







**ANALYSE SCALIMÉTRIQUE DE LA CROISSANCE  
MARINE DU SAUMON ATLANTIQUE (*Salmo salar* L.) DE  
LA RIVIÈRE MATANE AU QUÉBEC POUR LES PÉRIODES  
D'ÉCHANTILLONNAGE 1965–1980 ET 1997–2015**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© FRANÇOIS GRÉGOIRE

**Juillet 2017**



**Composition du jury :**

**Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Richard Cloutier, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Alain Caron, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Yvon Côté, examinateur externe, biologiste à la retraite du gouvernement provincial  
et spécialiste du saumon atlantique**

Dépôt initial le 13 décembre 2016

Dépôt final le 17 juillet 2017



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.





Ce mémoire de maîtrise sur le saumon atlantique est dédié à mon fils Philippe, qui des étoiles, veille sur son père.



## REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier mon directeur de recherche, M. Richard Cloutier, tout d'abord pour avoir accepté de prendre sous son aile un biologiste ayant déjà atteint un certain âge..., et bien entendu pour sa confiance, son support et ses conseils judicieux. Il en va de même de mon codirecteur, M. Alain Caron, dont les connaissances en analyses statistiques et en informatique m'impressionnent grandement. M. Caron aurait certainement fait un « malheur »... s'il avait travaillé pour mon ancien employeur!

Je ne peux passer sous silence toute l'aide apportée par mes collègues du laboratoire de Paléontologie et de Biologie évolutive, en particulier Cyrena Riley, Marion Chevrinai et Vincent Roy. Merci beaucoup!

Des remerciements sont également exprimés à l'égard de MM. Sébastien Ross et Jérôme Doucet et M<sup>me</sup> Denise Deschamps du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) du Québec pour avoir mis à ma disposition l'impressionnante collection d'écailles de la rivière Matane. Il en est de même de la Société de gestion de la rivière Matane (SOGERM) pour le prélèvement de ces écailles et du ministère des Pêches et des Océans (MPO) du Canada, et plus particulièrement de l'Institut Maurice-Lamontagne de Mont-Joli, pour le soutien quant au matériel utilisé pour le montage, l'entreposage et l'analyse des écailles.

J'aimerais remercier M. Pierre Trudel, anciennement de l'Université Laval, pour avoir activé la flamme du jeune étudiant que j'étais, à l'époque..., flamme qui est toujours présente après toutes ces années!

Des remerciements sont également exprimés à l'égard de deux de mes premiers patrons au ministère des Pêches et des Océans du Canada, soit MM. Jean-Jacques Maguire et

Alan Sinclair, pour m'avoir initié au monde fascinant des évaluations d'abondance des poissons marins. Messieurs, vous m'avez toujours impressionné par vos connaissances et votre très grand professionnalisme. Tout comme MM. Vianney Legendre et Vadim D. Vladykov, que je n'ai malheureusement pas eu la chance de connaître personnellement, vous m'avez servi de modèles tout au long d'une carrière qui s'est échelonnée sur près de 32 ans.

Sur une note plus personnelle, en cette fin de parcours..., une pensée et de profonds remerciements sont exprimés à l'égard de mon grand-père, M. Adélarde Létourneau, pour m'avoir transmis son amour de la nature. Il fut, en fait, mon premier professeur de biologie...

Finalement, j'aimerais remercier ma conjointe de toujours, Sylvie Nadeau, pour son amour, sa patience et son appui inconditionnels au cours de toutes ces années. Sans elle...

« How inappropriate to call this  
planet Earth when it is quite clearly  
Ocean »

Arthur C. Clarke

« MOBILIS IN MOBILI »

N

## AVANT-PROPOS

Les dernières décennies ont été caractérisées, entre autres..., par l'effondrement de plusieurs stocks de poissons marins. À titre d'exemple, l'une des espèces « chéries » des pêcheurs du nord du golfe du Saint-Laurent, la morue franche (*Gadus morhua* L.), a vu sa biomasse totale passer d'environ 450 000 t en 1983 à moins de 20 000 t entre 1994 et 1996 et depuis, à près de 30 000 t. En plus de la pêche commerciale, plusieurs autres facteurs ont été proposés pour expliquer cet effondrement. Parmi eux, des conditions environnementales défavorables à la croissance et au recrutement de l'espèce.

Contrairement à la morue, et n'en déplaise à certains de mes ex-collègues, les poissons pélagiques ont toujours été pour moi d'un très grand intérêt car, en tant que biologiste en évaluation de stocks, j'ai eu la chance de suivre leur évolution sur trois décennies. Les poissons pélagiques sont fascinants de par leur biologie et en raison du rôle majeur qu'ils jouent dans l'écosystème marin en tant qu'espèces fourragères. En fait, ils sont d'une très grande importance puisqu'ils permettent le transfert de l'énergie des niveaux inférieurs aux niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire.

Au cours des dernières années, des poissons pélagiques comme le maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.), le hareng (*Clupea harengus* L.) et le capelan (*Mallotus villosus* M.) ont connu non seulement une diminution importante de leur abondance mais aussi des changements impressionnants de distribution, et même pour certains, de position préférentielle dans la colonne d'eau. Que dire de la présence récente du maquereau bleu – un poisson qui est associé à des eaux relativement chaudes – sur les côtes de l'Islande et du Groenland ou du hareng, qui sur les côtes de la Nouvelle-Écosse et de Terre-Neuve, se retrouve, à l'instar de la morue..., près du fond ou sur le fond!

Le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) – le « Roi » de nos rivières – adopte également une vie pélagique lors de son séjour en mer. Comme bien d'autres espèces, son abondance a subi un déclin marqué qui a été causé, d'abord et avant tout, par la surpêche et la dégradation de son habitat. Pour corriger la situation, des efforts considérables ont été déployés pour fermer la très grande majorité des pêches commerciales et réduire les captures accidentelles par d'autres pêches. Malgré tout, la situation du saumon atlantique demeure précaire.

Selon certaines études, les faibles niveaux actuels d'abondance des stocks de saumon atlantique seraient causés par une hausse de la mortalité naturelle en mer. Parmi les facteurs responsables, on retrouverait, à des degrés divers d'importance, l'environnement, la prédation, les proies et l'aquaculture. Ces facteurs auraient une influence négative sur la croissance du saumon ce qui aurait entraîné cette hausse de la mortalité naturelle.

L'objectif principal de cette étude est de vérifier, pour la première fois pour les saumons d'une rivière du Québec, si une diminution de la croissance marine de ces saumons a eu lieu au cours des dernières années. Pour ce faire, une analyse scalimétrique de la croissance a été réalisée sur des écailles de saumons provenant de la rivière Matane. Le choix des écailles à analyser s'est porté sur cette rivière car leur prélèvement remonte à 1965 ce qui en fait vraisemblablement l'une des plus importantes collections au Québec. De plus, en raison d'un barrage et d'une passe migratoire, la rivière Matane est l'une des seules rivières où les retours (recrutement ou abondance) de saumons sont comptabilisés avec précision. De telles conditions, c.-à-d. des séries temporelles suffisamment longues pour détecter des changements et des tendances notables de croissance et d'abondance, ont permis de comparer les résultats obtenus à des données environnementales, donnant ainsi à cette étude, en ces temps de changements climatiques, une saveur particulière...

## RÉSUMÉ

Les stocks de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) se sont effondrés au début des années 1990 en réponse à une combinaison de facteurs incluant la surpêche. Jusqu'à maintenant, peu de stocks ont présenté des signes de rétablissement malgré la fermeture de la majorité des pêches commerciales et la mise en place de mesures de gestion visant à réduire les captures accidentelles par d'autres pêches. Des études suggèrent que les faibles niveaux actuels d'abondance des stocks de saumon atlantique seraient le résultat d'une hausse de la mortalité naturelle en mer causée par une diminution de la croissance. À cet égard, l'objectif de la présente étude est de vérifier, pour la première fois pour les saumons d'une rivière du Québec, si la croissance marine de ces saumons a diminué au cours des dernières années. Pour répondre à cet objectif, des indices de croissance ont été calculés à partir de mesures scalimétriques incluant le nombre de circuli et la distance intercirculi. Les écailles à analyser ont été tirées de la collection historique de la rivière Matane. Cette collection, qui débute en 1965, est l'une des plus importantes au Québec. Les résultats indiquent que les indices de croissance présentent des différences annuelles significatives qui sont accompagnées d'une tendance à la hausse entre 1963 et 1979, et d'une tendance à la baisse du milieu des années 1990 jusqu'au début des années 2010. Ces tendances sont très similaires au patron dominant de l'indice de l'oscillation nord-atlantique (IONA) ce qui suggère que la baisse de croissance mesurée chez les saumons de la rivière Matane serait associée à une hausse de la température de l'eau. Les résultats démontrent également que la croissance réalisée entre juillet et octobre de chaque année passée en mer supporte l'hypothèse de l'atteinte d'une longueur automnale minimale permettant de répondre adéquatement aux demandes métaboliques de l'hiver. Aucune relation n'est mesurée entre la croissance et les retours en rivière. Cette absence de relation suggère la présence d'autres facteurs de mortalité affectant les saumons de la rivière Matane. Ces résultats mettent en valeur le rôle de l'environnement dans la croissance marine du saumon atlantique. Ils représentent également une première étape vers une meilleure compréhension des mécanismes affectant le recrutement de cette espèce pour une rivière du Québec.

Mots clés : Saumon atlantique, mortalité naturelle, croissance, circuli, distance intercirculi, indice de l'oscillation nord-atlantique, recrutement.





## ABSTRACT

The Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks collapsed in the early 1990s owing to a combination of factors including overfishing. Until now, few stocks have shown signs of recovery despite the closure of the majority of the commercial fisheries and the implementation of management measures to reduce the by-catches by other fisheries. Studies suggest that the current low levels of abundance of the Atlantic salmon stocks would be the result of an increase in the natural mortality at sea caused by a reduction in growth. In this regard, the objective of this study is to verify, for the first time for the salmon of a Quebec river, if the marine growth of these salmon has decreased in recent years. To meet this objective, growth indices were calculated from scalimetric measurements including the number of circuli and the inter-circuli distance. The scales to be analyzed were taken from the historical collection of the Matane River. This collection that dates back to 1965 is one of the most important in Quebec. The results indicate that the growth indices show significant annual differences that are accompanied by an upward trend between 1963 and 1979, and a downward trend from the mid-1990s to the early 2010s. These trends are very similar to the dominant pattern of the North Atlantic Oscillation Index (NAOI) suggesting that the reduction in growth of the Matane River salmon is associated with an increase in water temperature. The results also show that the growth achieved between July and October of each year spent at sea supports the hypothesis of reaching a minimum autumn length to adequately meet the metabolic demands of winter. No relationship is measured between growth and the river returns. This lack of relationship suggests the presence of other mortality factors affecting the salmon of the Matane River. These results highlight the role of the environment in the marine growth of the Atlantic salmon. They also represent a first step towards a better understanding of the mechanisms affecting the recruitment of this species for a Quebec river.

*Keywords:* Atlantic salmon, natural mortality, growth, circuli, inter-circuli distance, North Atlantic Oscillation Index, recruitment.



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ix
AVANT-PROPOS.....	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT .....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX .....	xix
LISTE DES FIGURES .....	xxi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xxv
LISTE DES SYMBOLES .....	xxvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE.....	6
RÉSULTATS GÉNÉRAUX.....	12
CHAPITRE 1 CROISSANCE MARINE DU SAUMON ATLANTIQUE DE LA RIVIÈRE MATANE AU QUÉBEC ET INDICE DE L’OSCILLATION NORD- ATLANTIQUE POUR LES PÉRIODES 1965–1980 ET 1997–2015.....	21
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DE L’ARTICLE.....	21
1.2 MARINE GROWTH OF THE ATLANTIC SALMON FROM THE MATANE RIVER IN QUEBEC AND NORTH ATLANTIC OSCILLATION INDEX FOR THE PERIODS 1965– 1980 AND 1997–2015 .....	22

1.3	ABSTRACT .....	22
1.4	INTRODUCTION .....	22
1.5	MATERIAL AND METHODS.....	24
1.5.1	Collection, selection, and scales preparation.....	24
1.5.2	Scalimetric measurements .....	25
1.5.3	Biological data and lengths at smoltification .....	26
1.5.4	Robust linear and logistic regressions .....	27
1.5.5	Patterns of circoli deposition, growth indices, and North Atlantic Oscillation.....	29
1.6	RESULTS .....	30
1.6.1	Catch and biological data.....	30
1.6.2	Measurement errors and lengths at smoltification.....	32
1.6.3	Patterns of circoli deposition, growth indices, and North Atlantic Oscillation.....	33
1.7	DISCUSSION .....	36
1.7.1	Growth, condition, and NAOI.....	36
1.7.2	Lengths at smoltification and growth during the first year at sea.....	37
1.7.3	Critical length and river returns.....	38
1.7.4	Further research and global perspectives.....	40
1.8	ACKNOWLEDGEMENTS .....	42
1.9	TABLES.....	43
1.10	FIGURES.....	44
1.11	APPENDIX 1 .....	55
1.12	APPENDIX 2 .....	56
1.13	REFERENCES.....	57
	CONCLUSION GÉNÉRALE .....	71
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	77

## **LISTE DES TABLEAUX**

Table 1. Catch weight (t) and number of 1-SW, 2-3-SW, and repeat-spawners Atlantic salmon caught in the Matane River (Quebec) between 1965–1980 and 1997–2015 .....	43
---	----



## LISTE DES FIGURES

Figure générale 1. Évolution des captures commerciales (t) de saumon atlantique au Québec pour la période 1910–1970.....	17
Figure générale 2. Évolution des captures (n <sup>bre</sup> ) de saumon atlantique des pêches commerciales, sportives et d'alimentation des Premières Nations au Québec pour la période 1984–2015 .....	18
Figure générale 3. Évolution des captures (t) rapportées de saumon atlantique pour quatre régions du nord de l'Atlantique pour la période 1960–2014 .....	19
Figure 1. Scatterplot, box and whisker plots and density histograms of fork length (cm) and weight (kg) for the Atlantic salmon caught in the Matane River (Quebec) between 1965–1980 and 1997–2015 (1-SW = 1 winter at sea; Other = $\geq 2$ winters at sea). Number of fish for each spawning group is indicated.....	44
Figure 2. Box and whisker plots of the Fulton condition factor for the Atlantic salmon caught in the Matane River (Quebec) between 1965–1980 and 1997–2015: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b) $\geq 2$ -SW Atlantic salmon (trends were fitted using GAM models; number of fish for each period and spawning group is indicated).....	45
Figure 3. Mean CVs $\pm$ 95% CI on scale radius according to the number of measurements for: (a) $S_c$ ; and (b) $S_i$ (horizontal dashed lines represent the error for 20 measurements) .....	46
Figure 4. MCMC convergence diagnostics for the intercept of the robust linear regression of $L_c$ (cm) according to $S_c$ (mm): (a) trace plot of the intercept values for four MCMC chains; (b) shrink factor or Gelman-Rubin statistic that compares the inter- and intra-variance of the chains; (c) autocorrelation of the intercept values (ESS = Effective Sample Size); (d) density plots of the intercept values (MCSE = Monte Carlo Standard Error; HDI = Highest Density Interval); and (e) scatterplot for 1-SW and 2-3-SW Atlantic salmon and credible regression lines from the posteriors with the Student's t-distribution surimposed.....	47

- Figure 5. MCMC convergence diagnostics for the slope of the robust logistic regression of the time spent at sea (type: 0 = 1-SW; 1 = 2-3-SW) according to  $L_i$  (cm): (a) trace plot of the slope values for three MCMC chains; (b) shrink factor or Gelman-Rubin statistic that compares the inter- and intra-variance of the chains; (c) autocorrelation of the slope values (ESS = Effective Sample Size); (d) density plots of the slope values (MCSE = Monte Carlo Standard Error; HDI = Highest Density Interval); and (e) data (dots) and random sample of logistic curves from the MCMC posteriors (descending arrows point to the threshold length for which the probability of 1-SW or 2-3-SW Atlantic salmon is 50%) ..... 48
- Figure 6. Plot of the inter-circuli distance (mm) (means and smoothed values  $\pm$  95% CI) according to the pair of circuli for: (a) 1-SW Atlantic salmon caught in 2011 (FSM = first summer maximum; FWM = first winter minimum; SSM = second summer maximum); (b) 2-SW Atlantic salmon caught in 1965 (SWM = second winter minimum; TSM = third summer maximum); and (c) TSM and SSM growth indices (mm)  $\pm$  95% CI for the periods 1965–1980 and 1997–2015..... 49
- Figure 7. Pattern of circuli deposition for 1-SW and 2-SW Atlantic salmon of the same smolt cohort: (a) inter-circuli distance (mm)  $\pm$  95% CI for the 1977 cohort (1-SW Atlantic salmon caught in 1978 and 2-SW Atlantic salmon caught in 1979); (b) FSM index of growth (mm)  $\pm$  95% CI for the 20 cohorts compared in this study (arrows indicate significant differences); and (c) inter-circuli distance (mm)  $\pm$  95% CI for the 2008 cohort..... 50
- Figure 8. Scatterplot and regression lines of circuli number at FSM, FWM, and SSM according to fork length (cm) for 1-SW Atlantic salmon..... 51
- Figure 9. FSM index of growth (mm)  $\pm$  95% CI and North Atlantic Oscillation Index (NAOI; annual means from the monthly values of January–December) with smoothed data (method = loess; span = 1) for: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b) 2-SW Atlantic salmon..... 52
- Figure 10. SUM index of growth (mm) and North Atlantic Oscillation Index (NAOI; annual means from the monthly values of January–December) with smoothed data (method = loess; span = 1) for: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b) 2-SW Atlantic salmon. Water temperature (T) is inversely related to NAOI ..... 53



Figure 11. Atlantic salmon count at the Matane River fishway: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b) 2-3-SW and repeat-spawners Atlantic salmon. The salmon movement was not monitored in 1981 and 1982..... 54



## **LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES**

<b>COSEPAC</b>	Comité sur la situation des espèces en péril au Canada.
<b>COSEWIC</b>	Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada.
<b>ESS</b>	Taille effective d'une chaîne MCMC sans autocorrélation; effective sample size of a MCMC chain without autocorrelation.
<b>FSM</b>	Premier maximum estival; first summer maximum.
<b>FWM</b>	Premier minimum hivernal; first winter minimum.
<b>GAM</b>	Modèle additif généralisé; generalized additive model.
<b>HDI</b>	Intervalle de densité le plus élevé; highest density interval.
<b>IONA</b>	Indice de l'oscillation nord-atlantique.
<b>KOH</b>	Hydroxide de potassium; potassium hydroxide.
<b>MCMC</b>	Méthode de Monte Carlo à chaînes de Markov; Markov Chain Monte Carlo method.
<b>MCSE</b>	Erreur-type de Monte Carlo; Monte Carlo Standard Error.
<b>NAOI</b>	North Atlantic Oscillation Index.
<b>SSM</b>	Deuxième maximum estival; second summer maximum.
<b>SWM</b>	Deuxième minimum hivernal; second winter minimum.
<b>TSM</b>	Troisième maximum estival; third summer maximum.



## LISTE DES SYMBOLES

<b><math>L_c</math></b>	Longueur à la fourche (cm) lors de la capture.
<b><math>L_i</math></b>	Longueur à la fourche (cm) rétrocalculée à l'âge $i$ (ou à la smoltification).
<b><math>S_c</math></b>	Rayon de l'écaille (mm) à la capture, c.-à-d. à sa marge.
<b><math>S_i</math></b>	Rayon de l'écaille (mm) à l'âge $i$ (ou à la smoltification).
<b><math>c</math></b>	Ordonnée à l'origine de la régression linéaire entre $L_c$ et $S_c$ , c.-à-d. la longueur à la fourche (cm) à partir de laquelle débute l'apparition des premières écailles (scalification).



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### CONTEXTE

#### Distribution

Il fut un temps où le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) se rencontrait dans la plupart des affluents du bassin supérieur du fleuve Saint-Laurent <sup>(1)</sup>. Les chutes Niagara représentaient alors la limite occidentale de sa distribution en Amérique du Nord. De nature dulcicole <sup>(2-4)</sup>, le saumon atlantique était présent dans une quarantaine d'affluents du lac Ontario <sup>(5)</sup>. Il était abondant dans le lac Champlain et la rivière Richelieu mais rare dans la rivière des Outaouais <sup>(1)</sup>. Entre l'embouchure de cette rivière et la ville de Québec, on le retrouvait dans les rivières Saint-François, Saint-Maurice, Sainte-Anne, Jacques-Cartier et Saint-Charles, et en aval, dans la plupart des rivières des rives nord et sud de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent <sup>(6-9)</sup>.

#### Exploitation

Les Premières Nations utilisaient le saumon atlantique à des fins alimentaires, rituelles ou sociales bien avant l'arrivée des premiers européens <sup>(10)</sup>. Les Vikings l'utilisèrent également comme une source de nourriture lors de leurs explorations du Nouveau Monde aux X<sup>e</sup> et XI<sup>e</sup> siècles <sup>(11)</sup>. Les premiers colons l'exploitèrent d'abord pour leurs besoins personnels puis, vers 1650, plusieurs petites stations de pêche furent établies à des fins commerciales le long de l'estuaire du Saint-Laurent <sup>(1)</sup>.

Au début du XIX<sup>e</sup> siècle, le saumon atlantique était déjà d'une très grande importance pour le commerce local et extérieur <sup>(1)</sup>. Les pêches commerciales étaient bien établies dans

le fleuve Saint-Laurent ainsi que dans la baie des Chaleurs et la baie de Gaspé. Les pêches situées dans la région de Québec servaient aux besoins internes de la colonie tandis que les autres étaient dédiées à l'exportation. À cette époque, d'importantes captures étaient encore réalisées dans le lac Champlain et le saumon atlantique était toujours présent dans les affluents du lac Ontario <sup>(5)</sup>.

## **Déclins**

Les premiers signes de déclin apparurent vers 1845 avec la disparition du saumon de plusieurs plans d'eau <sup>(1)</sup>. Les exportations chutèrent rapidement et plusieurs pêches furent abandonnées. La pêche commerciale du lac Ontario, qui avait débuté en 1840, s'était déjà effondrée à la fin des années 1860 <sup>(12)</sup>. La surpêche fut reconnue comme étant la principale cause de ce déclin à laquelle s'ajoutaient l'altération et la perte d'habitats par la déforestation, les pratiques agricoles et – notamment – la construction d'un grand nombre de barrages pour le commerce du bois et le fonctionnement des moulins à scie, à farine et à carder <sup>(1, 13)</sup>. Ces barrages n'étaient pas munis de passes migratoires ce qui augmentait la vulnérabilité – à la prédation et au braconnage – des saumons adultes qui s'y entassaient en aval tout en rendant inaccessible à la ponte des kilomètres de rivière en amont. Tôt au printemps, ces barrages représentaient également un obstacle majeur à la dévalaison et à la survie des saumoneaux et des saumons noirs <sup>(14, 15)</sup>.

Face à l'opinion générale, les assemblées législatives du Haut et du Bas-Canada adoptèrent en 1855 une loi règlementant un certain nombre de pêcheries <sup>(1)</sup>. Dans le cas particulier du saumon, cette loi définissait une saison de pêche et des restrictions quant aux lieux et types d'engins utilisés. Dans le but de restaurer les pêches commerciales, une pisciculture – la première au Canada – fut établie en 1858 à l'angle des rues Saint-Jean et Sainte-Ursule dans le Vieux-Québec <sup>(3, 16)</sup>. Son alimentation en eau était tirée de l'aqueduc



municipal, qui s'approvisionnait de la rivière Saint-Charles, tandis que les œufs de saumon provenaient de la rivière Jacques-Cartier!

Malheureusement, ces mesures n'eurent pas d'effets notables sur l'abondance et les captures de saumon <sup>(6)</sup>. D'autres restrictions furent alors imposées en vertu de la *Loi sur les pêcheries du Canada* qui obtint la sanction royale en 1868. Cette loi interdisait la capture des saumons noirs, des tacons et des saumons de moins de trois livres (1,36 kg). Elle règlementait également la dimension des mailles des filets maillants, la distance entre ces derniers et leur emplacement afin de permettre le libre passage du saumon dans le cours principal d'une rivière. La reproduction devait être facilitée par l'arrêt de la pêche, l'aménagement de passes migratoires et une surveillance accrue <sup>(1)</sup>. Les années qui suivirent furent caractérisées par un retour graduel du saumon. À titre d'exemple, la pêche commerciale au Québec progressa à partir de 1910 pour atteindre un sommet en 1925 <sup>(17)</sup> (Figure générale 1). Par la suite, les captures diminuèrent à nouveau, non seulement au Québec, mais également dans les provinces maritimes et à Terre-Neuve <sup>(18)</sup>.

Ce nouveau déclin entraîna une réglementation de plus en plus élaborée jusqu'à l'imposition en 1972 d'un ban de pêche temporaire de cinq ans pour le Bas-Saint-Laurent et la Gaspésie <sup>(16)</sup>, les provinces maritimes et la pêche aux filets maillants dérivants de Port-aux-Basques à Terre-Neuve <sup>(18)</sup>. Ce ban devint permanent en 1981 pour la pêche de Port-aux-Basques, en 1984 pour le Bas-Saint-Laurent et la Gaspésie, et finalement en 1985 pour les provinces maritimes. Il fut suivi d'une fermeture progressive de 1984 à 2000 des pêches commerciales sur l'ensemble de la Côte-Nord (Côté, Y., comm. pers.). Ailleurs, en Atlantique, un ban de pêche fut imposé en 1992 pour la pêche commerciale à Terre-Neuve <sup>(11)</sup> et en 1998 pour le Labrador <sup>(19)</sup> de sorte qu'après 1999, exclusion faite des pêches d'interception à Saint-Pierre-et-Miquelon de saumons destinés aux rivières du continent, il ne restait plus aucune pêche commerciale au saumon atlantique en Amérique du Nord.

Ces fermetures apportèrent une amélioration temporaire de la situation dans la plupart des rivières mais non une hausse soutenue de l'abondance <sup>(20)</sup>. Au Québec, les captures des pêches commerciales, sportives et d'alimentation des Premières Nations chutèrent une nouvelle fois pour passer de 51 299 à 14 958 saumons entre 1988 et 1999 <sup>(21)</sup> (Figure générale 2). Tout en demeurant inférieures à la moyenne correspondante de la période 1984–2015 (16 676 saumons), les captures réalisées par les Premières Nations et les pêcheurs sportifs (remises à l'eau incluses) présentent, depuis 1997, une tendance à la baisse <sup>(21)</sup>.

### **Comité sur la situation des espèces en péril au Canada**

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a subdivisé l'aire de répartition canadienne du saumon atlantique en 16 unités désignables basées sur des données génétiques, des variations du cycle vital et de variables environnementales et la séparation géographique entre ces unités. En novembre 2010, quatre des cinq unités désignables du Québec (est et ouest de la Côte-Nord, intérieur du Saint-Laurent et Gaspésie-sud du golfe du Saint-Laurent) ont reçu du COSEPAC le statut de « préoccupant » par rapport à « en voie de disparition » pour la cinquième unité (l'île d'Anticosti) <sup>(22)</sup>. Ce dernier statut est associé à une réduction observée, estimée, déduite ou présumée de 70 % et plus du nombre total de reproducteurs.

### **PROBLÉMATIQUE**

#### **Mortalité par la pêche**

Les captures de saumon atlantique dans tout le nord de l'Atlantique ont connu une baisse importante au cours des dernières décennies <sup>(23–26)</sup> (Figure générale 3). Cette situation engendra de très nombreuses préoccupations quant à l'avenir et la survie de l'espèce <sup>(25, 27–30)</sup>. Jusqu'à maintenant, peu de stocks ont présenté des signes de rétablissement malgré une réduction considérable de la mortalité par la pêche suite à la fermeture de la majorité des

pêches commerciales et l'application de mesures de gestion visant à réduire les captures accidentelles par des pêches qui sont dirigées sur d'autres espèces que le saumon.

