 ; 39]	34	27.36	[22 ; 35]	27
1993	41.82	[29 ; 58]	42	6.67	[2 ; 13]	7	92.70	[82 ; 106]	93	26.11	[18 ; 40]	26
1994	33.60	[22 ; 49]	34	8.25	[3 ; 15]	8	73.56	[61 ; 88]	74	23.45	[17 ; 33]	23
1995	14.02	[8 ; 22]	14	7.26	[2 ; 14]	7	23.78	[21 ; 27]	24	37.53	[28 ; 53]	38
1996	5.29	[1 ; 12]	5	3.54	[1 ; 8]	4	14.29	[13 ; 17]	14	13.59	[10 ; 19]	14

1997	5.58	[1 ; 11]	6	0.92	[0 ; 3]	1	14.42	[13 ; 17]	14	5.21	[4 ; 8]	5
1998	6.73	[3 ; 12]	7	1.42	[0 ; 4]	1	12.93	[11 ; 16]	13	3.31	[1 ; 8]	3
1999	8.28	[4 ; 14]	8	3.16	[0 ; 7]	3	11.64	[10 ; 14]	12	15.97	[11 ; 24]	16
2000	7.24	[3 ; 13]	7	2.62	[0 ; 8]	3	19.71	[8 ; 33]	20	17.64	[6 ; 36]	18
2001	10.71	[5 ; 17]	11	4.16	[1 ; 8]	4	16.81	[14 ; 20]	17	7.91	[5 ; 13]	8
2002	25.70	[17 ; 36]	26	5.03	[1 ; 9]	5	57.36	[50 ; 66]	57	15.47	[12 ; 21]	15
2003	2.26	[0 ; 5]	2	8.77	[5 ; 14]	9	2.55	[2 ; 4]	3	20.53	[18 ; 25]	21
2004	8.60	[4 ; 14]	9	3.29	[1 ; 7]	3	23.02	[20 ; 27]	23	8.83	[7 ; 13]	9
2005	9.92	[5 ; 16]	10	2.97	[0 ; 6]	3	15.06	[13 ; 18]	15	6.32	[5 ; 9]	6
2006	4.39	[1 ; 8]	4	5.69	[2 ; 10]	6	5.77	[4 ; 9]	6	13.22	[9 ; 19]	13
2007	5.84	[2 ; 10]	6	2.71	[0 ; 6]	3	7.60	[6 ; 10]	8	4.46	[2 ; 9]	4

(b)

Année	Haute Nivelle (zone UN)						Lurgorrieta (zone LUR)					
	$e_{21}(t,2)$ : Femelle 1SW			$e_{21}(t,4)$ : Femelle MSW			$e_{22}(t,2)$ : Femelle 1SW			$e_{22}(t,4)$ : Femelle MSW		
	Moy.	90 % BCI	Estim.	Moy.	90 % BCI	Estim.	Moy.	90 % BCI	Estim.	Moy.	90 % BCI	Estim.
1990	33.68	[28 ; 38]	34	4.21	[3 ; 5]	4	6.32	[2 ; 12]	6	0.79	[0 ; 2]	1
1991	15.62	[13 ; 18]	16	8.23	[6 ; 10]	8	3.38	[1 ; 6]	3	1.77	[0 ; 4]	2
1992	27.54	[21 ; 34]	28	7.31	[4 ; 10]	7	21.46	[15 ; 28]	21	5.69	[3 ; 9]	6
1993	72.33	[64 ; 80]	72	6.15	[4 ; 9]	6	45.67	[38 ; 54]	46	3.85	[1 ; 6]	4
1993	36.71	[32 ; 41]	37	6.50	[4 ; 9]	7	19.29	[15 ; 24]	19	3.50	[1 ; 6]	3
1994	32.72	[28 ; 37]	33	3.77	[2 ; 6]	4	19.28	[15 ; 24]	19	2.23	[0 ; 4]	2

1995	20.39	[13 ; 28]	20	6.37	[3 ; 10]	6	46.61	[39 ; 54]	47	14.63	[11 ; 18]	15
1996	20.31	[15 ; 25]	20	2.63	[1 ; 4]	3	18.69	[14 ; 24]	19	2.37	[1 ; 4]	2
1997	22.02	[17 ; 27]	22	3.45	[1 ; 6]	3	22.98	[18 ; 28]	23	3.55	[1 ; 6]	4
1998	27.19	[22 ; 32]	27	4.15	[2 ; 6]	4	18.81	[14 ; 24]	19	2.85	[1 ; 5]	3
1999	17.79	[11 ; 26]	18	5.78	[1 ; 13]	6	16.07	[10 ; 23]	16	5.23	[1 ; 12]	5
2000	41.19	[37 ; 45]	41	10.89	[8 ; 13]	11	11.81	[8 ; 16]	12	3.11	[1 ; 6]	3
2001	78.74	[71 ; 86]	79	10.42	[8 ; 13]	10	27.26	[20 ; 35]	27	3.58	[1 ; 6]	4
2002	6.60	[5 ; 8]	7	13.19	[11 ; 16]	13	2.40	[1 ; 4]	2	4.81	[2 ; 7]	5
2003	5.04	[3 ; 7]	5	1.67	[0 ; 3]	2	3.96	[2 ; 6]	4	1.33	[0 ; 3]	1
2004	13.60	[11 ; 16]	14	3.61	[2 ; 5]	4	5.40	[3 ; 8]	5	1.39	[0 ; 3]	1
2005	4.76	[3 ; 6]	5	7.13	[5 ; 9]	7	1.24	[0 ; 3]	1	1.87	[0 ; 4]	2
2006	8.41	[6 ; 10]	8	3.52	[2 ; 5]	4	3.59	[2 ; 6]	4	1.48	[0 ; 3]	1

**Note :** Moy. : Moyenne de la distribution à posteriori; 90 % BCI : Intervalle de Crédibilité Bayésien à 90 %; Estim. : Estimateur ponctuel utilisé dans le modèle de cycle de la population.

**Table A-I.2.** Nombre et densité, en équivalent radier-rapide, d'œufs de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) déposés dans la Nivelle.

