



THÈSE



Présentée à
L'Université de Pau et des Pays de l'Adour
Ecole Doctorale des Sciences Exactes et de leurs Applications

Par
Jean MARTIN

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR
Spécialité : Environnement et Matériaux

Développement de la microchimie élémentaire et isotopique (^{87}Sr : ^{86}Sr) des otolithes de saumon Atlantique: évaluation du potentiel pour un appui à la gestion piscicole dans le bassin de l'Adour

Présentée et soutenue publiquement
Le 22 janvier 2013

Sous la direction de
O.F.X. Donard IPREM – UPPA – CNRS UMR 5254, Pau et
G. Bareille IPREM – UPPA - CNRS UMR 5254, Pau

MEMBRES DU JURY

O. DONARD	Directeur de recherche	CNRS Pau	Co-Directeur
G. BAREILLE	Chargé de recherche	CNRS Pau	Co-Directeur
C. PECHEYRAN	Ingénieur de recherche	CNRS Pau	Invité
J.-M. ROUSSEL	Chargé de recherche	INRA Rennes	Rapporteur
P. KEITH	Professeur	MNHN Paris	Rapporteur
F. DAVERAT	Chargé de recherche	IRSTEA Cestas	Examineur
P. GAUDIN	Directeur de recherche	INRA St-Pée	Examineur
J. I. GARCIA-ALONSO	Professeur	University Oviedo	Examineur

Remerciements

Cette étude a été réalisée au sein de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour, par les laboratoires suivants:

- Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement (LCABIE) UMR 5254 CNRS-UPPA - Institut des sciences analytiques et de Physico-chimie pour l'Environnement et les Matériaux (IPREM) - Hélioparc Pau Pyrénées- 2, avenue du Président Angot - 64053 PAU Cedex 9
Participants: J. Martin, C. Pécheyran, S. Bérail, G. Bareille

- Ecologie Comportementale et Biologie des Populations de Poissons (ECOBIOPOP UMR 1224 INRA-UPPA) – IBEAS - UFR Sciences, avenue de l'université, BP 1155, 64013 Pau cedex
Participants: E. Beall, J.-C. Aymes, F. Lange, F. Guéraud

Cette étude a été réalisée avec le soutien technique:

- ✓ de l'association MIGRADOOR
- ✓ de l'AAPPMA du Gave d'Oloron
- ✓ de l'ONEMA
- ✓ des Fédérations de Pêche départementale 64 et 65
- ✓ des établissements Barthouil à Peyrehorade
- ✓ de bénévoles et pêcheurs amateurs

Ce projet a été financé par :

- ✓ Le Conseil Général des Pyrénées Atlantiques
- ✓ L'Agence de l'Eau Adour-Garonne
- ✓ Le CNRS et l'Université de Pau et des Pays de l'Adour

Je remercie les membres du jury pour avoir accepté de participer en tant que rapporteurs et examinateurs à l'évaluation des travaux de thèse.

Je remercie mon Directeur de Thèse, Olivier Donard, qui m'a permis d'intégrer l'équipe de l'IPREM et d'y évoluer avec aisance. Je le remercie vivement de m'avoir permis de participer à de nombreuses conférences scientifiques nationales et internationales, ainsi que de nombreuses sorties sur le terrain.

Je suis particulièrement reconnaissant envers Gilles Bareille sans qui ce travail n'aurait pu être ce qu'il est aujourd'hui. Ses conseils, son expérience et ses critiques pertinentes ont été essentiels pour moi. Au delà de tout, je le remercie pour son soutien indéfectible, pour sa

disponibilité, et pour son amitié. Gilles un grand merci encore une fois, car c'est toi et de loin qui a été le plus impliqué dans ce projet !

Je remercie chaleureusement Christophe Pécheyran pour m'avoir ouvert les portes du Laser, son Laser devrais-je dire ! Merci pour sa formation sur le LA-ICP-MS et sa présence lors du développement analytique. Je le remercie grandement pour ses précieux conseils, sa grande rigueur et ses corrections. Christophe merci aussi pour le support de la pierre à aiguiser les couteaux ; je vais le garder longtemps !

Merci à Sylvain Bérail, pour sa présence au Multicollecteur mais pas seulement ! On a bien rigolé tous les 2, on en a raconté des conneries en se remémorant des films cultes comme Dikkenek....Je ne résiste pas à mettre une petite phrase extraite de ce film : « *Maman ? Claudie à l'appareil, dit, je viens dme faire car-jacker, je dis je viens dme faire car-jacker ! on a volé l'auto ! non je n'ai rien su faire j'ai....j'ai taché dcourir derrière qu'est ce tu veux faire heu ! non, non !....avec ma veste en cuire avec les sept trente mille balles dedans....non je suis écœuré !!!....ben non maman tes lunettes qu'est ce tu veux dans la boîte à gants hein !!....la boîte à gant est resté dans la voiture !!....non....si tu sais vnir où quand on était petit qu'on jouait au snooker avec papa...oui tout de suite hein !! fait vite hein parce que je veux quitter cette ville...je veux quitter cette ville ! je dviens fou moi ici....toute cette violence !* » J'espère que je t'aurais donné gout à la pêche aussi ! Va falloir que tu y ailles tout seul maintenant à Bioux-Artigues! Merci à Jean et Isabelle, pour leur repas chez eux, pour nos verres de bière au garage, nos pique-niques sur la plage, nos discussion sur la thèse et ma façon de ne pas se prendre la tête...Bref, c'était vraiment sympa de vous avoir connu et j'espère vous voir bientôt tous les 3.....

Je remercie également les pêcheurs professionnels pour avoir participer à la collecte des têtes de saumons de l'Adour, et plus particulièrement la fumerie Barthouil. Un peu de publicité ne nuira pas: <http://www.barthouil.fr/index.php>

Merci à ceux qui ont mis en place et participé aux campagnes d'échantillonnage. Merci aux agents de l'ONEMA, aux fédérations de pêche (64 et 65), aux agents de MIGRADOUR et plus particulièrement à Samuel Marty, David Barracou et les autres... .

Un merci tout particulier va vers un garde de pêche, chez qui, j'ai remarqué tout de suite la flamme de la pêche: c'est Rodolphe Schertzinger. Merci Rodolphe pour nos parties de pêche

au saumon, à la truite, au sar, en Surfcasting....Merci pour ce cadeau du timbre Migrateur, je n'oublierais pas ta générosité ! Je crois que j'ai enfin trouvé quelqu'un d'aussi timbré que moi à la pêche ! On en a passé des heures au téléphone à parler de ces poissons qui nous font tant rêver ! Je pense aussi à ta bande de potes tous aussi illuminés que nous, François, Lionel et les autres dont j'ai eu le plaisir de faire la connaissance!

Un sincère remerciement va également vers Sylvain Maudou, avec qui je suis allé à la pêche à la truite. Sylvain, tu te souviens de cette truite de mer cassée à 2 mètres devant nous. Je la tenais trop fermement et PAM !! Le bruit sec du fil qui pète ! Grâce à toi le bois du Bager est devenu mon coin favori, lieu de toutes les merveilles pour la truite et le saumon ! Bisous à Gabin et Noémie.

Avant de remercier ma famille proche je tenais à dire quelques mots pour mes copains du Cemagref (Vincent, Julien, Romaric, Jérémy, Thomas....). Plus particulièrement, Julien et Romaric mes 2 fidèles compagnons de pêche à Bordeaux ! Ça y est les gars, c'est terminé la thèse ! Je suis de retour en Gironde et le braconnier va reprendre du service ! Roro, un grand merci pour ton amitié indéfectible, les repas chez toi avec Gégé, les apéros au porto, les parties de pêche sur Hourtin et au Cap Ferret. Tu resteras mon Mentor pour la pêche en Surfcasting, si si c'est toi qui m'as tout appris en mer ! Juju le frère que j'aurais voulu avoir, je tenais à te remercier pour nos moments partagés ensemble à la pêche. Les truites, les saumons loupés, les maigres de Vendée, les raids et autres Run and Bike, bref que des bons souvenirs partagés avec toi!

Enfin, Françoise....je voulais t'adresser un message tout particulier, parce que tu as énormément compté dans ma jeune carrière. Tu es resté constamment présente tant sur le plan professionnel qu'amical. Tu t'es impliqué comme personne pour que tout se passe au mieux dans tous les projets qu'on a eu en commun. Travailler avec toi, c'est tellement simple et agréable !

Merci à Julien Bergé pour ses conseils en matière de conversion de fichiers excel en TIFF mais surtout pour son humour décapant !

Je remercie ma famille qui m'a soutenu dans cette entreprise. Papa, maman ça a été long à se dessiner ma carrière ! J'en ai mis du temps à me décider contrairement à ma soeur Emmanuelle! Merci de m'avoir donné cette éducation qui fait que lorsqu'on se fixe un objectif il ne faut rien lâcher. Maman tu es l'exemple de la famille dans les études que tu as

mené. Papa, merci de m'avoir donné ce goût du combat quotidien que se soit dans le sport ou dans la vie de tous les jours. Merci de m'avoir rabâché sans arrêt d'anticiper les choses, de ne pas se mentir, de ne pas avoir la tête dans le guidon ; que lorsque l'objectif semble lointain, se fixer des étapes plus accessibles car un pas après l'autre, de toute façon, on avance !

Un petit message à ma sœur Emmanuelle qui va devenir Docteur en médecine très prochainement. Qui aurait cru que ma petite sœur allait devenir chirurgien ?! Je n'en reviens toujours pas ! On sera entre docteurs maintenant à la maison ! Je crois qu'on va instaurer le vouvoiement dorénavant !

Je remercie tout aussi chaleureusement ma belle famille. René et Eliane, mes beaux parents qui depuis maintenant près de 10ans m'ont accepté dans leur famille comme faisant partie du clan Boutonnet ! René c'est le taiseux, le pragmatique, le contemplatif, l'homme qui dort avec ses chevaux et Eliane c'est la douceur, la générosité, le sourire. C'est pour tout ça et bien d'autres choses que j'aime aller à Rosnay. Merci à Olivier (mon beau frère) pour nos discussions après le repas jusque tard dans la nuit. J'admire sa discipline sportive et intellectuelle, tu restes pour moi l'exemple de l'honnêteté, de la force à l'état pure et pas à l'état brut. Merci pour la peinture du tigre dans ma chambre à Pau, à maintes reprises je l'ai contemplée, elle a compté pour moi. Un gros bisou à ma belle sœur Estelle, maman de ma petite nièce Anna qui peut être un jour ira à la pêche avec tonton et tout ça en courant bien sûr!

Je n'oublie pas non plus d'embrasser mes 2 grands-mères, mamie Agnès et mamie Rachelle. Je les embrasse fort et ça me fait plaisir qu'elles soient toujours là pour leur dire que je les aime. J'ai une pensée émue pour mes 2 grands pères, papi Maurice et papi Robert qui malheureusement ne sont plus de ce monde. J'aurais tant voulu leur parler de ce que je fais aujourd'hui, ils auraient été fiers de moi j'en suis sûr. Je pense souvent à eux...

Enfin, c'est plus qu'un simple remerciement que j'adresse à celle qui partage ma vie depuis 10ans. Marie-Charlotte, je préfère Marie. Je t'aime non seulement pour ce que tu es mais pour ce que je suis quand nous sommes ensemble. Tu m'as apporté des paroles de douceur et d'incroyables moments de bonheur ! Pourtant, cette thèse n'a pas été facile pour nous deux ; l'éloignement a soumis notre couple à rude épreuve. Malgré cela, tu m'as toujours soutenu, écouté, aimé. « *L'harmonie la plus douce est le son de la voix de celle que l'on aime (Jean de la Bruyère).* »



Avant de tourner la page des remerciements et rentrer dans le vif du sujet, je tenais à parler de mon grand père paternel, Elie Martin, marin pêcheur de la Chaume (Vendée), disparu en mer le 12 juillet 1961 à bord du Thonier « *Loulou* », au large de la Corrogne. C'est à lui, aussi, que je voudrais dédier ce travail. Il me reste de lui quelques photos, la mémoire de ceux qui l'on connu mais surtout un attachement viscéral à la pêche. C'est un peu de sa passion qui vit en moi aujourd'hui.

« Ainsi, lorsque j'ai besoin de réfléchir, je vais au bord de l'océan ou d'une rivière. Je ne pêche pas pendant que je pense, et ne pense pas beaucoup - si ce n'est à la pêche - pendant que je pêche (Jim Tenuto) ».

Productions scientifiques dans le cadre de la thèse

Colloques scientifiques:

Martin J., Bareille G., Pecheyran C., Berail S., Donard O.F.X. 2011. Elemental (Sr:Ca, Ba:Ca) and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr isotopic signatures in otoliths by LA-MC-ICP-MS record natal origins of Atlantic salmon from the Adour basin. *Trac Spec*, Pau, 18-20 Mai 2011.

Poster.

Martin J., Bareille G., Pecheyran C., Berail S., Donard O.F.X. 2011. Use of Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr isotopic signatures in otoliths to reconstruct the life history of Atlantic salmon from the Adour basin. *EPIC Environment and Pyrénées International conference*, Pampelune, 19-20 octobre 2011. **Poster.**

Martin J., Bareille G., Pecheyran C., Berail S., Donard O.F.X., 2012. Histoire de vie des saumons Atlantiques dans le bassin de l'Adour : apport de l'analyse élémentaire et isotopique des otolithes. *Rencontres de l'Ichtyologie en France (RIF)*, Paris, 27-30 Mars 2012. **Communication orale.**

Martin J., Bareille G., Pecheyran C., Berail S., Donard O., 2012. Natal origins of the Atlantic salmon from the Adour basin using multi-elemental composition and strontium isotope ratio of otoliths. *World Fisheries Congress*, Edinburg, 7-11 Mai 2012. **Communication orale.**

Présentations pour un large public:

G. Bareille, J. Martin, C. Pecheyran, S. Berail, O. Donard, 2011. Histoire de vie des saumons Atlantiques dans le bassin de l'Adour : intérêt des otolithes. Colloque sur les rivières du Piémont Pyrénéen (5ième édition), Oloron 12 février 2011.

G. Bareille, J. Martin, S. Berail, C. Pecheyran, O. Donard, 2011. Reconstitution de l'histoire de vie des saumons Atlantiques dans le bassin de l'Adour grâce à la microchimie des otolithes. Conférence grand public sur l'invitation de l'établissement Barthouil, Peyrehorade, 28 avril 2011.

G. Bareille, J. Martin, C. Pecheyran, S. Berail, O. Donard, 2012. Sur les traces des saumons du bassin de l'Adour : que nous raconte la composition chimique des otolithes? Colloque sur les rivières du Piémont Pyrénéen, Oloron 11 février 2012.

G. Bareille, J. Martin, C. Pecheyran, S. Berail, O. Donard, 2012. Les saumons du bassin de l'Adour suivis à la trace par la composition chimique de leurs otolithes? Conférence à la Médiathèque d'Orthez, Semaine du Développement durable, 4 avril 2012.

 **Publications scientifiques:**

J. Martin, G. Bareille, S. Berail, F. Daverat, C. Pêcheyan, N. Bru, H. Tabouret, O. Donard, 2012. Spatial and temporal variations in otolith chemistry and relationships with water chemistry: a useful tool to distinguish Atlantic salmon parr from different natal streams. *Journal of Fish Biology*, *Accepted*.

J. Martin, G. Bareille, S. Berail, F. Daverat, C. Pêcheyan, N. Bru, E. Beall, F. Gueraud, F. Lange, D. Barracou, O. Donard, 2012. Persistence of a southern Atlantic salmon population: diversity in natal origins from otolith elemental and Sr isotopic signatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *Accepted*.

J. Martin, G. Bareille, F. Daverat, C. Pêcheyan, F. Lange, F. Gueraud, E. Beall, J.C. Aymes, O. Donard, 2012. Effects of ontogeny and water chemistry on strontium and barium incorporation in otoliths of Atlantic salmon parr. *To be submitted*.