### **Mortalité naturelle**

L'absence d'un rétablissement des stocks de saumon atlantique et les faibles niveaux actuels d'abondance seraient le résultat d'une hausse de la mortalité naturelle en mer <sup>(31-33)</sup>. Il est reconnu que cette dernière est plus importante chez les saumoneaux à leur arrivée en estuaire <sup>(34, 35)</sup> et chez les post-saumoneaux lors des semaines qui suivent <sup>(25, 36-41)</sup>. Elle est plus importante chez les saumons provenant de l'Amérique du Nord que de l'Europe <sup>(42)</sup> et chez les saumons d'élevage par rapport aux saumons sauvages <sup>(33, 43)</sup>. Il est également reconnu que la mortalité naturelle est beaucoup plus élevée chez le saumon atlantique que chez toutes les autres espèces de poisson (p. ex. le maquereau bleu et le hareng) qui partagent le même habitat, du moins dans le nord de l'Atlantique <sup>(44-46)</sup>.

En milieu marin, plusieurs facteurs peuvent avoir un impact négatif sur la mortalité naturelle du saumon. Parmi les principaux, présentés sans ordre particulier, on retrouve la température de l'eau <sup>(47-59)</sup>, l'abondance et la diversité des proies <sup>(60-65)</sup>, les interactions avec les saumons d'élevage <sup>(66-73)</sup>, la taille des saumoneaux <sup>(24, 34, 74-77)</sup>, le moment de leur arrivée en eaux salées <sup>(41, 69, 77-90)</sup>, le lieu d'ensemencement des saumoneaux d'élevage <sup>(91)</sup> et la durée du séjour en mer <sup>(92, 93)</sup>. On retrouve également la prédation par les poissons <sup>(94-100)</sup>, les oiseaux <sup>(44, 101-110)</sup> et les mammifères marins <sup>(103, 111-117)</sup> de même que la compétition par le hareng <sup>(62)</sup>, la pollution par l'acidité, les pesticides et les composés chlorés <sup>(118-120)</sup>, et la présence de parasites <sup>(121-125)</sup>. À la fin des années 1970, d'importants changements dans la diversité et l'abondance des producteurs primaires et secondaires auraient également eu un impact négatif sur la mortalité naturelle du saumon <sup>(55, 126-132)</sup>. Cet impact s'était probablement accru compte tenu que l'espèce subissait à la même époque de fortes pressions de pêche <sup>(133)</sup>.

## **OBJECTIFS DE LA PRÉSENTE ÉTUDE**

L'objectif principal de cette étude est de vérifier, pour la première fois pour les saumons d'une rivière du Québec, si la croissance marine de ces saumons – telle qu'évaluée par une analyse scalimétrique – a diminué au cours des dernières années. L'hypothèse sous-jacente à cet objectif est que les faibles niveaux actuels d'abondance des stocks de saumon atlantique sont associés à une diminution de croissance puisque cette dernière est inversement liée à la mortalité naturelle <sup>(134-137)</sup>. Les résultats sont analysés à la lumière de certaines variables environnementales, dont l'oscillation nord-atlantique, et des retours en rivière. Le second objectif tient compte de l'analyse des données de longueur, de poids, de condition et de longueur à la smoltification des saumons sélectionnés pour cette étude.

## **MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE**

### **Choix d'une rivière**

La collection d'écailles des captures sportives de la rivière Matane remonte à 1965 ce qui en fait vraisemblablement l'une des plus importantes au Québec. Sur chaque saumon capturé, des écailles sont prélevées et conservées dans des enveloppes d'échantillonnage sur lesquelles sont notés le nom du pêcheur, son lieu d'origine, la date et l'heure de la capture, le poste d'enregistrement, le nom ou le numéro de la fosse, la longueur à la fourche et le poids total. En plus de ces informations, les retours en rivière – pour une première ponte – des saumons ayant séjourné de un à trois ans en mer (unibermarin = un an; dibermarin = deux ans; tribermarin = trois ans; rédibermarin = deux ou trois ans) et des reproducteurs multipares sont comptabilisés avec précision compte tenu de la présence près de l'embouchure de cette rivière d'un barrage et d'une passe migratoire. De telles conditions, c.-à-d. des séries temporelles suffisamment longues pour détecter des changements et des tendances notables de croissance et d'abondance, faisaient de la rivière Matane un choix idéal pour répondre aux objectifs de cette étude.

## Sélection et traitement des écailles

Le prélèvement d'écailles sur les saumons de la rivière Matane couvre deux périodes distinctes : 1965–1980 et 1997–2015, pour un total de 28 années (aucune donnée disponible pour certaines années de ces deux périodes et pour toutes les années de la période 1981–1996). Pour chacune de ces années, la sélection des écailles a été réalisée sur 30 unibermarins et 30 rédibermarins (des dibermarins pour la plupart) qui ont été choisis aléatoirement ( $n = 1\ 680$ ). Ces écailles ont été nettoyées dans des pétris contenant une solution d'hydroxyde de potassium (KOH) à 1 % pour une durée d'immersion variant de 8 à 10 heures <sup>(138, 139)</sup>. Par la suite, elles ont été rincées à l'eau distillée et cinq écailles par saumon ont été montées entre des lames de verre. Ces écailles ( $m = 5 \times 1\ 680$ ) ne devaient pas présenter de signes de régénération ou d'altération et, de préférence, elles devaient avoir les épaulures bien définies afin de faciliter la lecture de l'âge en mer <sup>(140)</sup>. Cette dernière a été réalisée à l'aide d'un stéréomicroscope M50 de marque Leica<sup>®</sup>, à éclairage vertical, en suivant des critères préétablis pour le saumon atlantique <sup>(138–145)</sup>. En vue d'une lecture ultérieure de l'âge en rivière, les écailles retenues devaient également présenter un foyer ayant un rayon inférieur à 0,5 mm afin d'inclure le premier annulus et éviter une sous-estimation de l'âge réel <sup>(141)</sup>.

## Scalimétrie et mesures de croissance

La scalimétrie est une technique qui permet de déterminer l'âge et d'évaluer la croissance des poissons à partir de leurs écailles <sup>(142)</sup>. Ces dernières sont des structures osseuses qui sont caractérisées par la présence de stries concentriques, ou circuli, dont le nombre et l'espacement varient en fonction de la croissance. La croissance de l'écaille est liée à celle du poisson par une relation de proportionnalité <sup>(142)</sup>.

Pour cette étude, la croissance des saumons de la rivière Matane a été évaluée à partir des éléments suivants : (i) le nombre de circuli; (ii) la distance intercirculi; et (iii) les rayons entre le foyer de l'écaille et la fin des zones de croissance (annuli) en rivière, ou à la

smoltification, et en mer<sup>(49, 146-161)</sup>. Ces éléments ont été mesurés sur des images numériques d'écaillés (une par saumon) en utilisant le logiciel Image-Pro Insight, version 8.0 (Media Cybernetic<sup>®</sup>). La numérisation des images a été réalisée à l'aide d'une caméra ToupTek<sup>®</sup> U3CMOS14000KPA (USB2.0) de 14 mégapixels. L'utilisation de cette caméra a permis d'obtenir des images d'une résolution (4 096 x 3 288 pixels) supérieure à celle recommandée pour le traitement des images numériques d'écaillés de saumon atlantique<sup>(162)</sup>.

## ANALYSE DES DONNÉES

### Longueur, poids et facteur de condition de Fulton

Les données ( $n = 23\ 187$  ;  $\approx 80$  t) de longueur à la fourche ( $\pm 0,5$  cm) et de poids total ( $\pm 0,05$  kg) ont d'abord été examinées dans le but de déceler des erreurs de mesure et des valeurs extrêmes (« outliers »). Cette exploration des données a été réalisée à l'aide d'outils graphiques (p. ex. boîte à moustaches et graphiques à points de Cleveland et de dispersion) selon le protocole proposé par Zuur et al.<sup>(163)</sup> Une fois les corrections apportées, le facteur de condition de Fulton<sup>(164)</sup> a été calculé pour chaque saumon en utilisant comme exposant de la longueur celui des relations annuelles poids-longueur<sup>(165)</sup>. Ces données ont été lissées à l'aide de modèles additifs généralisés (GAM)<sup>(166, 167)</sup> afin de déceler la présence de tendances dominantes. Ces modèles ont été préférés à un lissage de type « loess » qui performe moins bien lorsque le nombre de données (points), comme dans le cas présent, est supérieur à 1 000<sup>(168)</sup>.

### Longueurs à la smoltification

Comme le suggère Taylor<sup>(169)</sup>, les longueurs à la smoltification ont été rétrocalculées à l'aide de la relation Fraser-Lee. Cette dernière est définie comme suit<sup>(170)</sup>:

$$(1) \quad L_i = c + \left[ \frac{S_i}{S_c} \right] (L_c - c)$$

où  $L_i$  est la longueur à la fourche (cm) rétrocalculée à l'âge  $i$  (ou à la smoltification),  $S_i$  et  $S_c$  sont les rayons (mm) respectifs à l'âge  $i$  et à la marge de l'écaille,  $L_c$  est la longueur à la fourche (cm) au moment de la capture et  $c$  est la longueur à la fourche (cm) à partir de laquelle débute l'apparition des écailles (scalification) <sup>(169)</sup>.

Les rayons  $S_i$  et  $S_c$  ont été mesurés le long de l'axe de 360° de l'écaille. L'erreur de mesure sur ces rayons a été déterminée à l'aide d'une procédure de ré-échantillonnage (« bootstrap ») avec remise <sup>(158)</sup>. Cette procédure a été appliquée sur un sous-échantillon de 15 unibermarins et 15 dibermarins qui ont été sélectionnés au hasard et pour lesquels les deux types de rayons ont été mesurés à 20 reprises. Ces données ont été ré-échantillonnées à 19 reprises avec un nombre de mesures variant graduellement de deux à 20. Pour chaque ré-échantillonnage, le nombre d'itérations a été fixé à 999. À chaque itération, la moyenne et l'écart-type des mesures sélectionnées ont été calculés de façon à produire un total de 999 coefficients de variation (CV). Les CV moyens ( $\pm$  IC 95 %) ont été examinés en fonction du nombre correspondant de mesures et l'erreur de mesure a été définie comme étant le CV moyen maximal.

Le paramètre  $c$  de la relation Fraser-Lee a été déterminé à l'aide d'une régression linéaire entre les longueurs  $L_c$  et les rayons  $S_c$  <sup>(169)</sup>. De plus, une régression logistique <sup>(171)</sup> a été appliquée sur les longueurs rétrocalculées  $L_i$  afin de vérifier si ces dernières ont une influence sur la durée du séjour en mer (unibermarin = 0; rédibermarin = 1).

### **Approche statistique bayésienne**

L'approche statistique bayésienne présente plusieurs avantages par rapport aux statistiques classiques. Parmi les principaux, on retrouve des paramètres qui sont représentés par des distributions « postérieures » pouvant être décrites en termes de tendance centrale et de dispersion <sup>(172)</sup>. Ces distributions peuvent être comparées entre elles, visuellement ou à l'aide de tests statistiques. En statistiques classiques, un paramètre est décrit par une

estimation ponctuelle et un intervalle de confiance alors qu'avec l'approche statistique bayésienne, les vraies valeurs d'un paramètre se retrouvent à l'intérieur d'intervalles de crédibilité. Au moyen de l'approche statistique bayésienne, il est également possible de calculer des variables dérivées, de solutionner des modèles complexes – dont certains ne peuvent l'être par les statistiques classiques – et de produire des résultats non biaisés même avec des échantillons de faibles nombres <sup>(172, 173)</sup>. Un autre avantage de l'approche statistique bayésienne réside dans la possibilité d'échantillonner la distribution postérieure d'un paramètre afin de produire des intervalles de prédictibilité. De tels intervalles tiennent compte de toutes les incertitudes d'un modèle.

Un test global de la validation des hypothèses associées aux modèles linéaires <sup>(174, 175)</sup> a été appliqué sur les résidus de la régression entre  $L_c$  et  $S_c$ . Ce test indique que la distribution de ces résidus n'est pas associée à une distribution normale et que son asymétrie est causée par la présence de valeurs extrêmes. En statistiques classiques, les données responsables de ces valeurs seraient éliminées à partir de critères « arbitraires » et de nouveaux paramètres seraient calculés. L'approche statistique bayésienne permet de conserver ces données – qui peuvent très bien être inhérentes à l'ensemble des données – en comparant les résidus à une distribution de Student. Cette dernière, de par sa forme moins effilée aux extrémités, est moins affectée par des valeurs extrêmes que la distribution normale qui est utilisée, par tradition, pour des raisons de simplicité relative de dérivations mathématiques <sup>(176)</sup>. La régression linéaire qui en résulte est plus « robuste » à la présence de valeurs extrêmes. Le calcul final des paramètres de la relation linéaire entre  $L_c$  et  $S_c$  a été réalisé en suivant l'approche statistique bayésienne.

L'examen des résultats de la régression logistique révèle la présence de valeurs extrêmes causant un chevauchement important des données (0 et 1) aux deux extrémités de l'étendue des longueurs. Ce chevauchement a pour effet de réduire la pente de la régression, et par conséquent la précision des paramètres estimés. En statistiques classiques, une façon



d'adresser ce problème serait de considérer l'emploi de variables indépendantes additionnelles. En absence de telles variables, comme dans le cas présent, la régression logistique robuste, qui a été appliquée aux données précédentes et qui découle également de l'approche statistique bayésienne, permet de réduire l'effet d'un tel chevauchement.

Les paramètres des régressions robustes ont été estimés à l'aide de la méthode de Monte Carlo à chaînes de Markov (MCMC). Les diagnostics de cette méthode ont été exprimés en termes de mélange, de convergence et d'autocorrélation des chaînes MCMC et de distribution et précision des paramètres estimés. Les codes R de ces régressions ont été tirés de Kruschke <sup>(176)</sup>. Ces codes et ceux des bibliothèques R utilisées dans cette étude ont été appliqués à l'aide de la version 3.3.1 du logiciel R <sup>(177)</sup>.

### **Patrons de déposition des circuli et indices de croissance**

Les patrons annuels de déposition des circuli ont été modélisés à l'aide de modèles GAM. Ces derniers ont été appliqués sur les distances intercirculi moyennes ( $n = 30$ /année/groupe reproducteur) calculées pour chaque paire de circuli à l'aide des bibliothèques R nlme <sup>(178)</sup>, mgcv <sup>(179, 180)</sup> et itsadug <sup>(181)</sup>. La première paire comprend le dernier circulus de la zone rivière et le premier circulus de la zone marine de l'écaille. Afin de vérifier si la croissance a une influence sur la maturité, et par conséquent sur la durée du séjour en mer, les patrons de déposition de la première année en mer ont été comparés entre les unibermarins et les dibernarins qui ont smoltifié la même année.

Tous les indices de croissance ont été tirés des patrons modélisés. Les indices retenus sont la distance intercirculi maximale atteinte au cours de la première (FSM), deuxième (SSM) et troisième (TSM) saison estivale en mer, la distance intercirculi minimale au premier (FWM) et second (SWM) hiver en mer, la somme des distances intercirculi à chacun de ces indices de même que le nombre correspondant de circuli et finalement la somme des distances intercirculi de la zone de croissance marine de l'écaille (SUM). Si l'on tient compte

du rôle de la photopériode dans la croissance du saumon <sup>(182-184)</sup>, les indices estivaux correspondent approximativement au solstice d'été, et les indices hivernaux, au solstice d'hiver. La croissance associée aux indices SSM et TSM se produit lors de la migration génésique des unibermarins et des dibermarins, respectivement.

### **Longueurs moyennes, retours et environnement**

Les indices de croissance ont été comparés entre eux, aux longueurs moyennes annuelles des saumons correspondants et aux retours comptabilisés à la passe migratoire <sup>(21, 185, 186)</sup>. Ils ont également été comparés aux moyennes annuelles des valeurs mensuelles (janvier-décembre) de l'indice de l'oscillation nord-atlantique (IONA) <sup>(187)</sup> ainsi qu'au patron général de cet indice tel que défini par un lissage de type « loess » <sup>(168)</sup>. IONA représente une mesure des changements de pression qui surviennent au niveau de la mer entre Lisbonne au Portugal et Stykkishólmur en Islande <sup>(188)</sup>. De faibles valeurs ou des valeurs négatives sont associées à des eaux plus chaudes sur les côtes de l'Est du Canada, des hivers plus doux au Groenland mais de l'air froid dans le nord de l'Europe. Parmi les autres variables environnementales considérées pour cette étude (c.-à-d. des données de température provenant du Programme de Monitoring de la Zone Atlantique, ou PMZA, du Ministère des Pêches et des Océans du Canada), seul IONA a été retenu en raison de la longueur de la série qui couvre les deux périodes de prélèvement d'écailles et de sa zone d'influence qui inclut les aires de pâturage marin du saumon atlantique des rivières du Québec <sup>(189)</sup>.

## **RÉSULTATS GÉNÉRAUX**

### **Longueur, poids et facteur de condition de Fulton**

Les valeurs moyennes de la longueur, du poids et du facteur de condition de Fulton présentent, respectivement, des différences annuelles significatives. La plupart de ces différences sont mesurées entre les années des deux périodes de prélèvement d'écailles. Par

rapport à la première période, des longueurs et des poids moyens plus élevés caractérisent la seconde période. Quant au facteur de condition de Fulton, la première période est caractérisée par une tendance à la hausse à partir du milieu des années 1970. Pour la seconde période, on retrouve plutôt une réduction importante de la condition entre le milieu des années 1990 et le début des années 2010. Cette réduction est suivie d'une forte augmentation jusqu'en 2015.

### **Erreurs de mesure et relation entre $L_c$ et $S_c$**

Les CV moyens augmentent graduellement avec le nombre de mesures. Ils se stabilisent pour former un plateau à partir de 15 mesures pour le rayon  $S_c$  et de 12 mesures pour le rayon  $S_i$ . Après une diminution graduelle, les intervalles de confiance à 95 % se stabilisent également à partir de 15 et 12 mesures pour les rayons  $S_c$  et  $S_i$ . L'erreur sur  $S_c$  n'est que de  $0,222 \pm 0,003$  et correspond au CV moyen calculé pour 20 mesures. Pour  $S_i$ , l'erreur est de  $0,714 \pm 0,015$  et est également associée à 20 mesures.

Les diagnostics de la régression linéaire robuste entre  $L_c$  et  $S_c$  indiquent un mélange complet des chaînes MCMC, une convergence atteinte, l'absence d'autocorrélation sur les chaînes et des paramètres dont les distributions postérieures se chevauchent presque entièrement. Les bornes inférieure et supérieure de la distribution postérieure de l'ordonnée à l'origine se situent à 0,777 et 6,567 cm, respectivement, et la moyenne à 3,635 cm. Le faible écart dans la disposition d'un sous-échantillon de lignes crédibles de régression indique qu'il y a peu d'incertitude dans les paramètres estimés. Compte tenu de ces résultats, les longueurs à la smoltification ont été rétrocalculées en attribuant au paramètre  $c$  de la relation Fraser-Lee une valeur de 3,635 cm.

### **Longueurs à la smoltification**

Les longueurs moyennes à la smoltification ne présentent pas de différences significatives lorsqu'elles sont comparées entre les unibermarins et les rédibermarins. Par

contre, des différences significatives sont mesurées entre les cohortes de chaque groupe reproducteur. Chez les unibermarins, la plupart de ces différences se retrouvent entre les cohortes 1968, 1969, 1973 et 1979, qui sont caractérisées par des longueurs moyennes plus élevées, et les cohortes de la deuxième période de prélèvement. Chez les rédibermarins, la majorité des différences significatives se retrouvent entre la cohorte 1972, dont la longueur moyenne à la smoltification est plus élevée, et les cohortes 1998–2004 et 2008–2013.

Les diagnostics de la régression logistique robuste indiquent un mélange incomplet des chaînes MCMC, des chaînes qui ne convergent pas et la présence d'autocorrélation sur une grande portion de ces chaînes. L'écart important dans la disposition d'un sous-échantillon de courbes logistiques, et des points de coupure correspondants, indique que les paramètres estimés sont peu fiables. Cet écart, qui s'explique par le fort chevauchement des données et dont l'effet n'a pu totalement être réduit par l'utilisation d'une régression logistique robuste, ne permet pas d'obtenir une longueur à la smoltification pouvant séparer la plupart des unibermarins de la plupart des rédibermarins.

### **Patrons de déposition des circuli**

Le passage de la rivière à la mer se distingue par une augmentation rapide des distances intercirculi. Deux périodes d'accroissement de ces distances sont présentes chez les patrons de déposition des circuli des unibermarins. Ces périodes se terminent respectivement par l'atteinte du premier (FSM) et du second (SSM) maximum estival. Les distances intercirculi présentent également deux périodes de décroissance avec l'atteinte, à la fin de la première période, du premier minimum hivernal (FWM). L'indice FSM, qui est toujours plus élevé que l'indice SSM, est généralement associé à une seule paire de circuli.

En plus des indices précédents, un deuxième minimum hivernal (SWM) et un troisième maximum estival (TSM) caractérisent les patrons de déposition des dibermarins. L'indice TSM est présent chez la majorité des patrons de la première période de prélèvement (sauf en

1976 et 1978) mais seulement chez deux patrons (1997 et 2001) de la deuxième période. Des patrons similaires caractérisent la première saison en mer de la plupart des saumons qui ont smoltifié la même année. Parmi les 20 cohortes comparées, des différences significatives de l'indice FSM n'ont été détectées qu'à six reprises, soit pour les cohortes 1968, 2000, 2005, 2006, 2008 et 2009. Pour ces cohortes, les distances intercirculi sont significativement différentes et plus élevées chez les unibermarins. Ces différences apparaissent vers la troisième paire de circuli et sont présentes jusqu'à l'atteinte des indices FSM (cohortes 1968, 2000, 2005 et 2008) ou FWM (cohortes 2006 et 2009).

La relation entre la somme des distances intercirculi à FSM et le nombre correspondant de circuli peut être décrite, chez les unibermarins, par une régression linéaire. Il en va de même des relations entre l'indice SUM et la somme des distances intercirculi à FSM, FWM et SSM et des relations entre la longueur moyenne et le nombre de circuli à FWM et SSM, mais non à FSM. Chez les dibermarins, les relations entre la somme des distances intercirculi et le nombre de circuli à FSM, FWM et SSM peuvent également être décrites à l'aide de régressions linéaires. Il en est de même des relations entre SUM et la somme des distances intercirculi à FSM, FWM, SSM et TSM ainsi que des relations entre la longueur moyenne et le nombre de circuli à SSM et SWM.

### **Indices de croissance**

L'indice de croissance FSM présente des différences annuelles significatives et une tendance générale à la hausse lors de la première période de prélèvement d'écaillés. Chez les unibermarins, cette tendance débute en 1964 (unibermarins capturés en 1965) et se termine par un plateau en raison du faible indice de la cohorte 1979 (unibermarins capturés en 1980). Cette cohorte est associée à la présence de saumons d'élevage chez 14 des 30 unibermarins sélectionnés. Chez les écaillés de ces saumons, la zone de croissance en rivière est caractérisée par des circuli qui sont également espacés et par l'absence d'annuli. De plus, le

rayon de cette zone est significativement différent et supérieur à celui des écailles des saumons sauvages. Par contre, les distances intercirculi de la zone marine sont moins grandes ce qui se traduit par un indice de croissance plus faible. De tels patrons de déposition associés à des saumons d'élevage n'ont pas été observés chez les autres groupes reproducteurs. Quant à la deuxième période de prélèvement, elle est plutôt caractérisée par une tendance à la baisse de l'indice FSM si l'on exclut, chez les unibermarins, les cohortes 2013 et 2014 (capturées en 2014 et 2015), et chez les dibermarins, la cohorte 2013 (capturée en 2015) dont les indices sont plus élevés.

L'indice de croissance SUM est également caractérisé par une tendance à la hausse lors de la première période de prélèvement. Une tendance à la baisse suivie d'une hausse caractérise la seconde période. Chez les unibermarins, cette hausse s'explique par les indices élevés des cohortes 2013 et 2014, et chez les dibermarins, par ceux des cohortes 2011–2013.

Dans l'ensemble, les tendances des deux indices de croissance, notamment celles de l'indice SUM, s'apparentent fortement au patron général d'IONA. Ce dernier est également caractérisé par une tendance à la hausse entre 1963 (première année de croissance en mer des dibermarins capturés en 1965) et la fin des années 1980, et par une tendance à la baisse jusqu'en 2014 (première année de croissance en mer des unibermarins capturés en 2015). Cette tendance à la baisse fait suite à la valeur la plus élevée d'IONA qui a été mesurée en 1989. Par ailleurs, les indices de croissance élevés des cohortes récentes sont également associés à des valeurs annuelles élevées d'IONA. Cette hausse des indices de croissance et d'IONA fait suite à la plus faible valeur enregistrée par ce dernier en 2009.

Chez les unibermarins, on ne retrouve pas de relations significatives entre les retours en rivière et les indices de croissance FSM et SUM. Chez les dibermarins, les deux périodes de prélèvement d'écailles sont également caractérisées par une absence de relations significatives entre ces indices et les retours en rivière.

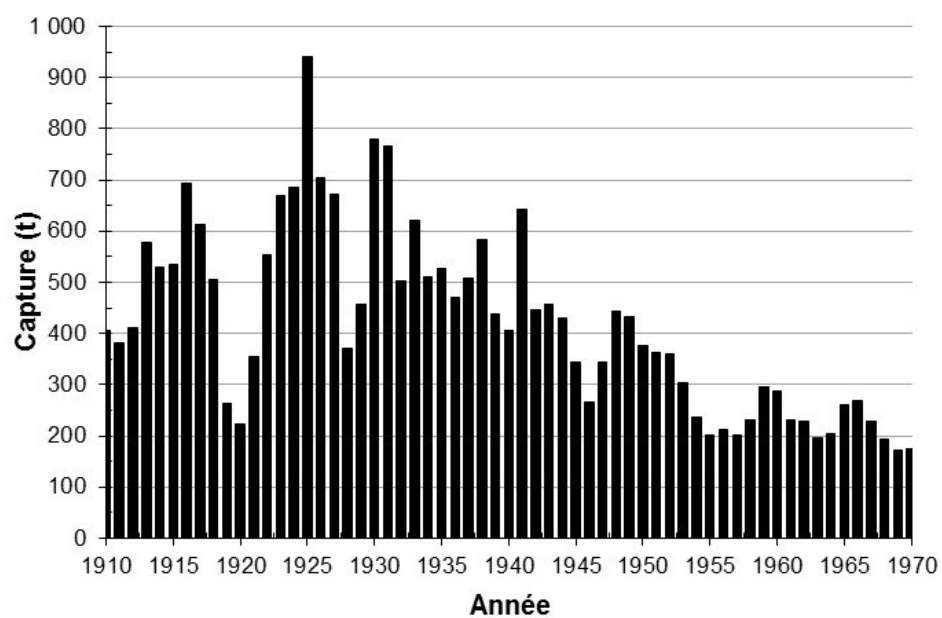


Figure générale 1. Évolution des captures commerciales (t) de saumon atlantique au Québec pour la période 1910–1970<sup>(17)</sup>.

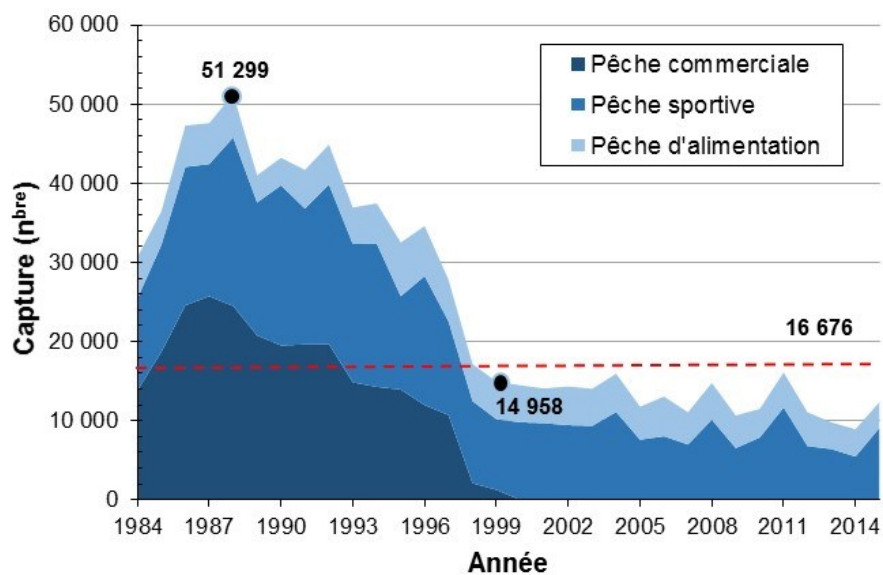


Figure générale 2. Évolution des captures (n<sup>bre</sup>) de saumon atlantique des pêches commerciales, sportives et d'alimentation des Premières Nations au Québec pour la période 1984–2015 <sup>(21)</sup>. Les captures totales ont chuté de 51 299 à 14 958 saumons entre 1988 et 1999 (dernière année de la pêche commerciale); depuis 1997, les captures des pêches d'alimentation et sportives (remises à l'eau incluses) sont inférieures à la moyenne de la période 1984–2015, soit 16 676 saumons.