Année	Nombre d'œufs déposés					Densité d'œufs déposés, en eq. radiers				
	$w_{11}(t)$	$w_{12}(t)$	$w_{1\bullet}(t)$	$w_{21}(t)$	$w_{22}(t)$	$d_{11}^{(w)}(t)$	$d_{12}^{(w)}(t)$	$d_{1\bullet}^{(w)}(t)$	$d_{21}^{(w)}(t)$	$d_{22}^{(w)}(t)$
1984	143100	143600	286700			23.39	16.15	19.10		
1985	114300	165400	279700			18.68	18.60	18.63		
1986	354100	346000	700100			57.89	38.91	46.64		
1987	113800	219700	333500			18.60	24.70	22.22		
1988	109800	143600	253400			17.95	16.15	16.88		
1989	519500	389300	908800			84.92	43.77	60.54		
1990	202200	434400	636600	176800	33700	33.05	48.85	42.41	5.30	4.11
1991	219600	350900	570500	135200	29600	35.90	39.46	38.01	4.05	3.61
1992	164700	372300	537000	177100	139200	26.92	41.86	35.77	5.31	16.99
1993	235900	611600	847500	353400	227200	38.56	68.77	56.46	10.59	27.74
1994	210800	506300	717100	214900	105300	34.46	56.93	47.77	6.44	12.86
1995	118300	423800	542100	172600	96800	19.34	47.65	36.11	5.17	11.82
1996	55000	177800	232800	135000	324900	8.99	19.99	15.51	4.05	39.67
1997	33700	101300	135000	109500	96800	5.51	11.39	8.99	3.28	11.82
1998	37900	80100	118000	117900	130600	6.20	9.01	7.86	3.53	15.94
1999	59778 <sup>a</sup>	186400	246178 <sup>a</sup>	151736 <sup>b</sup>	105300	9.77	20.96	16.40	4.55	12.86
2000	54900	237000	291900	126600	109700	8.97	26.65	19.45	3.79	13.39
2001	80200	139400	219600	265700	75900	13.11	15.67	14.63	7.96	9.27
2002	151700	366900	518600	416800	147400	24.80	41.26	34.55	12.49	18.00
2003	84900	191100	276000	139900	50900	13.88	21.49	18.39	4.19	6.21

2004	63300	173100	236400	38000	25300	10.35	19.46	15.75	1.14	3.09
2005	67500	114000	181500	92800	29500	11.03	12.82	12.09	2.78	3.60
2006	67800	135700	203500	80500	21200	11.08	15.26	13.56	2.41	2.59
2007	50700	67600	118300	67600	25300	8.29	7.60	7.88	2.03	3.09

**Note :** 11 : Basse Nivelles aval (zone LN1); 12 : Basse Nivelles amont (zone LN2); 1• : Basse Nivelles (zone LN); 21 : Haute Nivelles (zone UN); 22 : Lurgorrieta (zone LUR); a : 678 œufs introduits dans la zone LN1; b : 4336 œufs introduits dans la zone UN.

**Table A-I.3.** *Résumé des statistiques de la distribution a posteriori des quantités du modèle d'estimation des tacons  $0^+$  (chapitre IV) utilisés dans la relation stock-recrutement.*

Année	$\mu_{\mu}^{(0)}$		$\alpha^{(0)}(t)$		$\gamma^{(0)}(t, UN)$		$\gamma^{(0)}(t, LUR)$	
	Moy.	90 % BCI	Moy.	90 % BCI	Moy.	90 % BCI	Moy.	90 % BCI
	0.13	[0.11 ; 0.16]						
1985			0.68	[0.44 ; 0.98]				
1986			0.82	[0.54 ; 1.14]				
1987			1.62	[1.17 ; 2.14]				
1988			0.77	[0.50 ; 1.08]				
1989			0.88	[0.58 ; 1.21]				
1990			0.42	[0.25 ; 0.63]				
1991			1.01	[0.71 ; 1.35]	0.77	[0.51 ; 1.08]	0.64	[0.36 ; 0.96]
1992			0.69	[0.42 ; 1.03]	0.85	[0.53 ; 1.25]	0.50	[0.23 ; 0.82]
1993			0.71	[0.47 ; 1.00]	0.66	[0.40 ; 0.96]	0.94	[0.59 ; 1.40]
1994			0.61	[0.41 ; 0.85]	0.74	[0.47 ; 1.08]	0.85	[0.52 ; 1.27]



1995	0.62	[0.41 ; 0.85]	0.67	[0.41 ; 0.98]	0.81	[0.49 ; 1.19]
1996	1.03	[0.70 ; 1.42]	0.86	[0.56 ; 1.22]	0.88	[0.54 ; 1.31]
1997	1.20	[0.85 ; 1.60]	0.82	[0.55 ; 1.16]	0.85	[0.54 ; 1.22]
1998	0.98	[0.67 ; 1.34]	0.97	[0.65 ; 1.39]	0.78	[0.49 ; 1.14]
1999	1.53	[1.09 ; 2.06]	0.85	[0.59 ; 1.18]	0.71	[0.44 ; 1.04]
2000	1.75	[1.30 ; 2.28]	0.80	[0.56 ; 1.07]	0.77	[0.49 ; 1.09]
2001	1.73	[1.25 ; 2.32]	1.02	[0.72 ; 1.40]	0.83	[0.54 ; 1.18]
2002	2.10	[1.54 ; 2.76]	1.12	[0.79 ; 1.52]	0.39	[0.17 ; 0.69]
2003	1.14	[0.83 ; 1.51]	0.84	[0.59 ; 1.14]	0.88	[0.59 ; 1.25]
2004	0.64	[0.44 ; 0.86]	0.86	[0.56 ; 1.22]	0.96	[0.60 ; 1.43]
2005	1.23	[0.89 ; 1.62]	1.00	[0.70 ; 1.38]	0.58	[0.35 ; 0.84]
2006	0.40	[0.24 ; 0.61]	0.84	[0.52 ; 1.25]	0.74	[0.41 ; 1.13]
2007	0.54	[0.32 ; 0.82]	0.69	[0.41 ; 1.04]	0.83	[0.48 ; 1.27]
2008	0.81	[0.52 ; 1.17]	0.70	[0.44 ; 1.02]	1.11	[0.68 ; 1.73]

**Note :** Moy. : Moyenne de la distribution à posteriori et estimateur ponctuel utilisé dans le modèle de cycle de la population; 90 % BCI : Intervalle de Crédibilité Bayésien à 90 %; UN : Haute Nivelles; LUR : Lurgorrieta.

**Table A-I.4.** Densité de tacons  $0^+$  dans la zone  $ij$ , l'année  $t$ ,  $d_{ij}^{(YOY)}(t)$ , calculée à partir des estimateurs ponctuels de la Table A-I.3.