Liste des figures

Figure 2-1: Voies migratoires du saumon atlantique (Vion 2005)	11
Figure 2-2 : Cycle de vie du saumon Atlantique (Atlantic Salmon Trust & Robin Ade)	12
Figure 2-3 : Tacon de saumon Atlantique (Office de tourisme 64)	12
Figure 2-4 : Smolt de saumon Atlantique (Conservatoire National du Saumon Sauvage)	13
Figure 2-5 : Saumon Atlantique mâle lors de la reproduction (S. Rossignol)	14
Figure 2-6 : Evolution des captures nominales de saumons Atlantiques (en tonnes de poids frais) dans quatre régions de l'Atlantique Nord, de 1960 à 2011 (ICES WGNAS REPORT 2012).	16
Figure 2-7: Evolution des captures nominales de saumons Atlantiques (en tonnes de poids frais) dans deux régions de l'Atlantique Nord, de 1971 à 2011 (ICES WGNAS REPORT 2012).	17
Figure 2-8 : Estimation du stock français de saumons de retour (avant pêcheries côtières et fluviales) et du nombre de géniteurs au cours de la période 1971-2010 (ICES WGNAS REPORT 2010)	18
Figure 2-9 : Rivières fréquentées par le saumon en France depuis le milieu du XVIII ^{ème} siècle (a), à la fin du XX ^{ème} siècle (c), en passant par la fin du XIX ^{ème} siècle (b) (Baglinière et al. 1990)	19
Figure 2-10 : Répartition des cours d'eau fréquentés par le saumon en France (ONEMA 2009)	20
Figure 2-11 : Principaux groupes génétiques parmi les populations françaises de saumon Atlantique (Perrier 2010)	22
Figure 2-12 : Variation du nombre de saumons Atlantiques capturés sur l'Adour tous moyens de pêche confondus entre 1964 et 1998 (Marty and Bousquet 2000)	23
Figure 2-13 : Estimations des stocks de saumons sur le bassin de l'Adour (captures par pêche domaine maritime et fluvial + comptage des géniteurs au franchissement des ouvrages) (MIGRADOUR 2012)	23
Figure 2-14 : Obstacles à la migration des saumons sur le bassin de l'Adour	26
Figure 2-15 : Captures nominales de saumons Atlantiques (en tonnes) par pêche en estuaires, rivières et zone côtières (ICES 2012)	29
Figure 2-16 : Déclarations des captures de saumons dans le bassin de l'Adour, par pêche aux engins et à la ligne dans le domaine maritime et fluviale (Migradour 2012)	30
Figure 2-17 : (a) Estimation du taux d'exploitation (%) des saumons de 1 hiver de mer (1SW) et de plusieurs hivers de mer (MSW) en France. (b) Estimation des captures totales (captures non déclarées incluses) de saumon de 1 hiver de mer (1SW) et de plusieurs hivers de mer (MSW) en France (ICES 2012).	31
Figure 2-18 : Nombre de saumons capturés en 2007 par bassin et par âge marin (ONEMA 2007)	31
Figure 2-19 : Carte des stations de contrôle des migrations sur le bassin de l'Adour (Migradour 2012)	35
Figure 2-20 : Sites « témoins » du suivi de la fraie des grands salmonidés migrateurs sur les Gaves et Nives (Migradour 2009)	36
Figure 2-21 : Réseau de surveillance du bassin de l'Adour (Migradour 2010)	37
Figure 2-22 : Evolution des comptages de saumons sur les stations de contrôle du bassin de l'Adour (Migradour 2011)	38
Figure 2-23 : Production par rivière de tacons 0 ⁺ automnaux sauvages sur les bassins de la Nive (a), Oloron (b) et Pau (c). Recrutement total en juvéniles 0 ⁺ par sous-bassins (d) depuis 1995 (Migradour 2011)	39

Figure 2-24 : Répartition de l'effort d'alevinage en juvéniles de saumon par bassin versant : effectifs cumulés d'alevins (Migradour 2012)	41
Figure 2-25 : Aire de reproduction du saumon sur le bassin de l'Adour (Migradour 2012)	42
Figure 3-1: Schéma de la position des otolithes de l'oreille interne des téléostéens (A), structure de l'oreille interne et position des otolithes dans les sacs otiques (B), (modifié d'après Secor et al. 1992).	49
Figure 3-2 : Les trois plans d'orientation d'une sagitta typique : sagittal, frontal et transversal (figure de gauche) (Wright et al. 2002). Sagitta de saumon Atlantique adulte, d'une taille réelle de 5,3mm (figure de droite) (http://www.sciences-de-la-terre.com/Otolithes-Salmonidae.php)	50
Figure 3-3 : (A) Otolithe d'un alevin de saumon atlantique sacrifié le jour de la résorption du sac vitellin (Meekan et al. 1998). (B) Otolithe d'un saumon juvénile (âgé de 5 mois) élevé à la pisciculture de Cauterets (Martin 2010). N, nucleus; H, hatch mark; YA, yolk sac absorption mark.	51
Figure 3-4 : Schéma des différentes voies et barrières entre l'eau de mer et l'otolithe, avec une estimation du taux de transfert pour certains éléments à chaque barrière physiologique (Campana, 1999).	52
Figure 5-1 : Carte du bassin de l'Adour (rivières étudiées, pisciculture et écloséries)	65
Figure 5-2 : Débits journaliers du gave d'Oloron à Oloron Sainte Marie pour l'année 2009 (http://www.hydro.eaufrance.fr/)	68
Figure 5-3 : Sites d'échantillonnage des eaux avec suivi mensuel entre septembre 2009 et septembre 2011 (Nives uniquement en Septembre 2011), et des juvéniles de saumon Atlantique	69
Figure 5-4 : Localisation des piscicultures (A : pisciculture de Cauterets, B : éclosérie Médous, C : éclosérie d'Arcizans, D : éclosérie de Sassis)	70
Figure 5-5 : Pêche électrique de juvéniles de saumon Atlantique sur un radier de l'Ouzom	70
Figure 5-6 : Effort d'échantillonnage en juvéniles de saumon par rivière (années cumulées)	71
Figure 5-7 : Effort d'échantillonnage pour les saumons adultes (années cumulées)	71
Figure 5-8 : Classement des saumons adultes selon le temps de résidence en rivière et en mer	72
Figure 5-9 : Classement des adultes par cohortes	73
Figure 5-10 : Carte de la station Hydrobiologique de l'INRA de St-Pée-Sur-Nivelle et chenal de Lapitxuri	74
Figure 5-11 : Marquages Alizarine (A) au départ de l'expérimentation et (B) après la crue	75
Figure 5-12 : Schéma de Principe d'un ICP-MS quadripolaire à gauche (http://www.siint.com) et d'un HR-ICP-MS à droite (http://ring.geoscienceworld.org)	79
Figure 5-13 : Comparaison de la mesure des isotopes du Sr et du rapport $^{87}\text{Sr} : ^{86}\text{Sr}$ entre un MC-ICP-MS (détection simultanée) et un ICP-MS (détection séquentielle)	79
Figure 5-14 : Schéma d'un MC-ICP-MS Nu Plasma (S. Bérail)	80
Figure 5-15 : Schéma de la configuration des détecteurs pour la mesure du rapport $^{87}\text{Sr} : ^{86}\text{Sr}$	80
Figure 5-16 : Protocole de préparation des otolithes (Tabouret 2009)	83
Figure 5-17 : Schéma du couplage ablation laser spectrométrie de masse à plasma induit (LA-ICP-MS)	84
Figure 5-18 : Illustration des 2 sources de fractionnement élémentaire. Entre 30 et 60s, le rapport U/Th varie due à la mauvaise ionisation des particules dans le plasma de l'ICP. Après 300s, l'augmentation du rapport Pb 208 / U 238 met en évidence l'évaporation préférentielle des éléments volatils dans le gaz vecteur (Guillong et al. 2003)	85

<i>Figure 5-19 : Calibration avec des verres certifiés et des standards de carbonates de calcium. Utilisation d'un laser nanoseconde 266 nm (Thèse Barats et al, 2006)</i>	86
<i>Figure 5-20 : Effet de l'interaction laser – matière, (a) laser nanoseconde, (b) laser femtoseconde</i>	87
<i>Figure 5-21 : Cellule d'ablation utilisée dans notre étude (3.7 cm³)</i>	89
<i>Figure 5-22 : Exemples de stratégies d'ablations réalisables avec Alfamet (Claverie 2009)</i>	90
<i>Figure 5-23 : Paramètres du couplage laser et ICP-MS</i>	91
<i>Figure 5-24 : Otolithe d'un saumon juvénile présentant les transects (a) élémentaire (30µm) et (b) isotopique (100µm)</i>	92
<i>Figure 5-25 : Couplage laser et MC-ICP-MS</i>	93
<i>Figure 7-1 : Répartition de l'alevinage moyen par rivière entre 2005 et 2008</i>	199
<i>Figure 7-2 : Ages (en nombre d'hivers passés en mer) des géniteurs sur les stations de contrôles du Gave d'Oloron, entre 1999 et 2011.</i>	202

Table des matières

1. INTRODUCTION GENERALE.....	1
1.1. Contexte général.....	3
1.2. Un outil alternatif: la géochimie des otolithes	5
1.3. Objectifs de la thèse	6
2. ÉTAT DES CONNAISSANCES SUR LE SAUMON ATLANTIQUE	9
2.1. Description générale du saumon Atlantique: Salmo salar (Linné, 1758)	11
2.1.1. Identification	11
2.1.2. Répartition géographique	11
2.1.3. Cycle biologique	12
2.1.3.1. Particularités du cycle biologique : notion d'errance et de philopatrie	15
2.2. Le saumon : une espèce en danger	16
2.2.1. Evolution des populations à l'échelle mondiale	16
2.2.2. Evolution des populations en Europe	17
2.2.3. Evolution des populations en France.....	18
2.2.3.1. La diversité du stock français (composition en âges de mer et aspects génétiques)	21
2.2.4. Evolution de la population du bassin de l'Adour	23
2.3. Causes du déclin.....	24
2.3.1. Obstacles à la migration	24
2.3.2. Pollutions	26
2.3.3. Changements climatiques.....	27
2.3.4. Variations des niveaux d'eau	28
2.3.5. Prélèvements par pêche.....	28
2.3.6. Élevage et alevinage.....	31
2.4. Plan de gestion du saumon	32
2.4.1. Mode de gestion actuel des poissons migrateurs.....	32
2.4.2. Les outils de suivi dans le bassin de l'Adour	33
2.4.3. Evolution des indicateurs sur le bassin de l'Adour	38
2.5. Des questions sans réponses... ..	43
2.6. Des outils pour y répondre... ..	45
3. LES OTOLITHES: PROPRIÉTÉS / UTILISATIONS / LIMITES	47
3.1. L'otolithe : la « boîte noire » des poissons	49
3.1.1. L'oreille interne des poissons.....	49

3.1.2.	Description des otolithes	49
3.1.3.	Microchimie des otolithes	51
3.1.4.	Propriétés des otolithes et utilisation en biologie	52
3.2.	Discrimination de l'origine des individus: application au saumon Atlantique	54
3.2.1.	L'approche générale	54
3.2.2.	Le saumon Atlantique: état des connaissances	55
3.2.3.	Utilisation du rapport $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr	56
3.2.4.	Origine natale: rivière ou pisciculture ?	57
3.3.	Conditions d'application de l'outil microchimique	58
4.	<i>RAPPEL DES OBJECTIFS ET PLAN DES RÉSULTATS</i>	61
5.	<i>MATÉRIELS ET MÉTHODES</i>	63
5.1.	Site d'étude	65
5.2.	Echantillonnage des eaux et des otolithes	68
5.2.1.	Prélèvement d'eau	68
5.2.2.	Prélèvement des juvéniles	70
5.2.3.	Prélèvement des géniteurs	71
5.2.4.	Ageage des saumons adultes grâce aux écailles	72
5.3.	Un site d'étude à part : le chenal de Lapitxuri	74
5.3.1.	Localisation	74
5.3.2.	Déroulement de l'expérimentation	74
5.4.	Analyses des éléments traces et des rapports $^{87}\text{Sr}:$$^{86}\text{Sr}$ dans l'eau	76
5.4.1.	Caractérisation de la composition élémentaire	76
5.4.2.	Mesure de la composition isotopique du Sr	77
5.5.	Analyse multi élémentaire et isotopique des otolithes par ablation laser femto-seconde (couplage LA-ICP-MS et LA-MC-ICP-MS)	83
5.5.1.	Préparation des otolithes	83
5.5.2.	Analyse élémentaire des otolithes par ablation laser couplée à un ICP-MS	84
5.5.2.1.	Généralités	84
5.5.2.2.	Description du laser, du couplage et de notre stratégie d'ablation	89
5.5.3.	Analyse des rapports $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr par ablation laser couplée à un MC-ICP-MS	92
6.	<i>RÉSULTATS</i>	95
6.1.	Variabilités spatio-temporelles des signatures géochimiques dans les otolithes de saumons et relations avec la chimie de l'eau	97

6.2.	Incorporation du Ba dans l'otolithe: influences de la chimie de l'eau et des processus ontogéniques et physiologiques	129
6.3.	Reconstitution de l'origine natale des saumons adultes	157
7.	<i>SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES</i>.....	195
8.	<i>BIBLIOGRAPHIE</i>	205

Au temps jadis : l'abondance !

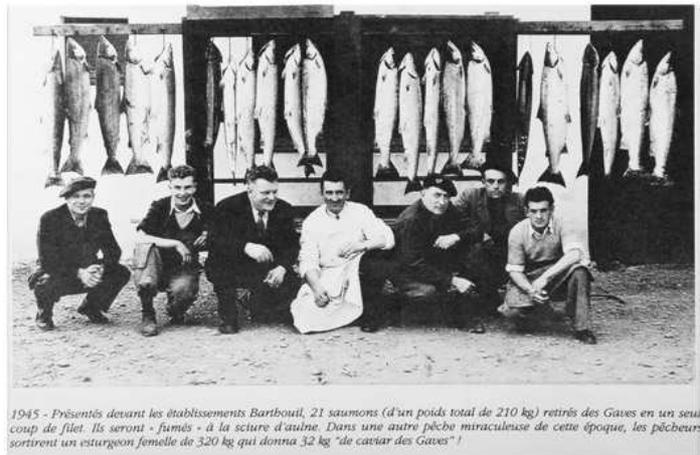
« Il n'est pas si loin le temps où saturés, les valets de ferme du bas Adour et des gaves réunis exigeaient de leurs maîtres qu'ils ne leur servent à manger du saumon qu'une fois par semaine. Le poisson, omniprésent, était alors ratissé à coups de filets tournants ou dérivants, sans préjudice d'un stock qui semblait inépuisable. Les bêtes dépassaient fréquemment 10kg et servaient de cible aux braconniers qui, du côté de Peyrehorade, les guettaient, fusil Mauser en main ». *Parcours de pêche en France, Pascal Durantel, Paris: Artémis, 2005.*



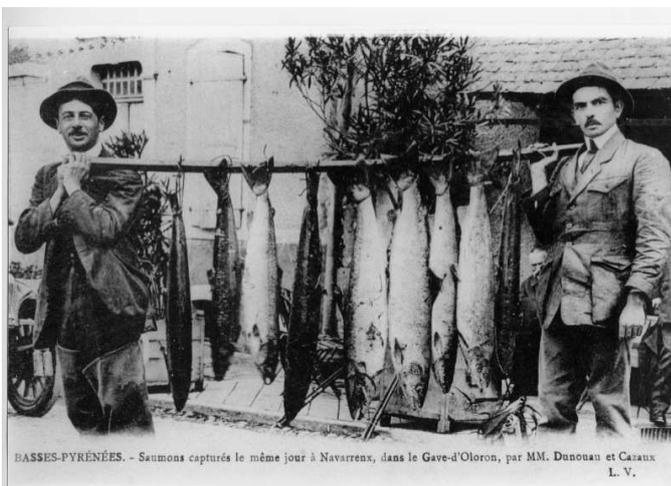
Frédérique PANASSAC©

Chez Barthouil en 1945 (Fumerie de Peyrehorade), cliché d'une pêche mémorable.

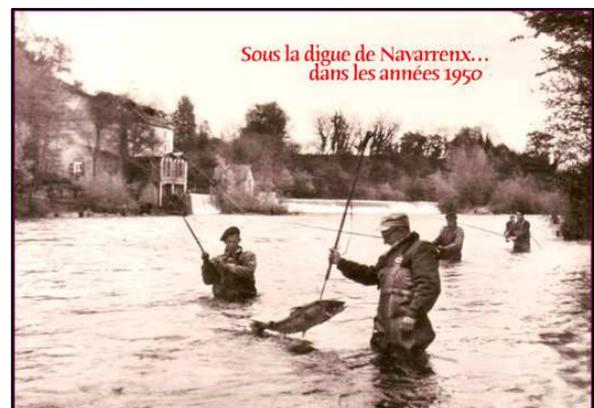
L'abondance du **saumon** est telle qu'au Moyen-âge, la représentation de trois pêcheurs parmi une suite de métiers, figure au tympan de la porte principale de la cathédrale Ste Marie à Oloron.



1945 - Présentés devant les établissements Barthouil, 21 saumons (d'un poids total de 210 kg) retirés des Gaves en un seul coup de filet. Ils seront « fumés » à la sciture d'auline. Dans une autre pêche miraculeuse de cette époque, les pêcheurs sortirent un esturgeon femelle de 320 kg qui donna 32 kg "de caviar des Gaves" !



HASSES-PYRÉNÉES. - Saumons capturés le même jour à Navarrenx, dans le Gave-d'Oloron, par MM. Dunouat et Cazaux L. V.



Sous la digue de Navarrenx... dans les années 1950

Illustration de l'abondance des captures à la ligne dans le Gave d'Oloron

(<http://www.centrecultureldupaysdorthe.com/>)

Aujourd'hui, une situation plus contrastée....

20 | Pays d'Orthe, Maremne

PEYREHORADE

Les saumons sont de retour

Jeudi après midi, Gilles Bareilles présentait, dans les locaux du musée du Saumon de la maison Barthouil, les tout premiers résultats d'une étude sur le parcours et la vie des saumons dans le bassin de l'Adour. Cette étude qui est effectuée dans le cadre du CNRS et de l'Université de Pau a permis de découvrir ce qu'on pourrait appeler la « boîte noire » du saumon, à savoir l'otolithe, une partie du cerveau qui mesure 1 ou 2 mm. Cet organe minuscule conserve en 3D la traçabilité de l'animal ainsi que l'histoire de sa vie, sous forme d'anneaux de croissance, un peu à la manière des végétaux.