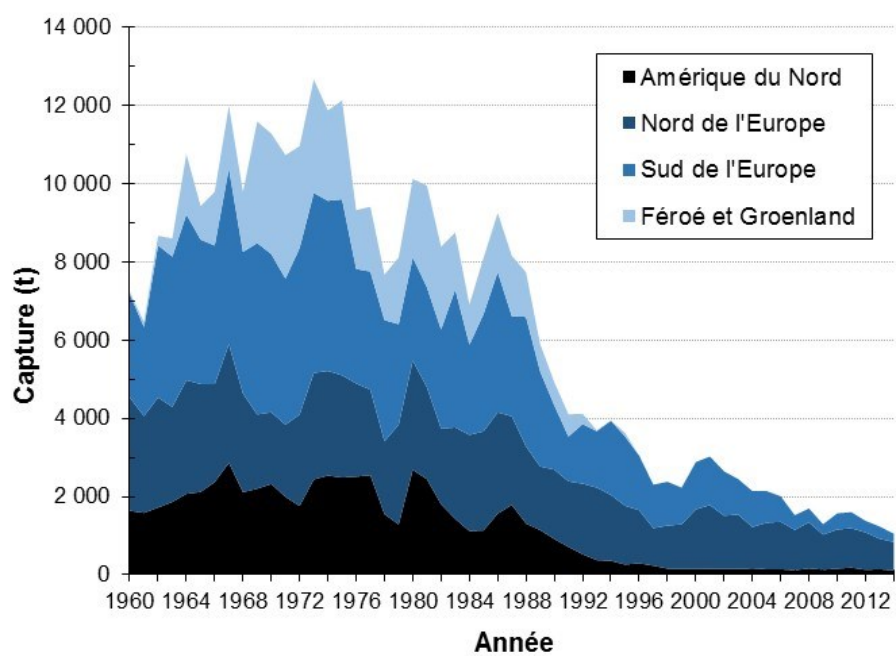


Figure générale 3. Évolution des captures (t) rapportées de saumon atlantique pour quatre régions du nord de l'Atlantique pour la période 1960–2014 <sup>(26)</sup> (données préliminaires pour 2014).



**CHAPITRE 1**  
**CROISSANCE MARINE DU SAUMON ATLANTIQUE DE LA RIVIÈRE**  
**MATANE AU QUÉBEC ET INDICE DE L’OSCILLATION NORD-**  
**ATLANTIQUE POUR LES PÉRIODES 1965–1980 ET 1997–2015**

François Grégoire, Richard Cloutier et Alain Caron

**1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L’ARTICLE**

L’abondance du saumon atlantique dans le nord de l’Atlantique a connu une baisse importante au cours des dernières décennies. Jusqu’à maintenant, peu de stocks ont présenté des signes de rétablissement malgré la fermeture de la majorité des pêches commerciales et la mise en place de mesures de gestion visant à réduire les captures accidentelles par d’autres pêches. Les faibles niveaux actuels d’abondance résulteraient d’une hausse de la mortalité naturelle en mer causée par une diminution de la croissance. À cet égard, l’objectif de la présente étude est de vérifier, pour la première fois pour les saumons d’une rivière du Québec – la rivière Matane – si la croissance marine de ces saumons a diminué au cours des dernières années. Selon deux indices de croissance obtenus par une analyse scalimétrique, une telle diminution s’est produite au cours de la période 1995–2012. Cette diminution est similaire au patron dominant de l’indice de l’oscillation nord-atlantique (IONA) qui est associé, pour cette même période, à une hausse de la température de l’eau. Les résultats montrent également que la croissance réalisée entre juillet et octobre de chaque année passée en mer est cruciale dans l’atteinte d’une longueur automnale minimale permettant de mieux répondre aux demandes métaboliques de l’hiver. Aucune relation significative n’est mesurée entre la croissance marine et les retours en rivière. Cette absence de relation suggère la présence d’autres facteurs de mortalité affectant le saumon atlantique de cette rivière du nord-est de l’Amérique.

Cet article sera soumis au *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* suite au dépôt final de ce mémoire en juillet 2017. En tant que premier auteur et en accord avec mon directeur, qui est le second auteur, j’ai élaboré, choisi et réalisé les analyses présentées dans cet article. Mon codirecteur, le troisième auteur, en a effectué la révision.

## **1.2 MARINE GROWTH OF THE ATLANTIC SALMON FROM THE MATANE RIVER IN QUEBEC AND NORTH ATLANTIC OSCILLATION INDEX FOR THE PERIODS 1965–1980 AND 1997–2015**

### **1.3 ABSTRACT**

The abundance of the Atlantic salmon in the North Atlantic has declined significantly in recent decades. Until now, few stocks have shown signs of recovery despite the closure of the majority of the commercial fisheries and the implementation of management measures to reduce the by-catches by other fisheries. The current low levels of abundance would result from an increase in the natural mortality at sea caused by a reduction in growth. In this regard, the objective of this study is to verify, for the first time for the salmon of a Quebec river—the Matane River—if the marine growth of these salmon has decreased in recent years. According to two growth indices obtained from a scalimetric analysis, such a decrease occurred during the period 1995–2012. This decrease is similar to the dominant pattern of the North Atlantic Oscillation Index (NAOI) that is associated, for the same period, with a rise in water temperature. The results also show that the growth achieved between July and October of each year spent at sea is crucial in reaching a minimum autumn length that allows to adequately meet the metabolic demands of winter. No significant relationship is measured between marine growth and the river returns. This lack of relationship suggests the presence of other mortality factors affecting the Atlantic salmon of this river in north-eastern America.

### **1.4 INTRODUCTION**

In recent decades, the abundance of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks has declined significantly (COSEWIC 2010; ICES 2015). Without delay, many concerns were raised about the species future and survival (Shearer 1992; Jonsson et al. 1999; Potter and Crozier 2000). In Eastern Canada, to stop and hopefully reverse the decline, significant efforts were made to reduce fishing mortality by closing the vast majority of the commercial salmon fisheries (Taylor 1986; Lear 1993) and by implementing management measures to reduce the by-catches at sea by other fisheries (DFO 2007, 2015a, 2015b, 2015c, 2015d).

The catch and release of large salmon was also introduced to the recreational fisheries in order to increase returns and spawning escapements. Despite all these efforts, the situation remains precarious for most of the stocks (ICES 2015). Some have even been brought to such a low level of abundance that it is no longer possible to carry out a full stock assessment (Kleisner et al. 2013).

An increase in the natural mortality at sea would explain the current low levels of abundance of the Atlantic salmon stocks (Dempson et al. 1998; O’Neil et al. 2000; Maoiléidigh et al. 2003). It is known that natural mortality is higher for the smolts when they arrive in estuary (Davidsen et al. 2009; Thorstad et al. 2012) and for the post-smolts in the following weeks (Scarnecchia et al. 1989; Hansen and Quinn 1998; McCormick et al. 1998). Natural mortality is also higher in salmon from North America than in Europe (Chaput et al. 2003) and for hatchery-reared salmon compared to wild salmon (Maoiléidigh et al. 2003; Kallio-Nyberg et al. 2011). It is also known that natural mortality is much higher in Atlantic salmon than in any other species of fish (e.g., Atlantic mackerel and Atlantic herring) that share the same habitat, at least in the North Atlantic (Cairns 2001a, 2003a, 2003b).

In the marine environment, several factors may have a negative impact on the natural mortality of salmon. Among the major ones, presented without a particular order, there are sea-surface temperature (Reddin and Shearer 1987; Friedland et al. 1993; Jonsson and Jonsson 2004a), abundance and diversity of prey (Hislop and Shelton 1993; Haugland et al. 2006; Rikardsen and Dempson 2011), interactions with farmed salmon (Crozier 1993; McGinnity et al. 1997; Hindar and Fleming 2007), the size of the smolts (Salminen et al. 1995; Klemetsen et al. 2003; Antonsson et al. 2010), the timing of their arrival at sea (Duncan et al. 2002; Dempson et al. 2003; Karppinen et al. 2014), the release site for hatchery-reared smolts (Salminen and Erkamo 1998), and the time spent at sea (Jonsson et al. 1991, 2003). There are also predation by fish (Jepsen et al. 2006; Friedland et al. 2012; Gibson et al. 2015), birds (Cairns 2001b; Montevecchi et al. 2002; Halfyard et al. 2012), and marine mammals

(Middlemas et al. 2003; Butler et al. 2006; Whoriskey et al. 2006) as well as competition by Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) (Haugland et al. 2006), chemical pollution by acidity, pesticides and chlorinated compounds (Staurnes et al. 1996; Fairchild et al. 1999; Scott 2001), and the presence of parasites (Holst et al. 1993; Jacobsen and Gaard 1997; Vollset et al. 2016). In addition, profound changes in the diversity and abundance of the primary and secondary producers, that occurred in the Northeast Atlantic in the late 1970s, seem also to have had a negative impact on the natural mortality of salmon (Beaugrand and Reid 2003; Beaugrand and Reid 2012).

The main objective of this study is to verify, for the first time for the salmons of a Quebec river, if a reduction in the marine growth of these salmons—as evaluated by a scalimetric analysis—has occurred in recent years. The hypothesis underlying this objective is that the current low levels of abundance of the Atlantic salmon stocks are associated with a reduction in growth since it is recognized that the latter is inversely related to natural mortality (Lorenzen 1996; Sogard 1997; McGurk 1999). The results are analyzed in the light of some environmental variables, including the North Atlantic Oscillation Index (NAOI), and the river returns. The second objective takes into account the analysis of length, weight, condition, and length at smoltification data from the salmons selected for this study.

## **1.5 MATERIAL AND METHODS**

### **1.5.1 Collection, selection, and scales preparation**

The Matane River scales collection from the recreational fishery dates back to 1965, making it one of the most important in Quebec. For each salmon caught, scales are collected and stored in sampling envelopes on which are indicated the name of the fisherman, its place of origin, the date and time of catch, the registration station, the name or the pool number, and the salmon length and weight. In addition, the returns—for a first spawning—of salmon

from one to three years at sea (1-SW = one year; 2-SW = two years; 3-SW = three years; 2-3-SW = two or three years) and for repeat-spawners are accounted for with precision given the presence near the mouth of this river of a dam and a fishway. Such conditions, meaning a time series long enough to detect significant changes and trends in growth and abundance, made the Matane River the ideal choice to meet the objectives of this study.

The scales sampling on the Matane River salmon covers two distinct periods: 1965–1980 and 1997–2015, for a total of 28 years (no data available for a few years of these two periods and for all years of the period 1981–1996). For each of these years, scales were selected from 30 1-SW and 30 2-3-SW (mostly 2-SW) salmon chosen randomly ( $n = 1\ 680$ ). These scales were cleaned in petri disks containing a solution of 1% potassium hydroxide (KOH) for a time of immersion varying from 8 to 10 hours (Rouleau and Bisailon 1991; Deschamps 2012). Thereafter, they were rinsed with distilled water and five scales per salmon were mounted between glass slides. These scales ( $m = 5 \times 1\ 680$ ) should not show signs of regeneration or alteration and should preferably have the anterior field well-defined to facilitate the reading of the age at sea (Mahé et al. 2012). This reading was carried out using a Leica<sup>®</sup> M50 stereomicroscope, with vertical illumination, following predetermined criteria for Atlantic salmon (Baglinière 1985; ICES 1992; Babos and Côté 1994). For a later reading of the age in river, the chosen scales should have a nucleus with a radius of less than 0.5 mm in order to include the first annulus and avoid an underestimation of the actual age (ICES 1984).

### **1.5.2 Scalimetric measurements**

Seasonal and annual growth is described, both for Atlantic and Pacific salmon, by using scalimetric measurements including: (i) number of circuli; (ii) inter-circuli distance; and (iii) the radii measured between the scale nucleus and the end of the zones of growth (annuli) in river, or at smoltification, and at sea (Fisher and Pearcy 2005; Peyronnet et al. 2007; Hogan

and Friedland 2010). For this study, these measurements were taken on digital images of scales (one per salmon) by using the Image-Pro Insight software, version 8.0 (Media Cybernetic®). These images were scanned with a 14 megapixel Touptek® U3CMOS14000KPA (USB2.0) camera. The use of this camera resulted in an image resolution (4 096 x 3 288 pixels) that is higher than what is recommended by the Salsea-Merge group (Salsea-Merge 2008) for processing digital images of Atlantic salmon scales.

### 1.5.3 Biological data and lengths at smoltification

Fork length ( $\pm 0.5$  cm) and total weight ( $\pm 0.05$  kg) data were first examined for the purpose of detecting measurement errors and outliers. This data exploration was performed by using graphic tools (e.g., box and whisker plot, Cleveland dot plot, and dispersion plot) according to the protocol proposed by Zuur et al. (2010). The Fulton condition factor (Ricker 1980) was calculated by using the annual exponent of the weight-length relationships (Bagenal 1978). Mean condition values were compared on an annual basis, both for 1-SW and  $\geq 2$ -SW salmon, by a one-way ANOVA and the Tukey's test.

In order to detect dominant trends, the condition data were smoothed with generalized additive models (Hastie and Tibshirani 1986, 1990) or GAM (with the identity link function) and the R library mgcv (Wood 2006, 2011). GAM were preferred to a loess-type smoothing that does not perform adequately when the amount of data (points), as in our case, is greater than 1 000 (Wickham 2016).

As proposed by Taylor (2012), lengths at smoltification were back-calculated by using the Fraser-Lee relationship that is defined as follows (Folkvord and Mosegaard 2002):

$$(1) \quad L_i = c + \left[ \frac{S_i}{S_c} \right] (L_c - c)$$



where  $L_i$  is the fork length (cm) back-calculated at age  $i$  (or at smoltification),  $S_i$  and  $S_c$  are the radii (mm) at age  $i$  and at the edge of the scale,  $L_c$  is the fork length (cm) at capture, and  $c$  is the intercept of the linear relationship between  $L_c$  and  $S_c$ , that is, the fork length (cm) at which the first scales appear (scalification; Taylor 2012). Mean lengths at smoltification were compared between 1-SW and 2-SW salmon by the Welch's t-test and annually, between the cohorts of each spawning group, by a one-way ANOVA and the Tukey's test.

The  $S_i$  and  $S_c$  radii were measured along the 360° axis of the scale. The measurement error on these radii was determined by using a bootstrap procedure with replacement (Haraldstad 2011). This procedure was applied to a sub-sample of 15 1-SW and 15 2-SW salmon randomly chosen. Both types of radius were measured 20 times. The two resulting matrices of 600 measurements each were resampled 19 times for a number of measurements varying gradually from two to 20. For each resampling, the total number of iterations was set at 999. For each iteration, the mean and the standard deviation were calculated to produce a total of 999 coefficients of variation (CV). The mean CVs ( $\pm$  95% CI) were examined according to the number of measurements and the measurement error was defined as the maximum mean CV.

#### **1.5.4 Robust linear and logistic regressions**

A global test for the validation of the linear models assumptions (Peña and Slate 2006, 2014) was applied to the residuals of the regression between  $L_c$  and  $S_c$ . This test indicates that these residuals are not normally distributed and that their asymmetric distribution is caused by outliers. These outliers were not discarded on the basis of arbitrary criteria, as recommended by the classic statistics, as they may well be inherent in the data set. The Bayesian statistical approach allows to retain these data by using a linear regression model for which the residuals are compared to a Student's t-distribution. This distribution, due to its less tapered shape at the ends, is less affected by outliers than the normal distribution that

has been traditionally used for reasons of relative facility in mathematical derivations (Kruschke 2015). The resulting linear regression is more "robust" to outliers. The final calculation of the parameters of the linear relationship between  $L_c$  and  $S_c$  was carried out by following the Bayesian statistical approach.

The parameters of the robust linear regression were estimated using a Markov Chain Monte Carlo (MCMC) method applied on the standardized data (results were back transformed on the original scale). The number of chains was fixed at four and the total number of iterations per chain at 6 500. Of these, the first 500 iterations were used for tuning the chains and the next 1 000 iterations for the burn-in period. In total, 20 000 iterations were used to build the posterior distribution of each parameter. The MCMC diagnostics are presented in terms of mixing, convergence, and stability of the chains. They were evaluated by using respectively a trace plot, a density plot, and the shrink factor also known as the Gelman-Rubin statistic ( $\hat{r} \approx 1.00$ ) that compares the inter- and intra-variance of the chains. The effective size of the chains, without autocorrelation, was measured by the ESS (Effective Sample Size) statistic ( $> 10\ 000$ ). The accuracy of the parameters was evaluated by the Monte Carlo Standard Error (MCSE).

A logistic regression (Quinn and Keough 2007) was applied to the back-calculated lengths  $L_i$  to determine if these lengths have an influence on the time spent at sea ( $1\text{-SW} = 0$ ;  $2\text{-}3\text{-SW} = 1$ ). Examination of the results revealed the presence of outliers that caused a significant overlap of data (0 and 1) at both ends of the lengths range. This overlap has the effect of reducing the slope of the regression and consequently the precision of the estimated parameters. According to the classic statistics, one way to address this problem would be to consider the use of additional independent variables. In the absence of such variables, as in the present case, the robust logistic regression—that is also derived from the Bayesian statistical approach—allows to reduce the effect of such an overlap by including in the model a description (beta distribution) of the outliers (Kruschke 2015). The robust logistic

regression parameters were also estimated by the MCMC method. The number of chains was fixed at three and the total number of iterations per chain at 11 500. Of this number, the first 1 500 iterations were used for the tuning of the chains and the burn-in period. In total, 30 000 iterations were used to build the posterior distribution of each parameter.

In this study, the parameters of the robust linear (intercept) and logistic (slope) regressions are presented in terms of the mean of their posterior distributions with 95% credibility intervals (95% HDI or Highest Density Interval). The R codes of these regression models are from Kruschke (2015). They were applied, as for the codes of the R libraries used in this study, with version 3.3.1 of the R software (R Core Team 2016).

### **1.5.5 Patterns of circuli deposition, growth indices, and North Atlantic Oscillation**

The annual patterns of circuli deposition were fitted by using GAM models. These models were applied to the mean inter-circuli distances ( $n = 30/\text{year}/\text{spawning group}$ ), calculated for each pair of circuli, by using the R libraries nlme (Pinheiro et al. 2016), mgcv (Wood 2006, 2011), and itsadug (van Rij et al. 2016). The first pair included the last circulus of the river zone and the first circulus of the marine zone of the scale. In order to ascertain whether growth affects maturity, and consequently the time spent at sea, the patterns of the first year at sea were compared between cohorts of 1-SW and 2-SW salmon that smoltified the same year.

All growth indices were derived from the GAM models. The selected indices were: (i) maximum inter-circuli distance during the first (FSM), second (SSM), and third (TSM) summer at sea; (ii) minimum inter-circuli distance during the first (FWM) and second (SWM) winter at sea; (iii) sum of the inter-circuli distances at these indices; (iv) the corresponding number of circuli; and finally (v) sum of the inter-circuli distances of the marine zone of the scale (SUM). The summer indices correspond approximately to the summer solstice and the

winter indices to the winter solstice if one considers the role of the photoperiod in the salmon growth (Fjelldal et al. 2005; Guerrero-Tortolero and Bromage 2008; Imsland et al. 2014). The growth associated with the SSM and TSM indices occurs during the reproductive migration of 1-SW and 2-SW salmon, respectively.

The growth indices were compared between them, to the corresponding annual mean lengths, and to the salmon returns (1-SW vs 2-3-SW and repeat-spawners based on length observation) recorded at the fishway (Pomerleau et al. 1980; Groupe SALAR 1992; Guérard 2016). They were also compared to the annual means from the monthly values (January–December) of the North Atlantic Oscillation Index (NAOI) (NOAA 2016) and to the general pattern of this index as defined by a loess-type smoothing (span = 1) (Wickham 2016). NAOI represents a measure of pressure changes that occurs at sea level between Lisbon in Portugal and Stykkishólmur in Iceland (Hurrell et al. 2001). Low or negative values are associated with warmer water temperatures on the eastern Canadian coasts and milder winters in Greenland but colder air in Northern Europe. Among the other variables considered for this study (i.e., temperature data from the Atlantic Zone Monitoring Program, or AZMP, of the Department of Fisheries and Oceans Canada), only NAOI was selected due to the length of its series that covers the two periods of scales sampling and because its area of influence includes the marine feeding grounds of the Atlantic salmon from the Quebec rivers (Reddin and Friedland 1993).

## 1.6 RESULTS

### 1.6.1 Catch and biological data

According to the data indicated on the sampling envelopes, the annual catch (in number) of 1-SW salmon ranged from a minimum of 77 in 1970 to a maximum of 953 in 1980 (Table 1). The total catch is 11 676 salmon that, taking into account the individual

weight, corresponds to a catch weight of 20 t. The annual catch of 2-3-SW salmon and repeat-spawners varied from 37 in 2014 (catch and release imposed after only a few weeks due to the very low returns) to 1 138 in 1978, for a total of 11 260 salmon or 58 t (Table 1). The total catch is 23 187 salmon and the corresponding catch weight is 79 t. Overall, these numbers are fairly consistent with the official catch statistics (Pomerleau et al. 1980; Groupe SALAR 1992; Guérard 2016).

Outliers were detected on examination of the scatterplot of length and weight data as being mainly an error in the unit of measurement. The official complete transition from the imperial to the metric system in Quebec in the 1970s took a few years. That situation resulted in cases where the unit used, whether for length or weight, was not the one indicated on the sampling envelopes. The scatterplot that results from the corrections, i.e., conversions, does not present outliers except for those indicated by the box and whisker plots (Fig. 1). After age reading, it was found that these outliers correspond to 3-SW salmon and repeat-spawners that, with 2-SW salmon, can be separated from 1-SW salmon due to the small overlap in the density histograms of length and weight (Fig. 1).

The Fulton condition factor could not be calculated for each salmon because length and/or weight data were not always indicated on the sampling envelopes. From the data available, the mean condition presents significant annual differences, both for 1-SW (ANOVA,  $F_{[27, 11\ 593]} = 2\ 666, p < 0.0001$ ) and  $\geq 2$ -SW salmon (ANOVA,  $F_{[27, 11\ 187]} = 3\ 148, p < 0.0001$ ). These differences are measured between most of the mean values (Tukey,  $p < 0.0001$ ). The first sampling period is mainly characterized by an upward trend from the mid-1970s (Fig. 2a and 2b). However, for the second period, there is a significant reduction from the mid-1990s to the early 2010s. This reduction is followed by a sharp increase up to 2015.

### 1.6.2 Measurement errors and lengths at smoltification

The mean CV gradually increase with the number of measurements. They stabilize to form a plateau from 15 measurements for  $S_c$  (Fig. 3a) and 12 measurements for  $S_i$  (Fig. 3b). After a gradual reduction, the 95% CI also stabilize from 15 and 12 measurements for  $S_c$  and  $S_i$ , respectively. The error on  $S_c$  is only  $0.222 \pm 0.003$  and corresponds to the mean CV calculated for 20 measurements. For  $S_i$ , the error is  $0.714 \pm 0.015$  and is also associated with 20 measurements.

The diagnostics of the robust linear regression indicate a complete mixing of the MCMC chains (Fig. 4a), convergence achieved ( $\hat{r} \approx 1.00$ ) (Fig. 4b), lack of autocorrelation on the chains ( $ESS > 10\,000$ ) (Fig. 4c), and posterior distributions (one per chain) that overlap almost entirely (Fig. 4d). The lower and upper limits of the credibility interval (95% HDI) of the posterior distribution (all chains combined) of the intercept are at 0.777 and 6.567 cm, and the mean at 3.635 cm. Some observations, particularly for 2-3-SW salmon, are found outside the Student's t-distribution (Fig. 4e). However, the small gap in the disposition of a subsample of credible regression lines from the posteriors indicates that there is little uncertainty in the estimated parameters (Fig. 4e). Based on these results, lengths at smoltification were back-calculated by assigning a value of 3.635 cm to the parameter  $c$  of the Fraser-Lee relationship.

The mean lengths ( $\pm 95\%$  CI) at smoltification do not differ significantly between 1-SW ( $14.46 \text{ cm} \pm 0.13$ ) and 2-3-SW ( $14.71 \text{ cm} \pm 0.19$ ) salmon (Welch,  $t_{[1022]} = -1.938$ ,  $p > 0.05$ ). However, mean lengths at smoltification present significant differences both for the cohorts of 1-SW (ANOVA,  $F_{[27, 604]} = 7.498$ ,  $p < 0.0001$ ) and 2-3-SW salmon (ANOVA,  $F_{[33, 413]} = 3.487$ ,  $p < 0.0001$ ). For 1-SW salmon, most of these differences are found between the 1968, 1969, 1973, and 1979 cohorts that have larger mean lengths and the cohorts of the second sampling period (Tukey,  $p < 0.05$ ). For 2-3-SW salmon, the majority

of the differences are found between the 1972 cohort that has a larger mean length at smoltification and the cohorts 1998–2004 and 2008–2013 (Tukey,  $p < 0.05$ ).

The diagnostics of the robust logistic regression indicate incomplete mixing of the MCMC chains (Fig. 5a), non-converging chains ( $\hat{r} > 1$ ) (Fig. 5b), and autocorrelation over a large portion of these chains ( $ESS < 10\,000$ ) (Fig. 5c). Despite a slope with a relatively small MCSE (Fig. 5d), the large gap in the disposition of a sub-sample of logistic curves with their corresponding threshold lengths (Fig. 5e), for which the probability of being a 1-SW or a 2-3-SW salmon is 50%, means that the estimated parameters are unreliable. This gap that is explained by the outliers, and for which the effect was not totally reduced by using a robust logistic regression, does not allow to obtain a length at smoltification that can separate most of the 1-SW salmon from most of the 2-3-SW salmon.

### **1.6.3 Patterns of circuli deposition, growth indices, and North Atlantic Oscillation**

For 1-SW salmon, all the parametric coefficients and smoothing terms of the GAM models are significant ( $p < 0.001$ ) (Appendix 1). The deviance explained varies from 92.3 (1979) to 97.7% (1965). For 2-SW salmon, all the GAM models are also significant ( $p < 0.001$ ) with a deviance explained that varies from 81.8 (2013) to 94.8% (1997) (Appendix 2).

The passage from river to sea is represented by an abrupt increase in the inter-circuli distances. For 1-SW salmon, two increasing periods of the inter-circuli distances characterized the deposition patterns (Fig. 6a). These periods end respectively with the reaching of the first (FSM) and second (SSM) summer maximum. The inter-circuli distances also present two decreasing periods with the reaching, at the end of the first period, of the first winter minimum (FWM). The FSM growth index that is always larger than the SSM index is generally associated with a single pair of circuli.

In addition to the previous indices, the presence of a second winter minimum (SWM) and a third summer maximum (TSM) characterizes the deposition patterns of 2-SW salmon (Fig. 6b). The TSM index is present in the majority of the patterns of the first sampling period (except in 1976 and 1978) but only in two patterns (1997 and 2001) of the second period (Fig. 6c). Similar patterns characterize the first season at sea of most of the cohorts that smoltified the same year (Fig. 7a). Among the 20 cohorts compared, significant differences in the FSM index were detected only six times, i.e., for the 1968, 2000, 2005, 2006, 2008, and 2009 cohorts (Fig. 7b). The deposition patterns of these cohorts are characterized by inter-circuli distances that are significantly different and larger for 1-SW salmon (Fig. 7c). These differences appear towards the third pair of circuli and are present until the FSM (1968, 2000, 2005, and 2008) or the FWM (2006 and 2009) indices are reached.