Année	Zone 1•	Zone 21	Zone 22
1985	0.09		
1986	0.11		
1987	0.21		
1988	0.10		
1989	0.11		
1990	0.05		
1991	0.13	0.10	0.08
1992	0.09	0.08	0.04
1993	0.09	0.06	0.09
1994	0.08	0.06	0.07
1995	0.08	0.05	0.07
1996	0.13	0.12	0.12
1997	0.16	0.13	0.13
1998	0.13	0.12	0.10
1999	0.20	0.17	0.14
2000	0.23	0.18	0.18
2001	0.22	0.23	0.19
2002	0.27	0.31	0.11
2003	0.15	0.12	0.13
2004	0.08	0.07	0.08

2005	0.16	0.16	0.09
2006	0.05	0.04	0.04
2007	0.07	0.05	0.06
2008	0.11	0.07	0.12

**Note :** Zone 1• : Basse Nouvelle (zone LN); zone 21 : Haute Nouvelle (zone UN); zone 22 : Lurgorrieta (zone LUR).

**Table A-I.5.** Résumé des statistiques de la distribution a posteriori et estimateur ponctuel du nombre de retour d'adultes (a) mâle et (b) femelle dans la Nouvelle, pour le modèle de cycle de la population de saumon atlantique (*Salmo salar* L.).

(a)

Année	1SW			MSW		
	Moyenne	90 % BCI	Estimateur	Moyenne	90 % BCI	Estimateur
1984	66.63	[55 ; 82]	67	9.93	[6 ; 16]	10
1985	49.49	[40 ; 63]	49	10.13	[7 ; 15]	10
1986	185.22	[152 ; 230]	185	14.52	[9 ; 22]	15
1987	73.60	[63 ; 88]	74	10.43	[8 ; 15]	10
1988	66.79	[54 ; 84]	67	3.94	[2 ; 8]	4
1989	153.64	[116 ; 206]	154	25.40	[15 ; 41]	25
1990	122.41	[101 ; 151]	122	11.97	[8 ; 17]	12
1991	84.69	[69 ; 105]	85	20.39	[13 ; 31]	20
1992	102.81	[92 ; 119]	103	10.24	[7 ; 15]	10

1993	203.43	[188 ; 222]	203	7.07	[4 ; 12]	7
1994	155.46	[139 ; 176]	155	4.20	[3 ; 7]	4
1995	86.17	[79 ; 95]	86	12.21	[9 ; 18]	12
1996	74.24	[68 ; 82]	74	6.08	[5 ; 9]	6
1997	43.32	[39 ; 49]	43	1.45	[1 ; 3]	1
1998	87.16	[79.95 ; 96]	87	3.26	[2 ; 6]	3
1999	78.88	[72 ; 88]	79	10.17	[7 ; 15]	10
2000	81.31	[69 ; 100]	81	10.17	[5 ; 21]	10
2001	104.11	[95 ; 115]	104	4.83	[3 ; 8]	5
2002	209.97	[192 ; 230]	210	4.30	[3 ; 7]	4
2003	13.16	[11 ; 17]	13	12.59	[10 ; 16]	13
2004	43.87	[38 ; 52]	44	3.09	[2 ; 6]	3
2005	39.11	[34 ; 47]	39	0.36	[0 ; 2]	0
2006	25.59	[21 ; 32]	26	5.87	[4 ; 9]	6
2007	34.91	[30 ; 42]	35	5.93	[4 ; 9]	6

(b)

Année	1SW			MSW		
	Moy.	90 % BCI	Estim.	Moy.	90 % BCI	Estim.
1984	117.88	[102 ; 139]	118	17.91	[13 ; 25]	18
1985	39.51	[32 ; 49]	40	44.89	[35 ; 60]	45

1986	189.04	[158 ; 231]	189	40.30	[30 ; 55]	40
1987	121.25	[108 ; 139]	121	40.61	[34 ; 50]	41
1988	53.57	[45 ; 65]	54	33.43	[26 ; 43]	33
1989	151.72	[120 ; 196]	152	70.24	[48 ; 103]	70
1990	167.24	[141 ; 202]	167	33.13	[26 ; 43]	33
1991	91.52	[78 ; 109]	92	50.40	[37 ; 70]	50
1992	117.12	[105 ; 135]	117	50.64	[42 ; 63]	51
1993	279.52	[260 ; 303]	280	46.79	[35 ; 64]	47
1994	193.16	[173 ; 217]	193	46.70	[37 ; 59]	47
1995	101.81	[94 ; 111]	102	51.78	[40 ; 71]	52
1996	100.58	[95 ; 108]	101	43.13	[38 ; 50]	43
1997	73.00	[68 ; 79]	73	11.13	[9 ; 15]	11
1998	77.66	[73 ; 84]	78	11.73	[8 ; 18]	12
1999	70.92	[65 ; 78]	71	30.13	[23 ; 40]	30
2000	62.81	[54 ; 77]	63	35.27	[23 ; 64]	35
2001	88.52	[82 ; 96]	89	26.07	[21 ; 33]	26
2002	192.06	[179 ; 207.05]	192	35.50	[30 ; 43]	35
2003	17.82	[15 ; 22]	18	51.30	[46 ; 59]	51
2004	48.62	[43 ; 56]	49	18.12	[14 ; 24]	18
2005	49.98	[44 ; 57]	50	14.29	[11 ; 19]	14

2006	22.16	[18 ; 28]	22	28.92	[23 ; 38]	29
2007	31.43	[27 ; 37]	31	14.17	[10 ; 21]	14

---

**Note :** Moy. : Moyenne de la distribution à posteriori; 90 % BCI : Intervalle de Crédibilité Bayésien à 90 %; Estim. : Estimateur ponctuel utilisé dans le modèle de cycle de la population.

***Annexe A-II. Model used for the estimation of the sets  $\mathcal{E}$  and  $\mathcal{P}$  and for the prediction of the sets  $\mathcal{C}$  and  $\mathcal{P}_{a,e}$***