Gilles Bareilles a passé des accords avec la maison Barthouil qui lui procure toutes les têtes de poissons commercialisés. Ainsi aucun prélèvement n'est réalisé dans les rivières autre que la pêche officielle. Il est donc possible de savoir de quelle origine est le saumon (alevinage ou sauvage), d'où il vient, combien de temps il a passé en mer ou en rivière grâce à l'étude des marqueurs minéraux contenus dans l'otolithe.

Les résultats sont encourageants: les saumons reviennent dans à peu près toutes les rivières du bassin de l'Adour avec 30 % de saumons sauvages dans le Gave de Pau, 100 %



De gauche à droite, M. Barthouil, M. Lapègue et M. Bareilles.

PHOTO C. L.

dans le gave d'Ossau et 96 % dans le gave d'Aspe. Au total, 90 % environ des saumons sont d'origine sauvage. De plus, ces animaux ne reviennent pas forcément vers leur rivière d'origine pour pondre, une autre révélation de taille apportée par cette étude.

Enfin, le matin même, et comme pour confirmer ces résultats, Alain Lapègue a pêché un saumon de 12,7 kg à Sainte-Marie-de-Gosse, « chose qui n'était pas arrivée depuis plus de 30 ans » selon M. Barthouil.

Claude Laplace

Article paru dans le journal « Sud Ouest », le 04/05/2011.

1. INTRODUCTION GENERALE

1.1. Contexte général

Les populations de poissons migrateurs, et en particulier de **saumons Atlantiques** (*Salmo salar*), ont subi des réductions significatives de leurs effectifs en lien avec des effets négatifs cumulés des activités humaines (Parrish et al. 1998a). Au cours des 150 dernières années, les effectifs de saumons Atlantiques n'ont cessé de diminuer des rivières de l'Atlantique Nord Est, d'Europe et d'Amérique du Nord, voire même de disparaître de bon nombre d'entre elles (Huntington et al. 1996, Shea and Mangel 2001, WWF 2001). Sur le territoire français, les populations de saumons semblent même plus affectées en raison de leur situation au sud de l'aire de répartition de l'espèce. Ainsi, le saumon atlantique est considéré comme une espèce vulnérable et est inscrite sur la liste rouge des espèces menacées en France, comme en Europe (Porcher J.P. 2001). Le **bassin de l'Adour** peut s'enorgueillir de compter encore aujourd'hui la quasi-totalité des espèces de poissons migrateurs présentes en France (exception faite de l'Esturgeon européen) et, parmi ces espèces, le saumon atlantique. Si le saumon est un élément fort du bassin de l'Adour, et des rivières pyrénéennes en particulier, c'est parce qu'il s'inscrit dans plusieurs dimensions du patrimoine régional :

- ✚ patrimoine écologique, de par ses exigences de qualité pour ses milieux de vie,
- ✚ patrimoine économique, puisqu'il est le vecteur d'une pêche professionnelle de très longue histoire et d'une pêche de loisir à la fois locale et touristique qui prend un nouvel essor,
- ✚ patrimoine social et culturel, puisque le saumon marque l'histoire, la gastronomie, les traditions de la région Aquitaine.

Ce patrimoine emblématique est riche, mais fragile. À ce titre, le département des Pyrénées Atlantiques (64) s'implique activement depuis plusieurs années dans la reconquête des Gaves pyrénéens par le saumon, mais aussi dans la mise en œuvre d'une structuration durable de l'activité pêche dans le département. Depuis 1994, la gestion des poissons migrateurs est organisée en France par les COmités de GEstion des POissons MIGrateurs (acronyme: **COGEPOMI**) dans chacun des grands bassins fluviaux. Les comités de gestion sont composés de représentants de l'État, de pêcheurs amateurs et professionnels, de propriétaires riverains, et de quatre élus de collectivités territoriales. Ils comprennent aussi des membres issus d'institutions scientifiques et techniques traitant des milieux aquatiques (ONEMA et IFREMER) ainsi que des représentants d'associations de protection de la nature. Ces acteurs doivent établir des plans de gestion quinquennaux (PLAGEPOMI), qui traitent à la fois de

l'exploitation et de la protection des espèces migratrices et de leur habitat. La stratégie de gestion mise en place dans le cadre du **PLAGEPOMI Adour 2008-2012** a été préparée sur la base du bilan (état et évolution de la population, pressions exercées sur l'espèce) réalisé pour chaque espèce lors du plan précédent. Dans le cas du saumon Atlantique, il s'agit d'une stratégie de « Préservation ». Les mesures de gestion programmées dans le cadre du PLAGEPOMI 2008-2012 proposent des actions nécessitant d'estimer et de suivre la **dynamique des stocks** (Priorité SB04 : suivre la dynamique de stock de grands salmonidés), ainsi que l'évaluation de **l'efficacité des alevinages** (SS03 : évaluer les plans de repeuplement). Pour mener à bien les objectifs définis dans le PLAGEPOMI Adour 2008-2012, plusieurs outils ont été mis en œuvre afin de disposer d'indicateurs, plus ou moins complets à différents stades du cycle biologique du saumon. Ces indicateurs font l'objet d'un suivi régulier, depuis de nombreuses années, organisé par MIGRADOUR (<http://www.migradour.com>, 1994), les Fédérations de pêche 64 et 65 et les AAPPMA (Association Agréée de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique):

- 🚧 comptage des géniteurs à la montaison,
- 🚧 évaluation du nombre de frayères et taux d'occupation à partir de sites témoins,
- 🚧 estimation du recrutement annuel en juvéniles sur l'aire actuellement colonisable par le saumon,
- 🚧 suivi des captures par les professionnels et amateurs.

Bien que fournissant des informations très précieuses sur les stocks et l'efficacité de la reproduction chaque année, ces indicateurs ne permettent pas de connaître **l'origine des géniteurs de retour dans le bassin de l'Adour**; en particulier: **leur origine natale (naissance en rivière ou à la pisciculture de Cauterets) et leur rivière de développement au stade juvénile**. Compte tenu des gros efforts d'alevinage réalisés actuellement sur le bassin du gave de Pau (entre 300 000 et 750 000 alevins déversés sur le gave de Pau et son affluent l'Ouzom entre 2004 et 2011), il est capital de pouvoir évaluer l'efficacité de ces repeuplements en termes de retour de géniteurs. Cela passe par la détermination de la proportion des géniteurs de retour qui sont nés en pisciculture par rapport à ceux nés en rivière. Ces estimations sont possibles par des méthodes de marquage/recapture. Néanmoins, ces dernières nécessitent des marquages de masse difficile à mettre en œuvre, pouvant induire une forte mortalité juvénile, et dont le résultat est souvent peu probant au regard du taux de recapture des poissons marqués. Par ailleurs, ces techniques de marquage/recapture ne permettent pas de savoir dans quelle rivière les géniteurs de retour ont grandi pendant leur phase juvénile. Ces informations s'avèrent essentielles, car elles permettraient d'évaluer la

pertinence de l'alevinage et de préciser les zones pépinières soutenant les meilleurs retours de saumons adultes.

1.2. Un outil alternatif: la géochimie des otolithes

Les otolithes sont des concrétions calcaires présentes dans l'oreille interne des poissons ostéichthyens correspondant aux organes de l'ouïe et de l'équilibre. Les otolithes sont constitués par le dépôt continu tout au long de la vie du poisson de carbonate de calcium (CaCO_3 >90%) sous forme de stries journalières et annuelles. Les éléments chimiques présents dans le milieu sont incorporés à la surface des otolithes au fur et à mesure de leur croissance, et les couches successives ainsi constituées de l'otolithe conservent leurs caractéristiques tout au long de la vie du poisson (Campana 1999, Campana and Thorrold 2001). Le contenu en éléments chimiques des stries est, pour certains éléments, en rapport avec celui du milieu de vie du poisson (Sr:Ca, Ba:Ca et ^{87}Sr : ^{86}Sr en particulier); pour d'autres, il enregistre des épisodes en relation avec des processus métaboliques (périodes de stress ou de reproduction) (Campana 1999). L'analyse de ces couches offre un potentiel de reconstruction des conditions environnementales et/ou physiologiques au moment de leur dépôt. L'otolithe apparaît alors comme une véritable archive biologique ou « boîte noire », utilisée aussi bien pour la différenciation de stocks d'origines différentes, pour la traduction de l'histoire de vie individuelle (migrations entre milieux de composition chimiques différentes), que pour la détermination de l'origine natale ou la formation des clés taille-âge (Campana and Thorrold 2001). Néanmoins, son utilisation dans le bassin de l'Adour, comme dans n'importe quel autre bassin versant, est conditionnée par:

- 🚧 L'existence de rivières (ou milieux de vie) ayant des compositions chimiques différentes. Cette condition géochimique est incontournable dans la transmission à l'otolithe de signatures élémentaires ou isotopiques uniques permettant de distinguer différentes zones de reproduction, de nourriceries ou de trajets migratoires.
- 🚧 L'enregistrement fidèle de différences géochimiques entre les différents milieux aquatiques étudiés, car des facteurs endogènes (métabolisme) ou exogènes (température) interviennent dans l'incorporation des éléments sur l'otolithe.
- 🚧 La stabilité temporelle des signatures géochimiques. L'absence de variations interannuelles majeures des signatures élémentaires et/ou isotopiques est la condition nécessaire pour l'exploitation des signatures natales sur plusieurs cohortes.

L'outil microchimique des otolithes a été testé avec succès chez l'anguille européenne dans la partie fluvio-estuarienne du bassin de l'Adour (Tabouret et al. 2010). Dans ce cas, l'otolithe s'est révélé être un outil de choix pour mettre en évidence les passages dans des habitats de composition élémentaire très différente, liée à la salinité. Ces travaux, cantonnés à la partie aval du bassin de l'Adour, n'ont pas examiné la diversité géochimique des rivières pyrénéennes dans lesquelles se reproduisent les saumons.

À l'inverse des signatures élémentaires susceptibles de varier en fonction de facteurs hydro-climatiques, le rapport isotopique du strontium présente plusieurs avantages. Premièrement, celui-ci ne subit pas de fractionnement biologique : le rapport enregistré dans l'otolithe correspond exactement à celui mesuré dans l'eau. Deuxièmement, le rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ étant essentiellement lié à la composition et à l'âge des formations rocheuses présentes dans les bassins versants, il est plus stable dans le temps que les signatures élémentaires pour une rivière donnée et il permet des différenciations spatiales relativement fines entre rivières (Kennedy et al. 2002, McCulloch et al. 2005, Outridge et al. 2002). Utilisé avec succès sur le continent américain pour diverses espèces migratrices (Kennedy et al. 2000, Walther and Thorrold 2008), cet outil n'a pas été développé en France.

1.3. Objectifs de la thèse

Ce projet propose donc de tester le potentiel de la géochimie des otolithes sur le saumon atlantique du bassin de l'Adour. Les objectifs de nos travaux sont les suivants :

🚩 Mise en évidence de signatures géochimiques contrastées entre les rivières et/ou sous-bassins de l'Adour

Ce premier objectif est capital, car il conditionne l'utilisation de la géochimie des otolithes. Nous avons donc préalablement vérifié s'il était possible d'utiliser l'outil dans le bassin de l'Adour ; à savoir, s'il existait des signatures géochimiques élémentaires (Sr, Ba, Mn, Mg, Rb) et isotopiques ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$) contrastées entre les différents sous-bassins de l'Adour (Pau, Oloron, Nive); voire entre les différentes rivières occupées par les juvéniles de saumon (gave de Pau, Ouzom, gave d'Ossau, gave d'Aspe, gave d'Oloron, Saison, Lourdios, Verts et Nives).

Signatures géochimiques dans les otolithes de juvéniles : influence des facteurs endogènes et exogènes

Le deuxième objectif permet de préciser parmi les éléments incorporés dans l'otolithe lesquels sont en relation directe avec les signatures géochimiques des rivières. Nous avons également évalué leur pouvoir discriminant entre rivières ou sous-bassins de développement, mais aussi concernant l'origine natale des individus (naissance en pisciculture ou en rivière). Cette étape a nécessité de décrypter les signaux enregistrés dans l'otolithe. Plus précisément, nous avons cherché à distinguer l'influence (a) des facteurs endogènes (métabolisme du poisson), (b) des facteurs exogènes (composition chimique du milieu de vie) sur l'incorporation des éléments traces dans l'otolithe. Ce travail a pu être réalisé en combinant les examens de juvéniles ayant vécu dans le milieu naturel ou ayant séjourné en milieu naturel contrôlé.

Application de l'outil géochimie des otolithes à la reconstitution de l'origine natale des saumons adultes de retour dans le bassin de l'Adour

Le but final était de classer les géniteurs selon leur rivière ou sous-bassin de développement et selon leur origine natale (rivière ou pisciculture de Cauterets) afin d'évaluer quelles étaient les rivières soutenant les plus importantes proportions de retour et quelle part représentait les individus issus de l'alevinage. Ces informations n'étaient pas disponibles avec les indicateurs actuellement mis en place dans ce bassin.

2. ÉTAT DES CONNAISSANCES SUR LE SAUMON ATLANTIQUE

2.1.3. Cycle biologique

Le saumon atlantique est un poisson **migrateur amphihalin potamotoque**, c'est-à-dire que son cycle de vie se déroule à la fois en mer et en rivière, et qu'il se reproduit en eau douce (Figure 2-2). Le saumon atlantique est **itéropare**, c'est-à-dire qu'il peut se reproduire plusieurs fois au cours de son cycle de vie. Toutefois, ce taux d'itéroparité est très faible pour l'ensemble des populations françaises puisque ces saumons de plusieurs remontées sont très peu représentés, en moyenne 1,1% (Baglinière 1994).

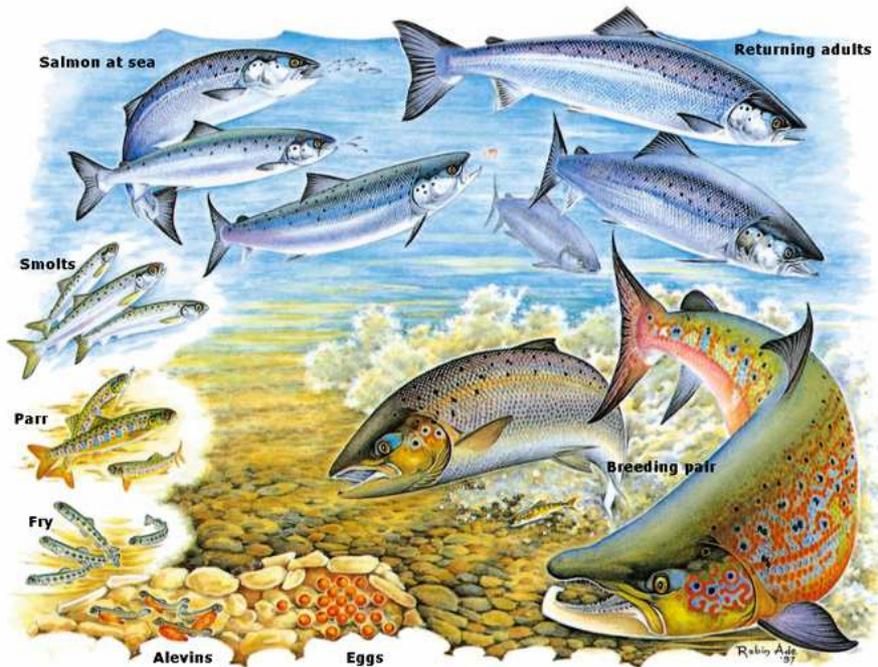


Figure 2-2 : Cycle de vie du saumon Atlantique (Atlantic Salmon Trust & Robin Ade)

Le développement embryo-larvaire a lieu au sein des graviers de la frayère. Les alevins émergent en fin de résorption de vésicule vitelline (mars-avril en France). Durant leur vie en eau douce, les **jeunes saumons (tacons, Figure 2-3)** ne colonisent que les zones d'eau courante où ils se nourrissent principalement d'invertébrés (Heland and Dumas 1994).



Figure 2-3 : Tacon de saumon Atlantique (Office de tourisme 64)

Dans le cours d'eau, se met rapidement en place une organisation hiérarchique et territoriale permettant aux individus d'une même cohorte de se nourrir en minimisant les

dépenses énergétiques et le risque de prédation (Heggenes et al. 1995). La densité de la population est alors régulée en fonction de l'abondance des ressources spatiales et trophiques du milieu (Metcalf 1998). En France, le stade tacon dure de 1 à 2 ans, avec une récente tendance au raccourcissement du temps de séjour en rivière (Rivot et al. 2009). Lorsqu'il atteint une taille (>15cm) et une condition suffisante, le tacon subit dès la fin de l'hiver un ensemble de modifications morphologiques, physiologiques et comportementales, appelé la **smoltification** (Figure 2-4), permettant aux juvéniles de s'adapter au milieu marin (McCormick et al. 1998, Saunders et al. 1985, Stefansson et al. 2003a). La descente vers la mer s'initie au printemps sous nos latitudes (Baglinière 1976, Boeuf 1994), mais peut être reportée au début de l'été plus au nord (Orell et al. 2007).