The relationship between the sum of the inter-circuli distances at FSM and the corresponding number of circuli can be described, for 1-SW salmon, by a linear regression ( $R^2 = 0.94, p < 0.001$ ). The same kind of relationship applies between SUM and the sum of the inter-circuli distances at FSM ( $R^2 = 0.62, p < 0.001$ ), FWM ( $R^2 = 0.44, p < 0.001$ ), and SSM ( $R^2 = 0.65, p < 0.001$ ), and for the relationships between mean length and the number of circuli at FWM ( $R^2 = 0.59, p < 0.001$ ) and SSM ( $R^2 = 0.71, p < 0.001$ ), but not at FSM ( $p > 0.05$ ) (Fig. 8).

For 2-SW salmon, the relationships between the sum of the inter-circuli distances and the number of circuli at FSM ( $R^2 = 0.82, p < 0.001$ ), FWM ( $R^2 = 0.72, p < 0.001$ ), and SSM ( $R^2 = 0.61, p < 0.001$ ) can also be described by linear regressions. The same applies for the relationships between SUM and the sum of the inter-circuli distances at FSM ( $R^2 = 0.58, p < 0.001$ ), FWM ( $R^2 = 0.34, p < 0.001$ ), SSM ( $R^2 = 0.82, p < 0.001$ ), and TSM ( $R^2 = 0.58, p < 0.001$ ), and for the relationships between mean length and the number of circuli at SSM ( $R^2 = 0.29, p < 0.001$ ) and SWM ( $R^2 = 0.78, p < 0.001$ ).



The FSM growth index shows significant annual differences and a general upward trend during the first period of scales sampling. For 1-SW salmon, this trend starts in 1964 (1-SW salmon caught in 1965) and ends with a plateau due to the low index of the 1979 cohort (1-SW salmon caught in 1980) (Fig. 9a). This cohort is associated with hatchery-reared salmon in 14 of the 30 salmon selected. The freshwater zone of the corresponding scales is characterized by circuli that are equally spaced and by the absence of annuli. The radius of this zone is significantly different and larger than the radius of the other salmon scales (Welch,  $t_{[25]} = 5.176$ ,  $p < 0.0001$ ). However, the inter-circuli distances of the marine zone are smaller, which results in a lower index. Such deposition patterns, that are associated with hatchery-reared salmons, were not observed in the other spawning groups. As for the second sampling period, it is rather characterized by a downward trend of the FSM index if the 2013 and 2014 cohorts (caught in 2014 and 2015) of 1-SW salmon are excluded (Fig. 9a) as for the 2013 cohort (caught in 2015) of 2-SW salmon that are all characterized by larger indices (Fig. 9b).

The SUM index is also characterized by an upward trend during the first sampling period. A downward trend followed by an increase characterize the second period. For 1-SW salmon, this increase is due to the larger indices of the 2013 and 2014 cohorts (Fig. 10a), and for 2-SW salmon, to the 2011–2013 cohorts (Fig. 10b).

Overall, trends in the growth indices, the SUM index in particular, are very similar to the general pattern of NAOI (Fig. 9 and 10). NAOI is also characterized by an upward trend between 1963 (first year of growth at sea of the 2-SW salmon caught in 1965) and the late 1980s, and a downward trend until 2014 (first year of growth at sea of the 1-SW salmon caught in 2015). This downward trend follows the highest NAOI value measured in 1989. In addition, the largest growth indices in the recent cohorts are also associated with higher NAOI values. These increases in the growth indices and NAOI values follow the lowest value recorded by NAOI in 2009.

For 1-SW salmon, there is no significant relationship between the river returns and the FSM and SUM growth indices. For 2-SW salmon, the two periods of scales sampling are also characterised by an absence of relationships between the growth indices and the corresponding returns. These returns show major annual variations, especially from the early 1990s for 1-SW salmon (Fig. 11a) and for the period 1965–1990 for 2-3-SW salmon and repeat-spawners (Fig. 11b).

## 1.7 DISCUSSION

Two of the main points highlighted by this study on the Atlantic salmon of the Matane River are the annual variations in the marine growth indices, likely the result of a dynamic environment, and the annual trends in these indices. These trends are very clear for the two periods of scales sampling, both for 1-SW and 2-SW salmon. These results also suggest, but without demonstrating it, that the reduction in the marine growth measured during the period 1995–2012 could be responsible for an increase in natural mortality.

### 1.7.1 Growth, condition, and NAOI

Another point to consider is the great similarity between the annual trends in the marine growth indices, SUM in particular, and NAOI, namely an upward phase during the first sampling period followed by a downward phase during the second period. Without excluding a direct link between these series, the results indicate that they point in the same direction. This suggests that the reduction in growth and condition (and the possible increase in natural mortality) of the Matane River salmon during the period 1995–2012 would be associated with a rise in water temperature. The last few years were characterized by an increase in marine growth and condition, and according to the NAOI values, by a drop in water temperature. If the NAOI values remain high in the years to come, the addition of these new data to the current series should lead to a new upward phase and confirm, as for the growth

indices and condition, the cyclical nature of these changes. In this regard, it is also interesting to note that the phase or trend changes in NAOI were preceded by extreme values of this index.

In the past, direct links were established between NAOI and the cod (*Gadus morhua* L.) recruitment in the North Atlantic (Stige et al. 2006) and the recruitment, maturity and growth of Atlantic salmon in the North-East Atlantic (Boyland 2004; Jonsson and Jonsson 2004a, 2004b). In addition, the NAOI reduction in recent years and the corresponding rise in water temperatures in Greenland and Iceland have facilitated the expansion in these areas of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.), a species associated with relatively warm water, and the development of an important fishery (Jansen et al. 2016; Nøttestad et al. 2016). The presence of the Atlantic salmon on the west coast of Greenland also appears to be related to water temperature and the strength of the Irminger Current (Dunbar and Thomson 1979; Reddin and Murray 1985). The salmon fishery in that area developed rapidly during the 1960s and 1970s (ICES 2015). Based on our results, this period coincided with a marine environment that provided favorable growth conditions to salmon.

### **1.7.2 Lengths at smoltification and growth during the first year at sea**

Based on the results of this study, the time spent at sea is not related to the length at smoltification. In Quebec, smolts length is generally uniform from one river to another, with the exception of the George, Whale and Koksoak Rivers of Ungava Bay, that are characterized by larger smolts (Power 1969, 1981). Regarding the number of years spent in the river, there is no real consensus as to its role in age at sea. Some studies suggest positive relationships, some negative ones, or simply an absence of relationship (Tremblay 2000). It is an absence of relationship that characterizes the Atlantic salmon of some 20 rivers of the Quebec North Shore (Bielak 1984; Bielak and Power 1986; Tremblay 2000), the Saint-Jean

River in Gaspé (Tremblay 1989), and the Koksoak River (Robitaille et al. 1986). However, an inverse relationship was observed for the Anticosti Island salmon (Ouellet 1977).

Our results also highlighted the similarity between most of the circuli patterns, of the first year at sea, in 1-SW and 2-SW salmon of the same smolt cohort. This similarity suggests that these salmon shared the same areas during that year. However, during the reproductive migration, these two groups of salmon likely originated from regions with different environmental conditions. This is suggested by the presence of the SSM growth index for 1-SW salmon for the years where TSM, for 2-SW salmon, was absent. These environmental conditions remained unfavorable, at least for the Atlantic salmon, because TSM is absent of the deposition patterns since 2002.

The other circuli patterns that are characterized by larger intercirculi distances in 1-SW salmon were also observed by Friedland and Haas (1996) and Friedland et al. (1996) in cohorts of hatchery-reared salmon for the Penobscot and Connecticut Rivers in the United States. These observations suggest that growth during the first year at sea could be a determining factor of the age at maturity, and consequently, of the time spent at sea. Clearly, maturation at sea is a complex process likely resulting from the interaction of several environmental, physiological, and genetic factors. It is also recognized that the extreme variations in maturation that characterize the Atlantic salmon would be the result of evolutionary adaptation to different rivers and marine environments in order to maximize the reproductive success (Good and Davidson 2016).

### **1.7.3 Critical length and river returns**

In 1-SW salmon, the presence of a significant linear relationship between the mean length and the number of circuli at FWM, and its absence at FSM, indicate that the period of growth between these two indices, i.e., approximately between the months of July and

October, is decisive in reaching the final size, that is, the length at catch. Such a relationship has already been observed in Atlantic salmon (Peyronnet et al. 2007) and is in agreement with a hypothesis regarding the growth of the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) of the Strait of Georgia on the west coast of Canada (Beamish et al. 2004). This hypothesis suggests the need to reach a "critical" minimum length at the end of the first autumn at sea in order to meet adequately the metabolic demands of winter. For 2-SW salmon, the presence of a significant linear relationship between the mean length and the number of circuli at SWM, and a weak relationship at SSM, also suggests the importance of the length to reach before the second winter at sea.

Our study reveals the absence of relationships between the river returns and the growth indices. At first glance, it would appear that favorable conditions in growth are not the assurance of higher abundance. Moreover, a brief examination of the salmon returns at the Matane River and at the other rivers in Quebec (Guérard 2016) reveals important annual variations, outliers, and heterogeneous patterns that are likely the result of several mortality factors. Among these factors, there would be predation, pollution, interceptions at sea, and fishing on the feeding grounds of the west coast of Greenland, which again highlight the complexity of the situation. These mortality factors, whose effect on salmon is difficult to measure, could "mask" the relationship between the Matane River returns and the corresponding growth indices. On the other hand, returns do not represent an index of the survival at sea since they do not take into account the number of smolts that leave the river. In this sense, low returns could nevertheless be associated with favorable growing conditions if few smolts had left the river a few years earlier. Survival index should also be analysed in terms of growth. Unfortunately, this information is not known for the Matane River.

#### 1.7.4 Further research and global perspectives

It would be interesting to examine quantitatively the process of scales resorption that occurs during the upstream migration and spawning (Crichton 1935; Van Someren 1937). In our study, this process seems to have been more important in some years than others, which resulted in a greater discard of the specimens initially selected for their scales analysis (these specimens were replaced). The study of the evolution and intensity of this process by a morphometric description of the scales and by a comparison of the results between sexes or to the environmental conditions of the river (e.g., flow, temperature) should be considered. At first sight, the only study that addresses this issue concerns the salmon of the Scorff River in southern Brittany (Kacem et al. 2013).

The scales collection of the Matane River should be further exploited. For example, the dynamics of the diet during the time spent at sea could be studied by the carbon and nitrogen isotopic composition measured at different locations of the scale (Dempson et al. 2010; MacKenzie 2010; Dixon et al. 2015). The results could be compared to the corresponding scalimetric growth indices, between years, and various spawning groups. Growth indices and sea surface temperatures from satellites could be explored for the purpose of modeling the salmon preferential habitats. Growth indices could also be compared with those from other rivers to assess the representativeness and the potential use of the Matane as a control river. Finally, the biological material covering the scales could be used in genetic studies for conservation and management purposes.

In the event that all catches were to be released (this is currently the case for the salmon rivers in the Atlantic Provinces), scales on a small number of salmon should be collected at the observation post of the fishway in order to: *(i)* maintain and enhance the historical value of the collection (it is unfortunate to have no data for the period 1981–1996); and *(ii)* meet, of course, future needs. Long-term monitoring, despite budgetary/political constraints, is a

key component of environmental science (Lovett et al. 2007) and remains an essential element of the assessment and management of fish populations (Likens 1992; Thomas 1999).

The decline in abundance of a marine species has repeatedly been associated with the combined effect of several factors, including overfishing and environmental conditions (Jennings et al. 1998). Commercial fisheries have rarely been sustainable (Pauly et al. 2002). Rather, they have resulted in mass depletion that has long been masked by improved technology, geographic expansion, and sometimes by a "dubious" exploitation (e.g., discards at sea of non-commercial species or small individuals of a commercial species or both). In Atlantic salmon, commercial fisheries were also responsible in a change in the 1-SW and 2-3-SW salmon ratio (Elson 1974) and a decrease in the mean weight of the recreational catches by a selection on larger individuals (D'Amours 1993).

Warming of the oceans has already affected global fisheries over the past four decades. The catches composition has changed significantly with increasing dominance of catches of warm water species in higher latitudes (e.g., Atlantic mackerel in Greenland and Iceland) and decreased catches of subtropical species in the tropics (Cheung et al. 2013). Basically, production in the Atlantic has decreased, while that of the Pacific has increased. Offshore fleets must now operate in increasingly remote locations, particularly in the southern hemisphere, along the Antarctic continental shelf (Watson and Pauly 2013).

In view of this, it is imperative to recognize that any strategy to rebuild depleted stocks, in order to be effective, must necessarily go through an understanding of all the factors having an impact on these stocks (Walters and Martell 2004). In that sense, our study was a first step towards a better understanding of the mechanisms affecting the recruitment of the Atlantic salmon for a river in the north-eastern America.

## **1.8 ACKNOWLEDGEMENTS**

The authors would like to express their appreciation to M. Sébastien Ross, M. Jérôme Doucet, and Mrs. Denise Deschamps from the Quebec Department of Forests, Wildlife and Parks for providing us with the impressive scales collection of the Matane River. The same applies to the Department of Fisheries and Oceans Canada, and more specifically to the Maurice-Lamontagne Institute of Mont-Joli, for the material used for the preparation, storage and analyses of scales. This study did not receive any specific grants from funding agencies in the public, commercial or not-for-profit sectors.



## 1.9 TABLES

Table 1. Catch weight (t) and number of 1-SW, 2-3-SW, and repeat-spawners Atlantic salmon caught in the Matane River (Quebec) between 1965–1980 and 1997–2015.

YEAR	1-SW		2-3-SW and repeat-spawners		TOTAL	
	n	Catch weight (t)	n	Catch weight (t)	n	Catch weight (t)
1965	367	0.516	306	1.616	747	2.315
1966	428	0.650	190	0.870	621	1.525
1969	268	0.379	270	1.267	544	1.647
1970	77	0.115	517	2.420	597	2.547
1972	282	0.411	628	2.963	920	3.399
1974	216	0.337	627	3.189	845	3.526
1976	435	0.649	502	2.468	946	3.144
1978	277	0.411	1 138	5.660	1 438	6.154
1979	355	0.536	238	1.098	595	1.639
1980	953	1.589	1 074	5.212	2 051	6.857
1997	432	0.893	456	2.507	895	3.434
1999	149	0.313	243	1.453	397	1.784
2000	408	0.853	242	1.341	656	2.194
2001	337	0.667	397	2.241	737	2.912
2002	605	1.252	198	1.240	806	2.496
2003	416	0.853	396	2.091	833	3.015
2004	593	1.272	461	2.451	1 064	3.746
2005	241	0.474	334	1.756	575	2.230
2006	611	1.188	199	1.118	813	2.310
2007	401	0.750	532	2.814	941	3.597
2008	794	0.451	270	1.432	1 065	2.890
2009	210	0.373	302	1.550	512	1.923
2010	368	0.621	394	1.908	764	2.531
2011	745	1.433	386	2.106	1 133	3.545
2012	517	0.868	339	1.762	867	2.677
2013	286	0.532	454	2.238	746	2.786
2014	267	0.493	37	0.191	308	0.689
2015	638	1.182	130	0.635	771	1.822
Mean	417	0.716	402	2.057	828	2.833
Min.	77	0.115	37	0.191	308	0.689
Max.	953	1.589	1 138	5.660	2 051	6.857
<b>TOTAL</b>	<b>11 676</b>	<b>20.061</b>	<b>11 260</b>	<b>57.597</b>	<b>23 187</b>	<b>79.334</b>

## 1.10 FIGURES

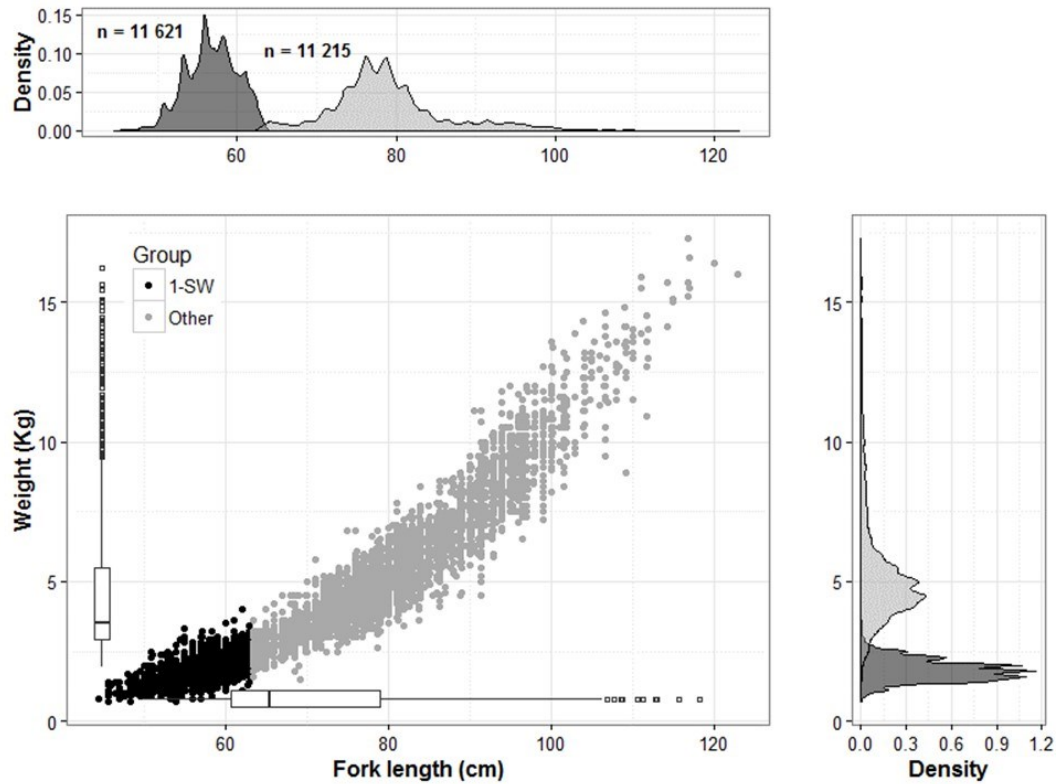


Figure 1. Scatterplot, box and whisker plots and density histograms of fork length (cm) and weight (kg) for the Atlantic salmon caught in the Matane River (Quebec) between 1965–1980 and 1997–2015 (1-SW = 1 winter at sea; Other =  $\geq 2$  winters at sea). Number of fish for each spawning group is indicated.

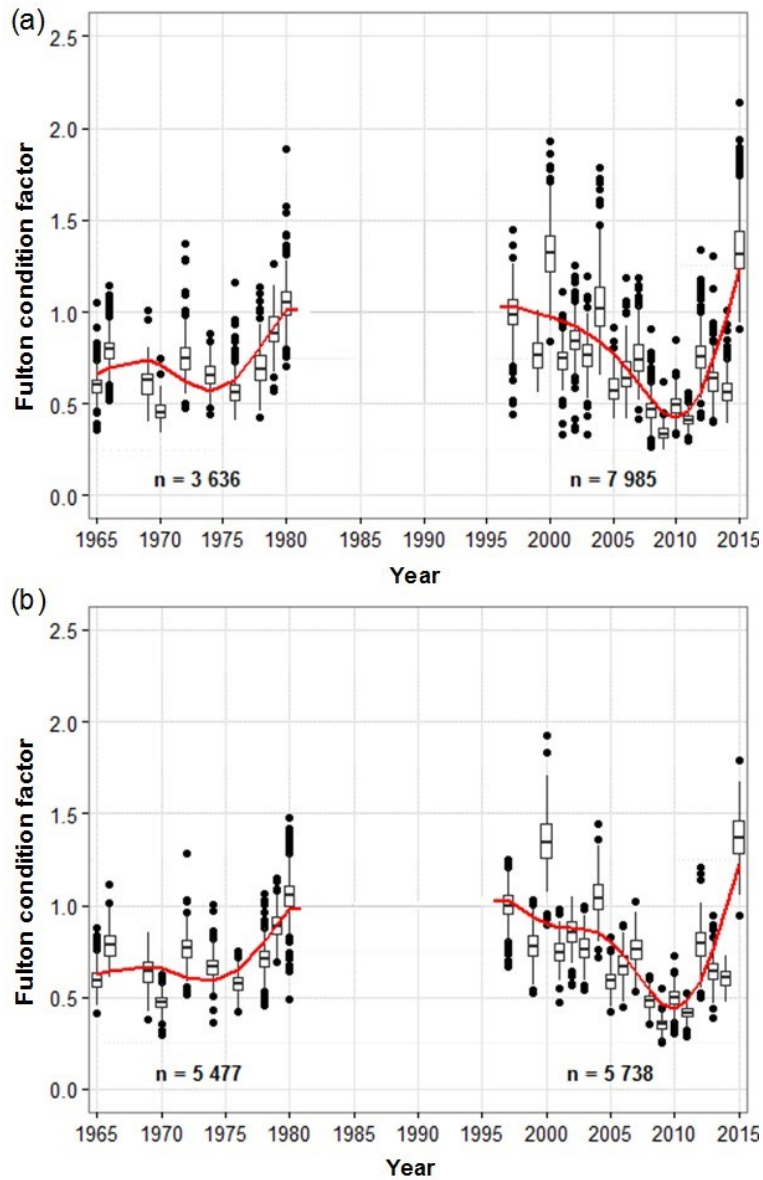


Figure 2. Box and whisker plots of the Fulton condition factor for the Atlantic salmon caught in the Matane River (Quebec) between 1965–1980 and 1997–2015: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b)  $\geq 2$ -SW Atlantic salmon (trends were fitted using GAM models; number of fish for each period and spawning group is indicated).

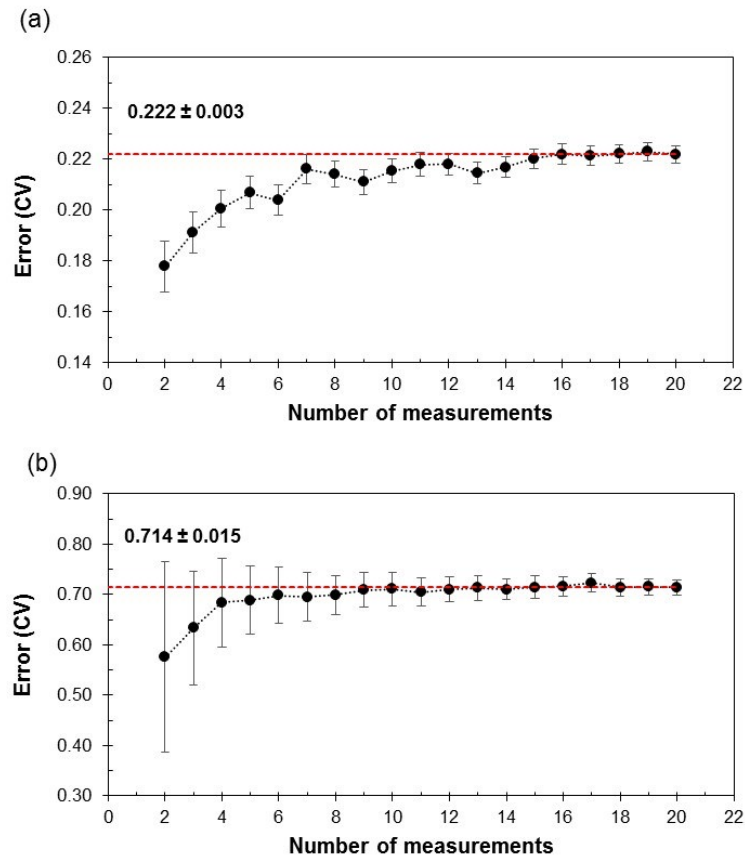


Figure 3. Mean CVs  $\pm$  95% CI on scale radius according to the number of measurements for: (a)  $S_c$ ; and (b)  $S_i$  (horizontal dashed lines represent the error for 20 measurements).

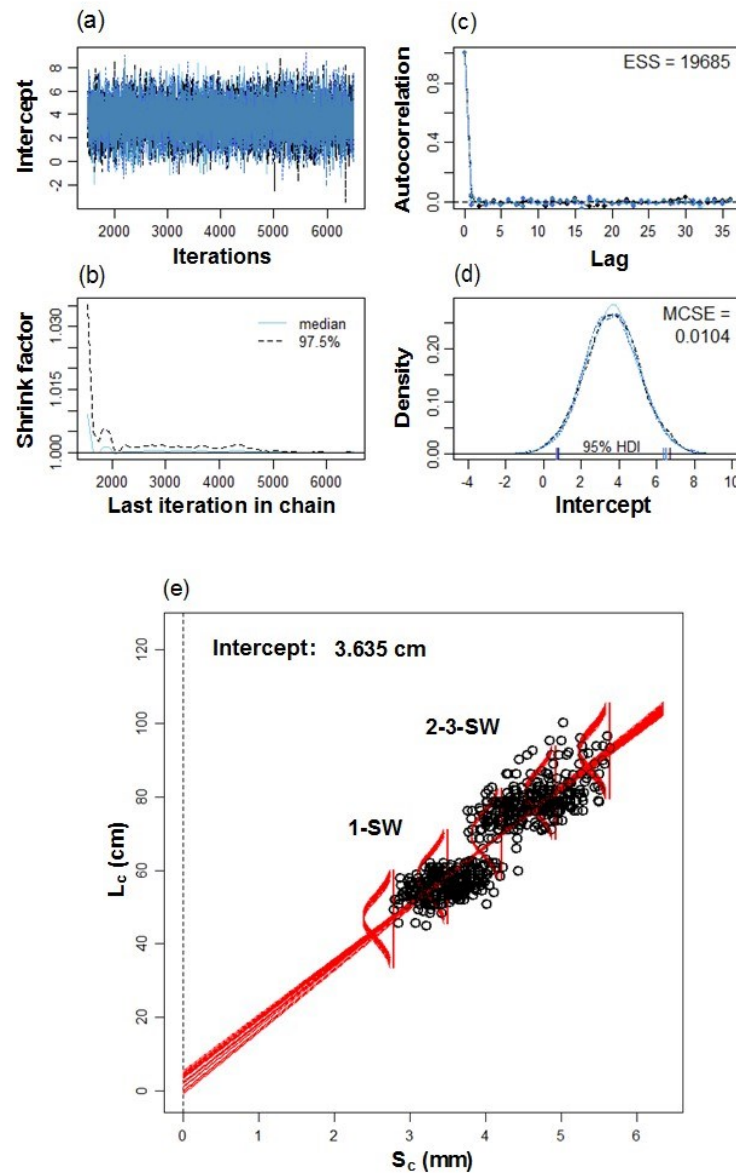


Figure 4. MCMC convergence diagnostics for the intercept of the robust linear regression of  $L_c$  (cm) according to  $S_c$  (mm): (a) trace plot of the intercept values for four MCMC chains; (b) shrink factor or Gelman-Rubin statistic that compares the inter- and intra-variance of the chains; (c) autocorrelation of the intercept values (ESS = Effective Sample Size); (d) density plots of the intercept values (MCSE = Monte Carlo Standard Error; HDI = Highest Density Interval); and (e) scatterplot for 1-SW and 2-3-SW Atlantic salmon and credible regression lines from the posteriors with the Student's t-distribution surimposed.