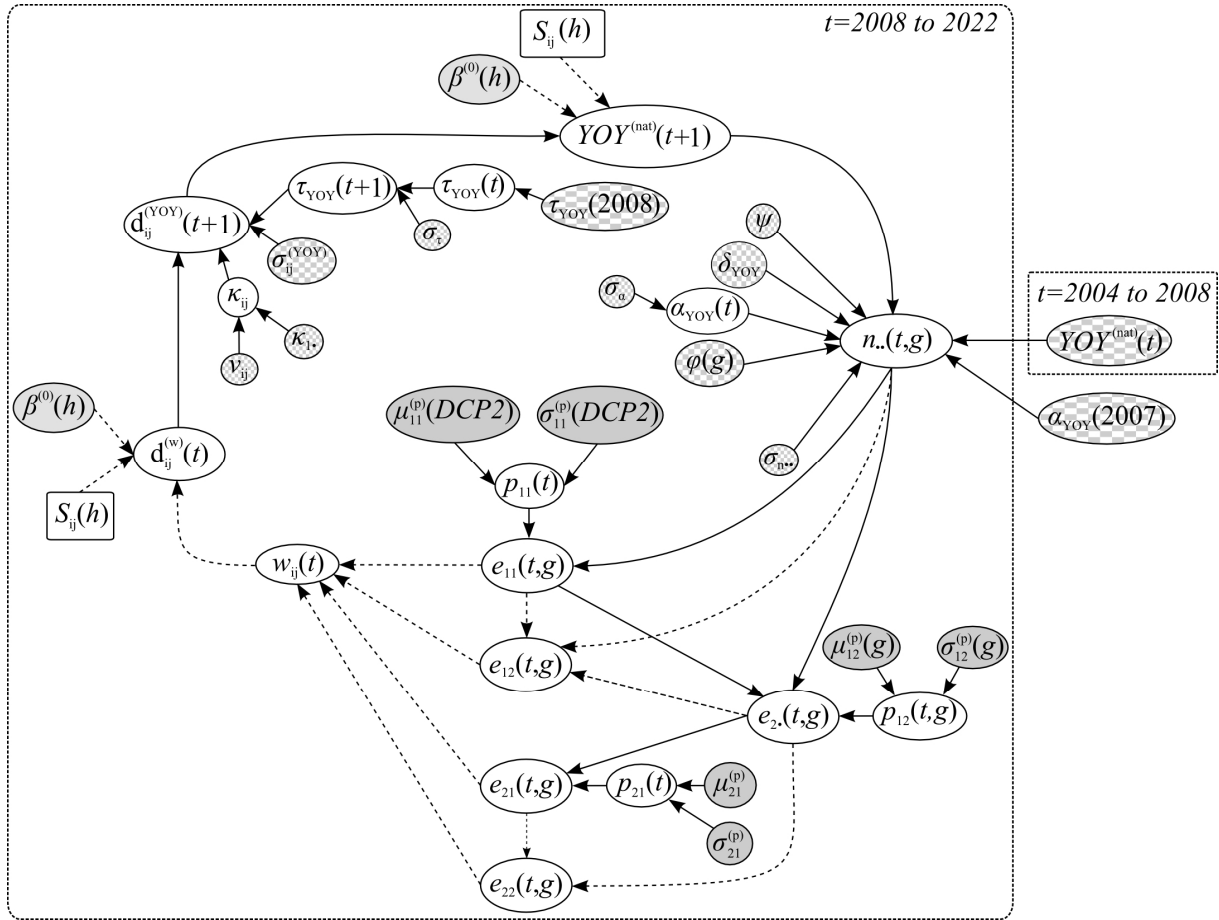
---

A part of the observation model proposed in chapitre IV is included in the population dynamics model proposed in chapitre VI to link yearly adult number for each (sex X age) category  $g$ ,  $n_{..}(t, g)$ , and yearly breeder number in zone  $ij$  and for category  $g$ ,  $e_{ij}(t, g)$ , and then to predict the sets  $\mathcal{C}$  and  $\mathcal{P}_{a,e}$  under the various management actions. This model can be summarized by a Directed Acyclic Graph (DAG), a conventional representation of the conditional dependency structure for Bayesian models, for the cases " dam opened " (Fig. A-III.1(a)) and " dam closed " (Fig. A-III.1(b)). The reader can refer to Table A-II.1 for more details about notations and to chapitres IV, V and VI for more details about modelling assumptions. The set  $\mathcal{E}$  is composed of the following parameters :  $\beta^{(0)}(h)$ ,  $\delta_d$ ,  $\delta_{YOY}$ ,  $\kappa_{1a}$ ,  $\mu_{11}^{(p)}(\mathbf{a})$ ,  $\mu_{12}^{(p)}(g)$ ,  $\mu_{21}^{(p)}$ ,  $\nu_{ij}$ ,  $\varphi(g)$ ,  $\psi$ ,  $\sigma_a$ ,  $\sigma_{ij}^{(YOY)}$ ,  $\sigma_{n..}$ ,  $\sigma_\tau$ ,  $\sigma_{11}^{(p)}(\mathbf{a})$ ,  $\sigma_{12}^{(p)}(g)$ ,  $\sigma_{21}^{(p)}$ ,  $\tau_{AL}^{(el)}$ ,  $\zeta(prod)$ . The sets  $\mathcal{E}$  and  $\mathcal{P}$  are estimated by the models proposed in chapitres IV, V, and VI :

- (i) as in chapitre VI, the punctual estimator, i.e. the mean, is used for the observation parameters (chapitre IV and V);
- (ii) and the sample of 10,000 values used in the results of chapitre VI is used for the population dynamics parameters.

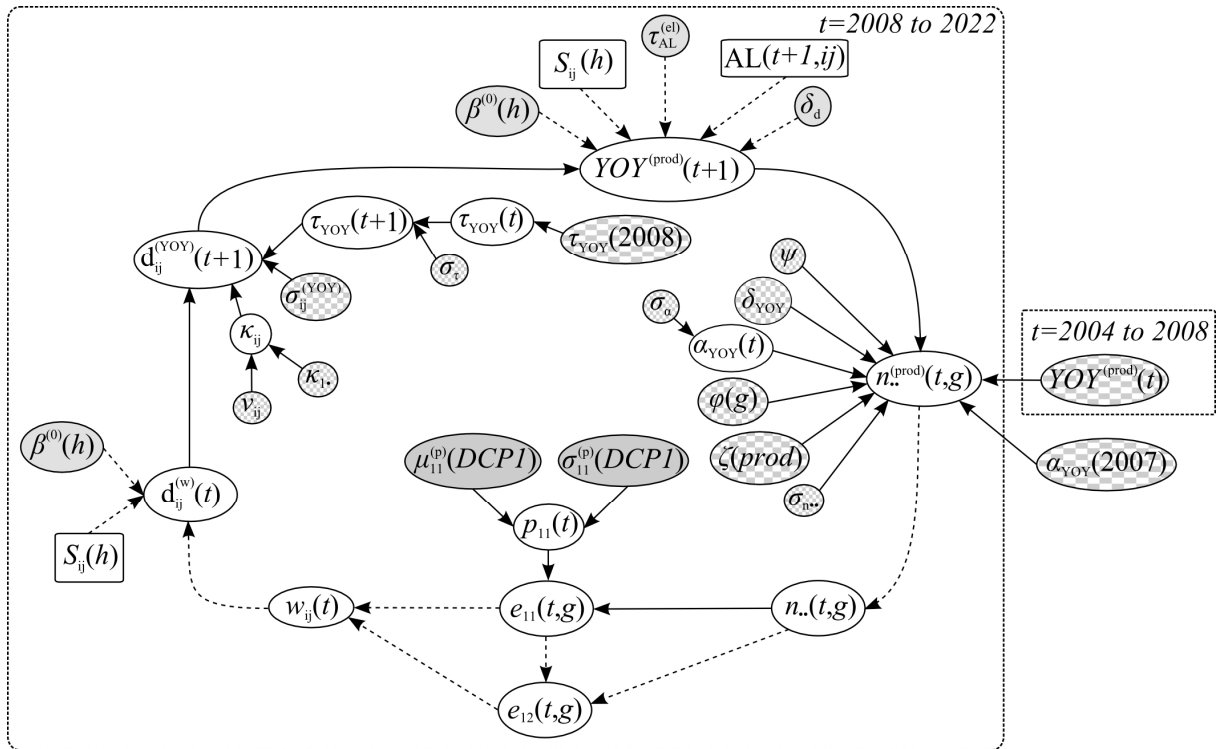
As it is a dynamic model, some quantities are necessary to start the predictions (Fig. A-III.1). YOY number from 2004 to 2008 and for the production  $prod$ ,  $YOY^{(prod)}(2004\text{to }2008)$ , allows the estimation of adult number from 2008 to 2012. The random annual effect on the return rate between YOY and adults in 2007,  $\alpha_{YOY}(2007)$ , allows the estimation of multi-sea winter adult number in 2008. Finally, the slope of the stock-recruitment relationship in 2008,  $\tau_{YOY}(2008)$ , allows the estimation of the slope of the stock-recruitment relationship in 2009.