Figure 2-4 : Smolt de saumon Atlantique (Conservatoire National du Saumon Sauvage)

En mer, le saumon Atlantique est **distribué sur de larges zones du nord de l'océan Atlantique**, zones qu'il rejoint rapidement depuis sa rivière d'origine (Hansen and Quinn 1998). Les stocks d'Amérique du Nord exploitent principalement l'ouest de l'Atlantique Nord (Mer du Labrador, Groenland) alors que les stocks européens, au moins ceux du Nord de l'Europe, sont majoritairement retrouvés dans des zones de l'Est de l'Atlantique Nord (Féroé, mer de Norvège et Baltique) (Friedland et al. 1998a, Friedland et al. 2000, Hansen and Jacobsen 2003, Holm et al. 2000), voire plus au Nord en mer de Barents (Rikardsen et al. 2008). Des recherches plus récentes (Spares et al. 2007) indiquent néanmoins qu'environ 14% des saumons canadiens grossissent à l'Est des Féroés. Les individus en provenance des rivières françaises sont surtout retrouvés le long de la côte Sud-est du Groenland, mais aussi, dans une moindre mesure, au large des Féroés (Davaine and Prouzet 1994). Le saumon séjourne en mer pendant 1 à 5 ans (Klemetsen et al. 2003).

Il retourne ensuite vers son lieu de naissance pour s'y reproduire en décembre (Mills 1971). Ce phénomène connu sous le nom de **homing** a pour conséquence l'existence d'une population propre à chaque entité hydrographique, bassin, fleuve ou rivière. Chacune de ces entités correspond à une population de saumon relativement autonome et isolée. Si le homing est très précis au niveau du bassin, on observe toutefois des divagations plus importantes au

niveau de l'affluent frayère et du sous-bassin (Mills 1989b). L'olfaction semble jouer un rôle primordial dans l'orientation des individus vers leur lieu de ponte. Il semblerait que ces derniers fassent appel à la mémoire olfactive des milieux traversés et des phéromones dégagées par leurs congénères lors de leur descente vers la mer en tant que smolts (Dittman and Quinn 1996, Dittman et al. 1996, Hasler et al. 1978, Nevitt et al. 1994, Stabell 1984). La dispersion des adultes, dans des rivières autres que leur rivière natale, apparaît comme relativement faible, en moyenne de 5% (Jonsson et al. 2003, Pedersen et al. 2007, Quinn 1993). Toutefois, le homing des poissons d'élevage semble beaucoup plus variable que celui des individus sauvages et dépendrait des conditions d'élevage, de la localisation de la pisciculture et du stade de déversement des juvéniles. Leur dispersion est en moyenne 3 fois plus forte que celle des individus sauvages (soit 15%). Néanmoins, des taux de homing jusqu'à 99,6 % ont pu être observés chez des poissons déversés (Hansen and Jonsson 1994).



Figure 2-5 : Saumon Atlantique mâle lors de la reproduction (S. Rossignol)

Venant de la mer, **les reproducteurs** (Figure 2-5) appelés à la ponte, se présentent à l'embouchure des fleuves à des époques variables suivant leur âge ; chaque adulte devant faire en eau douce un séjour déterminé pour arriver à la maturation sexuelle. Pendant cette phase, les adultes ne s'alimentent pas ou très peu. Le séjour en eau douce sera de 10 à 14 mois pour les grands saumons dits « d'hiver » qui effectuent leur remontée du mois d'octobre au mois de mars ; de 8 à 10 mois pour les saumons dits « de printemps » dont la montée s'effectue de mars à mai ; elle se réduit à 5-7 mois pour les saumons dits « castillons » dont la montée s'effectue en juin-juillet voire jusqu'en octobre. Ces séjours variables en eau douce permettent à chaque cohorte d'arriver à la maturité sexuelle (Baglinière 1994). **Néanmoins, les saumons mâles peuvent aussi mûrir sexuellement précocement au stade de tacon** avant la migration marine (Fleming 1998, Klemetsen et al. 2003) et participer efficacement à la reproduction (Juanes et al. 2007): on parle alors de cycle biologique alternatif. Ces petits mâles peuvent en effet féconder jusqu'à 60% des œufs d'une frayère (Bagliniere and Maisse 1985, Fleming 1998, Saunders et al. 1982).

Sur le lieu de ponte, la femelle dépose ses ovules dans une frayère creusée dans des zones de graviers non colmatées, et le mâle les féconde simultanément. Une femelle pond de 1 000 à 2 000 œufs par kg de son poids, ce qui représente 25% du poids de son corps. La majorité des géniteurs mâles meurent après la reproduction (**semelparité**). Les reproducteurs à fraies multiples sont en effet toujours minoritaires, puisqu'ils ne représentent que 2 à 25% du stock reproducteur en fonction des rivières (Erkinaro et al. 1997, Jonsson et al. 1991, Mills 1989a, Niemela et al. 2006a). En France, en particulier dans les rivières du sud-ouest, ils représenteraient même moins de 1% des géniteurs (Baglinière 1994). **Au bilan**, si l'on prend l'exemple du bassin Loire-Allier, à partir d'un couple de géniteurs, soit environ 10 000 œufs fécondés, on estime que seuls 300 individus en moyenne atteindront le stade smolt et seulement 1 à 3 adultes regagneront les zones de fraie l'année suivante (Prevost and Bomassi 1994).

2.1.3.1. Particularités du cycle biologique : notions d'errance et de philopatrie

Un phénomène important associé (mais non essentiel) à la notion de migration amphihaline est la **philopatrie (homing, en anglais)**. Ce terme a été défini premièrement par Gerking (1959) comme « *le retour à un endroit occupé auparavant plutôt que d'aller à d'autres endroits tout aussi probables* », puis plus précisément par Cury (1994) comme une stratégie de reproduction commune à des animaux terrestres ou aquatiques qui consiste à retourner sur le site de naissance pour se reproduire. L'auteur illustre ce concept sous la forme d'une question réponse: « que faire pour assurer la survie de l'espèce quand le futur n'est pas connu? » - « faire de même que précédemment! ». Le phénomène antagoniste appelé **errance (straying, en anglais)** concerne généralement peu d'individus au sein des populations mais est pourtant essentiel d'un point de vue évolutif. En effet, sur le long terme, une philopatrie absolue conduirait très probablement à l'extinction de la population particulièrement dans le contexte actuel de milieux continentaux fortement anthropisés et donc perturbés. L'errance permet ainsi d'explorer et de fixer de nouvelles solutions environnementales qui pourraient par la suite devenir acceptables pour l'espèce. Trois facteurs principaux ont été avancés afin d'expliquer l'évolution de ce trait. Tout d'abord, l'environnement physique, et notamment sa stochasticité, explique la mise en place de la dispersion comme mécanisme adaptatif permettant d'étaler les risques d'extinction d'une population en distribuant des descendants sur plusieurs sites (Levins & MacArthur 1966). Ensuite, l'environnement biologique influence la dispersion, via des mécanismes tels que la compétition intra-spécifique, la

recherche de partenaire, la compétition intra- et inter-sexuelle et la dépression de la consanguinité. La qualité de l'habitat va ainsi dicter la densité locale de con-spécifiques, le niveau de compétition engendrant ou non de la dispersion (distribution "libre idéale des individus", Fretwell & Lucas 1970). Enfin, l'environnement génétique va jouer dans le cas où des mécanismes tels que la reconnaissance des apparentés sont mis en place, favorisant alors la philopatrie. Le comportement de dispersion est donc fortement impliqué à la fois dans la micro-évolution des populations et dans leur persistance.

A titre d'exemple, l'observation de la recolonisation naturelle de la Seine par le saumon Atlantique reste un fait marquant d'autant que la population est éteinte depuis plus de 80 ans. Les quelques saumons analysés génétiquement semblent provenir à la fois de populations proches, de Normandie, et de populations plus distantes, comme l'Allier et d'autres populations européennes non déterminées avec précision (Perrier 2010).

2.2. *Le saumon : une espèce en danger*

2.2.1. Evolution des populations à l'échelle mondiale

Au cours du siècle dernier, en Europe, aux Etats-Unis et au Canada, de nombreuses populations de saumon Atlantique ont vu leur abondance diminuer, voire s'éteindre (ICES 2012).

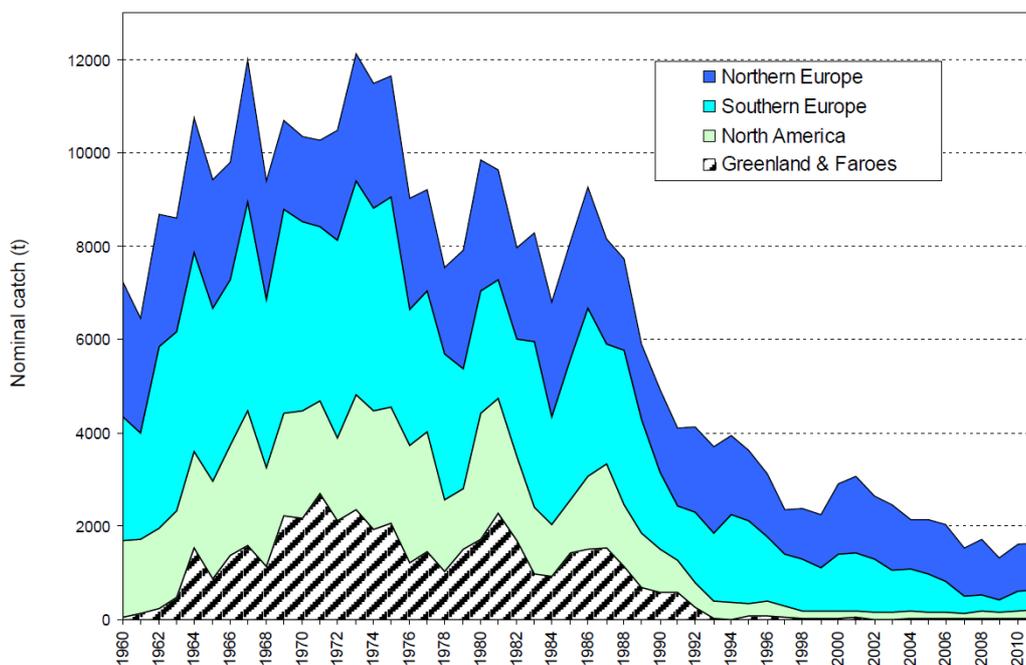


Figure 2-6 : Evolution des captures nominales de saumons Atlantiques (en tonnes de poids frais) dans quatre régions de l'Atlantique Nord, de 1960 à 2011 (ICES WGNAS REPORT 2012).

En termes de captures, le nombre total de prises commerciales dans l'Atlantique Nord de 1960 à 2009 indique une période d'abondance forte du milieu des années 1960 au milieu des années 1970 (Mills 1989b), avec un maximum de 12 000 t en 1967 et 1973. Le nombre de saumons de retour sur frayères a diminué rapidement, dès cette époque, entraînant une fermeture progressive de la plupart des pêcheries commerciales, que ce soit sur les zones d'engraissement marines (pêcherie des Féroés en 1991, 1998; du Groenland ouest en 1993, 1994) ou sur les côtes et dans les estuaires dont la dernière en date est le rachat des quotas de pêche au filet dérivant au large de l'Irlande fin 2006. Les plus bas niveaux de captures depuis 1960 ont été enregistrés ces dernières années avec 2 155 tonnes en 2005, et moins de 1 700 tonnes en 2012 (ICES 2012).

2.2.2. Evolution des populations en Europe

Le nombre total de prises commerciales dans la partie sud de l'Atlantique Nord (Ecosse, Angleterre, Pays de Galles, Irlande du Nord, Irlande, France, sud de l'Islande) n'a cessé de décliner au cours des quarantes dernières années, passant de 4 500 t en 1972 à 450 t en 2011. La situation du saumon Atlantique dans la partie nord de son aire de distribution (Russie, Finlande, Norvège, Suède, nord de l'Islande) est également inquiétante. Néanmoins, ce déclin est plus faible que celui observé pour les régions situées plus au sud. Entre 1971 et 1988, le nombre de captures varie de 2000 à 2800 t, puis tombe à 960 t en 1997 et se stabilise à 1000 t depuis une dizaine d'année.

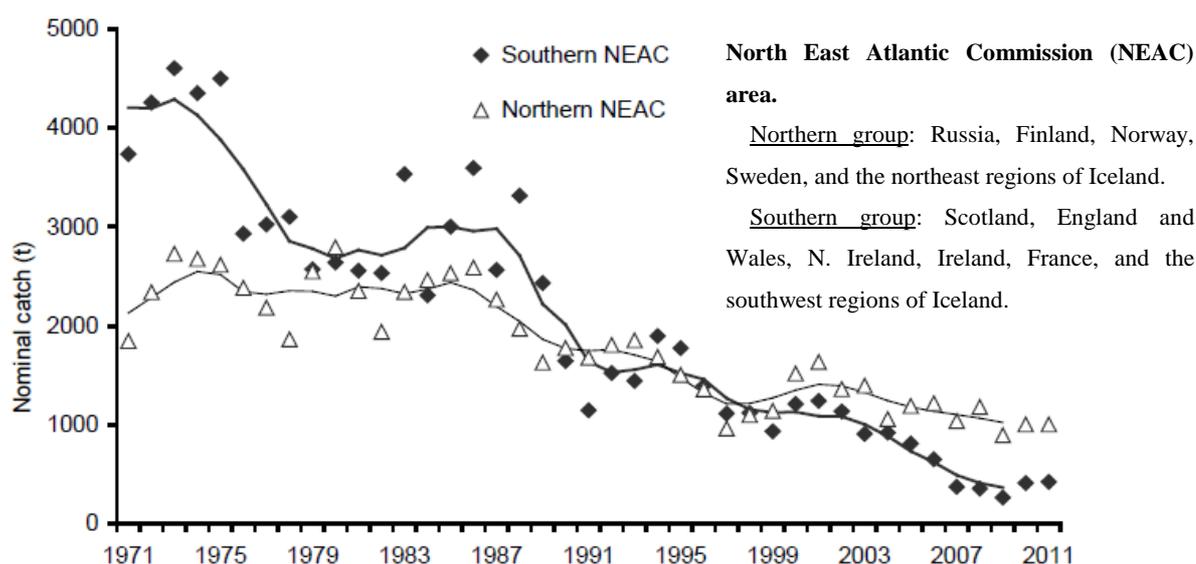


Figure 2-7: Evolution des captures nominales de saumons Atlantiques (en tonnes de poids frais) dans deux régions de l'Atlantique Nord, de 1971 à 2011 (ICES WGNAS REPORT 2012).

2.2.3. Evolution des populations en France

Le saumon Atlantique, autrefois très abondant sur l'ensemble des cours d'eau de la façade Atlantique, de la Manche et de la mer du Nord, fait partie des espèces dont la situation est préoccupante. Le Conseil International pour l'Exploration des Mers (*en anglais* ICES, 2010) a estimé, depuis 1971, le stock français de saumons de retours et de géniteurs.

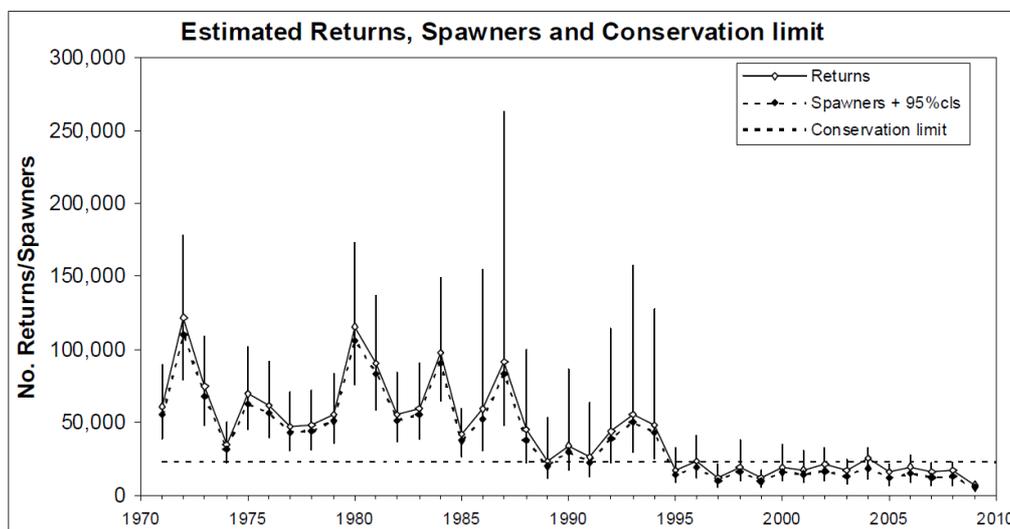


Figure 2-8 : Estimation du stock français de saumons de retour (avant pêcheries côtières et fluviales) et du nombre de géniteurs au cours de la période 1971-2010 (ICES WGNAS REPORT 2010)

Il apparaît 3 périodes distinctes (Figure 2-8). La première couvre la **période 1971-1987** au cours de laquelle le stock annuel de saumons de retour est estimé en moyenne à plus de 68 000 individus, avec de fortes variations interannuelles, mais sans que la moyenne de l'estimation de l'abondance ne passent sous la limite de conservation. Au cours de la seconde période (**1988-1994**), le stock moyen annuel français est estimé à moins de 39 000 individus, la limite basse de l'intervalle de confiance étant la plupart du temps en deçà de la limite de conservation. Au cours de la dernière période (**1995-2010**), le stock moyen annuel est estimé à un peu moins de 18 000 individus, la moyenne annuelle étant toujours en deçà de la limite de conservation.