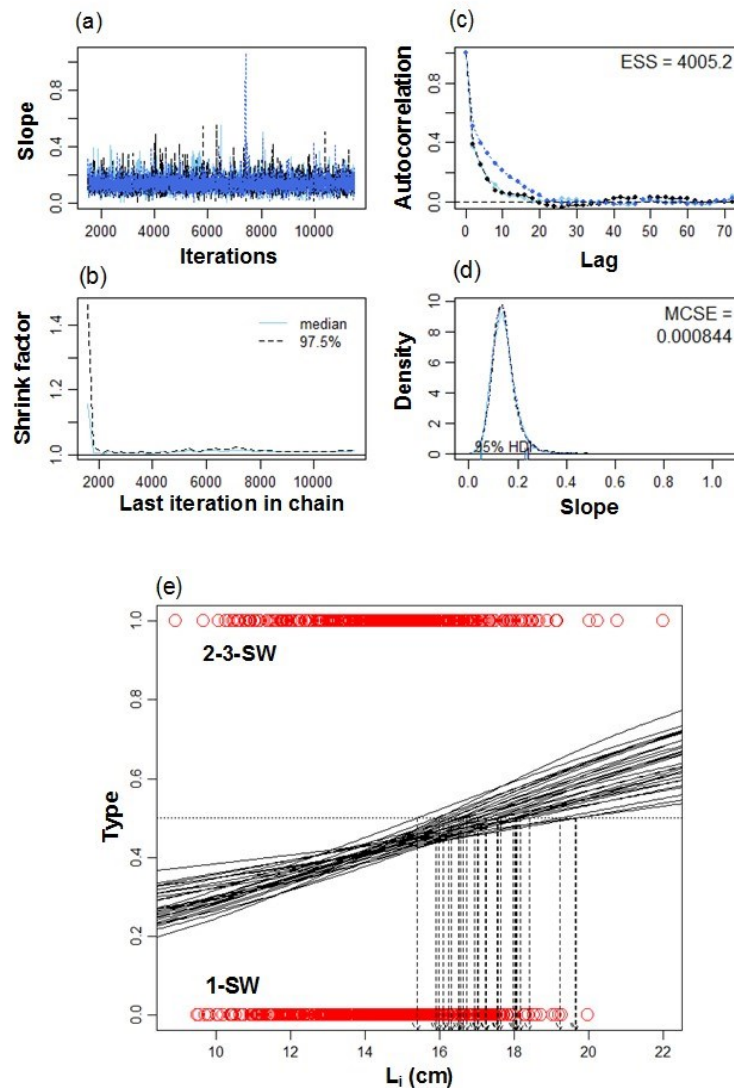


Figure 5. MCMC convergence diagnostics for the slope of the robust logistic regression of the time spent at sea (type: 0 = 1-SW; 1 = 2-3-SW) according to  $L_i$  (cm): (a) trace plot of the slope values for three MCMC chains; (b) shrink factor or Gelman-Rubin statistic that compares the inter- and intra-variance of the chains; (c) autocorrelation of the slope values (ESS = Effective Sample Size); (d) density plots of the slope values (MCSE = Monte Carlo Standard Error; HDI = Highest Density Interval); and (e) data (dots) and random sample of logistic curves from the MCMC posteriors (descending arrows point to the threshold length for which the probability of 1-SW or 2-3-SW Atlantic salmon is 50%).

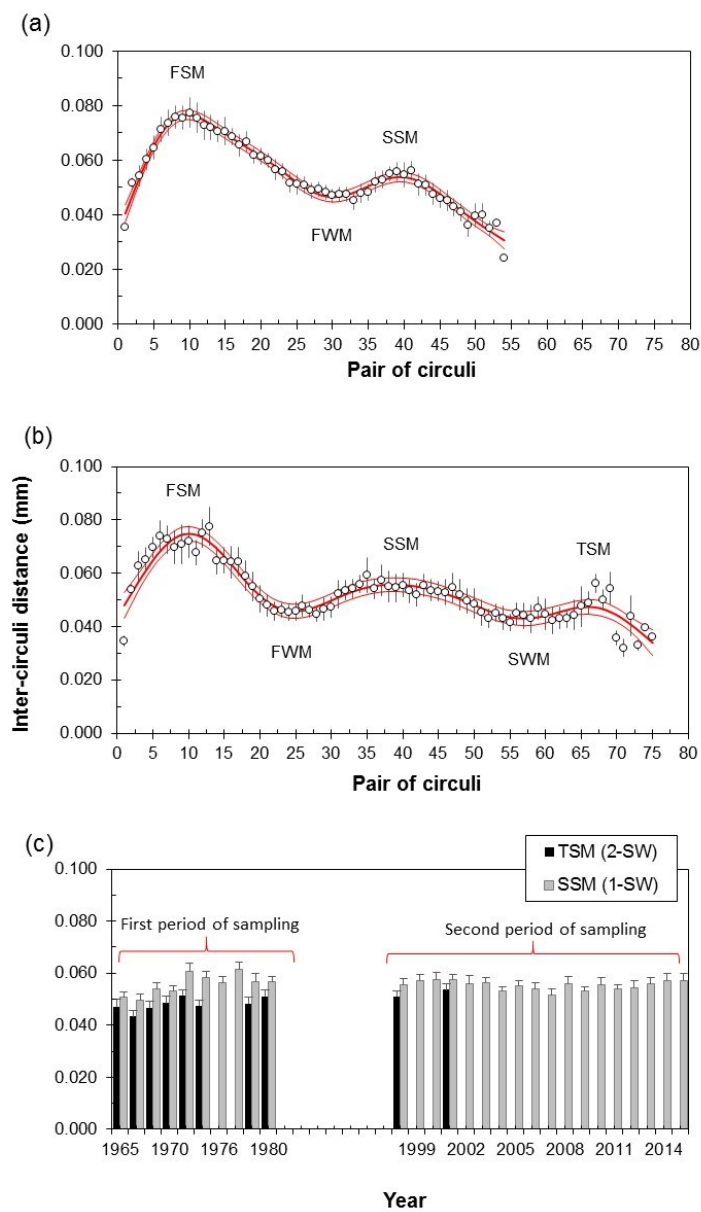


Figure 6. Plot of the inter-circuli distance (mm) (means and smoothed values  $\pm$  95% CI) according to the pair of circuli for: (a) 1-SW Atlantic salmon caught in 2011 (FSM = first summer maximum; FWM = first winter minimum; SSM = second summer maximum); (b) 2-SW Atlantic salmon caught in 1965 (SWM = second winter minimum; TSM = third summer maximum); and (c) TSM and SSM growth indices (mm)  $\pm$  95% CI for the periods 1965–1980 and 1997–2015.

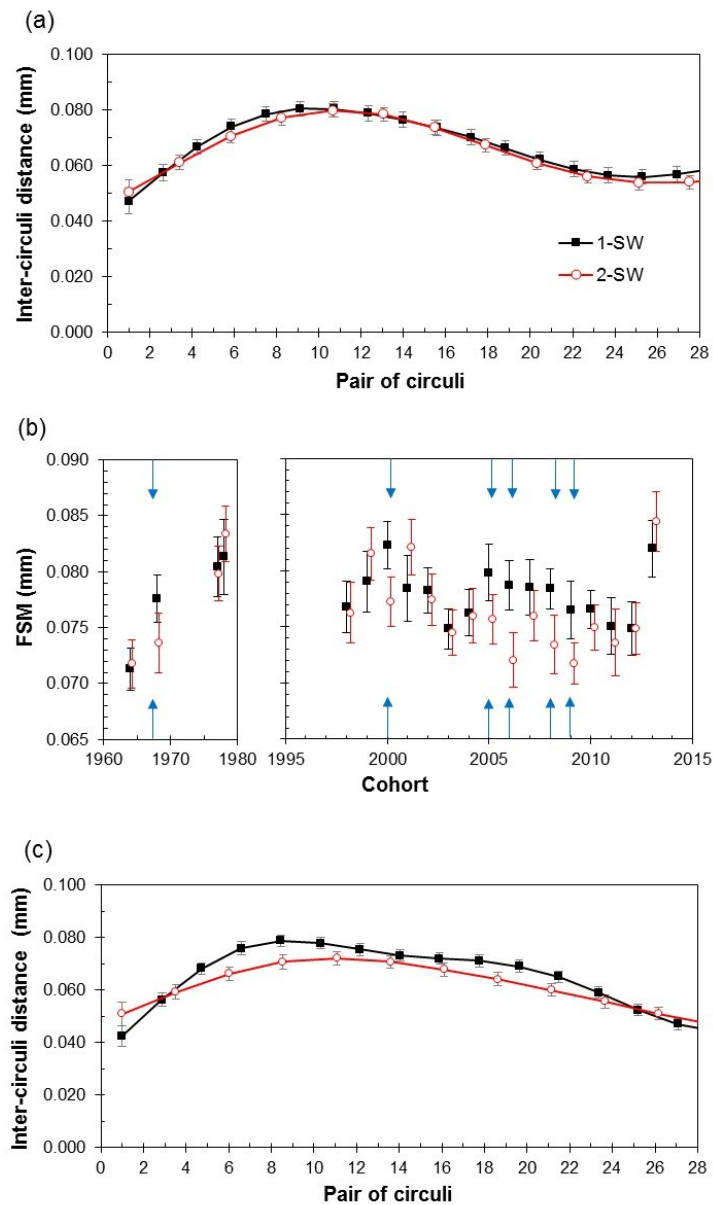


Figure 7. Pattern of circuli deposition for 1-SW and 2-SW Atlantic salmon of the same smolt cohort: (a) inter-circuli distance (mm)  $\pm$  95% CI for the 1977 cohort (1-SW Atlantic salmon caught in 1978 and 2-SW Atlantic salmon caught in 1979); (b) FSM index of growth (mm)  $\pm$  95% CI for the 20 cohorts compared in this study (arrows indicate significant differences); and (c) inter-circuli distance (mm)  $\pm$  95% CI for the 2008 cohort.



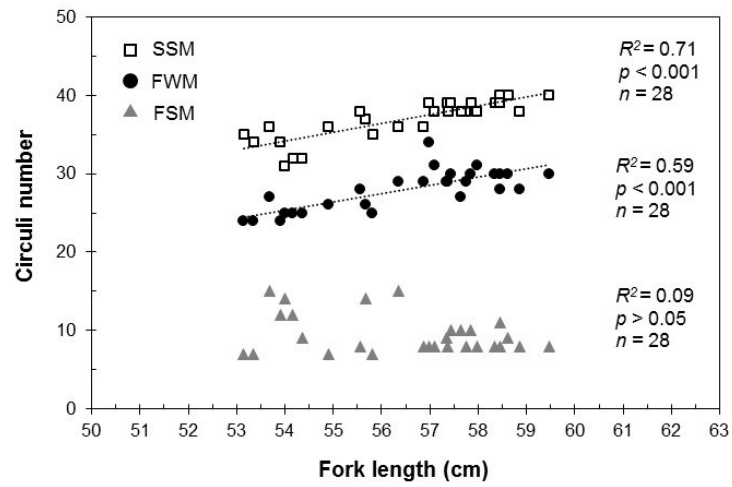


Figure 8. Scatterplot and regression lines of circuli number at FSM, FWM, and SSM according to fork length (cm) for 1-SW Atlantic salmon.

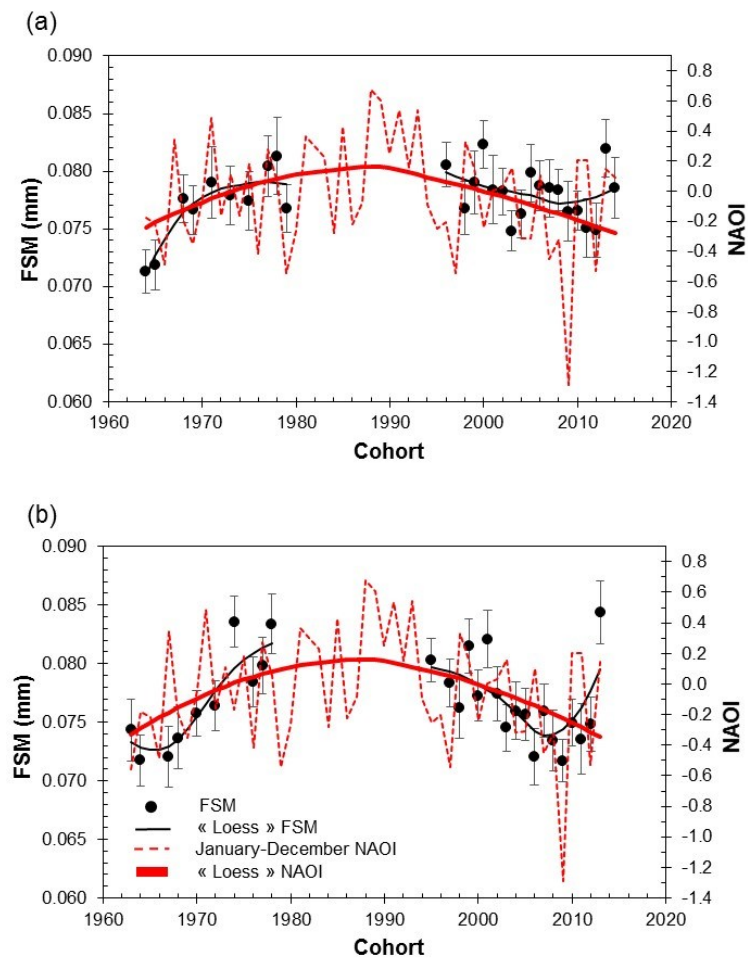


Figure 9. FSM index of growth (mm)  $\pm$  95% CI and North Atlantic Oscillation Index (NAOI; annual means from the monthly values of January–December) with smoothed data (method = loess; span = 1) for: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b) 2-SW Atlantic salmon.

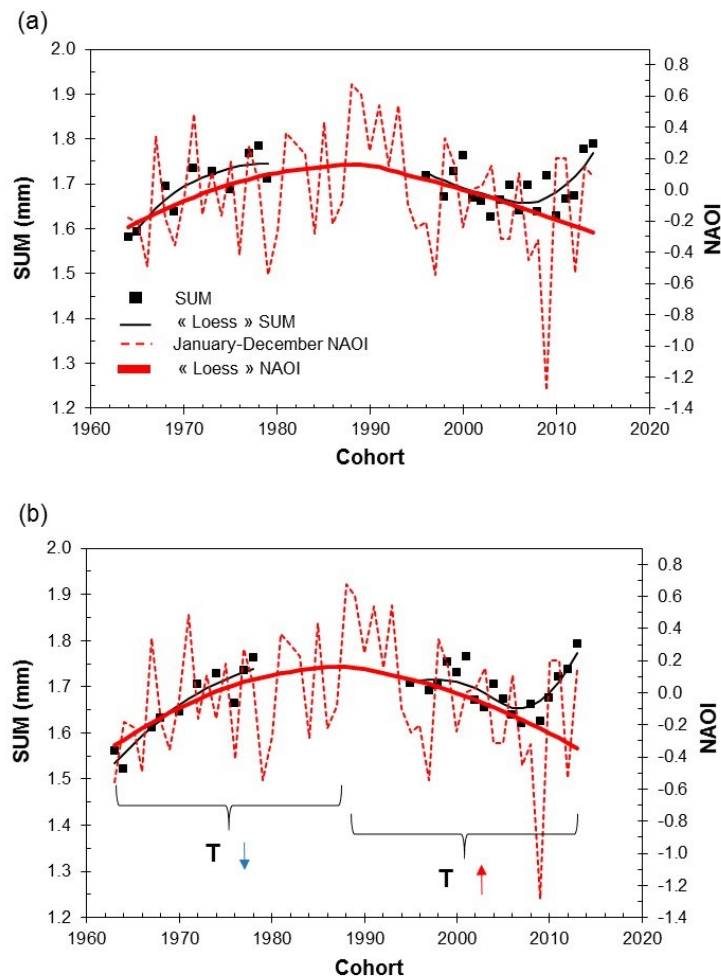


Figure 10. SUM index of growth (mm) and North Atlantic Oscillation Index (NAOI; annual means from the monthly values of January–December) with smoothed data (method = loess; span = 1) for: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b) 2-SW Atlantic salmon. Water temperature (T) is inversely related to NAOI.

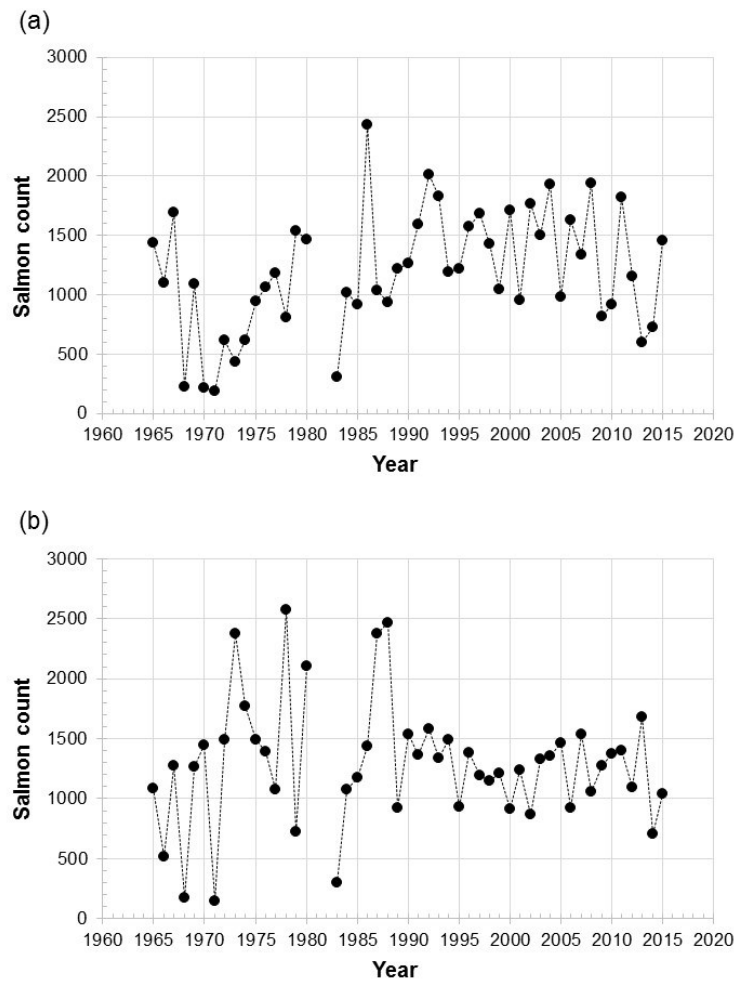


Figure 11. Atlantic salmon count at the Matane River fishway: (a) 1-SW Atlantic salmon; and (b) 2-3-SW and repeat-spawners Atlantic salmon. The salmon movement was not monitored in 1981 and 1982.

## 1.11 APPENDIX 1

Numerical output from the GAM models of the inter-circuli distance (mm) according to the pair of circuli for 1-SW Atlantic salmon.

YEAR	PARAMETRIC COEFFICIENT: Intercept				APPROXIMATE SIGNIFICANCE OF SMOOTH TERM				DEVIANCE EXPLAINED %
	Estimate	Std. Error	t value	Pr (> t )	edf	Ref.df	F	p-value	
1965	0.0529	0.000327	161.7	p < 0.001	9.0	9.0	171.0	p < 0.001	97.7
1966	0.0533	0.000383	139.2	p < 0.001	8.6	9.0	125.3	p < 0.001	96.9
1969	0.0567	0.000371	152.8	p < 0.001	8.8	9.0	152.9	p < 0.001	97.4
1970	0.0549	0.000384	142.9	p < 0.001	8.1	8.8	159.2	p < 0.001	97.3
1972	0.0581	0.000604	96.2	p < 0.001	7.3	8.3	65.4	p < 0.001	93.5
1974	0.0578	0.000457	126.6	p < 0.001	8.6	8.9	91.6	p < 0.001	95.4
1976	0.0565	0.000466	121.3	p < 0.001	8.1	8.8	85.6	p < 0.001	94.6
1978	0.0592	0.000504	117.5	p < 0.001	7.5	8.4	90.4	p < 0.001	95.1
1979	0.0597	0.000607	98.3	p < 0.001	7.8	8.6	50.8	p < 0.001	92.3
1980	0.0573	0.000367	155.9	p < 0.001	8.7	9.0	133.8	p < 0.001	96.9
1997	0.0576	0.000348	165.4	p < 0.001	8.6	8.9	158.8	p < 0.001	97.0
1999	0.0561	0.000402	139.5	p < 0.001	8.6	8.9	99.6	p < 0.001	94.9
2000	0.0578	0.000478	120.8	p < 0.001	8.5	8.9	69.9	p < 0.001	93.1
2001	0.0591	0.000366	161.6	p < 0.001	8.6	9.0	157.9	p < 0.001	97.0
2002	0.0560	0.000538	104.1	p < 0.001	8.3	8.9	71.7	p < 0.001	93.1
2003	0.0557	0.000356	156.3	p < 0.001	8.6	9.0	139.9	p < 0.001	96.7
2004	0.0545	0.000309	176.4	p < 0.001	8.7	9.0	141.6	p < 0.001	96.7
2005	0.0558	0.000363	153.5	p < 0.001	8.8	9.0	130.0	p < 0.001	96.5
2006	0.0569	0.000459	124.0	p < 0.001	8.3	8.9	114.1	p < 0.001	95.9
2007	0.0550	0.000388	141.7	p < 0.001	8.6	9.0	146.6	p < 0.001	96.7
2008	0.0568	0.000445	127.8	p < 0.001	8.5	8.9	88.9	p < 0.001	94.6
2009	0.0549	0.000315	173.9	p < 0.001	8.7	9.0	165.9	p < 0.001	97.1
2010	0.0576	0.000473	121.8	p < 0.001	8.2	8.8	91.4	p < 0.001	95.0
2011	0.0546	0.000308	177.1	p < 0.001	8.4	8.9	174.8	p < 0.001	97.2
2012	0.0558	0.000450	124.1	p < 0.001	8.7	9.0	84.8	p < 0.001	95.0
2013	0.0561	0.000419	133.7	p < 0.001	8.5	8.9	96.3	p < 0.001	95.0
2014	0.0596	0.000452	131.8	p < 0.001	8.6	9.0	126.2	p < 0.001	96.4
2015	0.0600	0.000465	128.9	p < 0.001	8.6	9.0	80.3	p < 0.001	94.6

## 1.12 APPENDIX 2

Numerical output from the GAM models of the inter-circuli distance (mm) according to the pair of circuli for 2-SW Atlantic salmon.

YEAR	PARAMETRIC COEFFICIENT: Intercept				APPROXIMATE SIGNIFICANCE OF SMOOTH TERM				DEVIANCE EXPLAINED %
	Estimate	Std. Error	t value	Pr (> t )	edf	Ref.df	F	p-value	
1965	0.0523	0.000461	113.5	p < 0.001	8.5	8.9	48.7	p < 0.001	87.1
1966	0.0510	0.000391	130.5	p < 0.001	8.2	8.8	72.5	p < 0.001	91.5
1969	0.0539	0.000465	115.9	p < 0.001	8.4	8.9	45.1	p < 0.001	86.9
1970	0.0547	0.000469	116.6	p < 0.001	8.4	8.9	45.9	p < 0.001	87.4
1972	0.0553	0.000348	159.0	p < 0.001	8.9	9.0	94.7	p < 0.001	93.0
1974	0.0572	0.000391	146.3	p < 0.001	8.3	8.9	75.6	p < 0.001	91.6
1976	0.0597	0.000383	156.1	p < 0.001	8.6	9.0	115.1	p < 0.001	94.5
1978	0.0558	0.000372	150.2	p < 0.001	8.4	8.9	98.1	p < 0.001	93.7
1979	0.0582	0.000428	136.0	p < 0.001	8.2	8.8	77.4	p < 0.001	91.9
1980	0.0591	0.000457	129.4	p < 0.001	8.5	8.9	72.6	p < 0.001	91.3
1997	0.0573	0.000328	175.0	p < 0.001	8.6	8.9	139.5	p < 0.001	94.8
1999	0.0567	0.000354	160.1	p < 0.001	8.5	8.9	103.2	p < 0.001	93.5
2000	0.0570	0.000472	121.0	p < 0.001	8.6	8.9	53.4	p < 0.001	88.1
2001	0.0588	0.000405	145.4	p < 0.001	8.6	9.0	95.9	p < 0.001	92.9
2002	0.0580	0.000382	151.7	p < 0.001	8.7	9.0	81.1	p < 0.001	91.7
2003	0.0601	0.000445	135.0	p < 0.001	8.4	8.9	69.3	p < 0.001	90.8
2004	0.0560	0.000366	152.7	p < 0.001	8.8	9.0	85.3	p < 0.001	92.5
2005	0.0563	0.000362	155.4	p < 0.001	8.6	8.9	75.4	p < 0.001	91.7
2006	0.0572	0.000430	133.0	p < 0.001	8.4	8.9	61.5	p < 0.001	88.9
2007	0.0561	0.000391	143.5	p < 0.001	8.4	8.9	86.2	p < 0.001	92.1
2008	0.0549	0.000433	126.8	p < 0.001	8.2	8.8	53.9	p < 0.001	88.2
2009	0.0543	0.000399	136.2	p < 0.001	8.7	9.0	87.3	p < 0.001	92.2
2010	0.0562	0.000416	135.1	p < 0.001	8.8	9.0	48.5	p < 0.001	87.1
2011	0.0545	0.000336	162.0	p < 0.001	8.0	8.7	99.0	p < 0.001	93.3
2012	0.0566	0.000364	155.5	p < 0.001	8.5	8.9	71.1	p < 0.001	91.4
2013	0.0575	0.000533	107.9	p < 0.001	8.1	8.8	32.4	p < 0.001	81.8
2014	0.0597	0.000426	140.0	p < 0.001	8.0	8.7	50.9	p < 0.001	88.0
2015	0.0601	0.000480	125.3	p < 0.001	8.2	8.8	66.9	p < 0.001	90.0

### 1.13 REFERENCES

- Antonsson, T., Heidarsson, T., and Snorrason, S.S. 2010. Smolt emigration and survival to adulthood in two Icelandic stocks of Atlantic salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **139**: 1688–1698. doi:10.1577/T08-200.1.
- Babos, I., and Côté, Y. 1994. Recommendations for improving age interpretation and life history notation based on scale reading in Atlantic salmon (*Salmo Salar*). Gouvernement du Québec, Ministère de l'Environnement et de la Faune.
- Bagenal, T. 1978. *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Baglinière, J.L. 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale: Utilisation pratique et difficultés de la méthode. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **298**: 69–105.
- Beamish, R.J., Mahnken, C., and Neville, C.M. 2004. Evidence that reduced early marine growth is associated with lower marine survival of coho salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **133**: 26–33. doi:10.1577/T03-028.
- Beaugrand, G., and Reid, P.C. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Glob. Change Biol.* **9**: 801–817. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00632.x.
- Beaugrand, G., and Reid, P.C. 2012. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **69**: 1549–1562. doi:10.1093/icesjms/fss153.
- Bielak, A.T. 1984. Quebec North Shore Atlantic salmon Stocks. Ph.D. thesis, University of Waterloo, Waterloo, ON.
- Bielak, A.T., and Power, G. 1986. Independence of sea age and river age in Atlantic salmon (*Salmo salar*) from Quebec North Shore Rivers. *In Salmonid Age at Maturity. Edited by D.J. Meerburg. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. No. 89.* pp. 70–78.
- Boyland, P. 2004. Dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the River Foyle, Ireland. Ph.D. thesis, University of Glasgow, Glasgow.

- Butler, J.R.A., Middlemas, S.J., Graham, I.M., Thompson, P.M., and Armstrong, J.D. 2006. Modelling the impacts of removing seal predation from Atlantic salmon, *Salmo salar*, rivers in Scotland: A tool for targeting conflict resolution. *Fisheries Manag. Ecol.* **13**: 285–291. doi:10.1111/j.1365-2400.2006.00504.x.
- Cairns, D.K. (Editor). 2001a. An evaluation of possible causes of the decline in pre-fishery abundance of North American Atlantic salmon. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. No.* 2358.
- Cairns, D.K. 2001b. Approaches and methods for the scientific evaluation of bird and mammal predation on salmon in the Northwest Atlantic. *CSAS Res. Doc.* 2001/011.
- Cairns, D.K. 2003a. Temperature-mortality relations in marine-phase Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): The search for underlying mechanisms. *In Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures. Edited by E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh and G. Chaput. *CSAS Res. Doc.* 2003/101. pp. 150–161.
- Cairns, D.K. 2003b. Feeding, fasting, and weight-based estimation of natural mortality in marine-phase Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *In Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures. Edited by E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh and G. Chaput. *CSAS Res. Doc.* 2003/101. pp. 162–197.
- Chaput, G., Caron, F., and Marshall, L. 2003. Estimates of survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the first and second years at sea. *In Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures. Edited by E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh and G. Chaput. *CSAS Res. Doc.* 2003/101. pp. 83–109.
- Cheung, W.W.L., Watson, R., and Pauly, D. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* **497**: 365–369.
- COSEWIC. 2010. COSEWIC assessment and status report on the Atlantic salmon *Salmo salar*. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa.
- Crichton, M.I. 1935. Scale-absorption in salmon and sea trout. *Fish. Board Scotl. Salmon Fish.* **4**: 1–8.
- Crozier, W.W. 1993. Evidence of genetic interaction between escaped and farmed salmon and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on a Northern Irish river. *Aquaculture* **113**: 19–29.
- D'Amours, P. 1993. Variations annuelles du poids moyen des captures sportives de saumon atlantique *Salmo salar* (Linné) gaspésien. Master thesis, Université de Moncton, Moncton.