(a)





(b)



**Figure A-II.1.** Directed Acyclic Graph for the model used to predict the evolution of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelle River (France) under the management action (a) "dam opened", i.e. adults have access to 18 km in the main stream and 4.7 km in the main tributary (current situation) or (b) "dam closed", i.e. adults have access to 9 km in the main stream only and stocking of alevins is set up upstream the dam, i.e. in zones UN and LUR. Nodes represent quantities (squares for known covariates and ovals for random variables) and arrows indicate conditional relations between nodes (full lines for stochastic relations and broken lines for deterministic relations). Grey nodes indicate the mean, estimated with data from 1984 to 2007 (for adult observation parameters) or from 1985 to 2008 (for Young Of the Year observation parameters), is taken as an input of the model and nodes with grey checkerboard indicate a sample of 10,000 values coming from the model of chapitre VI, is used as an input of the model.

**Table A-II.1.** Notations for the quantities of the model set for the predictions of the evolution of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the Nivelles River under various management actions.

Notation	Definition	Estimates type – original model
$g$	Adult / breeder (sex X age) category : 1 – Male/1 sea winter, 2 – Female/1 sea winter, 3 – Male/multi sea winter, 4 – Female/multi sea winter	
$h$	Habitat category : 1 – riffle/rapid, 2 – run	
$ij$	Zone : 11 – Downstream Lower Nivelles (LN1), 12 – Upstream Lower Nivelles (LN2), 1• – Lower Nivelles (LN = LN1 $\cup$ LN2), 21 – Upper Nivelles (UN), 22 – Lurgorrieta (LUR), 2• – High Catchment (HC = UN $\cup$ LUR).	
$prod$	Production type : <i>nat</i> – natural production, <i>el</i> – stocking	
$t$	Year	
<b>Parameters : <math>\mathcal{E}</math></b>		
$\beta^{(0)}(h)$	Habitat effect on Young of the Year density in autumn for habitat $h$	Mean - Chapitre IV
$\delta_d$	Density dependence effect on the survival between stocking and the Young of the Year in autumn	Mean - Chapitre IV
$\delta_{YOY}$	Density dependence effect on the transition between the Young of the Year and the adult stages	Sample - Chapitre VI
$\kappa_i$	Carrying capacity for the Young of the Year in zone LN	Sample - Chapitre VI
$\mu_{11}^{(p)}(\mathbf{a})$	Mean probability of staying in zone 11 (LN1) for management action $\mathbf{a}$	Mean - Chapitre V
$\mu_{12}^{(p)}(g)$	Mean probability of staying in zone 12 (LN2) for adult category $g$	Mean - Chapitre V

$\mu_{21}^{(p)}$	Mean probability of staying in zone 21 (UN)	Mean - Chapitre V
$\psi$	Weighting parameter for the transition between the Young of the Year and the adult stages	Sample - Chapitre VI
$\varphi(g)$	Adult category effect on the transition between the Young of the Year and the adult stages for category $g$	Sample - Chapitre VI
$\sigma_{11}^{(p)}(\mathbf{a})$	Standard deviation of the logit transformed probability of staying in zone 11 (LN1) for management action $\mathbf{a}$	Mean - Chapitre V
$\sigma_{12}^{(p)}(g)$	Standard deviation of the logit transformed probability of staying in zone 12 (LN2) for adult category $g$	Mean - Chapitre V
$\sigma_{21}^{(p)}$	Standard deviation of the logit transformed probability of staying in zone 21 (UN)	Mean - Chapitre V
$\sigma_{\alpha}$	Standard deviation of $\alpha_{\text{YOY}}(t)$	Sample - Chapitre VI
$\sigma_{n..}$	Standard deviation of the log transformed $\lambda_{n..}^{(\text{prod})}(t, g)$	Sample - Chapitre VI
$\sigma_{\tau}$	Standard deviation of the log transformed $\tau_{\text{YOY}}(t)$	Sample - Chapitre VI
$\sigma_{ij}^{(\text{YOY})}$	Standard deviation of the log transformed Young of the Year density, in riffle/rapid equivalent, for zone $ij$	Sample - Chapitre VI
$\tau_{\text{AL}}^{(\text{el})}$	Survival rate between alevin (may-june) coming from stocking and Young of the Year in autumn	Mean - Chapitre IV
$\nu_{ij}$	Correlation parameter between the carrying capacity of zones $ij$ and LN	Sample - Chapitre VI
$\zeta(\text{prod})$	Production type effect on the transition between the Young of the Year and the adult stages, for production $\text{prod}$	Sample - Chapitre VI