En plus de la diminution de ses effectifs à l'échelle nationale, le saumon a connu une forte **régression de son aire de répartition** (Figure 2-9). Autrefois très abondant sur l'ensemble des cours d'eau de la façade Atlantique, de la Manche et de la Mer du Nord, le saumon a connu une forte régression de son aire de répartition. On estime qu'au XVIII^{ème} siècle, le nombre de saumons remontant les cours d'eau français (Figure 2-9a), avoisinait les 800 000 individus (MacCrimmon et Gots, 1979). Au début des années 1900, 75 % des aires de reproduction étaient inaccessibles en raison de l'édification de nombreux barrages. Ainsi,

comme en témoigne la figure 2-9b, les bassins de la Garonne, de la Somme, du Cher et de la Meuse ne furent plus fréquentés qu'irrégulièrement par le saumon à la fin du XIX^{ème} siècle. Au début des années 1990, le saumon a totalement disparu dans certains bassins ou parties de bassin comme le Rhin, la Somme, la Seine, la Rance, la Haute-Loire, la Garonne, le gave de Pau ainsi que dans les affluents de la Dordogne et de la Loire moyenne (Figure 2-9c). Par ailleurs, les remontées ne furent plus qu'irrégulières, voire très faibles, dans la quasi-totalité des cours d'eau des côtes picardes et normandes (Canche, Authie, Yères, Risle, Orne, Vire...), dans quelques rivières bretonnes de très petite taille, dans la Sèvre Niortaise, la Charente, et enfin dans les bassins de la Dordogne et de la Garonne (Thibault 1994a).

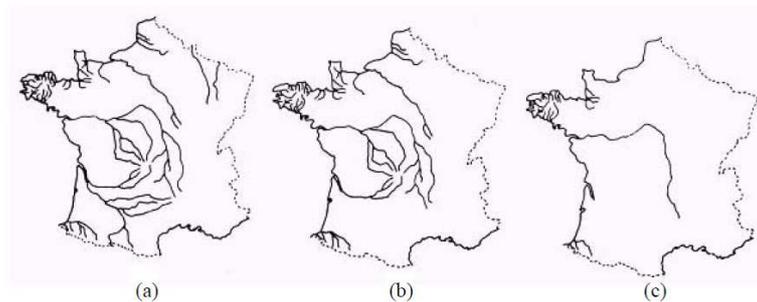


Figure 2-9 : Rivières fréquentées par le saumon en France depuis le milieu du XVIII^{ème} siècle (a), à la fin du XX^{ème} siècle (c), en passant par la fin du XIX^{ème} siècle (b) (Baglinière et al. 1990)

Néanmoins, même si les surfaces de bassin versant colonisées par le saumon ont fortement diminué, les remontées restaient significatives au début des années 1990 dans la Bresle et l'Arques (Haute-Normandie), dans environ vingt-cinq cours d'eau du massif Armoricaïn, dans l'Allier, le gave d'Oloron, la Nive et la Nivelle. Depuis, les populations de l'Allier (550 individus comptés à Vichy entre 1997 et 2011) et de la Nivelle (moins de 100 géniteurs par an) ont nettement diminué, entraînant des inquiétudes quant à leur maintien dans le milieu naturel à court ou moyen terme. Aujourd'hui, les efforts entrepris et les mesures de préservation mises en oeuvre ces dernières années ont conduit à des remontées de saumons, encore dépendantes des alevinages, dans le bassin de la Garonne (165 individus comptés à Golfech en 2011), de la Dordogne (308 individus à Tuilières en 2011), au niveau de certains affluents de la Loire, et de manière plus sporadique dans le Rhin supérieur et ses affluents (Figure 2-10).

Parmi les bassins fluviaux accueillant du saumon atlantique en France en 2012, on distingue trois états principaux dans le statut des populations de saumon:

❖ les stocks à fonctionnement naturel sans danger notable pour leur pérennité dans l’immédiat. C’est le cas de la majorité des cours d’eau de Bretagne ainsi que du Gave d’Oloron dans le sud-ouest;

❖ les stocks à faible effectif, perturbés ou courant un risque d’extinction à court ou moyen terme: la plupart des rivières du Nord-Ouest (Normandie, Artois, Picardie), l’Aulne et le Couesnon en Bretagne, l’Allier, la Nivelle;

❖ les stocks éteints faisant l’objet d’un programme de réintroduction: le Rhin (et ses affluents et sous-affluents, Bruche, Giessen, Fecht), la Garonne, la Dordogne et certains de leurs affluents, et plusieurs rivières du bassin de la Loire ayant des biotopes adaptés aux salmonidés (Gartempe, Arroux et affluents de l’Allier), le Gave de Pau.

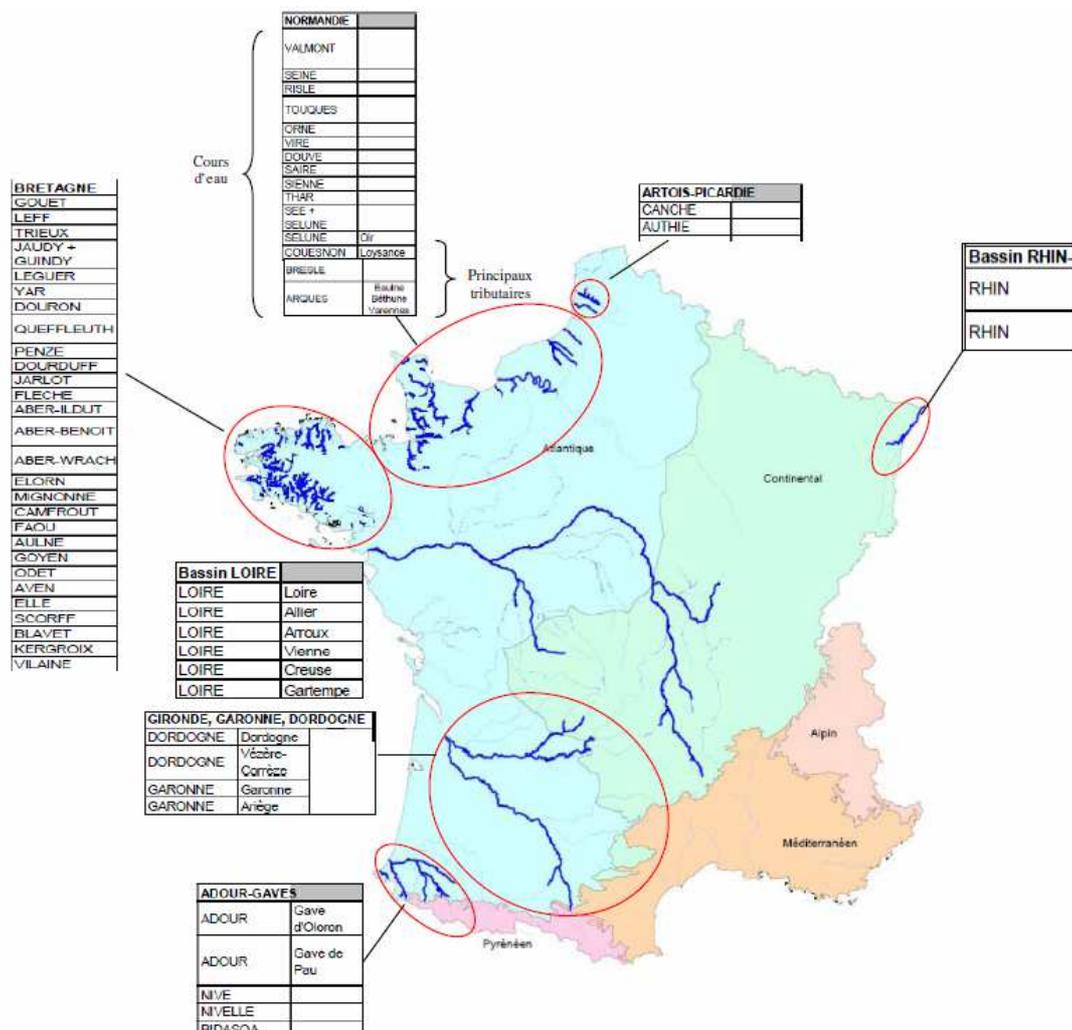


Figure 2-10 : Répartition des cours d’eau fréquentés par le saumon en France (ONEMA 2009)

A ces trois catégories, il faut ajouter le cas particulier du complexe de populations Sée-Sélune, deux rivières de Basse-Normandie possédant un estuaire commun dans la Baie du

Mont St-Michel. La Sélune, obstruée par deux grands barrages hydroélectriques situés à 14 km de la mer, est alimentée en saumons adultes par la Sée voisine, qui est globalement dépourvue d'obstacles et qui dispose de zones de frai et de grossissement de bonne qualité.

2.2.3.1. La diversité du stock français (composition en âges de mer et aspects génétiques)

Ages de mer

Il existe une importante diversité géographique des bassins fluviaux français contenant des populations de saumon, due à leurs dimensions, à leurs substrats géologiques et à leurs régimes hydrologiques dominants. Ceci se répercute en particulier sur la structure d'âge marin. Les petits cours d'eau de Bretagne et du Nord-Ouest ne dépassent pas, pour la plupart, une longueur de 60 km de long dans leur cours principal (bassins versants de l'ordre de 500 km²). Ils présentent une dominance des castillons (saumons d'un hiver de mer), qui représentent plus de 90 % des remontées annuelles. Il en va de même pour la Nivelle. Cette proportion a nettement augmenté au cours des vingt dernières années, avec la raréfaction des saumons de printemps. Inversement, l'Allier, dont les frayères sont situées à environ 800 km de l'estuaire de la Loire, compte de 33 à 66 % de saumons de trois hivers marins selon les années, le reste étant les saumons de deux hivers de mer. Cette composition est exceptionnelle en France et dans toute l'Europe de l'Ouest. Les grands fleuves dont le saumon a disparu (Rhin, Seine, Dordogne...) avaient aussi des populations de grands saumons (deux et trois hivers marins). Pour les rivières faisant l'objet d'une réintroduction, la composition actuelle des retours de saumons diffère de cet état antérieur, avec une prépondérance de castillons. Enfin, le bassin Adour-Gaves comprend une part plus équilibrée entre castillons et saumons de deux hivers marins, avec l'augmentation depuis une dizaine d'année de la part et du nombre des saumons de printemps, provenant de la restauration d'accès à de nouvelles zones de frai (le Saison). Les saumons de trois hivers y restent présents, mais à l'état résiduel.

Structure et diversité génétique

Sur l'ensemble de l'aire de colonisation du saumon, les populations de saumons sont structurés en quatre groupes génétiques principaux: Europe, Amérique du Nord, Atlantique Nord et Mer Baltique (Ståhl 1987; Guyomard 1994). Il existe d'importantes différences génétiques entre le saumon Atlantique d'Europe et celui d'Amérique du Nord.

Actuellement **en France**, les dernières études identifient **cinq principaux groupes** de populations génétiquement et géographiquement distincts: **Haute-Normandie, Basse-Normandie, Bretagne, Allier, et Adour**. La distance cotière entre les populations ainsi que la longueur des rivières sont 2 facteurs environnementaux influençant la différenciation des populations françaises. Le premier facteur évoqué est un paramètre expliquant généralement bien les patrons de différenciation chez le saumon Atlantique (Verspoor et al. 2005; Dionne et al. 2008; Grandjean et al. 2009; Tonteri et al. 2009). Un homing important et un faible impact des repeuplements contribuent également à la différenciation génétique des populations françaises.

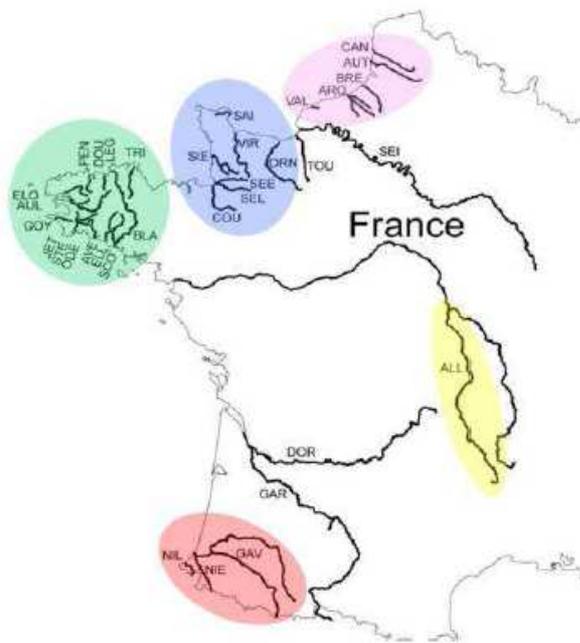


Figure 2-11 : Principaux groupes génétiques parmi les populations françaises de saumon Atlantique (Perrier 2010)

Les populations inféodées à la Garonne et à la Dordogne possèdent des caractéristiques intermédiaires aux groupes Allier et Adour et ne semblent pas pouvoir être identifiées comme un groupe à part entière (rappelons que ces rivières font l'objet de programmes de repeuplement). Par ailleurs, au sein de chacun de ces groupes, le niveau de différenciation est faible. En effet, il est

généralement observé un niveau élevé de différenciation intergroupes indiquant des flux de gènes limités alors que la structure génétique au sein des groupes est plus faible, indiquant des flux relativement importants entre des populations proches et localisées dans des zones géographiques aux caractéristiques proches (cas des rivières bretonnes).

Le bassin de l'Adour présente la particularité d'être relativement large et d'avoir des affluents de tailles importantes, rejoignant le cours principal très en aval. La forme de ce bassin et la localisation des frayères pourraient entraîner une importante structure génétique à fine échelle géographique entre les populations de l'Adour. Les études menées par Perrier et al. (2010) suggèrent une différenciation génétique significative entre les Gaves, la Nive, et la Nivelle. Au sein de chacun de ces 3 groupes, plusieurs sous-groupes ont pu être identifiés (isolement par la distance: différenciation significative des individus à partir de 30km).

2.2.4. Evolution de la population du bassin de l'Adour

Autrefois abondants (plus de 10 000 captures annuelles à la fin du siècle dernier), les saumons Atlantiques du bassin de l'Adour n'ont cessé de se raréfier au cours du XX^{ème} siècle, tombant à moins de 500 captures par an au milieu des années 1970 (Marty and Bousquet 2001).

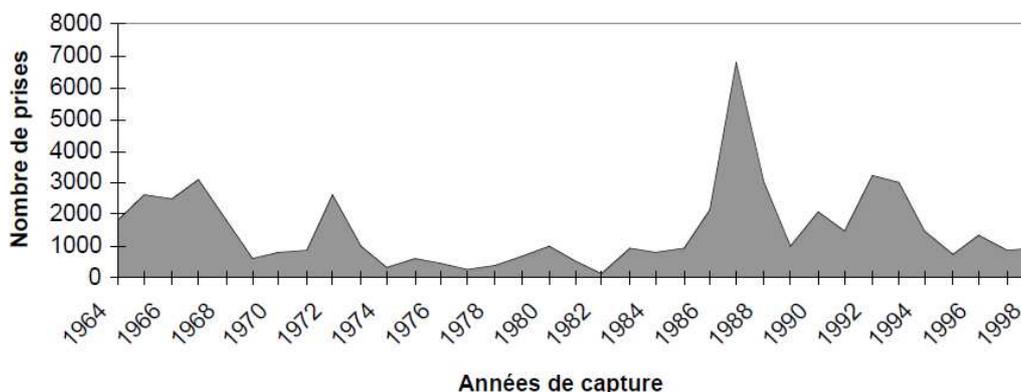


Figure 2-12 : Variation du nombre de saumons Atlantiques capturés sur l'Adour tous moyens de pêche confondus entre 1964 et 1998 (Marty and Bousquet 2000)

Sur la période allant de 1970 à 1986, la tendance à la baisse des effectifs a été stoppée mais l'espoir d'un renversement de situation avec des effectifs en hausse ne s'est jamais réellement concrétisé. La population totale de saumons en 2011, en incluant les captures réalisées en aval des stations de contrôle par les pêcheurs professionnels, avoisine les 8 000 individus.