- Davidsen, J.G., Rikardsen, A.H., Halttunen, E., Thorstad, E.B., Økland, F., Letcher, B.H., Skarðhamar, J., and Næsje, T.F. 2009. Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts: Effects of environmental factors. *J. Fish Biol.* **75**: 1700–1718. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02423.x.
- Dempson, J.B., Reddin, D.G., O’Connell, M.F., Helbig, J., Bourgeois, C.E., Mullins, C., Porter, T.R., Lilly, G., Carscadden, J., Stenson, G.B., and Kulka, D. 1998. Spatial and temporal variation in Atlantic salmon abundance in the Newfoundland-Labrador region with emphasis on factors that may have contributed to low returns in 1997. CSAS Res. Doc. 98/114.
- Dempson, J.B., Mullins, C.C., Bourgeois, C., O’Connell, M.F., and Reddin, D.G. 2003. Perspectives on smolt production and marine survival of Newfoundland Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) related to smolt size and run timing. *In* Marine Mortality of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L: Methods and Measures. Edited by E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh and G. Chaput. CSAS Res. Doc. 2003/101. pp. 27–43.
- Dempson, J.B., Braithwaite, V.A., Doherty, D., and Power, M. 2010. Stable isotope analysis of marine feeding signatures of Atlantic salmon in the North Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **67**: 52–61. doi:10.1093/icesjms/fsp227.
- Deschamps, D. 2012. Technique de préparation de structures et d’interprétation de l’âge chez le saumon Atlantique (*Salmo salar*). Gouvernement du Québec. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Direction de l’expertise sur la faune et ses habitats. Service de la faune aquatique.
- DFO. 2007. Atlantic mackerel – Effective 2007 [Online]. Available from <http://www.dfo-mpo.gc.ca/fm-gp/peches-fisheries/ifmp-gmp/mackerel-atl-maquereau/mac-atl-maq-2007-eng.htm> [accessed 6 November 2016].
- DFO. 2015a. Capelin Fishery Management Plan: NAFO Divisions 4RST [Online]. Available from <http://www.dfo-mpo.gc.ca/decisions/fm-2015-gp/atl-014-eng.htm> [accessed 6 November 2016].
- DFO. 2015b. 2J3KLPs Capelin Management Plan 2015-16 [Online]. Available from <http://www.dfo-mpo.gc.ca/decisions/fm-2015-gp/atl-013-eng.htm> [accessed 6 November 2016].
- DFO. 2015c. Herring Fishing Areas 13 and 14-Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Division 4R [Online]. Available from <http://www.dfo-mpo.gc.ca/decisions/fm-2015-gp/atl-005-eng.htm> [accessed 6 November 2016].

- DFO. 2015d. 2J3KLPs Herring Management Plan 2015-16 [Online]. Available from <http://www.dfo-mpo.gc.ca/decisions/fm-2015-gp/atl-006-eng.htm> [accessed 6 November 2016].
- Dixon, H.J., Dempson, J.B., and Power, M. 2015. Assessing the use of different marine growth zones of adult Atlantic salmon scales for studying marine trophic ecology with stable isotope analysis. *Fish. Res.* **164**: 112–119. doi:10.1016/j.fishres.2014.10.009.
- Dunbar, M.J., and Thomson, D.H. 1979. West Greenland salmon and climatic change. *Medd. Grøland* **202**(4): 1–19.
- Duncan, N.J., Thrush, M.A., Elliott, J.A.K., and Bromage, N.R. 2002. Seawater growth and maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) transferred to sea at different times during the year. *Aquaculture* **213**: 293–309.
- Elson, P.F. 1974. Impact of recent economic growth and industrial development on the ecology of Northwest Miramichi Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.* **31**: 521–544.
- Fairchild, W.L., Swansburg, E.O., Arsenault, J.T., and Brown, S.B. 1999. Does an association between pesticide use and subsequent declines in catch of Atlantic salmon (*Salmo salar*) represent a case of endocrine disruption? *Environ. Health Perspect.* **107**: 349–357. doi:10.2307/3434538.
- Fisher, J.P., and Percy, W.G. 2005. Seasonal changes in growth of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) off Oregon and Washington and concurrent changes in the spacing of scale circuli. *Fish. Bull.* **103**: 34–51.
- Fjelldal, P.G., Nordgarden, U., Berg, A., Grotmol, S., Totland, G.K., Wargelius, A., and Hansen, T. 2005. Vertebrae of the trunk and tail display different growth rates in response to photoperiod in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts. *Aquaculture* **250**: 516–524.
- Folkvord, A., and Mosegaard, H. 2002. Quelques exemples d'utilisation des données d'âge individuel. In *Manuel de sclérochronologie des poissons. Edited by J. Panfili, (de) H. Pontual, H. Troadec and P.J. Wright. Coédition Ifremer-IRD.* pp. 143–198.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G., and Kocik, J.F. 1993. Marine survival of North American and European Atlantic salmon: Effects of growth and environment. *ICES J. Mar. Sci.* **50**: 481–492. doi:10.1006/jmsc.1993.1051.

- Friedland, K.D., and Haas, R.E. 1996. Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon. *J. Fish. Biol.* **48**: 1–15. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01414.x.
- Friedland, K.D., Haas, R.E., and Sheenan, T.F. 1996. Post-smolt growth, maturation, and survival of two stocks of Atlantic salmon. *Fish. Bull.* **94**: 654–663.
- Friedland, K.D., Manning, J.P., Link, J.S., Gilbert, J.R., Gilbert, A.T., and O’Connell, A.F. 2012. Variation in wind and piscivorous predator fields affecting the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in the Gulf of Maine. *Fisheries Manag. Ecol.* **19**: 22–35. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00814.x.
- Gibson, A.J.F., Halfyard, E.A., Bradford, R.G., Stokesbury, M.J.W., and Redden, A.M. 2015. Effects of predation on telemetry-based survival estimates: Insights from a study on endangered Atlantic salmon smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **72**: 728–741. doi:10.1139/cjfas-2014-0245.
- Good, C., and Davidson, J. 2016. A review of factors influencing maturation of Atlantic salmon, *Salmo salar*, with focus on water recirculation aquaculture system environments. *J. World Aquac. Soc.* **47**(5): 605–632. doi:10.1111/jwas.12342.
- Groupe SALAR. 1992. Plan de mise en valeur du potentiel salmonicole de la rivière Matane. Rapport présenté à la Société de gestion de la rivière Matane inc.
- Guérard, M. (*Editor*). 2016. Bilan de l’exploitation du saumon au Québec en 2015. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Secteur de la faune et des parcs. Québec.
- Guerrero-Tortolero, D.A., and Bromage, N. 2008. Growth and maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations with different grilse proportions under natural photoperiod and superimposed nighttime light. *Aquaculture* **285**: 63–66.
- Halfyard, E.A., Gibson, A.J.F., Ruzzante, D.E., Stokesbury, M.J.W., and Whoriskey, F.G. 2012. Estuarine survival and migratory behaviour of Atlantic salmon *Salmo salar* smolts. *J. Fish Biol.* **81**: 1626–1645. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03419.x.
- Hansen, L.P., and Quinn, T.R. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55** (Suppl. 1): 104–118. doi:10.1139/d98-010.
- Haraldstad, T. 2011. Scale- and growth analysis of Atlantic salmon (*Salmo salar*) caught with a bag net near the River Mandalselva, on the Skagerrak coast. Master thesis, Norwegian University of Life Science.

- Hastie, T., and Tibshirani, R. 1986. Generalized additive models (with discussion). *Stat. Sci.* **1**: 297–318.
- Hastie, T., and Tibshirani, R. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall/CRC, New York, NY.
- Haugland, M., Holst, J.C., Holm, M., and Hansen, L.P. 2006. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 1488–1500. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.004.
- Hindar, K., and Fleming, I.A. 2007. Behavioral and genetic interactions between escaped farm salmon and wild Atlantic salmon. *In Ecological and Genetic Implications Aquaculture Activities. Edited by T.M. Bert*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. pp. 115–122.
- Hislop, J.R.G., and Shelton, R.G.J. 1993. Marine predators and prey of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *In Salmon in the Sea and New Enhancement Strategies. Edited by D. Mills*. Blackwell Science Ltd, Oxford. pp. 104–118.
- Hogan, F., and Friedland, K.D. 2010. Retrospective growth analysis of Atlantic salmon *Salmo salar* and implications for abundance trends. *J. Fish Biol.* **76**: 2502–2520. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02650.x.
- Holst, J.C., Nilsen, F., Hodneland, K., and Nylund, A. 1993. Observations of the biology and parasites of postsmolt Atlantic salmon, *Salmo salar*, from the Norwegian Sea. *J. Fish Biol.* **42**: 962–966. doi:10.1111/j.1095-8649.1993.tb00402.x.
- Hurrell, J.W., Kushnir, Y., and Visbeck, M. 2001. Climate — the North Atlantic oscillation. *Science* **29**: 603–605.
- ICES. 1984. Report on the Atlantic salmon scale reading workshop, 23–28 April 1984. Aberdeen, Scotland.
- ICES. 1992. Atlantic salmon scale reading guidelines. ICES Cooperative Research Report. No. 188.
- ICES. 2015. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 17–26 March, Moncton, Canada. ICES Document, CM 2015/ACOM: 09.
- Imslund, A.K., Handeland, S.O., and Stefansson, S.O. 2014. Photoperiod and temperature effects on growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon. *Aquacult. Int.* **22**: 1331–1345. doi:10.1007/s10499-014-9750-1.

- Jacobsen, J.A., and Gaard, E. 1997. Open-ocean infestation by salmon lice (*Lepeoptheirus salmonis*): Comparison of wild and escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). ICES J. Mar. Sci. **54**: 1113–1119. doi:10.1016/S1054-3139(97)80016-1.
- Jansen, T., Post, S., Kristiansen, T., Óskarsson, G.J., Boje, J., MacKenzie, B.R., Broberg, M., and Siegstad, H. 2016. Ocean warming expands habitat of a rich natural resource and benefits a national economy. Ecol. Appl. **26**(7): 2021–2032. doi:10.1002/eap.1384.
- Jennings, S., Reynolds, J.D., and Mills, S.C. 1998. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. Proc. R. Soc. Lond B Biol. Sci. **265**: 333–339. doi:10.1098/rspb.1998.0300.
- Jepsen, N., Holthe, E., and Økland, F. 2006. Observations of predation on salmon and trout smolts in a river mouth. Fisheries Manag. Ecol. **13**: 341–343. doi:10.1111/j.1365-2400.2006.00509.x.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Hansen, L.P. 1991. Differences in life history and migratory behaviour between wild and hatchery-reared Atlantic salmon in nature. Aquaculture **98**: 69–78.
- Jonsson, B., Waples, R.S., and Friedland, K.D. 1999. Extinction considerations for diadromous fishes. ICES J. Mar. Sci. **56**: 405–409. doi:10.1006/jmsc.1999.0483.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L.P. 2003. The marine survival and growth of wild and released hatchery reared Atlantic salmon. J. Appl. Ecol. **40**: 900–911. doi:10.1046/j.1365-2664.2003.00851.x.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 2004a. Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. **61**: 2369–2383. doi:10.1139/f04-215.
- Jonsson, N., and Jonsson, B. 2004b. Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). J. Fish. Biol. **64**: 241–247. doi:10.1111/j.1095-8649.2004.00269.x.
- Kacem, A., Baglinière, J.L., and Meunier, F.J. 2013. Resorption of scales in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during its anadromous migration: A quantitative study. Cybium **37**(3): 199–206.
- Kallio-Nyberg, I., Saloniemi, I., Jutila, E., and Jokikokko, E. 2011. Effect of hatchery rearing and environmental factors on the survival, growth and migration of Atlantic salmon in the Baltic Sea. Fish. Res. **109**: 285–294. doi:10.1016/j.fishres.2011.02.015.

- Karppinen, P., Jounela, P., Huusko, R., and Erkinaro, J. 2014. Effects of release timing on migration behaviour and survival of hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a regulated river. *Ecol. Freshw. Fish* **23**: 438–452. doi:10.1111/eff.12097.
- Kleisner, K., Zeller, D., Froese, R., and Pauly, D. 2013. Using global catch data for inferences on the world's marine fisheries. *Fish Fish.* **14**: 293–311. doi:10.1111/j.1467-2979.2012.00469.x.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., and Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): A review of aspects of their life histories. *Ecol. Freshw. Fish* **12**: 1–59. doi:10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x.
- Kruschke, J.K. 2015. *Doing Bayesian Data Analysis: A Tutorial with R, JAGS, and Stan*. Second Edition. Academic Press, Waltham, MA.
- Lear, W.H. 1993. The management of Canadian Atlantic salmon fisheries. *In Perspectives on Canadian Marine Fisheries Management. Edited by L.S. Parsons and W.H. Lear.* Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. No. 226. pp. 151–176.
- Likens, G.E. 1992. *The ecosystem approach: Its use and abuse*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Lorenzen, K. 1996. The relation between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: A comparison of natural ecosystems and aquaculture. *J. Fish Biol.* **49**: 627–747. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb00060.x.
- Lovett, G.M., Burns, D.A., Driscoll, C.T., Jenkins, J.C., Mitchell, M.J., Rustad, L., Shanley, J.B., Likens, G.E., and Haeuber, R. 2007. Who needs environmental monitoring? *Ecol. Environ.* **5**(5): 253–260. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[253:WNEM]2.0.CO;2.
- MacKenzie, K.M. 2010. *The marine life of Atlantic salmon: Evidence from the chemistry of scales*. Ph.D. thesis, University of Southampton, Southampton.
- Mahé, K., Deschamps, D., Elleboode, R., and Coraguer, H. 2012. *Saumon (Salmo salar) d'Atlantique Nord-Ouest: Calibration Franco-Canadienne de l'estimation de l'âge*. Ministère français de l'Outre-mer. IFREMER.
- Maoiléidigh, N.Ó., Potter, E.C.E., McGinnity, P., Crozier, W.W., Hansen, L.P., Gudbergsson, G., Prévost, É., Karisson, L., and MacLean, J. 2003. Examination of marine survival datasets for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North East Atlantic area. *In Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures.

- Edited by* E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh and G. Chaput. CSAS Res. Doc. 2003/101. pp. 10–26.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., and Saunders, R.L. 1998. Movement, migration and smolting of Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55** (Suppl. 1): 77–92. doi:10.1139/d98-011.
- McGinnity, P., Stone, C., Taggart, J.B., Cooke, D., Cotter, D., Hynes, R., McCamley, C., Cross, T., and Ferguson, A. 1997. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: Use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. *ICES J. Mar. Sci.* **54**: 998–1008. doi:10.1016/S1054-3139(97)80004-5.
- McGurk, M.D. 1999. Size dependence of natural mortality rate of sockeye salmon and kokanee in freshwater. *N. Am. J. Fish. Manage.* **19**: 376–396. doi:10.1577/1548-8675(1999)019<0376:SDONMR>2.0.CO;2.
- Middlemas, S.J., Thompson, P.M., and Armstrong, J.D. 2003. The significance of marine mammal predation on salmon and sea trout. *In* *Salmon at the Edge*. *Edited by* D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. pp. 43–60.
- Montevecchi, W.A., Cairns, D.K., and Myers, R.A. 2002. Predation on marine-phase Atlantic salmon (*Salmo salar*) by gannets (*Morus bassanus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 602–612. doi:10.1139/f02-033.
- NOAA. 2016. Earth system research laboratory/climate indices: Monthly atmospheric and ocean time series [Online]. Available from <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/climateindices/> [accessed 31 October 2016].
- Nøttestad, L., Utne, K.R., Óskarsson, G.J., Jónsson, S., Jacobsen, J.A., Tangen, Ø., Anthonypillai, V., Aanes, S., Vølstad, J.H., Bernasconi, M., Debes, H., Smith, L., Sveinbjörnsson, S., Holst, J.C., Jansen, T., and Slotte, A. 2016. Quantifying changes in abundance, biomass, and spatial distribution of Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the Nordic seas from 2007 to 2014. *ICES J. Mar. Sci.* **73**(2): 359–373. doi:10.1093/icesjms/fsv218.
- O’Neil, S., Ritter, J., and Robichaud-LeBlanc, K. (*Editors*). 2000. Proceedings of a workshop on research strategies into the causes of declining Atlantic salmon returns to North American rivers. CSAS Proc. Series. No. 2000/18.

- Ouellet, G. 1977. État des connaissances sur le saumon d'Anticosti et perspectives d'aménagement. *In* Colloque sur le saumon: Un aperçu des études biologiques menées au niveau gouvernemental pour l'exploitation et l'aménagement des populations de saumons du Québec. *Edited by* Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, éditeur. Direction générale de la Faune, Direction de la Recherche Faunique. Québec. pp. 21–58.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., and Zeller, D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* **418**: 689–695.
- Peña, E.A., and Slate, E.H. 2006. Global validation for linear model assumptions. *J. Am. Stat. Assoc.* **101**(473): 341–354. doi:10.1198/016214505000000637.
- Peña, E.A., and Slate, E.H. 2014. gvlma: Global validation of linear models assumptions. R package version 1.0.0.2 [Online]. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=gvlma> [accessed 31 October 2016].
- Peyronnet, A., Friedland, K.D., Maoiléidigh, N.Ó., Manning, M., and Poole, W.R. 2007. Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L. *J. Fish Biol.* **71**: 684–700. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01538.x.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and R Core Team. 2016. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-128 [Online]. Available from <http://CRAN.R-project.org/package=nlme> [accessed 31 October 2016].
- Pomerleau, C., Côté, Y., and Migneault, J.G. 1980. Répertoire des données relatives aux populations de saumon atlantique (*Salmo salar*) des rivières de la région du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie. 1- Guide méthodologique. Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche. Direction de la recherche faunique.
- Potter, E.C.E., and Crozier, W.W. 2000. A perspective on the marine survival of Atlantic salmon. *In* The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological Factors Influencing Survival. *Edited by* D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. pp. 19–36.
- Power, G. 1969. The Salmon of Ungava Bay. Arctic Institute of North America. Montreal.
- Power, G. 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, and Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**: 1601–1611. doi:10.1139/f81-210.
- Quinn, G.P., and Keough, M.J. 2007. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press, New York, NY.



- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [Online]. Available from <https://www.R-project.org/> [accessed 31 October 2016].
- Reddin, D.G., and Murray, J.J. 1985. Environmental conditions in the Northwest Atlantic in relation to salmon catches at West Greenland. *Int. Cons. Explor. Mer.* CM 1985/M: 10.
- Reddin, D.G., and Shearer, W.M. 1987. Sea-surface temperature and distribution of Atlantic salmon in the Northwest Atlantic Ocean. *In Common Strategies of Anadromous and Catadromous Fishes. Edited by M.J. Dadswell, R.J. Klauda, C.M. Moffitt and R.L. Saunders. Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 262–275.
- Reddin, D.G., and Friedland, K.D. 1993. Marine environmental factors influencing the movement and survival of Atlantic salmon. *In Salmon in the Sea and New Enhancement Strategies. Edited by D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford.* p. 79–103.
- Ricker, W.E. 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* No. 191F.
- Rikardsen, A.H., and Dempson, J.B. 2011. Dietary life-support: The marine feeding of Atlantic salmon. *In Atlantic Salmon Ecology. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. Blackwell Science Ltd, Oxford.* pp. 115–144.
- Robitaille, J.A., Côté, Y., Shooner, G., and Hayeur, G. 1986. Growth and maturation patterns of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in the Koksoak River, Ungava, Québec. *In Salmonid Age at Maturity. Edited by D.J. Meerburg. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat.* No. 89. pp. 62–69.
- Rouleau, A., and Bisailon, S. 1991. Atelier de détermination de l'âge par la scalimétrie chez le saumon atlantique, mars 1987. Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche. Direction régionale de la Côte-Nord. Direction de la gestion des espèces et des habitats.
- Salminen, M., Kuikka, S., and Erkamo, E. 1995. Annual variability in survival of sea ranched Baltic salmon, *Salmo salar* L.: Significance of smolt size and marine conditions. *Fisheries Manag. Ecol.* 2: 171–184. doi:10.1111/j.1365-2400.1995.tb00110.x.
- Salminen, M., and Erkamo, E. 1998. Comparison of coastal and river releases of Atlantic salmon smolts in the river Kokemäenjoki, Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 55: 1071–1081. doi:10.1006/jmsc.1998.0411.

- Salsea-Merge. 2008. Workshop on digital scale reading methodology, Trondheim, Norway, 8<sup>th</sup> to 10<sup>th</sup> September 2008.
- Scarnecchia, D.L., Isaksson, A., and White, S.E. 1989. Oceanic and riverine influences on variations in yield among Icelandic stocks of Atlantic salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **118**: 482–494. doi:10.1577/1548-8659(1989)118<0482:OARIOV>2.3.CO;2.
- Scott, D. 2001. Chemical pollution as a factor affecting the sea survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Manag. Ecol.* **8**: 487–499. doi:10.1046/j.1365-2400.2001.00277.x.
- Shearer, W.M. 1992. *The Atlantic Salmon*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Sogard, S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bull. Mar. Sci.* **60**: 1129–1157.
- Staurnes, M., Kroglund, F., and Rosseland, B.O. 1996. Water quality requirement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in water undergoing acidification or liming in Norway. *Water Air Soil Poll.* **85**: 347–352. doi:10.1007/BF00476853.
- Stige, L.C., Ottersen, G., Brander, K., Chan, K-S., and Stenseth, N.C. 2006. Cod and climate: Effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **325**: 227–241. doi:10.3354/meps325227.
- Taylor, V.R. 1986. Les débuts de la pêche du saumon de l'Atlantique à Terre-Neuve et au Labrador. *Publ. Spéc. Can. Sci. Halieut. Aquat.* No. 76.
- Taylor, R.J. 2012. Applications of fish scale analysis to understand growth dynamics of fish populations. Ph.D. thesis, The University of Hull, Hull.
- Thomas, L. 1999. Monitoring long-term population change: Why are there so many analysis methods? *Ecology* **77**: 49–58.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H., and Finstad, B. 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: Behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *J. Fish Biol.* **81**: 500–542. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03370.x.
- Tremblay, G. 1989. La croissance en mer du saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Master thesis, Université du Québec à Rimouski, Rimouski.
- Tremblay, V. 2000. Influence de l'âge de la smoltification sur la durée de séjour en mer du saumon atlantique (*Salmo salar*) sur la rivière de la Trinité. Société de la faune et des parcs du Québec et Université du Québec à Rimouski.

- Van Rij, J., Wieling, M., Baayen, R., and van Rijn, H. 2016. itsadug: Interpreting time series and autocorrelated data using GAMMs. R package version 2.2 [Online]. Available from <https://cran.r-project.org/web/packages/itsadug/index.html> [accessed 31 October].
- Van Someren, V.D. 1937. A preliminary investigation into the causes of scale absorption in Salmon (*Salmo salar* L.). Fish. Board Scotl. Salmon Fish. **11**: 1–11.
- Vollset, K.W., Krøntveit, R.I., Jansen, P.A., Finstad, B., Barlaup, B.T., Skilbrei, O.T., Krkosek, M., Romunstad, P., Aunsmo, A., Jensen, A.J., and Dohoo, I. 2016. Impacts of parasites on marine survival of Atlantic salmon: A meta-analysis. Fish Fish. **17**: 714–730. doi:10.1111/faf.12141.
- Walters, C.J., and Martell, S.J.D. 2004. Fisheries Ecology and Management. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Watson, R.A., and Pauly, D. 2013. The changing face of global fisheries — The 1950s vs. the 2000s. Mar. Policy **42**: 1–4.
- Whoriskey, F.G., Brooking, P., Doucette, G., Tinker, S., and Carr, J.W. 2006. Movements and survival of sonically tagged farmed Atlantic salmon released in Cobscook Bay, Maine, USA. ICES J. Mar. Sci. **63**: 1218–1223. doi:10.1016/j.icesjms.2006.04.002.
- Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Second edition. Use R! Springer-Verlag, New York, NY.
- Wood, S.N. 2006. Generalized Additive Models: In Introduction with R. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL.
- Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. J. R. Stat. Soc. Series B Stat. Methodol. **73**(1): 3–36. doi:10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. Methods Ecol. Evol. **1**: 3–14. doi:10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.



## CONCLUSION GÉNÉRALE

Deux des principaux points à retenir de cette étude sont les variations annuelles des indices de la croissance marine du saumon atlantique de la rivière Matane – vraisemblablement le résultat d'un environnement dynamique – et les tendances annuelles présentées par ces indices. Ces tendances sont très nettes autant chez les unibermarins que les dibermarins. Elles suggèrent, sans toutefois le démontrer, que la diminution de croissance mesurée lors de la période 1995–2012 pourrait être responsable d'une augmentation de la mortalité naturelle.

Un autre point à considérer est la grande similarité entre les tendances annuelles d'IONA et celles des indices de croissance, notamment SUM, à savoir une phase ascendante lors de la première période de prélèvement d'écaillés, et une phase descendante lors de la deuxième période. Sans exclure un lien direct entre ces séries, les résultats indiquent, du moins, qu'elles vont dans le même sens. Ceci suggère que la diminution de croissance et de condition – et l'augmentation possible de la mortalité naturelle du saumon de la rivière Matane lors de la période 1995–2012 – seraient associées à une hausse de la température de l'eau. Les dernières années ont plutôt été caractérisées par une hausse de la croissance et de la condition, et selon les valeurs annuelles d'IONA, par une baisse de la température de l'eau. Si les valeurs d'IONA demeurent élevées au cours des prochaines années, leur addition à la présente série devrait conduire à une nouvelle tendance à la hausse et confirmer, comme pour la croissance et la condition, la nature cyclique de ces changements. À cet effet, il est intéressant de noter que les changements de phase ou de tendance d'IONA ont été précédés par des valeurs extrêmes de cet indice.

Par le passé, des liens directs ont été établis entre IONA et le recrutement de la morue franche dans le nord de l'Atlantique <sup>(190)</sup> et le recrutement, la maturité et la croissance du saumon dans le nord-est de l'Atlantique <sup>(55, 191, 192)</sup>. D'autre part, la baisse d'IONA des

dernières années – et la hausse correspondante des températures des eaux du Groenland et de l’Islande – ont favorisé l’expansion dans ces régions du maquereau bleu, une espèce qui est associée à des eaux relativement chaudes, et le développement d’une importante pêcherie <sup>(193, 194)</sup>. La présence du saumon sur la côte ouest du Groenland semble également être liée à la température de l’eau <sup>(195, 196)</sup>. La pêche au saumon atlantique à cet endroit s’est développée rapidement durant les années 1960 et 1970 <sup>(26)</sup>. Selon nos résultats, cette période a coïncidé avec un environnement marin favorable à la croissance du saumon.

Par ailleurs, notre étude a également permis de mettre en évidence la similarité de la plupart des patrons de déposition des circuli des unibermarins et des dibermarins qui ont smoltifié la même année. Cette similarité suggère que ces saumons ont partagé les mêmes régions lors de leur première année en mer. Par contre, lors de la migration génésique, ces deux groupes de saumons provenaient vraisemblablement de régions ayant des conditions environnementales différentes comme le suggère la présence de l’indice SSM chez les unibermarins pour les années où TSM, chez les dibermarins, était absent. Ces conditions sont demeurées défavorables, du moins pour le saumon atlantique, puisque TSM est absent des patrons de déposition depuis 2002.

Les autres patrons de déposition, qui sont caractérisés chez les unibermarins par des distances intercirculi plus élevées, ont également été observés chez des cohortes de saumons d’élevage destinées aux rivières Penobscot et Connecticut aux États-Unis <sup>(197, 198)</sup>. De tels patrons suggèrent que la croissance réalisée lors de la première année en mer serait un facteur déterminant de l’âge à la maturité, et par conséquent de la durée de vie passée en mer. À l’évidence, la maturation en mer est un processus complexe résultant probablement de l’interaction de plusieurs facteurs d’ordre environnemental, physiologique et génétique. Il est d’ailleurs reconnu que les variations extrêmes de maturation qui caractérisent le saumon atlantique sont le résultat d’une adaptation évolutive à différentes rivières et à différents milieux marins afin de maximiser le succès reproducteur <sup>(199)</sup>.