Latent quantities

$\alpha_{YOY}(t)$	Year effect on the transition between the Young of the Year and the adult stages for year $t$	Sample - Chapitre VI, for $t = 2007$
$d_{ij}^{(w)}(t)$	Egg density in zone $ij$ , for year $t$ , relatively to the surface area in riffle/rapid equivalent	
$d_{ij}^{(YOY)}(t)$	Young of the year density in zone $ij$ , for year $t$ , relatively to the surface area in riffle/rapid equivalent	
$e_{ij}(t, g)$	Breeder number for category $g$ , in zone $ij$ , for year $t$	
$\kappa_{ij}$	Carrying capacity for Young of the Year in zone $ij$	
$n_{..}(t, g)$	Total adult number for category $g$ in the Nivelle River during the year $t$	
$n_{..}^{(prod)}(t, g)$	Total adult number for category $g$ in the Nivelle River during year $t$ and coming from production type $prod$	
$p_{11}(t)$	Probability of staying in zone 11 (LN1) for year $t$	
$p_{12}(t, g)$	Probability of staying in zone 12 (LN2) for year $t$ and adult category $g$	
$p_{21}(t)$	Probability of staying in zone 21 (UN) for year $t$	
$\tau_{YOY}(t)$	Survival rate between egg and Young of the year stages, for low egg densities (slope of the stock-recruitment relationship), for year $t$	Sample - Chapitre VI, for $t = 2008$
$w_{ij}(t)$	Egg number in zone $ij$ , for year $t$	
$YOY^{(prod)}(t)$	Young of the Year number for year $t$ and coming from the production type $prod$	Sample - Chapitre VI, for $t = 2004$ to 2008

Data

$AL(t, ij)$  Stocked alevin (may-june) number in zone  $ij$ , for year  $t$ .

$S_{ij}(h)$  Surface area for habitat  $h$  and zone  $ij$

---

**Note :** Estimates type : Mean of the probability distribution or probability distribution coming from a sample of 10,000 values; original model : model used for the estimation of the parameters;  $\mathcal{E}$  : set of states of nature.

*Annexe A-III. Calculation of the Conservation Limit (CL) for the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) population of the River Nivelle (France).*

---

*A-III.1. Calculation of the CL*

The stock-recruitment relationship defined in Eq. (VI.5) gives the probability distribution of the Young of the Year (YOY) density relatively to the surface area in riffle/rapid equivalent in the zone  $ij$ , for the year  $t+1$ ,  $d_{ij}^{(YOY)}(t+1)$ , conditionally to the egg density relatively to the surface area in riffle/rapid equivalent in the zone  $ij$ , deposited the year  $t$ ,  $d_{ij}^{(w)}(t)$ . Then, the expected value of  $d_{ij}^{(YOY)}(t+1)$  is :

$$E(d_{ij}^{(YOY)}(t+1)) = \frac{d_{ij}^{(w)}(t)}{\frac{1}{\tau_{YOY}(t+1)} + \frac{d_{ij}^{(w)}(t)}{\kappa_{ij}}}, \quad (\text{A-III.1})$$

with  $\tau_{YOY}(t+1)$  the survival rate between the two stages for the year  $t+1$ , i.e. the slope of the relationship, and  $\kappa_{ij}$  the carrying capacity for the zone  $ij$ , i.e. the maximal YOY density the zone  $ij$  can sustain. Several definitions are available for the CL and we choose to define the CL as the number of adults which produce a YOY number equal to the half of the maximal YOY number (carrying capacity). Then, the CL for the year  $t$  and the zone  $ij$ , in the scale of egg density ( $CL_{ij}^{(dw)}(t)$ ), is such as :

$$0.5 \kappa_{ij} = \frac{CL_{ij}^{(dw)}(t)}{\frac{1}{\tau_{YOY}(t+1)} + \frac{CL_{ij}^{(dw)}(t)}{\kappa_{ij}}} \quad (\text{A-III.2})$$

Then, we obtain :

$$CL_{ij}^{(dw)}(t) = \frac{\kappa_{ij}}{\tau_{YOY}(t+1)} \quad (\text{A-III.3})$$

The CL for the year  $t$  and the zone  $ij$ , in the scale of egg number ( $CL_{ij}^{(w)}(t)$ ), is equal to the product of  $CL_{ij}^{(dw)}(t)$  and the surface area of the zone  $ij$  in riffle/rapid equivalent :

$$CL_{ij}^{(w)}(t) = \frac{\kappa_{ij} (S_{ij}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}(2))}{\tau_{YOY}(t+1)}, \quad (\text{A-III.4})$$

with  $S_{ij}(h)$  the surface area of the habitat  $h$  (1–riffle/rapid and 2–run, Baglinière and Champigneulle, 1986) in the zone  $ij$  and  $\beta^{(0)}(2)$  the parameter of conversion of the run habitat in riffle/rapid equivalent (chapitre IV).

Then, the CL for the year  $t$  and the all river in the scale of egg number,  $CL^{(w)}(t)$ , is equal to the sum of  $CL_{ij}^{(w)}(t)$  over zones :

$$CL^{(w)}(t) = \frac{\sum_{ij} \kappa_{ij} (S_{ij}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}(2))}{\tau_{YOY}(t+1)} \quad (\text{A-III.5})$$

Finally, to obtain the CL for the year  $t$  in the scale of total adult number,  $CL^{(n^{**})}(t)$ , the ratio between total adult number and total egg number for the year  $t$  is calculated and this ratio is multiplied with  $CL^{(w)}(t)$  :

$$CL^{(n^{**})}(t) = \left( \frac{\sum_{ij} \kappa_{ij} (S_{ij}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}(2))}{\tau_{YOY}(t+1)} \right) \left( \frac{\sum_g n_{..}(t, g)}{\sum_{ij} w_{ij}(t)} \right) \quad (\text{A-III.6})$$

### ***A-III.2. Calculation for the product 0.75 x the carrying capacity***

As the equations described above, we obtained the following equations for 0.75 times the carrying capacity :

$$0.75 \kappa_{ij} = \frac{dw_{ij}(t)}{\frac{1}{\tau_{YOY}(t+1)} + \frac{dw_{ij}(t)}{\kappa_{ij}}} \quad (\text{A-III.7})$$

$$dw_{ij}(t) = 3 \left( \frac{\kappa_{ij}}{\tau_{YOY}(t+1)} \right) = 3 CL_{ij}^{(dw)}(t) \quad (\text{A-III.8})$$

$$w_{ij}(t) = 3 \left( \frac{\kappa_{ij} (S_{ij}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}(2))}{\tau_{YOY}(t+1)} \right) = 3 CL_{ij}^{(w)}(t) \quad (\text{A-III.9})$$

$$w(t) = 3 \left( \frac{\sum_{ij} \kappa_{ij} (S_{ij}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}(2))}{\tau_{YOY}(t+1)} \right) = 3 CL^{(w)}(t) \quad (\text{A-III.10})$$

$$n_{..}(t) = 3 \left( \frac{\sum_{ij} \kappa_{ij} (S_{ij}(1) + \beta^{(0)}(2) S_{ij}(2))}{\tau_{YOY}(t+1)} \right) \left( \frac{\sum_g n_{..}(t, g)}{\sum_{ij} w_{ij}(t)} \right) = 3 CL^{(n_{..})}(t) \quad (\text{A-III.11})$$

Then, an adult number equal to 3 times the CL will produce a YOY number equal to 0.75 times the carrying capacity.