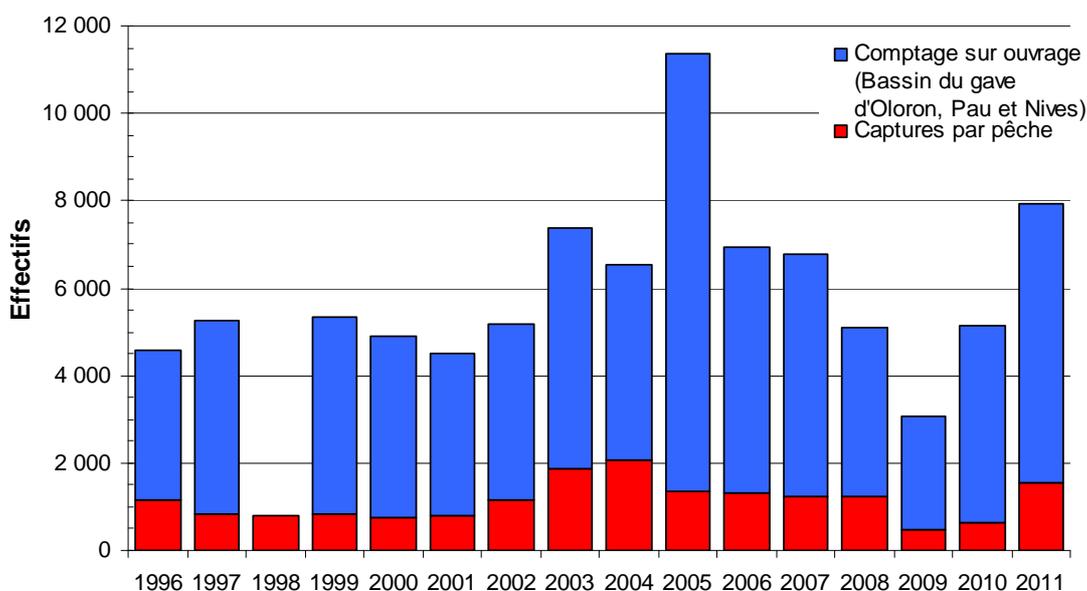


Figure 2-13 : Estimations des stocks de saumons sur le bassin de l'Adour (captures par pêche domaine maritime et fluvial + comptage des géniteurs au franchissement des ouvrages) (MIGRADOUD 2012)

La population de saumons sur le bassin de l'Adour se maintient depuis 2004 dans une fourchette comprise entre 4 000 et 6 000 individus, compte tenu de l'inconnu qui demeure sur le Gave de Pau en aval de la station de contrôle d'Artix. Même si les niveaux de migration ont augmenté de façon significative entre 2004 et 2007, faisant suite à une longue période de stagnation depuis 1996 (année du démarrage du suivi par Migradour), les années 2008 à 2011 sont plus variables et ne confirment pas la tendance à l'augmentation. Néanmoins, selon Migradour, l'impact de la colonisation des parties hautes sur les bassins du Gave d'Oloron et de la Nive, se concrétiserait par une augmentation en moyenne des stocks d'adultes depuis 2002.

2.3. Causes du déclin

2.3.1. Obstacles à la migration

Le facteur primaire de la modification de l'aire de répartition et de l'abondance des populations a été la construction de nombreux barrages (50 000 ouvrages sur les rivières et les fleuves français). Ces ouvrages ont considérablement modifiés les conditions de libre circulation des saumons que ce soit au stade adulte, lors de la montaison, ou au stade juvénile lors de la dévalaison (Levin and Tolimieri 2001, Stefansson et al. 2003b, Thorstad et al. 2008).

À l'heure actuelle, plus de 60% de la surface du bassin versant de la Dordogne est inaccessible aux poissons migrateurs à cause de la présence de grands ouvrages hydroélectriques et d'un nombre très élevé de microcentrales (Chanseau and Guerri 2007). Dans le bassin de la Garonne, des dispositifs de franchissement à la montaison (Golfech, Le Bazacle, Le Ramier, Saverdun, Pébernat...) ont été construits depuis une quinzaine d'années et permettent maintenant aux individus de rejoindre une partie des secteurs de reproduction fonctionnels (aval de Carbonne sur la Garonne et aval de Labarre sur l'Ariège). Néanmoins, un certain nombre d'obstacles « stratégiques », pourtant équipés, semblent encore poser des problèmes à la libre circulation sur le bassin, en particulier à Golfech et à Toulouse (Garonne) ou encore sur la partie aval de l'Ariège.

Les cours d'eau du bassin de la Loire, des fleuves côtiers vendéens et de la Sèvre niortaise sont marqués par la présence de très nombreux seuils et barrages faisant obstacle (10000 sur le bassin). Une partie d'entre eux sont franchissables sans difficultés pour le saumon, mais leur succession (un tous les 3,4 km en moyenne) peut entraîner d'importants

retards dans la migration. L'accès à une partie des frayères du Haut-Allier, — dernier refuge du saumon sauvage dans ce bassin qui couvre 20% de la superficie du pays, — est fortement limité par le barrage de Poutès, à l'amont duquel se trouvent 60% des habitats du bassin de l'Allier favorables aux jeunes saumons (Bravard and Petts 1993).

La Nivelle, petit fleuve côtier du Pays Basque (39 km de long) est le plus méridional des cours d'eau français à saumon. Sa population de saumons est restreinte (100 individus/an en moyenne depuis 2003) faute d'accès à son cours supérieur, tandis que le cours accessible à la reproduction (18 km) est en partie altéré par les usages agricoles et soumis à des températures excessives certaines années, engendrant une très faible survie moyenne entre l'œuf et le tacons 0⁺ (0,97 %). La population est chroniquement sous sa limite de conservation et apparaît à la merci d'évolutions climatiques et des impacts anthropiques.

Dans la partie française du bassin du Rhin, on estime que la perte de surface productive avoisine 90% (Roche 1994). Le Vieux-Rhin et sa cinquantaine d'hectares de zones de grossissement de juvéniles est actuellement inaccessible.

À l'échelle du bassin de l'Adour, malgré les nombreux dispositifs de franchissement construits ces dernières décennies, des problèmes conséquents demeurent. Sur les quelques 94 obstacles recensés sur les gaves de Pau, d'Oloron, d'Aspe et d'Ossau et les rivières du Vert, du Saison, de la grande Nive et de la Nive de Baïgorry, près de la moitié sont susceptibles d'impacter plus ou moins fortement la population de saumon. Près de 15% constituent des obstacles majeurs du fait de leur impact et de leur position sur les axes migratoires. Au final, on peut estimer que plus de 130 ha des zones de production, soit près d'un tiers des habitats disponibles, ne sont pas ou sont peu utilisés par les saumons (Marty and Bousquet 2000). Le bassin de l'Adour peut se diviser en 3 sous-bassins présentant divers obstacles migratoires :

✓ **Bassin de la Nive**

L'accès aux zones de reproduction est totalement libre sur la Nive d'Arnéguy, sur la Nive de Béhérobie et sur l'ensemble du linéaire classé de la Nive des Aldudes. Sur le Laurhibar, la limite amont d'accessibilité se situe au barrage Erromatéguy.

✓ **Bassin du Gave d'Oloron**

Le programme de restauration de la libre circulation des poissons est bien avancé sur ce bassin qui se caractérise par une phase active de colonisation. Seules les zones les plus amont du Saison et des gaves d'Aspe et d'Ossau ne sont pas colonisées, en dépit de leur aménagement. L'accessibilité du Lourdios, affluent du Gave d'Aspe, est limitée au tiers aval de son linéaire par la présence d'un obstacle naturel (cascade). Le Vert est accessible.

✓ Bassin du Gave de Pau

Bien que le Gave de Pau soit entièrement aménagé pour la montaison (l'équipement pour la dévalaison n'étant pas achevé), les conditions d'accès aux zones de reproduction restent très insuffisantes, en termes d'efficacité de franchissement et de retards induits sur la migration (Figure 2-13). Les principaux points noirs se situent bien en aval des premières zones de reproduction. Les zones de recrutement qui présentent une capacité d'accueil intéressante, essentiellement dans les Hautes-Pyrénées ou sur l'Ouzom, restent difficilement accessibles.

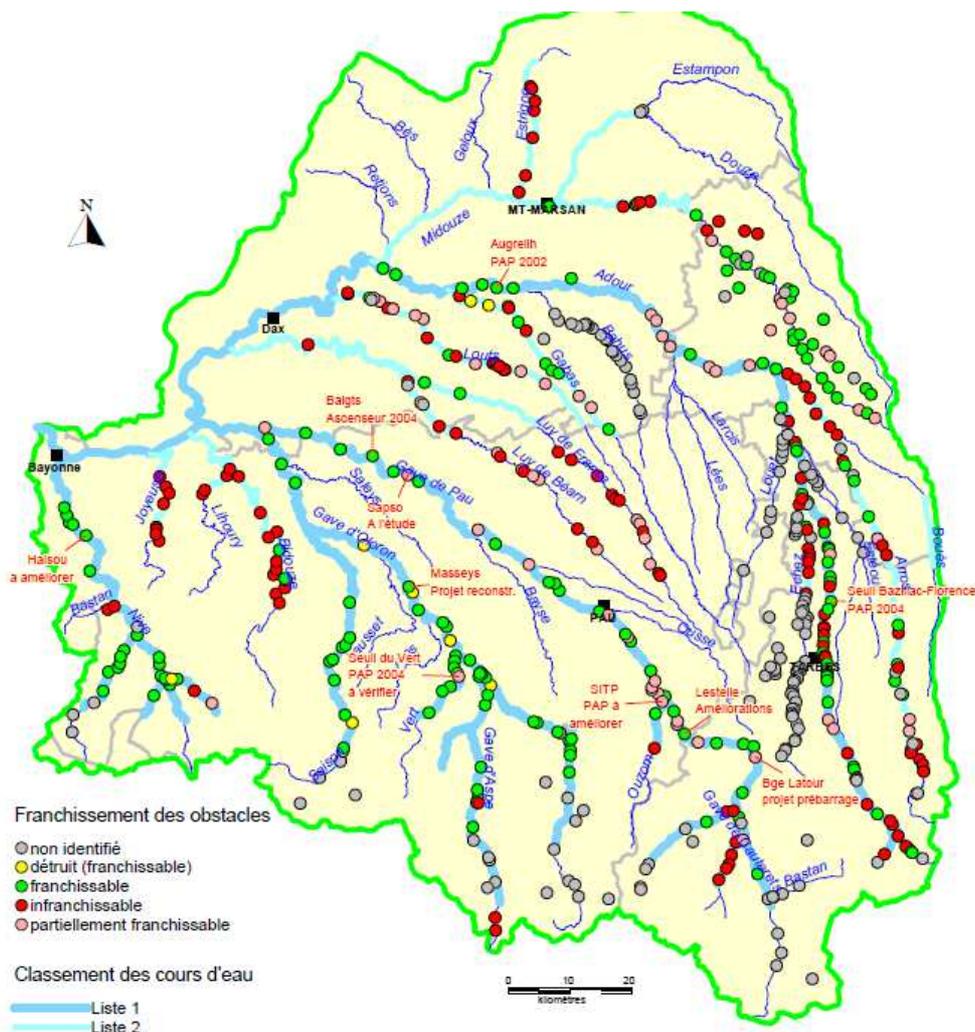


Figure 2-14 : Obstacles à la migration des saumons sur le bassin de l'Adour
(Observatoire de l'eau du bassin de l'Adour 2009)

2.3.2. Pollutions

Par ailleurs, les pollutions industrielles, urbaines et agricoles affectent tous les stades de développement de l'espèce, tant dans les zones d'habitat et de reproduction que sur les axes de migrations (Stefansson et al. 2003b). Par exemple, les insecticides tels que le nonyphénol et les constituants de produits chimiques utilisés dans les détergents sont des

causes possibles de la mortalité accrue des populations de saumon, plus particulièrement lors de la smoltification (Fairchild et al. 1999, Hendry et al. 2003). La pollution estuarienne constitue également un facteur limitant à la migration des individus. Dans l'estuaire de la Loire et de la Gironde le **bouchon vaseux** implique encore des mortalités piscicoles aiguës liées à l'asphyxie des individus. Néanmoins, avec la progression de l'épuration des eaux du bassin de la Loire, l'ampleur du bouchon vaseux dans l'estuaire a nettement régressé depuis 2000 (Steinbach 2001).

Globalement, les cours d'eau du bassin de l'Adour présentent une qualité correcte, avec des différences selon les rivières et les types d'altérations. Les gaves et la Nive sont aujourd'hui d'une qualité physico-chimique bonne à moyenne. Néanmoins, sur le gave de Pau, la présence de matières organiques et oxydables, matières azotées et phosphorées, pesticides et particules en suspension limitent les potentialités biologiques (ONEMA 2009). Les œufs de poissons enfouis dans le substrat des rivières pendant la phase d'incubation sont sensibles à la qualité et aux conditions de circulation de l'eau interstitielle, nécessaires à l'apport en oxygène et à l'évacuation des déchets métaboliques. La transformation de l'espace rural engagée depuis une cinquantaine d'années, aussi bien l'intensification de l'agriculture que l'extension de l'urbanisation, ont eu pour conséquence l'augmentation des composés phosphorés dans les eaux courantes. La production primaire (algues notamment) augmente et tend à colmater le substrat du fond des rivières. Ce phénomène associé aux étiages estivaux sévères qui se sont succédés depuis 2003, accentue la tendance à l'eutrophisation sur les zones de reproduction aval et intermédiaire des Gaves et des Nives.

2.3.3. Changements climatiques

Les changements climatiques pourraient avoir des conséquences importantes sur la croissance et la survie des saumons en rivière (Rivot et al. 2009) comme en mer; (Bacon et al. 2009, Juanes et al. 2004, Todd et al. 2008). La salinité et la température auraient varié ces dernières décennies pouvant expliquer des modifications de la répartition des saumons en mer ou de leurs ressources trophiques (Friedland et al. 2000). Le réchauffement global ou la modification des courants marins sont également susceptibles d'influer négativement sur les populations en mer.

2.3.4. Variations des niveaux d'eau

Dans le cas de fleuves subissant des prélèvements d'eau importants et soumis à un climat estival chaud, la température de l'eau est limitante sur le parcours de migration, dépassant parfois 28°C durant plusieurs jours ou plusieurs semaines. Ces problèmes ont en particulier été mis en évidence dans la Garonne et la Dordogne (cours aval et moyen), dont les débits sont très amoindris par les usages de l'eau. Ils sont susceptibles aussi d'avoir des impacts dans la Loire. À cela s'ajoutent vraisemblablement des synergies négatives avec d'autres pollutions physico-chimiques. On doit aussi souligner que les étiages, plus longs et plus accusés depuis une vingtaine d'années, ont tendance à augmenter le taux et le temps de rétention des poissons migrateurs au niveau des obstacles, d'autant plus quand ces obstacles sont nombreux (effet de cumul). Plusieurs études de radio-télémetrie l'ont montré pour l'Aulne, la Loire, la Garonne, et le Gave de Pau (Croze 2008).

Sur le bassin versant de l'Adour, les éclusées, liées aux à-coups de production hydroélectrique, perturbent le régime hydraulique. Elles fragilisent les frayères à saumon, provoquant des assecs temporaires ou des courants soudains. En conséquence, les variations fréquentes du niveau de l'eau «stérilisent» une partie de la section mouillée du cours d'eau. Par ailleurs, en période estivale et pendant les heures d'ensoleillement, les galets mis hors d'eau lors des abaissements, vont se réchauffer. À la montée d'eau, ils transmettront la chaleur accumulée contribuant ainsi au réchauffement de l'eau. Les différentes perturbations des régimes hydrologiques ainsi que le phénomène de colmatage des frayères, apparaissent comme le facteur prépondérant limitant la restauration des stocks dans le bassin de l'Adour (COGEPOMI 2008).

2.3.5. Prélèvements par pêche

Les pêches professionnelles et de loisir en rivière comme en mer en surimposant leur impacts sur des stocks déjà fragilisés sont susceptibles de réduire les effectifs de façon dramatique et d'entraîner des modifications dans la composition des populations via la sélectivité des pêches (Kendall and Quinn 2009) (Figure 2-14). D'une manière générale, suivant l'objectif global de protection de l'espèce (Mills 1986), la pêche sportive a été développée, et la pêche commerciale réduite jusqu'à l'arrêt de l'exploitation aux îles Féroé en 1991. La pêche côtière a fermé aux Etats-Unis dès 1948; dans tout le Canada depuis 2000, à l'exception d'une pêche côtière de subsistance au Labrador.