Selon les résultats de notre étude, la durée du séjour en mer n'est pas liée à la longueur à la smoltification. Au Québec, la longueur des saumoneaux est généralement uniforme d'une rivière à l'autre à l'exception des rivières George, à la Baleine et Koksoak de la baie d'Ungava qui sont caractérisées par des saumoneaux de plus grande taille <sup>(200, 201)</sup>. En ce qui concerne le nombre d'années passées en rivière, il n'y a pas réellement de consensus quant à son rôle sur l'âge en mer. Certaines études proposent des relations positives, d'autres négatives ou tout simplement une absence de relation <sup>(202)</sup>. C'est une absence de relation qui caractérise le saumon d'une vingtaine de rivières de la Côte-Nord du Québec <sup>(202-204)</sup>, de la rivière Saint-Jean à Gaspé <sup>(205)</sup> et de la rivière Koksoak <sup>(206)</sup>. Cependant, une relation inverse a été observée pour le saumon de l'île d'Anticosti <sup>(207)</sup>.

Notre étude révèle l'absence de relations significatives entre les retours en rivière et les indices de croissance. À première vue, il semblerait que des conditions favorables de croissance ne soient pas l'assurance d'une plus grande abondance. D'ailleurs, un examen rapide des retours à la rivière Matane et aux autres rivières du Québec <sup>(21)</sup> révèle d'importantes variations annuelles, des valeurs extrêmes et des patrons annuels hétérogènes qui sont vraisemblablement le résultat d'une combinaison de facteurs. Parmi ces facteurs, on retrouverait la prédation, la pollution, les interceptions en mer et la pêche sur les pâturages marins de la côte ouest du Groenland ce qui, à nouveau, démontre la complexité de la situation. Ce sont de tels facteurs, dont l'effet sur la mortalité du saumon est difficilement mesurable, qui pourraient « masquer » la relation entre les retours à la rivière Matane et les indices de croissance correspondants. Par ailleurs, ces retours ne représentent pas des indices de la survie en mer puisqu'ils ne tiennent pas compte du nombre de saumoneaux ayant quitté la rivière. En ce sens, de faibles retours pourraient néanmoins être associés à des conditions favorables de croissance si un faible nombre de saumoneaux avaient quitté la rivière quelques années auparavant. Ce sont de tels indices de survie qu'il faudrait également analyser en fonction de la croissance. Malheureusement, cette information n'est pas connue pour la rivière Matane mais pourrait certainement faire le sujet d'un projet de recherche.

Chez les unibermarins, la présence d'une relation linéaire significative entre la longueur moyenne et le nombre de circuli à FWM, et son absence à FSM, indique que la période de croissance comprise entre ces deux indices – c.-à-d. approximativement entre les mois de juillet et octobre – est décisive dans l'atteinte de la taille finale, ou à la capture. Une telle relation a déjà été observée chez le saumon atlantique <sup>(155)</sup> et est en accord avec une hypothèse concernant la croissance du saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*) du détroit de Georgia sur la côte ouest canadienne <sup>(151)</sup>. Cette hypothèse porte sur la nécessité d'atteindre une longueur « critique » minimale à la fin du premier automne en mer afin de répondre adéquatement aux demandes métaboliques de l'hiver. Chez les dibermarins, la présence d'une relation linéaire significative entre la longueur moyenne et le nombre de circuli à SWM, et une relation plutôt faible à SSM, indique également l'importance de la taille à atteindre avant le second hiver en mer.

La collection d'écailles de la rivière Matane pourrait être exploitée davantage. Par exemple, l'écologie du régime alimentaire lors du séjour en mer pourrait être étudiée par la composition isotopique en carbone et en azote mesurée au niveau des différentes zones de croissance de l'écaille <sup>(208-210)</sup>. Les résultats pourraient être comparés aux indices de croissance correspondants, entre les années, les cohortes et les divers groupes reproducteurs. Les indices de croissance pourraient être analysés en fonction des températures satellitaires de la surface de l'océan dans le but de modéliser les habitats préférentiels du saumon. Ces indices pourraient également être comparés avec ceux provenant d'autres rivières afin d'évaluer la représentativité et l'utilisation possible de la Matane comme une rivière témoin. Enfin, le matériel biologique recouvrant les écailles pourrait être utilisé en vue d'éventuelles études génétiques dans des buts de conservation et de gestion.

De plus, il serait intéressant d'examiner quantitativement le processus de résorption des écailles qui se produit lors de la migration en rivière et pendant la ponte <sup>(211, 212)</sup>. Au cours de la présente étude, ce processus semble avoir été plus important lors de certaines années ce



qui a occasionné un plus grand rejet des spécimens sélectionnés pour l'analyse scalimétrique (ces spécimens ont été remplacés). L'étude de l'évolution et de l'intensité de ce processus par une description morphométrique des écailles et par une comparaison des résultats entre les sexes ou avec les conditions environnementales de la rivière (p. ex. le débit et la température) serait à considérer. À première vue, la seule étude qui aborde ce sujet concerne les saumons de la rivière Scorff située dans le sud de la Bretagne <sup>(213)</sup>.

Si toutes les captures réalisées sur la rivière Matane devaient un jour être remises à l'eau (c'est le cas présentement des rivières à saumon des provinces de l'Atlantique), des prélèvements d'écailles sur un nombre limité de saumons devraient néanmoins être réalisés au poste d'observation de la passe migratoire afin de : (i) conserver et bonifier la valeur historique de cette collection (d'ailleurs, il est dommage de ne pas avoir de données pour la période 1981–1996); et (ii) répondre, évidemment, à des besoins futurs. Le monitoring à long terme – malgré les contraintes budgétaires/politiques... – est une composante clef des sciences de l'environnement <sup>(214)</sup> et demeure un élément essentiel à l'évaluation et à la gestion des stocks de poissons <sup>(215, 216)</sup>.

Par ailleurs, le prélèvement actuel devrait être amélioré. Au cours de cette étude, des spécimens sélectionnés ont dû être rejetés car leurs écailles, de par leur forme, n'avaient évidemment pas été prélevées au bon endroit <sup>(138–140, 217)</sup> ou étaient tout simplement en nombre insuffisant. De plus, certaines écailles étaient endommagées dû au prélèvement même – ce dernier doit être effectué avec des pinces – ou avaient été pliées lors de leur insertion dans les enveloppes d'échantillonnage. Ce problème a été observé à certains des postes d'enregistrement situés en amont sur la rivière. Ces derniers, en raison de la proximité des meilleures fosses, sont les plus fréquentés par les pêcheurs sportifs.

Le déclin d'abondance d'une espèce marine a maintes fois été associé à l'effet combiné de plusieurs facteurs incluant la surpêche et les conditions environnementales <sup>(133)</sup>. Les pêches commerciales ont rarement été soutenables <sup>(218)</sup>! Elles ont plutôt provoqué des

épuisements en série qui ont longtemps été masqués par l'amélioration de la technologie, l'expansion géographique et une exploitation parfois « douteuse » (p. ex. rejets en mer d'espèces non commerciales ou des petits individus d'une espèce commerciale ou les deux). Chez le saumon atlantique, les pêches commerciales ont également engendré des modifications du rapport entre les unibermarins et les grands saumons <sup>(219)</sup> et une diminution du poids moyen des captures récréatives <sup>(220)</sup> en raison d'une sélection sur les plus grands individus.

Le réchauffement des océans a déjà affecté les pêches mondiales depuis les quatre dernières décennies! La composition des prises a significativement changé avec une dominance croissante des captures d'espèces d'eau chaude à des latitudes plus élevées (p. ex. le maquereau bleu dans les eaux du Groenland et de l'Islande où se retrouve également le saumon atlantique) et une diminution des captures d'espèces subtropicales dans les tropiques <sup>(221)</sup>. Dans l'ensemble, la production dans l'Atlantique a diminué, tandis que celle du Pacifique a augmenté. En raison de l'épuisement des stocks et des déplacements causés par le réchauffement des océans, les flottes hauturières doivent maintenant opérer dans des lieux de plus en plus éloignés, notamment dans l'hémisphère sud, le long du plateau continental de l'Antarctique <sup>(222)</sup>.

Devant ce constat, il est impératif de reconnaître que toute stratégie de reconstruction d'un stock, pour être efficace, doit nécessairement passer par une connaissance de tous les facteurs affectant ce stock <sup>(223)</sup>. En ce sens, la présente étude représentait une première étape vers une meilleure compréhension des mécanismes affectant le recrutement du saumon atlantique d'une rivière du Québec.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Dunfield, R.W. 1986. Le saumon de l'Atlantique dans l'histoire de l'Amérique du Nord. Publ. Spéc. Can. Sci. Halieut. Aquat. N° 80.
2. Blair, A.A. 1938. Scales of Lake Ontario salmon indicate a land-locked form. *Copeia* **1938** (4) : 206. doi:10.2307/1436524.
3. Legendre, V., Mongeau, J.R., Leclerc, J., et Brisebois, J. 1980. Les salmonidés des eaux de la plaine de Montréal. Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche. Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune. Rapp. tech. N° 06-27.
4. Guiry, E.J., Needs-Howarth, S., Friedland, K.D., Hawkins, A.L., Szpak, P., Macdonald, R., Courtemanche, M., Holm, E., et Richards, M.P. 2016. Lake Ontario salmon (*Salmo salar*) were not migratory: A longstanding historical debate solved through stable isotope analysis. *Scientific Reports* 6:36249. doi:10.1038/srep36249.
5. Parsons, J.W. 1973. History of salmon in the Great Lakes, 1850–1970. U.S. Bur. Sport Fish. Wild. Tech. Rep. N° 68.
6. Nettle, R. 1857. The Salmon Fisheries of the St-Lawrence River and its Tributaries. John Lovell, St. Nicholas Street, Montreal.
7. Small, H.B. 1867. The Canadian Handbook and Tourist's Guide. M. Longmoore & Co., Montreal.
8. Huard, V.A. 1897. Labrador et Anticosti. C.-O. Beauchemin & Fils, Montréal.
9. Comeau, N.A. 1945. La vie et le sport sur la Côte-Nord, du Bas-Saint-Laurent et du Golfe. Éditions Garneau, Québec.
10. Charest, P., Girard, C., et Rodon, T. 2012. Pêche alimentaire et participation autochtone à la gestion de la pêche aux salmonidés. *Dans* Les pêches des premières nations dans l'est du Québec: Innus, Malécites et Micmacs. Sous la direction de P. Charest, C. Girard et T. Rodon. Presses de l'Université Laval, Québec. p. 23–45.

11. Taylor, V.R. 1986. Les débuts de la pêche du saumon de l'Atlantique à Terre-Neuve et au Labrador. Publ. Spéc. Can. Sci. Halieut. Aquat. N° 76.
12. Dymond, J.R. 1965. The Lake Ontario Salmon (*Salmo salar*). Ontario Department of Lands and Forests. Maple, Ontario.
13. Saunders, R.L. 1981. Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks and management implications in the Canadian Atlantic Provinces and New England, USA. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **38** : 1612–1625. doi:10.1139/f81-211.
14. Marschall, E.A., Mather, M.E., Parrish, D.L., Allison, G.W., et McMenemy, J.R. 2011. Migration delays caused by anthropogenic barriers: Modeling dams, temperature, and success of migrating salmon smolts. Ecol. Appl. **21**(8) : 3014–3031. doi:10.1890/10-0593.1.
15. Lawrence, E.R., Kuparinen, A., et Hutchings, J.A. 2016. Influence of dams on population persistence in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Zool. **94** : 329–338. doi:10.1139/cjz-2015-0195.
16. Beaudin, B., et Côté, Y. 2008. Le saumon, 400 ans d'histoire et de passion au Québec. Rédigé par un collectif d'auteurs, Saumon illimité (FQSA), Québec.
17. May, A.W., et Lear, W.H. 1971. Digest of Canadian Atlantic salmon catch statistics. Fish. Res. Board Can. Tech. Rep. N° 270.
18. Lear, W.H. 1993. The management of Canadian Atlantic salmon fisheries. Dans Perspectives on Canadian Marine Fisheries Management. Sous la direction de L.S. Parsons et W.H. Lear. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. N° 226. p. 151–176.
19. DFO et MRNF. 2009. Conservation Status Report, Atlantic Salmon in Atlantic Canada and Québec: PART II – Anthropogenic considerations. Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. N° 2870.
20. Chase, S. 2003. Closing the North American mixed-stock commercial fishery for wild Atlantic salmon. Dans Salmon at the Edge. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 84–92.
21. Guérard, M. (*Directeur de la rédaction*). 2016. Bilan de l'exploitation du saumon au Québec en 2015. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Secteur de la faune et des parcs. Québec.

22. COSEPAC. 2010. Évaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le saumon atlantique (*Salmo salar*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa.
23. Parrish, D.L., Behnke, R.J., Gephard, S.R., McCormick, S.D., et Reeves, G.H. 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55** (Suppl. 1) : 281–287. doi:10.1139/d98-012.
24. Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., et Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): A review of aspects of their life histories. *Ecol. Freshw. Fish* **12** : 1–59. doi:10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x.
25. Potter, E.C.E., et Crozier, W.W. 2000. A perspective on the marine survival of Atlantic salmon. *Dans The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological Factors Influencing Survival*. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 19–36.
26. ICES. 2015. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 17–26 March, Moncton, Canada. ICES Document, CM 2015/ACOM : 09.
27. Shearer, W.M. 1992. *The Atlantic Salmon*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
28. Jonsson, B., Waples, R.S., et Friedland, K.D. 1999. Extinction considerations for diadromous fishes. *ICES J. Mar. Sci.* **56** : 405–409. doi:10.1006/jmsc.1999.0483.
29. Mills, D. 2000. Introduction. *Dans The Ocean Life of Atlantic Salmon*. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 1–6.
30. Friedland, K.D., Reddin, D.G., McMenemy, J.R., et Drinkwater, K.F. 2003. Multidecadal trends in North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks and climate trends relevant to juvenile survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **60** : 563–583. doi:10.1139/f03-047.
31. Dempson, J.B., Reddin, D.G., O'Connell, M.F., Helbig, J., Bourgeois, C.E., Mullins, C., Porter, T.R., Lilly, G., Carscadden, J., Stenson, G.B., et Kulka, D. 1998. Spatial and temporal variation in Atlantic salmon abundance in the Newfoundland-Labrador region with emphasis on factors that may have contributed to low returns in 1997. *CSAS Res. Doc.* 98/114.

32. O'Neil, S., Ritter, J., et Robichaud-LeBlanc, K. (*Directeurs de la rédaction*). 2000. Proceedings of a workshop on research strategies into the causes of declining Atlantic salmon returns to North American rivers. CSAS Proc. Series. N° 2000/18.
33. Maoiléidigh, N.Ó., Potter, E.C.E., McGinnity, P., Crozier, W.W., Hansen, L.P., Gudbergsson, G., Prévost, É., Karisson, L., et MacLean, J. 2003. Examination of marine survival datasets for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North East Atlantic area. *Dans* Marine Mortality of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L: Methods and Measures. Sous la direction de E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh et G. Chaput. CSAS Res. Doc. 2003/101. p. 10–26.
34. Davidsen, J.G., Rikardsen, A.H., Halttunen, E., Thorstad, E.B., Økland, F., Letcher, B.H., Skarðhamar, J., et Næsje, T.F. 2009. Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts: Effects of environmental factors. *J. Fish Biol.* **75** : 1700–1718. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02423.x.
35. Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H., et Finstad, B. 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: Behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *J. Fish Biol.* **81** : 500–542. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03370.x.
36. Doubleday, W.G., Rivard, D.R., Ritter, J.A., et Vickers, K.U. 1979. Natural mortality rate estimates for North Atlantic salmon in the sea. ICES Document, CM 1979/M : 26.
37. Chadwick, E.M.P. 1987. Causes of variable recruitment in a small Atlantic salmon stock. *Am. Fish. Soc. Symp.* **1** : 390–401.
38. Chadwick, E.M.P. 1988. Relationship between Atlantic salmon smolts and adults in Canadian waters. *Dans* Atlantic Salmon: Planning for the Future. Sous la direction de D. Mills. Croom Helm, London. p. 301–324.
39. Scarnecchia, D.L., Isaksson, A., et White, S.E. 1989. Oceanic and riverine influences on variations in yield among Icelandic stocks of Atlantic salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **118** : 482–494. doi:10.1577/1548-8659(1989)118<0482:OARIOV>2.3.CO;2.
40. Hansen, L.P., et Quinn, T.R. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55** (Suppl. 1) : 104–118. doi:10.1139/d98-010.

41. McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., et Saunders, R.L. 1998. Movement, migration and smolting of Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55** (Suppl. 1) : 77–92. doi:10.1139/d98-011.
42. Chaput, G., Caron, F., et Marshall, L. 2003. Estimates of survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the first and second years at sea. *Dans Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures. Sous la direction de E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh et G. Chaput. CSAS Res. Doc. 2003/101. p. 83–109.
43. Kallio-Nyberg, I., Saloniemä, I., Jutila, E., et Jokikokko, E. 2011. Effect of hatchery rearing and environmental factors on the survival, growth and migration of Atlantic salmon in the Baltic Sea. *Fish. Res.* **109** : 285–294. doi:10.1016/j.fishres.2011.02.015.
44. Cairns, D.K. (*Directeur de la rédaction*). 2001. An evaluation of possible causes of the decline in pre-fishery abundance of North American Atlantic salmon. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* N° 2358.
45. Cairns, D.K. 2003. Temperature-mortality relations in marine-phase Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): The search for underlying mechanisms. *Dans Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures. Sous la direction de E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh et G. Chaput. CSAS Res. Doc. 2003/101. p. 150–161.
46. Cairns, D.K. 2003. Feeding, fasting, and weight-based estimation of natural mortality in marine-phase Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Dans Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures. Sous la direction de E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh et G. Chaput. CSAS Res. Doc. 2003/101. p. 162–197.
47. Scarnecchia, D.L. 1983. Age at sexual maturity in Iceland stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40** : 1456–1468. doi:10.1139/f83-168.
48. Reddin, D.G., et Shearer, W.M. 1987. Sea-surface temperature and distribution of Atlantic salmon in the Northwest Atlantic Ocean. *Am. Fish. Soc. Symp.* **1** : 262–275.
49. Friedland, K.D., Reddin, D.G., et Kocik, J.F. 1993. Marine survival of North American and European Atlantic salmon: Effects of growth and environment. *ICES J. Mar. Sci.* **50** : 481–492. doi:10.1006/jmsc.1993.1051.

50. Ritter, J.A. 1989. Marine migration and natural mortality of North American Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Can. Manus. Rep. Fish. Aquat. Sci. N° 2041.
51. Dickson, B., et Turrell, W.R. 2000. The NOA: The dominant atmospheric process affecting oceanic variability in home, middle and distant waters of European Atlantic salmon. *Dans* The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological Factors Influencing Survival. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 92–115.
52. Friedland, K.D., Hansen, L.P., et Dunkley, D.A. 1998. Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the North Sea area. Fish. Oceanogr. **7** : 22–24. doi:10.1046/j.1365-2419.1998.00047.x.
53. Friedland, K.D., Hansen, L.P., et 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** : 419–429. doi:10.1006/jmsc.1999.0639.
54. Friedland, K.D., Reddin, D.G., et Castonguay, M. 2003. Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. ICES J. Mar. Sci. **60** : 343–355. doi:10.1016/S1054-3139(03)00022-5.
55. Jonsson, B., et Jonsson, N. 2004. Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. **61** : 2369–2383. doi:10.1139/f04-215.
56. Jutila, E., Jokikokko, E., et Julkunen, M. 2005. The smolt run and postsmolt survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to early summer water temperatures in the northern Baltic Sea. Ecol. Freshw. Fish. **14** : 69–78. doi:10.1111/j.1600-0633.2005.00079.x.
57. Friedland, K.D., MacLean, J.C., Hansen, L.P., Peyronnet, A.J., Karlsson, L., Reddin, D.G., et Maoiléidigh, N.Ó. 2009. The recruitment of Atlantic salmon in Europe. ICES J. Mar. Sci. **66** : 289–304. doi:10.1093/icesjms/fsn210.
58. Friedland, K.D., Shank, B.V., Todd, C.D., McGinnity, P., et Nye, J.A. 2014. Differential response of continental stock complexes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the Atlantic Multidecadal Oscillation. J. Mar. Syst. **133** : 77–87. doi:10.1016/j.jmarsys.2013.03.003.



59. Jonsson, B., Jonsson, N., et Albretsen, J. 2016. Environmental change influences the life history of salmon *Salmo salar* in the North Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.* **88** : 618–637. doi:10.1111/jfb.12854.
60. Hislop, J.R.G., et Shelton, R.G.J. 1993. Marine predators and prey of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Dans Salmon in the Sea and New Enhancement Strategies*. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 104–118.
61. Daan, N., Gislason, H., Pope, J.G., et Rice, J.C. 2005. Changes in the North Sea fish community: Evidence of indirect effects of fishing? *ICES J. Mar. Sci.* **62** : 177–188. doi:10.1016/j.icesjms.2004.08.020.
62. Haugland, M., Holst, J.C., Holm, M., et Hansen, L.P. 2006. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **63** : 1488–1500. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.004.
63. Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Jokikokko, E., et Saloniemi, I. 2006. Survival of reared Atlantic salmon and sea trout in relation to marine conditions of smolt year in the Baltic Sea. *Fish. Res.* **80** : 295–304. doi:10.1016/j.fishres.2006.03.026.
64. Rikardsen, A.H., et Dempson, J.B. 2011. Dietary life-support: The marine feeding of Atlantic salmon. *Dans Atlantic Salmon Ecology*. Sous la direction de Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen et J. Skurdal. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 115–144.
65. Mills, K.E., Pershing, A.J., Sheehan, T.F., et Mountain, D. 2013. Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Glob. Change Biol.* **19** : 3046–3061. doi:10.1111/gcb.12298.
66. Crozier, W.W. 1993. Evidence of genetic interaction between escaped and farmed salmon and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on a Northern Irish river. *Aquaculture* **113** : 19–29.
67. McGinnity, P., Stone, C., Taggart, J.B., Cooke, D., Cotter, D., Hynes, R., McCamley, C., Cross, T., et Ferguson, A. 1997. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: Use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. *ICES J. Mar. Sci.* **54** : 998–1008. doi:10.1016/S1054-3139(97)80004-5.

68. Fleming, I.A., Hindar, K., Mjølnerød, I.B., Jonsson, B., Balstad, T., et Lamberg, A. 2000. Lifetime success and interactions of farmed Atlantic salmon invading a native population. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **267** : 1515–1523. doi:10.1098/rspb.2000.1173.
69. Moffett, I.J.I., Crozier, W.W., et Kennedy, G.J.A. 2002. A review of salmon ranching from the River Bush Salmon Station, 1984–1999. Report to Department of Culture, Arts and Leisure for N. Ireland.
70. Butler, J.R.A., et Watt, J. 2003. Assessing and managing the impacts of marine salmon farms on wild Atlantic salmon in Western Scotland. Identifying Priority Rivers for conservation. *Dans Salmon at the Edge*. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 93–118.
71. McGinnity, P., Ferguson, A., Baker, N., Cotter, D., Cross, T., Cooke, D., Hynes, R., O’Hea, B., Maoiléidigh, N.Ó., Prodöhl, P.A., et Rogan, G. 2003. A two-generation experiment comparing the fitness and life history traits of native, ranched, non-native, farmed and "hybrid" Atlantic salmon under natural conditions. *Dans Salmon at the Edge*. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 138–143.
72. Hindar, K., et Fleming, I.A. 2007. Behavioral and genetic interactions between escaped farm salmon and wild Atlantic salmon. *Dans Ecological and Genetic Implications Aquaculture Activities*. Sous la direction de T.M. Bert. Springer, Dordrecht, The Netherlands. p. 115–122.
73. Taranger, G.L., Karlsen, O., Bannister, R.J., Glover, K.A., Husa, V., Karlsbakk, E., Kvamme, B.O., Boxaspen, K.K., Bjørn, P.A., Finstad, B., Madhun, A.S., Morton, H.C., et Sva, T. 2015. Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. *ICES J. Mar. Sci.* **72**(3) : 997–1021. doi:10.1093/icesjms/fsu132.
74. Jonsson, N., Hansen, L.P., et Jonsson, B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *J. Anim. Ecol.* **60** : 937–947. doi:10.2307/5423.
75. Salminen, M., Kuikka, S., et Erkamo, E. 1995. Annual variability in survival of sea ranched Baltic salmon, *Salmo salar* L.: Significance of smolt size and marine conditions. *Fisheries Manag. Ecol.* **2** : 171–184. doi:10.1111/j.1365-2400.1995.tb00110.x.

76. Lundqvist, H., McKinnel, S., Fangstam, H., et Berglund, I. 1994. The effect of time, size and sex on recapture rates and yield after river releases of *Salmo salar* smolts. *Aquaculture* **121** : 245–257.
77. Antonsson, T., Heidarsson, T., et Snorrason, S.S. 2010. Smolt emigration and survival to adulthood in two Icelandic stocks of Atlantic salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **139** : 1688–1698. doi:10.1577/T08-200.1.
78. Hansen, L.P. 1987. Growth, migration and survival of lake reared juvenile anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Fauna norv. Ser. A* **8** : 29–34.
79. Hvidsten, N.A., et Hansen, L.P. 1988. Increased recaptured rate of adult Atlantic salmon, *Salmo salar*, stocked at high water discharge. *J. Fish Biol.* **32** : 153–154. doi:10.1111/j.1095-8649.1988.tb05345.x.
80. Hansen, L.P., et Jonsson, B. 1989. Salmon ranching experiments in the River Imsa: Effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration. *Aquaculture* **82** : 367–373.
81. Hansen, L.P., et Jonsson, B. 1991. The effect of timing of Atlantic salmon smolt and post-smolt release on the distribution of adult return. *Aquaculture* **98** : 61–67.
82. Jonsson, N., Jonsson, B., et Hansen, L.P. 1990. Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Anim. Behav.* **40** : 313–321.
83. Staurnes, M., Lysfjord, G., Hansen, L.P., et Heggberget, T.G. 1993. Recapture rates of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) related to smolt development and time of release. *Aquaculture* **118** : 327–337.
84. McCormick, S.D., Cunjak, R.A., Dempson, B., O’Dean, M.F., et Carey, J.B. 1999. Temperature-related loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild. *Can. J. Fish. Aquat.* **56** : 1649–1658. doi:10.1139/f99-099.
85. Andreassen, P.M.R., Martinussen, M.B., Hvidsten, N.A., et Stefansson, S.O. 2001. Feeding and prey-selection of wild Atlantic salmon post-smolts. *J. Fish Biol.* **58** : 1667–1679. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb02321.x.
86. Crozier, W.W., et Kennedy, G.J.A. 2002. Impact of tagging with coded wire tags on marine survival of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) migrating from the R. Bush, Northern Ireland. *Fish. Res.* **59** : 209–215.

87. Duncan, N.J., Thrush, M.A., Elliott, J.A.K., et Bromage, N.R. 2002. Seawater growth and maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) transferred to sea at different times during the year. *Aquaculture* **213** : 293–309.
88. Dempson, J.B., Mullins, C.C., Bourgeois, C., O’Connell, M.F., et Reddin, D.G. 2003. Perspectives on smolt production and marine survival of Newfoundland Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) related to smolt size and run timing. *Dans Marine Mortality of Atlantic Salmon, Salmo salar* L: Methods and Measures. Sous la direction de E.C.E. Potter, N.Ó. Maoiléidigh et G. Chaput. CSAS Res. Doc. 2003/101. p. 27–43.
89. Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemi, I., et 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** : 289–295. doi:10.1016/j.fishres.2008.12.009.
90. Karppinen, P., Jounela, P., Huusko, R., et Erkinaro, J. 2014. Effects of release timing on migration behaviour and survival of hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a regulated river. *Ecol. Freshw. Fish* **23** : 438–452. doi:10.1111/eff.12097.
91. Salminen, M., et Erkamo, E. 1998. Comparison of coastal and river releases of Atlantic salmon smolts in the river Kokemäenjoki, Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* **55** : 1071–1081. doi:10.1006/jmsc.1998.0411.
92. Jonsson, B., Jonsson, N., et Hansen, L.P. 1991. Differences in life history and migratory behaviour between wild and hatchery-reared Atlantic salmon in nature. *Aquaculture* **98** : 69–78.
93. Jonsson, N., Jonsson, B., et Hansen, L.P. 2003. The marine survival and growth of wild and released hatchery reared Atlantic salmon. *J. Appl. Ecol.* **40** : 900–911. doi:10.1046/j.1365-2664.2003.00851.x.
94. Hvidsten, N.A., et Møkkelgjerd, P.I. 1987. Predation on salmon smolts, *Salmo salar* L., in the estuary of the River Surna, Norway. *J. Fish Biol.* **30** : 273–280. doi:10.1111/j.1095-8649.1987.tb05752.x.
95. Hvidsten, N.A., et Lund, R.A. 1988. Predation on hatchery and wild smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the estuary of River Orkla, Norway. *J. Fish Biol.* **33** : 121–126. doi:10.1111/j.1095-8649.1988.tb05453.x.