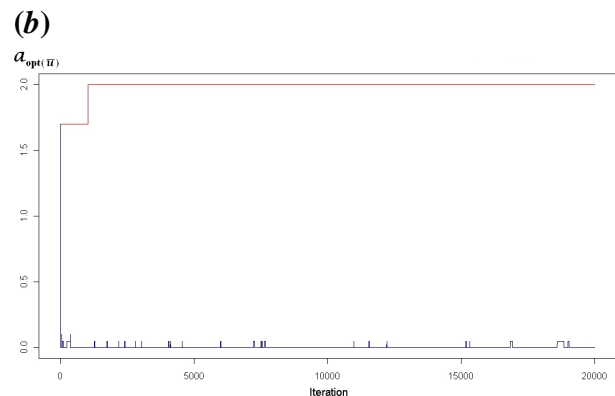
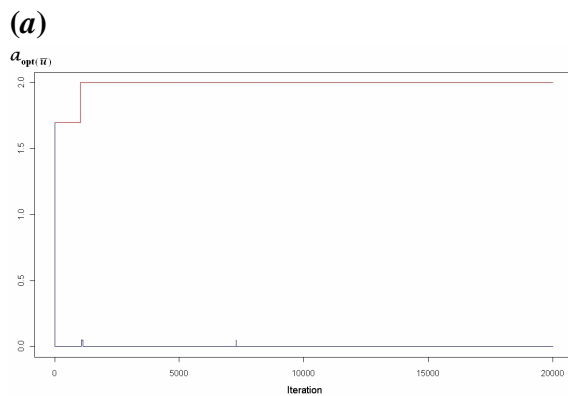
## Annexe A-IV. Convergence analysis of the simulated annealing algorithm under various temperatures

In this Annex, we present the results of the simulated annealing algorithm run with several temperatures and for studying the range of the optimal action of the set  $\mathcal{A}^{(2)}$ .

The temperatures, on the form (constant/ $f(\mathcal{L})$ ), tested are summarized in Table A-IV.1. Some results are shown in Fig. A-V.1. For  $f(\mathcal{L}) = \log(\mathcal{L})$ , the probability of acceptance  $\rho(\mathcal{L})$  is too low (Fig. A-V.1(a)), which could bring the algorithm in a local optimum. When the constant value is changed to raise  $\rho(\mathcal{L})$ , the algorithm takes much more time to converge (Fig. A-V.1(b)). After 20,000 iterations it has not converged. This form of temperature is then difficult to handle. For  $f(\mathcal{L}) = \mathcal{L}$ , globally the algorithm performs well, but for some constant values the probability of acceptance is too low (Fig. A-V.1(c)), then we choose to keep an intermediate value. Some larger values seem also suitable (Fig. A-V.1(e)). Finally for  $f(\mathcal{L}) = \sqrt{\mathcal{L}}$ , even if some constant values seem suitable (Fig. A-V.1(g)), they do not allow as high jump, i.e.  $\rho(\mathcal{L})$  is too low, as for  $f(\mathcal{L}) = \mathcal{L}$ .

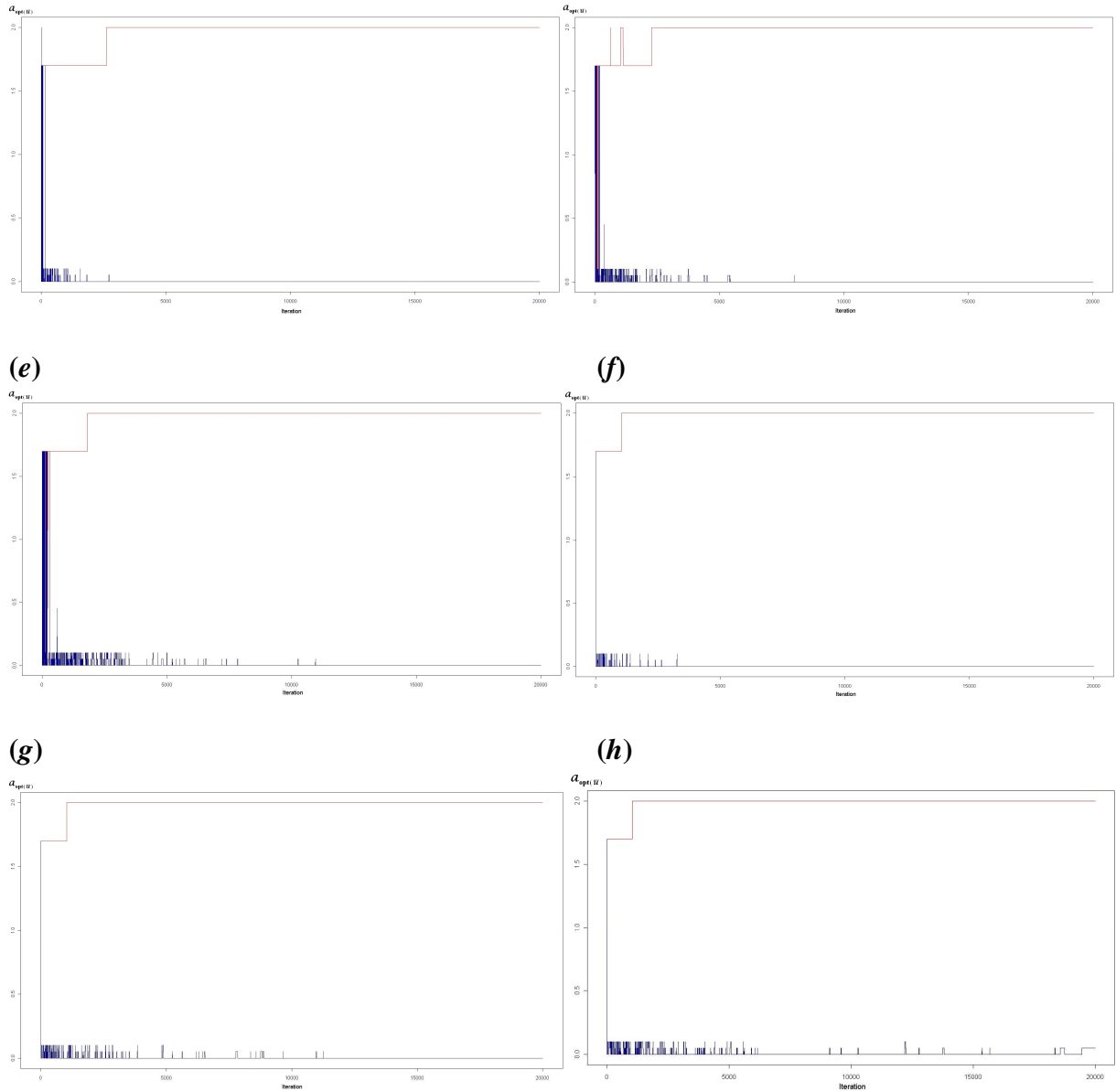
**Table A-IV.1.** Temperatures, on the form (constant/ $f(\mathcal{L})$ ), tested for the simulated annealing algorithm.