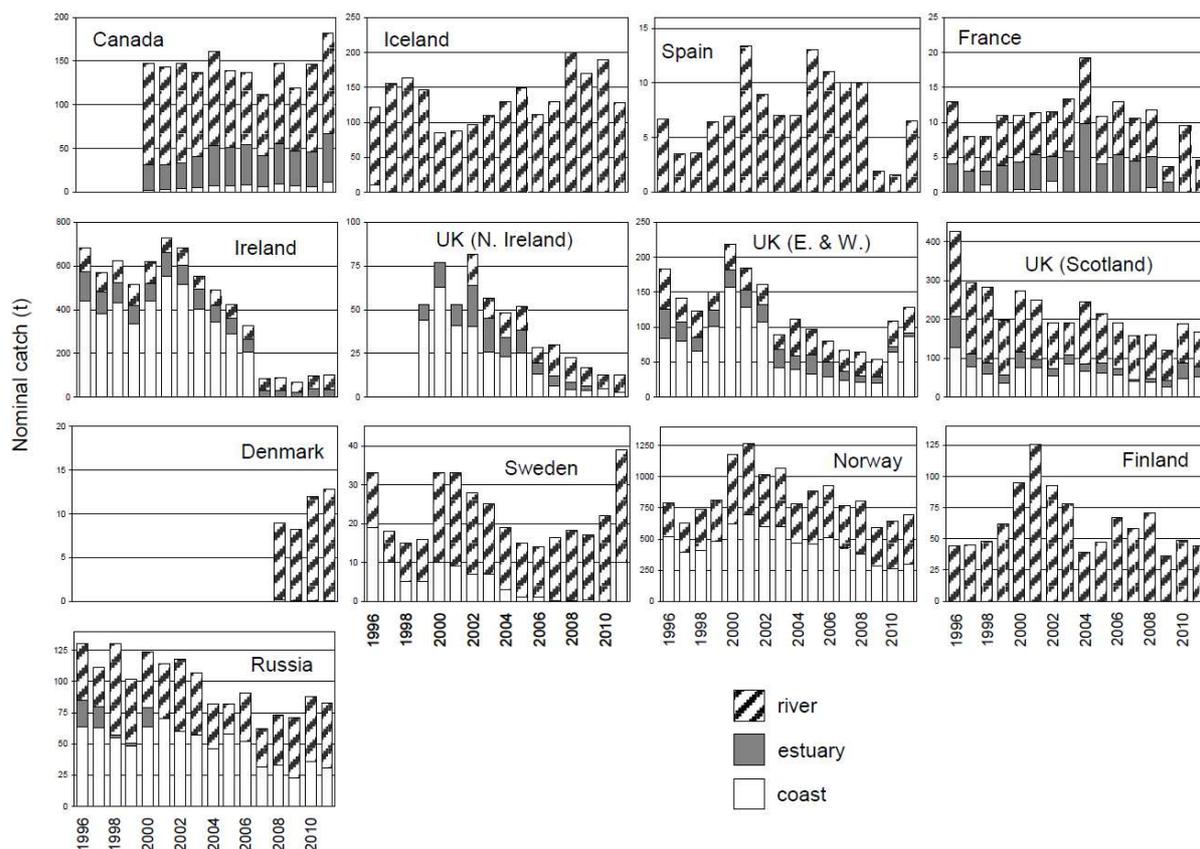


Figure 2-15 : Captures nominales de saumons Atlantiques (en tonnes) par pêche en estuaires, rivières et zone côtière (ICES 2012)

En France, la forte exploitation des stocks en mer et en estuaire n'a fait qu'aggraver le processus de non renouvellement des populations de saumon. Le saumon atlantique est exploité officiellement en France par:

- 2000 à 2400 pêcheurs de loisir à la ligne (selon les années),
- 12 pêcheurs professionnels fluviaux au filet maillant dérivant en 2012 (bassin de l'Adour uniquement) et
- 37 marins-pêcheurs au filet maillant dérivant en zone maritime du bassin de l'Adour.

Les captures en estuaire (pêche professionnelle) sont passées d'une moyenne de 81 tonnes durant la période 1919-1944 à moins de 10 tonnes pour la période 1945-1990 (Thibault 1994b). Dans le début des années 1970, le saumon était surtout exploité par la pêche sportive et la pêche professionnelle s'exerçait dans de rares estuaires (Bretagne, Adour) et sur tout le cours de la Loire. Aujourd'hui, la pêche sportive représente la quasi-totalité des captures; puisque, depuis 1994, la pêche professionnelle n'est plus autorisée que dans l'estuaire de l'Adour (Figure 2-15); toute pêche étant interdite sur le bassin de la Loire. Bien que dans le

bassin du Rhin, le système Loire-Allier, la Dordogne et la Garonne, la pêche au saumon soit interdite, des captures accessoires par pêche aux engins sont avérées, mais difficile à quantifiées. Il existe aussi des captures en zone marine, légales et illégales (comme la pêche dans les réserves ou le non respect des interdictions spécifiques localisées), bien qu'elles ne soient le plus souvent pas estimées ou connues.

En moyenne, depuis 1996, les prélèvements par pêche à la ligne dans le bassin de l'Adour sont de l'ordre de 230 captures/an (± 100) (Figure 2-15).

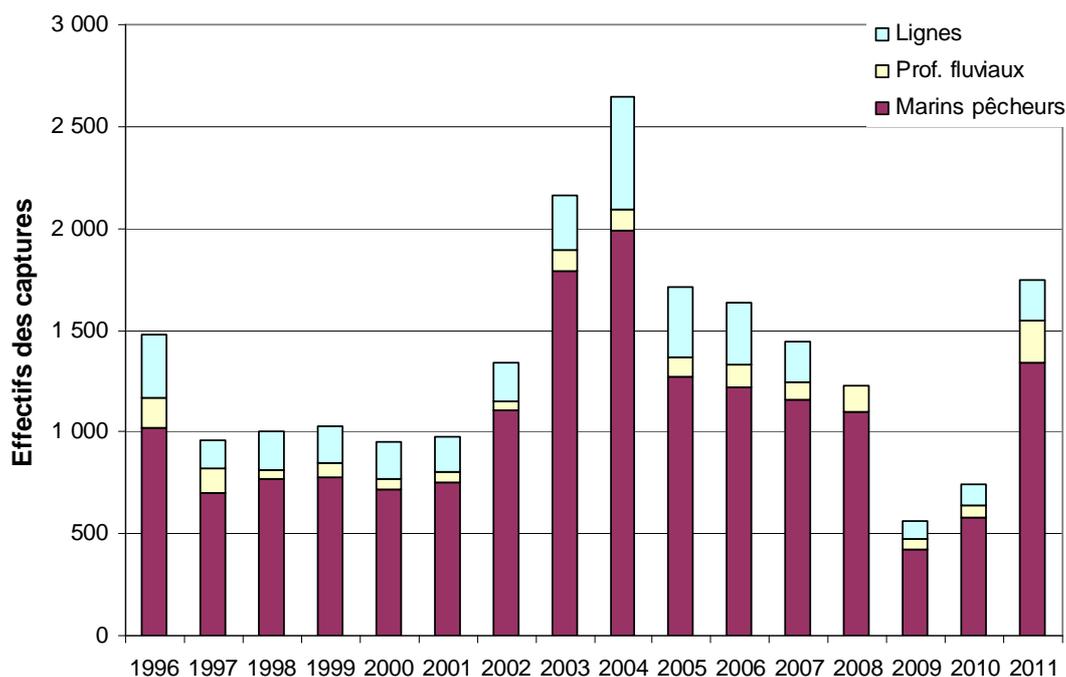


Figure 2-16 : Déclarations des captures de saumons dans le bassin de l'Adour, par pêche aux engins et à la ligne dans le domaine maritime et fluviale (Migradour 2012)

Néanmoins, dans le bassin de l'Adour la pression de pêche la plus forte sur les populations de saumon est exercée par les marins pêcheurs à l'embouchure de l'Adour (Anglet).

Globalement en France, la part des **captures de castillons** n'est pas proportionnelle à la représentation des castillons (1 SW) dans les stocks (Figure 2-16). Il y a donc une pression de capture plus importante sur les grands saumons (MSW, plusieurs hivers de mer).

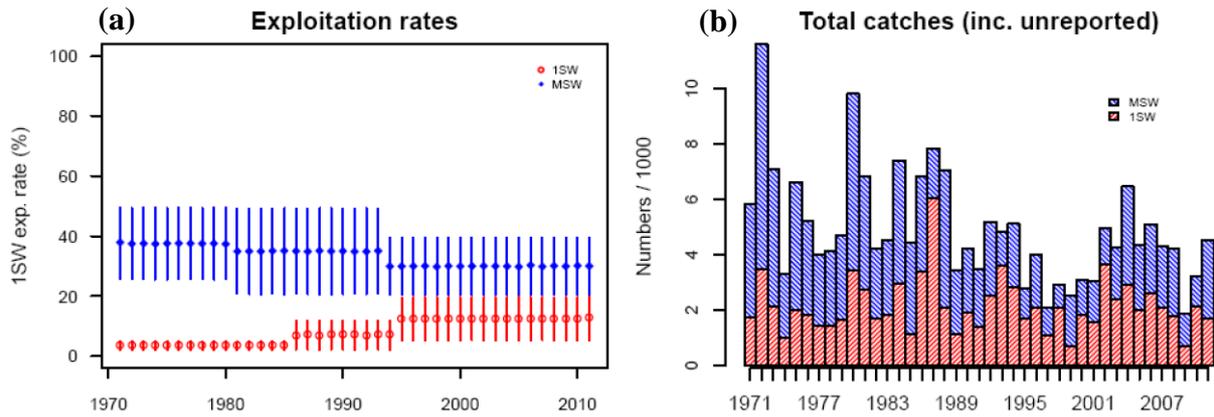


Figure 2-17 : (a) Estimation du taux d’exploitation (%) des saumons de 1 hiver de mer (1SW) et de plusieurs hivers de mer (MSW) en France. (b) Estimation des captures totales (captures non déclarées incluses) de saumon de 1 hiver de mer (1SW) et de plusieurs hivers de mer (MSW) en France (ICES 2012).

Le bassin Adour-Gaves illustre ce fait, puisque le taux d’exploitation globale (ligne et filets) des castillons varie de 2 à 29 %, alors que celui des grands saumons est de 24 à 54 % (en majorité des femelles). Or ce prélèvement déséquilibré est dommageable, puisque les saumons de plusieurs hivers marins présentent le meilleur potentiel de déposes d’œufs (Figure 2-17).

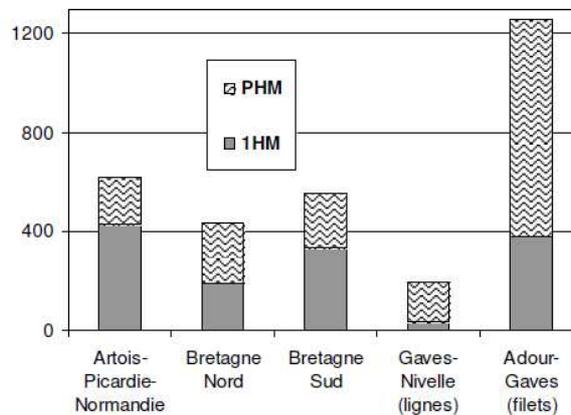


Figure 2-18 : Nombre de saumons capturés en 2007 par bassin et par âge marin (ONEMA 2007)

2.3.6. Élevage et alevinage

Enfin, il existe un impact potentiel des interactions avec des poissons d’élevage provenant de lignées domestique déversés pour soutenir les stocks et/ou échappés des fermes marines (*Saumon France Cherbourg*, installé depuis 2001 dans la Rade de Cherbourg). En effet, ces saumons ont une forte probabilité d’interagir avec des individus sauvages entraînant des transmissions de pathogènes et parasites inféodés aux élevages (Heggberget et al. 1993), mais également une réduction de la diversité génétique de la souche sauvage (Eldridge et al. 2009, Lage and Kornfield 2006), conduisant à une diminution d’adaptation locale de la

population (Fraser et al. 2010, McGinnity et al. 2009). En France, de 1950 à 1990, des repeuplements avec des juvéniles au stade smolt de souches étrangères ont été effectués. Les géniteurs utilisés provenaient essentiellement d'Ecosse, mais également de Scandinavie et du Canada. Actuellement, l'Aulne, l'Elorn, l'Allier, la Garonne, la Dordogne, et l'Adour bénéficient de repeuplements à partir de poissons natifs de ces rivières. Le Couesnon est la seule rivière bénéficiant encore de déversements de juvéniles issus de géniteurs non-natifs, issus de l'Aulne. Il n'existe pas de déversements de saumons en Basse-Normandie, en Normandie ni en Artois-Picardie. Ils sont en forte diminution dans le Gave d'Oloron (ONEMA 2009). En règle générale, l'efficacité de ces opérations reste à évaluer au regard du coût engendré et du faible taux de retour au stade adulte (Spidle et al. 2004).

2.4. Plan de gestion du saumon

2.4.1. Mode de gestion actuel des poissons migrateurs

Depuis 1994, la gestion des poissons migrateurs est organisée par grands bassins fluviaux, avec des prérogatives accrues au niveau régional. Cela résulte du décret dit «amphihalins» de 1994, qui institue les Comités de Gestion des Poissons Migrateurs (**acronyme : COGEPOMI**). Ces comités, au nombre de 7, concernent les régions côtières de l'océan Atlantique et de la Manche. Ils ont compétence uniquement en zone fluviale et estuarienne. Ils proposent les mesures relatives à l'exploitation des poissons migrateurs. Ils doivent aussi établir des plans de gestion quinquennaux (**PLAGEPOMI**), qui traitent à la fois de l'exploitation et de la protection des espèces migratrices et de leur habitat.

Ils déterminent :

- les mesures utiles à la reproduction, au développement, à la conservation et à la circulation des poissons migrateurs,
- les modalités d'estimation des stocks, de suivi de l'état des populations et des paramètres environnementaux qui peuvent les moduler et d'estimation de la quantité qui peut être pêchée chaque année,
- les programmes de soutien des effectifs et les plans d'alevinage lorsque nécessaires,
- les conditions dans lesquelles sont fixées les périodes d'ouverture de la pêche,
- les modalités de la limitation de la pêche professionnelle et de la pêche de loisir,
- les conditions dans lesquelles sont délivrés et tenus les carnets de pêche.

Les programmes en faveur des poissons migrateurs et de leurs biotopes sont mis en œuvre par une diversité d'intervenants. La réalisation des actions spécifiques est en grande partie le fait d'associations « poissons migrateurs » issues du monde de la pêche associative (pêcheurs aux lignes) créées à partir de 1990 (MIGRADOURE dans le cas du bassin de l'Adour). Elles sont épaulées sur tous les sujets techniques par des établissements publics (notamment l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques: ONEMA). Les différentes actions en cours en zone continentale sont cohérentes avec les principes énoncés par le **CIEM (Conseil International pour l'Exploitation de la Mer)** et par l'**OCSAN (Organisation pour la Conservation du Saumon de l'Atlantique Nord)** dans l'ensemble des domaines ayant trait au saumon Atlantique (exploitation et conservation).

2.4.2. Les outils de suivi dans le bassin de l'Adour

La gestion des poissons migrateurs amphihalins est établie en fonction de l'état et de l'évolution de leurs populations. Afin de les évaluer, plusieurs outils sont mis en œuvre et permettent de disposer selon les espèces d'indicateurs plus ou moins complets. Dans le bassin de l'Adour, les indicateurs sont liés à des activités anthropiques exploitant la ressource (pêche) ou la perturbant (comptage sur barrages). Conjointement, un suivi des frayères par comptage visuel sur des sites témoins ainsi que des pêches électriques de juvéniles permettent le suivi de l'espèce.

Statistiques des pêches aux engins en eau douce

En zone fluviale, les pêcheurs aux engins, amateurs et professionnels, doivent consigner leurs prises dans un carnet de pêche depuis 1988. En 1999, les carnets ont été remplacés par des fiches de restitution mensuelles dans le cadre du Suivi National de la Pêche aux Engins (SNPE) mis en place par le Conseil Supérieur de la Pêche (CSP). Le SNPE est un dispositif national de collecte, stockage et restitution des déclarations des pêcheurs aux engins sur le Domaine Public Fluvial (DPF). Depuis 2003, un relais local du SNPE a été mis en place sur l'Adour. Ce suivi est réalisé par MIGRADOURE et concerne les pêcheurs professionnels fluviaux du Domaine Public Fluvial (bassin versant Adour), mais aussi les pêcheurs amateurs aux engins et filets (depuis 2005). Le SNPE permet d'évaluer les captures de la pêche aux engins en tonnage et en valeur (pour les professionnels seulement). Il permet de déterminer des indices d'abondance pour les stocks exploités dans les grands milieux difficiles à échantillonner par ailleurs. Il évalue l'impact des modifications de la réglementation et des restaurations de milieux.

Statistiques des pêches à la ligne

Les pêcheurs de saumons à la ligne doivent acquitter une taxe annuelle et déclarer leurs captures au centre d'interprétation des captures de l'ONEMA à Rennes. Chaque pêcheur dispose de marques à usage unique remises une à une lors de chaque déclaration de capture, jusqu'à concurrence de 4 marques par an. Chaque marque doit être apposée sur le poisson pêché avant tout transport.

Statistique des pêches maritimes

Chaque marin pêcheur exerçant en mer et en estuaire (en aval de la limite de salure des eaux) est tenu de remplir pour chaque marée, correspondant en moyenne à une journée de pêche, une fiche de pêche. Ce document est adressé tous les mois au centre national de traitement statistique (CNTS) par les services des affaires maritimes, où il fait l'objet d'un premier contrôle de cohérence. Le CNTS est chargé de saisir et transmettre les données au bureau central de la statistique du ministère de l'agriculture et de la pêche. Le bureau central de la statistique communique ces déclarations à la commission européenne. Le producteur déclare les captures en kilogrammes.

Réseau de stations de contrôle des migrations

Le réseau de station de contrôle des migrations fait appel à deux modes de comptage: le piégeage (capture des poissons) et la vidéo (Figure 2-18). Son organisation permet le suivi des stocks sur la Nivelle et sur trois sous-bassins de l'Adour (Nive, Gave d'Oloron et Gave de Pau). Les dispositifs vidéo font appel à deux techniques différentes : comptage par-dessus dans la cuve d'un ascenseur à poissons (Gave d'Ossau) et comptage sur le côté dans une passe à poissons à travers une vitre de visualisation (Gave de Pau). Les pièges fonctionnent tous sur le même principe : les poissons sont maintenus dans un bassin de passe à poissons entre deux plans de grilles. La grille en aval, située au niveau d'une échancrure de la passe, est équipée d'un cône anti-retour n'autorisant le passage des poissons que dans le sens de la montée.