96. Grout, D.E. 2006. Interactions between striped bass (*Morone saxatilis*) rebuilding programmes and the conservation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and other anadromous fish species in the USA. ICES J. Mar. Sci. **63** : 1346–1352. doi:10.1016/j.icesjms.2006.03.021.
97. Jepsen, N., Holthe, E., et Økland, F. 2006. Observations of predation on salmon and trout smolts in a river mouth. Fisheries Manag. Ecol. **13** : 341–343. doi:10.1111/j.1365-2400.2006.00509.x.
98. Friedland, K.D., Manning, J.P., Link, J.S., Gilbert, J.R., Gilbert, A.T., et O’Connell, A.F. 2012. Variation in wind and piscivorous predator fields affecting the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in the Gulf of Maine. Fisheries Manag. Ecol. **19** : 22–35. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00814.x.
99. Thorstad, E.B., Uglem, I., Finstad, B., Chittenden, C.M., Nilsen, R., Økland, F., et Bjørn, P.A. 2012. Stocking location and predation by marine fishes affect survival of hatchery-reared Atlantic salmon smolts. Fisheries Manag. Ecol. **19** : 400–409. doi:10.1111/j.1365-2400.2012.00854.x.
100. Gibson, A.J.F., Halfyard, E.A., Bradford, R.G., Stokesbury, M.J.W., et Redden, A.M. 2015. Effects of predation on telemetry-based survival estimates: Insights from a study on endangered Atlantic salmon smolts. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **72** : 728–741. doi:10.1139/cjfas-2014-0245.
101. Meister, A.L., et Gramlich, F.J. 1967. Cormorant predation on tagged Atlantic salmon smolts. Final report of the 1966-67 cormorant-salmon smolt study. Atlantic Sea Run Salmon Commission. Orono, ME.
102. Krohn, W.B., et Blackwell, B.F. 1996. Part I: Concerning a study to determine whether or not this controversial Maine nester is a major predator of Atlantic salmon smolts in the Penobscot River. Maine Fish and Wildlife **38**(2) : 9–12.
103. Cairns, D.K. 2001. Approaches and methods for the scientific evaluation of bird and mammal predation on salmon in the Northwest Atlantic. CSAS Res. Doc. 2001/011.
104. Dieperink, C., Bak, B.D., Pedersen, L.F., Pedersen, M.I., et Pedersen, S. 2002. Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. J. Fish Biol. **61** : 848–852. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb00917.x.

105. Montevecchi, W.A., Cairns, D.K., et Myers, R.A. 2002. Predation on marine-phase Atlantic salmon (*Salmo salar*) by gannets (*Morus bassanus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59** : 602–612. doi:602–612. 10.1139/f02-033.
106. Montevecchi, W.A., et Cairns, D.K. 2003. Predation by gannets on post-smolt Atlantic salmon. Research implications and research opportunities. *Dans Salmon at the Edge*. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 61–77.
107. Svenning, M.A., Fagermo, S.E., Barrett, R.T., Borgstrøm, R., Vaders, W., Pedersen, T., et Sandring, S. 2005. Goosander predation and its potential impact on Atlantic salmon smolts in the River Tana estuary, northern Norway. *J. Fish Biol.* **66** : 924–937. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00638.x.
108. Koed, A., Baktoft, H., et Bak, B.D. 2006. Causes of mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts in a restored river and its estuary. *River Res. Appl.* **22** : 69–78. doi:10.1002/rra.894.
109. Halfyard, E.A., Gibson, A.J.F., Ruzzante, D.E., Stokesbury, M.J.W., et Whoriskey, F.G. 2012. Estuarine survival and migratory behaviour of Atlantic salmon *Salmo salar* smolts. *J. Fish Biol.* **81** : 1626–1645. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03419.x.
110. Hawkes, J.P., Saunders, R., Vashon, A.D., et Cooperman, M.S. 2013. Assessing efficacy of non-lethal harassment of double-crested cormorants to improve Atlantic salmon smolt survival. *Northeast. Nat.* **20**(1) : 1–18. doi:10.1656/045.020.0101.
111. Carss, D.N., Kruuk, H., et Conroy, J.W.H. 1990. Predation on adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., by otters, *Lutra lutra* (L.), within the River Dee system, Aberdeenshire, Scotland. *J. Fish Biol.* **37** : 935–944. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb03597.x.
112. Middlemas, S.J., Thompson, P.M., et Armstrong, J.D. 2003. The significance of marine mammal predation on salmon and sea trout. *Dans Salmon at the Edge*. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 43–60.
113. Butler, J.R.A., Middlemas, S.J., Graham, I.M., Thompson, P.M., et Armstrong, J.D. 2006. Modelling the impacts of removing seal predation from Atlantic salmon, *Salmo salar*, rivers in Scotland: A tool for targeting conflict resolution. *Fisheries Manag. Ecol.* **13** : 285–291. doi:10.1111/j.1365-2400.2006.00504.x.

114. Nelson, M.L., Gilbert, J.R., et Boyle, K.J. 2006. The influence of siting and deterrence methods on seal predation at Atlantic salmon (*Salmo salar*) farms in Maine, 2001–2003. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **63** : 1710–1721. doi:10.1139/f06-067.
115. Whoriskey, F.G., Brooking, P., Doucette, G., Tinker, S., et Carr, J.W. 2006. Movements and survival of sonically tagged farmed Atlantic salmon released in Cobscook Bay, Maine, USA. *ICES J. Mar. Sci.* **63** : 1218–1223. doi:10.1016/j.icesjms.2006.04.002.
116. Kusnierz, P.C., Trial, J.G., Cox, O.N., et Saunders, R. 2014. Seal-induced injuries on adult Atlantic salmon returning to Maine. *Mar. Coast. Fish.: Dyn. Manage. Ecosyst. Sci.* **6** : 119–126. doi:10.1080/19425120.2014.893466.
117. Holst, J.C., Hansen, L.P., et Holm, M. 1996. Preliminary observations of abundance, stock composition, body size and food of postsmolts of Atlantic salmon caught with pelagic trawls in the NE Atlantic in the summers 1991 and 1995. *ICES Document, CM 1996/M* : 4.
118. Staurnes, M., Kroglund, F., et Rosseland, B.O. 1996. Water quality requirement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in water undergoing acidification or liming in Norway. *Water Air Soil Poll.* **85** : 347–352. doi:10.1007/BF00476853.
119. Fairchild, W.L., Swansburg, E.O., Arsenault, J.T., et Brown, S.B. 1999. Does an association between pesticide use and subsequent declines in catch of Atlantic salmon (*Salmo salar*) represent a case of endocrine disruption? *Environ. Health Persp.* **107** : 349–357. doi:10.2307/3434538.
120. Scott, D. 2001. Chemical pollution as a factor affecting the sea survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Manag. Ecol.* **8** : 487–499. doi:10.1046/j.1365-2400.2001.00277.x.
121. Holst, J.C., Nilsen, F., Hodneland, K., et Nylund, A. 1993. Observations of the biology and parasites of postsmolt Atlantic salmon, *Salmo salar*, from the Norwegian Sea. *J. Fish Biol.* **42** : 962–966. doi:10.1111/j.1095-8649.1993.tb00402.x.
122. Jacobsen, J.A., et Gaard, E. 1997. Open-ocean infestation by salmon lice (*Lepeoptheirus salmonis*): Comparison of wild and escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *ICES J. Mar. Sci.* **54** : 1113–1119. doi:10.1016/S1054-3139(97)80016-1.

123. Butler, J.R.A. 2002. Wild salmonids and sea louse infestations on the west coast of Scotland: Sources of infection and implications for the management of marine salmon farms. *Pest Manag. Sci.* **58** : 595–608. doi:10.1002/ps.490.
124. Crotta, M., Ferrari, N., et Guitian, J. 2016. Qualitative risk assessment of introduction of anisakid larvae in Atlantic salmon (*Salmo salar*) farms and commercialization of products infected with viable nematodes. *Food Control* **69** : 275–284. doi:10.1016/j.foodcont.2016.04.058.
125. Vollset, K.W., Krontveit, R.I., Jansen, P.A., Finstad, B., Barlaup, B.T., Skilbrei, O.T., Krkosek, M., Romunstad, P., Aunsmo, A., Jensen, A.J., et Dohoo, I. 2016. Impacts of parasites on marine survival of Atlantic salmon: A meta-analysis. *Fish Fish.* **17** : 714–730. doi:10.1111/faf.12141.
126. Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibañez, F., Lindley, J.A., et Edwards, M. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296** : 1692–1694.
127. Beaugrand, G., et Reid, P.C. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Glob. Change Biol.* **9** : 801–817. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00632.x.
128. Beaugrand, G. 2004. The North Sea regime shift: Evidence, causes, mechanisms and consequences. *Prog. Oceanogr.* **60** : 245–262. doi:10.1016/j.pocean.2004.02.018.
129. Richardson, A.J., et Schoeman, D.S. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* **305** : 1609–1612.
130. Heath, M.R. 2005. Changes in the structure and function of the North Sea fish foodweb, 1973–2000, and the impacts of fishing and climate. *ICES J. Mar. Sci.* **62** : 847–868. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.023.
131. Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., et Reynolds, J.D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* **308** : 1912–1915.
132. Beaugrand, G., et Reid, P.C. 2012. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **69** : 1549–1562. doi:10.1093/icesjms/fss153.



133. Jennings, S., Reynolds, J.D., et Mills, S.C. 1998. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proc. R. Soc. Lond B Biol. Sci.* **265** : 333–339. doi:10.1098/rspb.1998.0300.
134. Ricker, W.E. 1976. Review of the rate of growth and mortality of Pacific salmon in salt water, and noncatch mortality caused by fishing. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **33** : 1483–1524. doi:10.1139/f76-191.
135. Lorenzen, K. 1996. The relation between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: A comparison of natural ecosystems and aquaculture. *J. Fish Biol.* **49** : 627–747. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb00060.x.
136. Sogard, S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bull. Mar. Sci.* **60** : 1129–1157.
137. McGurk, M.D. 1999. Size dependence of natural mortality rate of sockeye salmon and kokanee in freshwater. *N. Am. J. Fish. Manage.* **19** : 376–396. doi:10.1577/1548-8675(1999)019<0376:SDONMR>2.0.CO;2.
138. Rouleau, A., et Bisailon, S. 1991. Atelier de détermination de l'âge par la scalimétrie chez le saumon atlantique, mars 1987. Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche. Direction régionale de la Côte-Nord. Direction de la gestion des espèces et des habitats.
139. Deschamps, D. 2012. Technique de préparation de structures et d'interprétation de l'âge chez le saumon Atlantique (*Salmo salar*). Gouvernement du Québec. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats. Service de la faune aquatique.
140. Mahé, K., Deschamps, D., Elleboode, R., et Coraguer, H. 2012. Saumon (*Salmo salar*) d'Atlantique Nord-Ouest: Calibration Franco-Canadienne de l'estimation de l'âge. Ministère français de l'Outre-mer. IFREMER.
141. ICES. 1984. Report on the Atlantic salmon scale reading workshop, 23–28 April 1984, Aberdeen, Scotland.
142. Baglinière, J.L., et Porcher, J.P. 1994. Caractéristiques des stocks de reproducteurs et comportement lors de la migration génésique. *Dans Le saumon atlantique*. Sous la direction de J.C. Gueguen et P. Prouzet. Éditions de l'IFREMER, Brest. p. 101–122.

143. ICES. 1992. Atlantic salmon scale reading guidelines. ICES Cooperative Research Report. N° 188.
144. Babos, I., et Côté, Y. 1994. Recommandations pour améliorer l'interprétation d'âge et la notation de la formule vitale d'après les écailles chez le saumon atlantique (*Salmo salar*). Gouvernement du Québec, Ministère de l'Environnement et de la Faune.
145. Babos, I., et Cantin, M. 1995. Utilisation d'éléments morphologiques de l'écaille pour distinguer trois types de saumon atlantique (*Salmo salar*): Anadrome, d'eau douce et d'élevage. Gouvernement du Québec, Ministère de l'Environnement et de la Faune, Laboratoire d'expertises bio-légales.
146. Bilton, H.T., et Robins, G.L. 1971. Effects of feeding level on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Can. **28** : 861–868. doi:10.1139/f71-126.
147. Fisher, J.P., et Percy, W.G. 1990. Spacing of scale circuli versus growth rate in young coho salmon. Fish. Bull. **88** : 637–643.
148. Nicieza, A.G., et Braña, F. 1993. Relationships between smolt size, marine growth, and sea age at maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Spain. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **50** : 1632–1640. doi:10.1139/f93-184.
149. Fukuwaka, M., et Kaeriyama, M. 1997. Scale analyses to estimate somatic growth in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **54** : 631–636. doi:10.1139/f96-307.
150. Friedland, K.D., et Reddin, D.G. 2000. Growth patterns of Labrador Sea Atlantic salmon postsmolts and the temporal scale of recruitment synchrony for North American salmon stocks. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **57** : 1181–1189. doi:10.1139/f00-069.
151. Beamish, R.J., Mahnken, C., et Neville, C.M. 2004. Evidence that reduced early marine growth is associated with lower marine survival of coho salmon. Trans. Am. Fish. Soc. **133** : 26–33. doi:10.1577/T03-028.
152. Fisher, J.P., et Percy, W.G. 2005. Seasonal changes in growth of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) off Oregon and Washington and concurrent changes in the spacing of scale circuli. Fish. Bull. **103** : 34–51.

153. Moss, J.H., Beauchamp, D.A., Cross, A.D., Myers, K.W., Edward, V., et Helle, J.H. 2005. Evidence for size-selective mortality after the first summer of ocean growth by pink salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **134** : 1313–1322. doi:10.1577/T05-054.1
154. Peyronnet, A.J. 2006. Effects of climate and ocean conditions on the marine survival of Irish Salmon (*Salmo salar*, L.). Thèse de doctorat, University of Massachusetts, Amherst, MA.
155. Peyronnet, A., Friedland, K.D., Maoiléidigh, N.Ó., Manning, M., et Poole, W.R. 2007. Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L. *J. Fish Biol.* **71** : 684–700. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01538.x.
156. Ruggerone, G.T., Nielsen, J.L., et Agler, B.A. 2009. Linking marine and freshwater growth in western Alaska Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha*. *J. Fish Biol.* **75** : 1287–1301. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02364.x.
157. Hogan, F., et Friedland, K.D. 2010. Retrospective growth analysis of Atlantic salmon *Salmo salar* and implications for abundance trends. *J. Fish Biol.* **76** : 2502–2520. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02650.x.
158. Haraldstad, T. 2011. Scale- and growth analysis of Atlantic salmon (*Salmo salar*) caught with a bag net near the River Mandalselva, on the Skagerrak coast. Thèse de maîtrise ès sciences, Norwegian University of Life Science, Ås.
159. Zavolokin, A.V., Kulik, V.V., Glebov, I.I., Dubovets, E.N., et Khokhlov, Y.N. 2012. Dynamics of body size, age, and annual growth rate of Anadyr chum salmon *Oncorhynchus keta* in 1962–2010. *J. Ichthyol.* **52(3)** : 207–225. doi:10.1134/S0032945212010122.
160. Agler, B.A., Ruggerone, G.T., Wilson, L.I., et Mueter, F.J. 2013. Historical growth of Bristol Bay and Yukon River, Alaska chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in relation to climate and inter- and intraspecific competition. *Deep-Sea Res.* **94** : 165–177. doi:10.1016/j.dsr2.2013.03.028.
161. Haraldstad, T., Haugen, T.O., Borgstrøm, R., et Jonsson, B. 2016. Increased precision of growth data gained by reading multiple scales from each individual of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fauna Norv.* **36** : 1–7. doi:10.5324/fn.v36i0.1954.
162. Salsea-Merge. 2008. Workshop on digital scale reading methodology, Trondheim, Norway, 8<sup>th</sup> to 10<sup>th</sup> September 2008.

163. Zuur, A.F., Ieno, E.N., et Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* **1** : 3–14. doi:10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.
164. Ricker, W.E. 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* N° 191F.
165. Bagenal, T. 1978. *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters.* Blackwell Science Ltd, Oxford.
166. Hastie, T., et Tibshirani, R. 1986. Generalized additive models (with discussion). *Stat. Sci.* **1** : 297–318.
167. Hastie, T., et Tibshirani, R. 1990. *Generalized Additive Models.* Chapman and Hall/CRC, New York, NY.
168. Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.* Second edition. Use R! Springer-Verlag, New York, NY.
169. Taylor, R.J. 2012. Applications of fish scale analysis to understand growth dynamics of fish populations. Thèse de doctorat, The University of Hull, Hull.
170. Folkvord, A., et Mosegaard, H. 2002. Quelques exemples d'utilisation des données d'âge individuel. *Dans Manuel de sclérochronologie des poissons.* Sous la direction de J. Panfili, (de) H. Pontual, H. Troadec et P.J. Wright. Coédition Ifremer-IRD. p. 143–198.
171. Quinn, G.P., et Keough, M.J. 2007. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists.* Cambridge University Press, New York, NY.
172. Kéry, M. 2010. *Introduction to WinBUGS for Ecologists: A Bayesian Approach to Regression, ANOVA, Mixed Models and Related Analyses.* Academic Press, Burlington, MA.
173. Kéry, M., et Schaub, M. 2012. *Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective.* Academic Press, Waltham, MA.
174. Peña, E.A., et Slate, E.H. 2006. Global validation for linear model assumptions. *J. Am. Stat. Assoc.* **101**(473) : 341–354. doi:10.1198/016214505000000637.

175. Peña, E.A., et Slate, E.H. 2014. *gvlma*: Global validation of linear models assumptions. R package version 1.0.0.2 [en ligne]. Disponible à <https://CRAN.R-project.org/package=gvlma> [cité le 31 octobre 2016].
176. Kruschke, J.K. 2015. *Doing Bayesian Data Analysis: A tutorial with R, JAGS, and Stan*. Second Edition. Academic Press, Waltham, MA.
177. R Core Team. 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [en ligne]. Disponible à <https://www.R-project.org/> [cité le 31 octobre 2016].
178. Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., et R Core Team. 2016. *nlme*: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-128 [en ligne]. Disponible à <http://CRAN.R-project.org/package=nlme> [cité le 31 octobre 2016].
179. Wood, S.N. 2006. *Generalized Additive Models: In Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL.
180. Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Series B Stat. Methodol.* **73**(1) : 3–36. doi:10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x.
181. Van Rij, J., Wieling, M., Baayen, R., et van Rijn, H. 2016. *itsadug*: Interpreting time series and autocorrelated data using GAMMs. R package version 2.2 [en ligne]. Disponible à <https://cran.r-project.org/web/packages/itsadug/index.html> [cité le 31 octobre 2016].
182. Fjellidal, P.G., Nordgarden, U., Berg, A., Grotmol, S., Totland, G.K., Wargelius, A., et Hansen, T. 2005. Vertebrae of the trunk and tail display different growth rates in response to photoperiod in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts. *Aquaculture* **250** : 516–524.
183. Guerrero-Tortolero, D.A., et Bromage, N. 2008. Growth and maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations with different grilse proportions under natural photoperiod and superimposed nighttime light. *Aquaculture* **285** : 63–66.
184. Imsland, A.K., Handeland, S.O., et Stefansson, S.O. 2014. Photoperiod and temperature effects on growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon. *Aquacult. Int.* **22** : 1331–1345. doi:10.1007/s10499-014-9750-1.

185. Pomerleau, C., Côté, Y., et Migneault, J.G. 1980. Répertoire des données relatives aux populations de saumon atlantique (*Salmo salar*) des rivières de la région du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie. 1- Guide méthodologique. Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche. Direction de la recherche faunique.
186. Groupe SALAR. 1992. Plan de mise en valeur du potentiel salmonicole de la rivière Matane. Rapport présenté à la Société de gestion de la rivière Matane inc.
187. NOAA. 2016. Earth system research laboratory/climate indices: Monthly atmospheric and ocean time series [en ligne]. Disponible à <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/climateindices/> [cité le 31 octobre 2016].
188. Hurrell, J.W., Kushnir, Y., et Visbeck, M. 2001. Climate — the North Atlantic Oscillation. *Science* **29** : 603–605.
189. Reddin, D.G., et Friedland, K.D. 1993. Marine environmental factors influencing the movement and survival of Atlantic salmon. *Dans* Salmon in the Sea and New Enhancement Strategies. Sous la direction de D. Mills. Blackwell Science Ltd, Oxford. p. 79–103.
190. Stige, L.C., Ottersen, G., Brander, K., Chan, K.-S., et Stenseth, N.C. 2006. Cod and climate: Effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **325** : 227–241. doi:10.3354/meps325227.
191. Jonsson, N., et Jonsson, B. 2004. Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). *J. Fish. Biol.* **64** : 241–247. doi:10.1111/j.1095-8649.2004.00269.x.
192. Boyland, P. 2004. Dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population of the River Foyle, Ireland. Thèse de doctorat, University of Glasgow, Glasgow.
193. Jansen, T., Post, S., Kristiansen, T., Óskarsson, G.J., Boje, J., MacKenzie, B.R., Broberg, M., et Siegstad, H. 2016. Ocean warming expands habitat of a rich natural resource and benefits a national economy. *Ecol. Appl.* **26**(7) : 2021–2032. doi:10.1002/eap.1384.

194. Nøttestad, L., Utne, K.R., Óskarsson, G.J., Jónsson, S., Jacobsen, J.A., Tangen, Ø., Anthonypillai, V., Aanes, S., Vølstad, J.H., Bernasconi, M., Debes, H., Smith, L., Sveinbjörnsson, S., Holst, J.C., Jansen, T., et Slotte, A. 2016. Quantifying changes in abundance, biomass, and spatial distribution of Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the Nordic seas from 2007 to 2014. *ICES J. Mar. Sci.* **73**(2) : 359–373. doi:10.1093/icesjms/fsv218.
195. Dunbar, M.J., et Thomson, D.H. 1979. West Greenland salmon and climatic change. *Medd. Grøland* **202**(4) : 1–19.
196. Reddin, D.G., et Murray, J.J. 1985. Environmental conditions in the Northwest Atlantic in relation to salmon catches at West Greenland. *Int. Cons. Explor. Mer.* CM 1985/M : 10.
197. Friedland, K.D., et Haas, R.E. 1996. Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon. *J. Fish. Biol.* **48** : 1–15. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01414.x.
198. Friedland, K.D., Haas, R.E., et Sheenan, T.F. 1996. Post-smolt growth, maturation, and survival of two stocks of Atlantic salmon. *Fish. Bull.* **94** : 654–663.
199. Good, C., et Davidson, J. 2016. A review of factors influencing maturation of Atlantic salmon, *Salmo salar*, with focus on water recirculation aquaculture system environments. *J. World Aquac. Soc.* **47**(5) : 605–632. doi:10.1111/jwas.12342.
200. Power, G. 1969. *The Salmon of Ungava Bay*. Arctic Institute of North America. Montreal.
201. Power, G. 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, and Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38** : 1601–1611. doi:10.1139/f81-210.
202. Tremblay, V. 2000. Influence de l'âge de la smoltification sur la durée de séjour en mer du saumon atlantique (*Salmo salar*) sur la rivière de la Trinité. Société de la faune et des parcs du Québec et Université du Québec à Rimouski.
203. Bielak, A.T. 1984. Quebec North Shore Atlantic salmon Stocks. Thèse de doctorat, University of Waterloo, Waterloo, ON.

204. Bielak, A.T., et Power, G. 1986. Independence of sea age and river age in Atlantic salmon (*Salmo salar*) from Quebec North Shore Rivers. *Dans Salmonid Age at Maturity*. Sous la direction de D.J. Meerburg. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. N° 89. p. 70–78.
205. Tremblay, G. 1989. La croissance en mer du saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Thèse de maîtrise ès sciences, Université du Québec à Rimouski, Rimouski.
206. Robitaille, J.A., Côté, Y., Shooner, G., et Hayeur, G. 1986. Growth and maturation patterns of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in the Koksoak River, Ungava, Québec. *Dans Salmonid Age at Maturity*. Sous la direction de D.J. Meerburg. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. N° 89. p. 62–69.
207. Ouellet, G. 1977. État des connaissances sur le saumon d'Anticosti et perspectives d'aménagement. *Dans Colloque sur le saumon: Un aperçu des études biologiques menées au niveau gouvernemental pour l'exploitation et l'aménagement des populations de saumons du Québec*. Sous la direction du Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, éditeur. Direction générale de la Faune, Direction de la Recherche Faunique. Québec. p. 21–58.
208. Dempson, J.B., Braithwaite, V.A., Doherty, D., et Power, M. 2010. Stable isotope analysis of marine feeding signatures of Atlantic salmon in the North Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **67** : 52–61. doi:10.1093/icesjms/fsp227.
209. MacKenzie, K.M. 2010. The marine life of Atlantic salmon: Evidence from the chemistry of scales. Thèse de doctorat, University of Southampton, Southampton.
210. Dixon, H.J., Dempson, J.B., et Power, M. 2015. Assessing the use of different marine growth zones of adult Atlantic salmon scales for studying marine trophic ecology with stable isotope analysis. *Fish. Res.* **164** : 112–119. doi:10.1016/j.fishres.2014.10.009.
211. Crichton, M.I. 1935. Scale-absorption in salmon and sea trout. *Fish. Board Scotl. Salmon Fish.* **4** : 1–8.
212. Van Someren, V.D. 1937. A preliminary investigation into the causes of scale absorption in Salmon (*Salmo salar* L.). *Fish. Board Scotl. Salmon Fish.* **11** : 1–11.
213. Kacem, A., Baglinière, J.L., et Meunier, F.J. 2013. Resorption of scales in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during its anadromous migration: A quantitative study. *Cybium* **37**(3) : 199–206.



214. Lovett, G.M., Burns, D.A., Driscoll, C.T., Jenkins, J.C., Mitchell, M.J., Rustad, L., Shanley, J.B., Likens, G.E., et Haeuber, R. 2007. Who needs environmental monitoring? *Ecol. Environ.* **5**(5) : 253–260. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[253:WNEM]2.0.CO;2.
215. Likens, G.E. 1992. *The Ecosystem Approach: Its use and abuse*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
216. Thomas, L. 1999. Monitoring long-term population change: Why are there so many analysis methods? *Ecology* **77** : 49–58.
217. Prévost, É. 1987. *Recherches sur le saumon atlantique (Salmo salar L.) en France. Les populations de saumon atlantique (Salmo salar L.) en France: Description, relation avec les caractéristiques des rivières, essai de discrimination*. Thèse de doctorat. ENSA, Rennes.
218. Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., et Zeller, D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* **418** : 689–695.
219. Elson, P.F. 1974. Impact of recent economic growth and industrial development on the ecology of Northwest Miramichi Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.* **31** : 521–544.
220. D'Amours, P. 1993. *Variations annuelles du poids moyen des captures sportives de saumon atlantique Salmo salar (Linné) gaspésien*. Thèse de maîtrise ès sciences, Université de Moncton, Moncton.
221. Cheung, W.W.L., Watson, R., et Pauly, D. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* **497** : 365–369.
222. Watson, R.A., et Pauly, D. 2013. The changing face of global fisheries — The 1950s vs. the 2000s. *Mar. Policy* **42** : 1–4.
223. Walters, C.J., et Martell, S.J.D. 2004. *Fisheries Ecology and Management*. Princeton University Press, Princeton, NJ.