		$f(\mathcal{L})$		
		$\log(\mathcal{L})$	$\mathcal{L}$	$\sqrt{\mathcal{L}}$
Constant		0.07	1	0.5
		0.08	10	0.8
		0.1	30	1
		0.5	50	1.2
		0.7	70	1.5
		1	100	



(c)

(d)



**Figure A-IV.1.** Simulated annealing algorithm run to find the lower (blue line) and the higher (red line) optimal actions,  $\mathbf{a}_{\text{opt}}(\bar{\mathbf{u}})$ , of the set  $\mathcal{A}^{(2)}$  ("dam closed" plus stocking of alevins upstream the dam, expressed as a density from 0 to 2 alevins.m<sup>-2</sup>). The algorithm was run during 20,000 iterations and with a temperature of (a)  $0.08/\log(\mathcal{L})$ , (b)  $0.1/\log(\mathcal{L})$ , (c)  $30/\mathcal{L}$  (d)  $70/\mathcal{L}$  (e)  $100/\mathcal{L}$  (f)  $0.8/\sqrt{\mathcal{L}}$ , (g)  $1.2/\sqrt{\mathcal{L}}$ , (h)  $1.5/\sqrt{\mathcal{L}}$ .

## Annexe A-V. Generation of a Multivariate Normal distribution via successive conditional Normal distribution

---

### A-V.1. The Multivariate Normal distribution

Let  $X_n$  be a vector distributed according to a Multivariate Normal distribution with a mean vector  $MU_n$  and a covariance matrix  $\Sigma$  :  $X_n \sim N(MU_n, \Sigma)$ . Then, its probability density is :

$$f(x) = \frac{1}{(2\pi)^{n/2} |\Sigma|^{1/2}} e^{-\frac{1}{2}(x-MU_n)^t (\Sigma)^{-1} (x-MU_n)} \quad (\text{A-V.1})$$

### A-V.2. A series of conditional Normal distributions

Let  $X_n = (x_1, \dots, x_n)$  be a vector distributed according to a Multivariate Normal distribution with a mean vector  $MU_n = (\mu_1, \dots, \mu_n)$  and a covariance matrix  $\Sigma$  :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ x_1 \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \mu_n \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ \mu_1 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \Sigma_{n,n} & \cdots & \cdots & \cdots & \Sigma_{n,1} \\ \vdots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ \Sigma_{1,n} & \cdots & \cdots & \cdots & \Sigma_{1,1} \end{pmatrix} \right] \quad (\text{A-V.2})$$

Then, the vector  $X_n$  can be generated by a series of conditional Normal distributions (Bilodeau and Brenner, 1999 chapter 5; Rasmussen and Williams, 2006 appendix A), with :

Step 1.

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ x_1 \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ \mu_1 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \Sigma_{1,1} \end{pmatrix} \right], \quad (\text{A-V.3})$$

$$\text{then } x_1 \sim \text{Normal}(\mu_1, \Sigma_{1,1}) \quad (\text{A-V.4})$$

Step 2.

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ x_2 \\ x_1 \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ \mu_2 \\ \mu_1 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \cdots & \cdots & \cdots & \Sigma_{2,2} & \Sigma_{2,1} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \Sigma_{1,2} & \Sigma_{1,1} \end{pmatrix} \right], \quad (\text{A-V.5})$$

$$\text{then } x_2|x_1 \sim \text{Normal}(\mu_{2(1)}, \Sigma_{2(1)}), \quad (\text{A-V.6})$$

$$\text{with } \begin{cases} \mu_{2(1)} = \mu_2 + \Sigma_{2,1} (\Sigma_{1,1})^{-1} (x_1 - \mu_1) \\ \Sigma_{2(1)} = \Sigma_{2,2} - \Sigma_{2,1} (\Sigma_{1,1})^{-1} \Sigma_{1,2} \end{cases} \quad (\text{A-V.7})$$

Step 3.

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ x_3 \\ x_2 \\ x_1 \end{pmatrix} \sim \text{Normal}_n \left[ \begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ \mu_3 \\ \mu_2 \\ \mu_1 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \cdot & \cdots & \cdots & \cdots & \cdot \\ \vdots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & \vdots & \Sigma_{3,3} & \Sigma_{3,2} & \Sigma_{3,1} \\ \vdots & \vdots & \Sigma_{2,3} & \Sigma_{2,2} & \Sigma_{2,1} \\ \cdot & \cdots & \Sigma_{1,3} & \Sigma_{1,2} & \Sigma_{1,1} \end{pmatrix} \right], \quad (\text{A-V.8})$$

$$\text{then } x_3|x_2, x_1 \sim \text{Normal}(\mu_{3(2,1)}, \Sigma_{3(2,1)}), \quad (\text{A-V.9})$$

$$\text{with } \begin{cases} \mu_{3(2,1)} = \mu_3 + \begin{pmatrix} \Sigma_{3,2} & \Sigma_{3,1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Sigma_{2,2} & \Sigma_{2,1} \\ \Sigma_{1,2} & \Sigma_{1,1} \end{pmatrix}^{-1} \left[ \begin{pmatrix} x_2 \\ x_1 \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \mu_2 \\ \mu_1 \end{pmatrix} \right] \\ \Sigma_{3(2,1)} = \Sigma_{3,3} - \begin{pmatrix} \Sigma_{3,2} & \Sigma_{3,1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Sigma_{2,2} & \Sigma_{2,1} \\ \Sigma_{1,2} & \Sigma_{1,1} \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} \Sigma_{2,3} \\ \Sigma_{1,3} \end{pmatrix} \end{cases} \quad (\text{A-V.10})$$

...etc