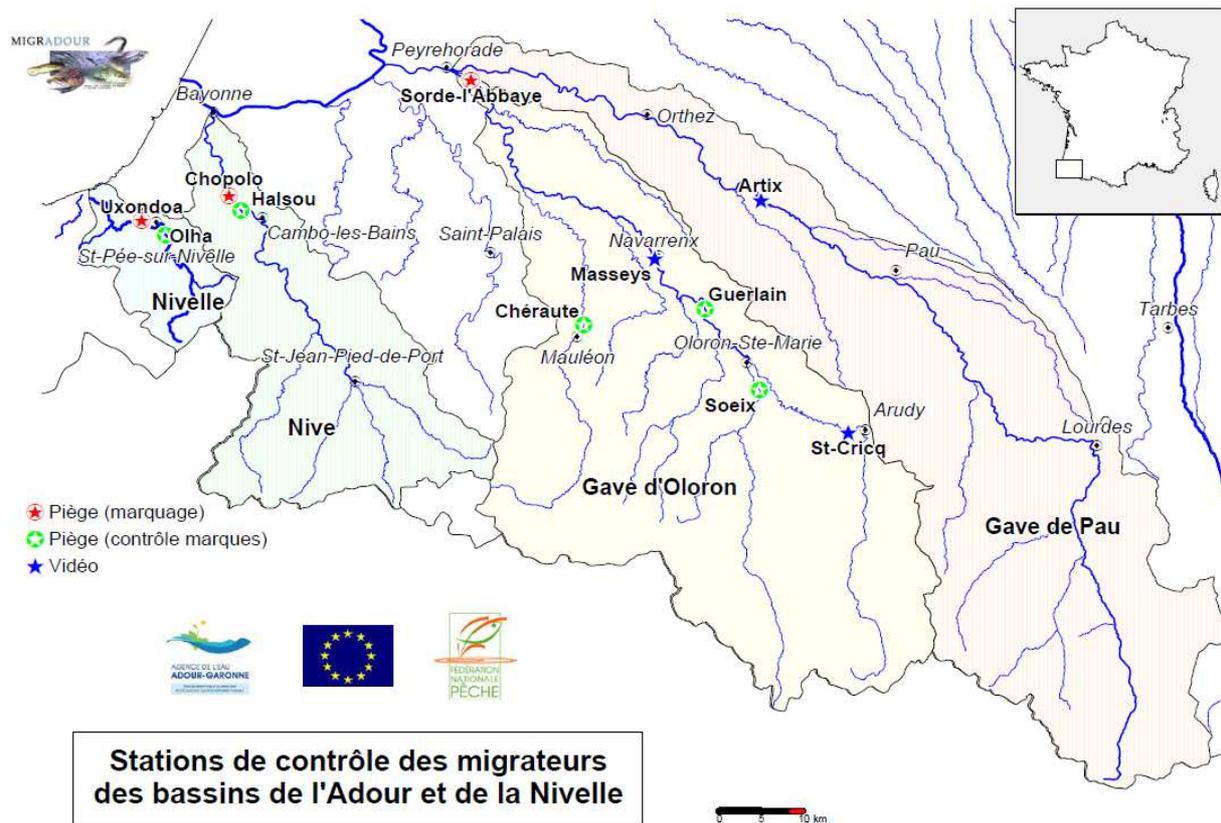


Figure 2-19 : Carte des stations de contrôle des migrations sur le bassin de l'Adour (Migradour 2012)

Seules les stations d'Olha (Nive), de Soeix (Gave d'Aspe), de Saint-Cricq (Gave d'Ossau) et d'Artix (Gave de Pau) permettent un contrôle total des migrations, l'unique dispositif de franchissement y étant la seule voie de passage. Le contrôle sur toutes les autres stations est partiel car il existe des possibilités de passage en dehors du dispositif de contrôle: soit directement par le barrage; soit par un dispositif de franchissement complémentaire. Plusieurs pièges sont associés sur un même axe de migration afin de fournir une estimation des stocks par la technique du marquage-recapture. Le piège le plus en aval est utilisé pour le marquage, ceux qui se trouvent en amont sont utilisés pour le contrôle des marques. Les différents pièges situés en amont assurent une mission double. Associés aux sites de marquage, ils permettent l'évaluation quantitative des stocks migrant de grands salmonidés. Ils contribuent aussi au suivi de la colonisation des zones de reproduction de meilleure qualité. La station de contrôle vidéo du Gave de Pau se trouve en aval des premières zones de reproduction potentielle des grands salmonidés. Son positionnement en fait un outil principalement dédié au suivi des programmes de restauration du saumon sur ce bassin.

Suivi des frayères de saumon

Le suivi des frayères de grands salmonidés permet d'évaluer l'activité de la reproduction naturelle. Son objectif, dans le cadre du programme de restauration des stocks, est de :

- localiser les zones de fraie et suivre leur extension,
- quantifier l'activité et vérifier sa cohérence avec le niveau de migration.

Afin d'optimiser l'efficacité du contrôle et compte tenu de la surface de production à couvrir, deux méthodes ont été mises en place : suivi de sites témoins et prospections. Le but des sites témoins est d'effectuer des comptages hebdomadaires sur certains sites représentatifs afin de réduire le linéaire du cours d'eau à parcourir et ainsi d'améliorer la fiabilité des comptages.

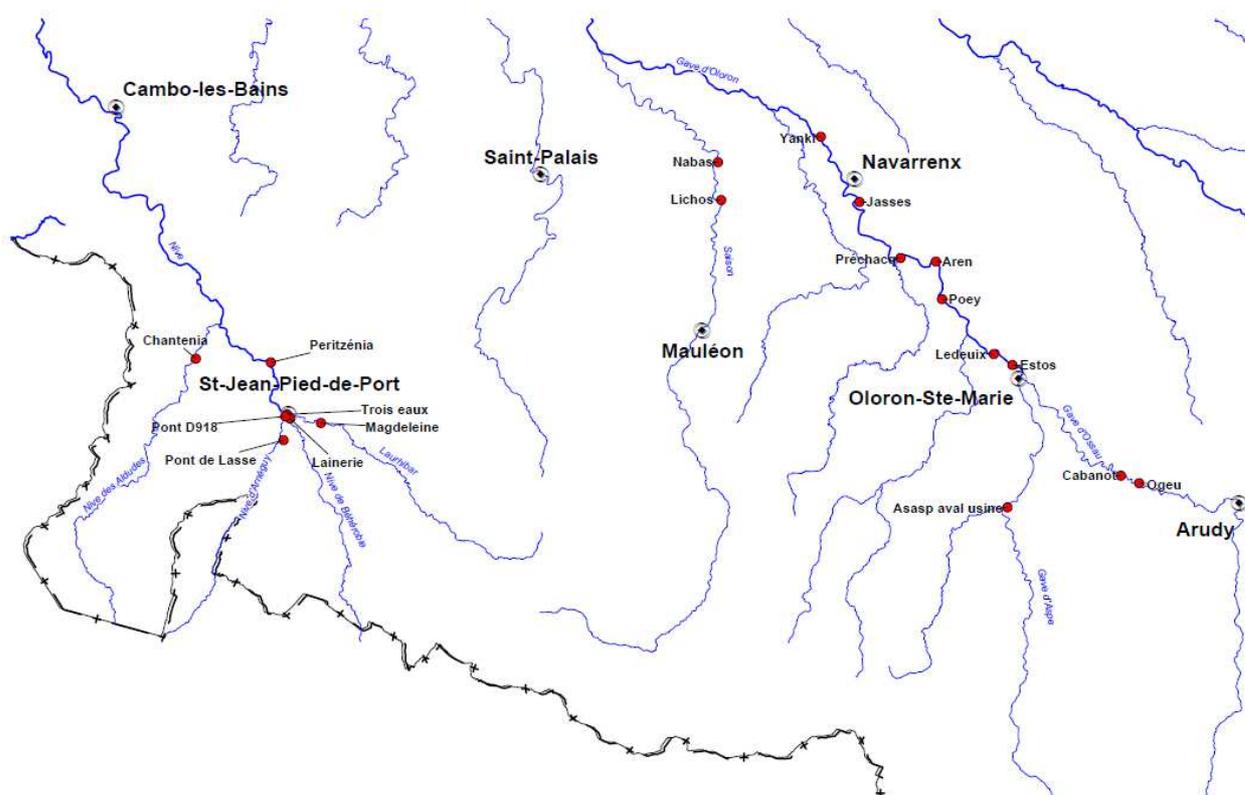


Figure 2-20 : Sites « témoins » du suivi de la fraie des grands salmonidés migrateurs sur les Gaves et Nives (Migradour 2009)

Ce réseau est complété par des prospections réalisées avec une fréquence de passage de quinze jours environ. Sur les axes principaux, il s'agit de s'assurer de la bonne représentativité du réseau témoin. Sur leurs affluents, principalement des zones nouvellement colonisées, il s'agit d'identifier des sites de reproduction préférentiels qui pourront être intégrés au réseau de sites témoins. Le suivi des frayères apporte de précieuses informations pour visualiser l'occupation de l'espace par les géniteurs. Il permet ainsi, avant validation par pêche électrique des juvéniles, de définir l'aire de colonisation des géniteurs, et de mettre en

évidence l'amélioration de l'accessibilité aux zones les plus en amont. Cette complémentarité facilite l'interprétation des données de pêche électrique ; les zones peu productives en juvéniles peuvent ainsi être corrélées à une faible capacité d'accueil du milieu ou à un déficit en géniteurs.

Pêches d'inventaire de saumons juvéniles

Le contrôle du recrutement naturel des saumons est réparti sur l'ensemble de l'aire actuellement colonisable par le Saumon, sur les bassins de la Nivelle, de la Nive, du Gave d'Oloron et du Gave de Pau (Figure 2-20). Le réseau Adour s'est progressivement étendu vers l'amont, en relation avec l'amélioration des conditions de libre circulation. Certains points, situés sur des zones inaccessibles ou encore non colonisées, permettent d'assurer un suivi des alevinages réalisés avec des individus non marqués.

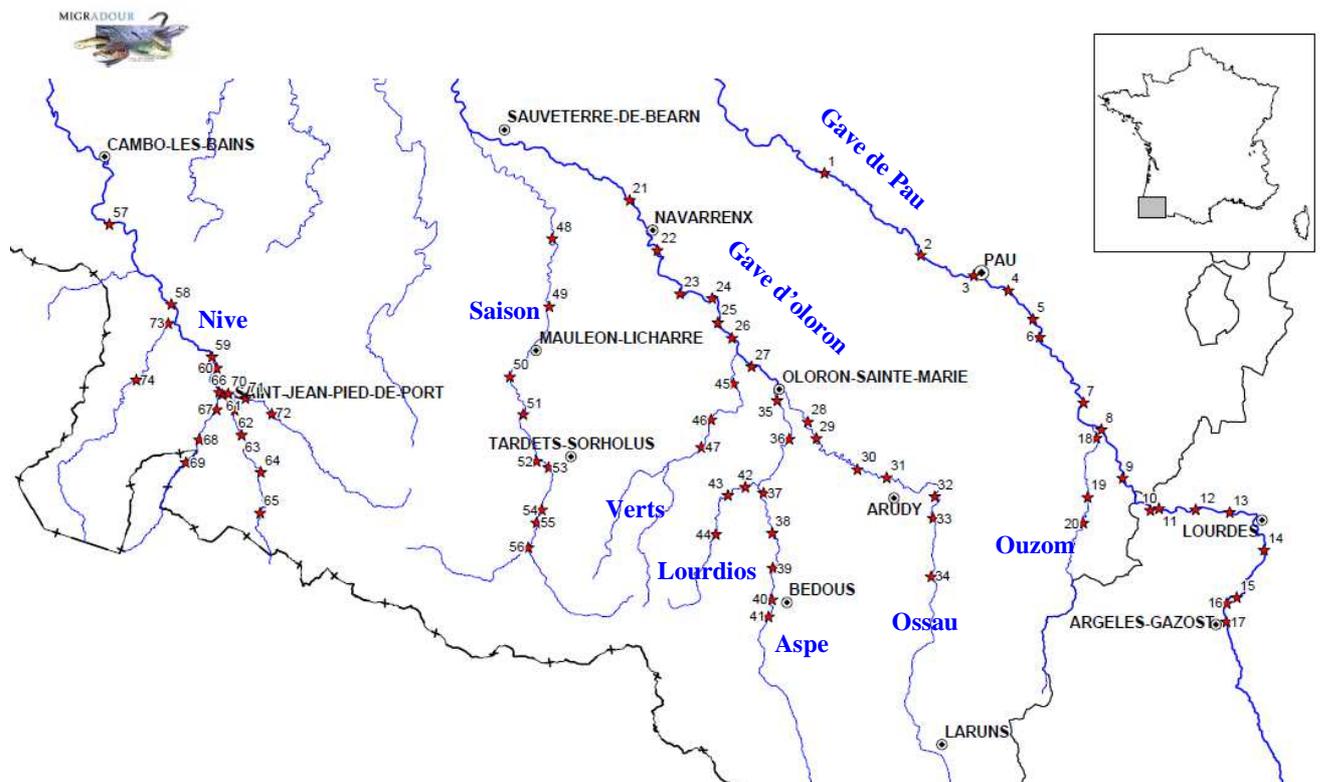


Figure 2-21 : Réseau de surveillance du bassin de l'Adour (Migradour 2010)

Les prospections sont réalisées à l'automne par pêche électrique, selon un protocole standardisé. Seuls les salmonidés (saumons et truites) sont contrôlés dans le cadre de ce réseau spécifique. Une estimation du recrutement annuel est réalisée sur la base de la cartographie des habitats. Chaque rivière fait l'objet de plusieurs prospections par pêche électrique. La production en juvéniles est estimée en multipliant la surface utile de production

par la densité moyenne de juvéniles. Le recrutement total du bassin de l'Adour correspond à la somme des productions individuelles. Le niveau de précision des estimations de production en juvéniles est de l'ordre de $\pm 20\%$.

2.4.3. Evolution des indicateurs sur le bassin de l'Adour

Remontée des géniteurs

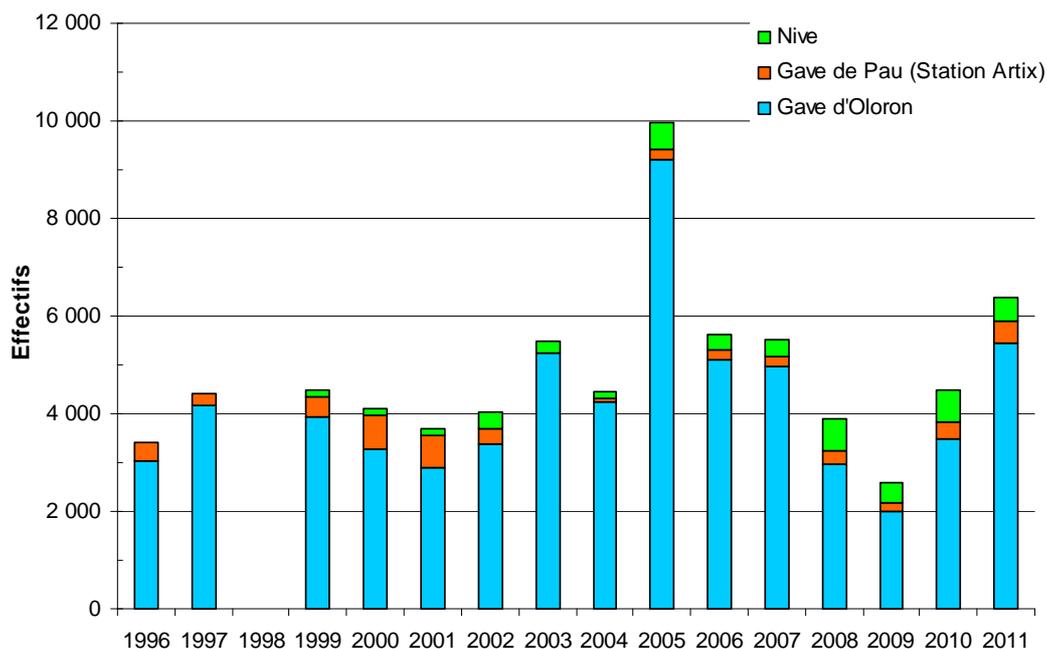


Figure 2-22 : Evolution des comptages de saumons sur les stations de contrôle du bassin de l'Adour (Migradour 2011)

En dehors d'un pic de remonter de géniteurs dans le gave d'Oloron en 2005 et dans une moindre mesure en 2011, les remontées de saumons adultes dans ce bassin tendent à se stabiliser autour d'une valeur moyenne de 4200 individus.

Bilan : L'essentiel des remontés de géniteurs dans le bassin de l'Adour est assuré par le gave d'Oloron et ses tributaires. Les sous-bassins des Nives et de Pau restent peu attractifs pour les saumons adultes, malgré une légère augmentation constatée depuis 2004.

Recrutement naturel en juvénile 0⁺

En moyenne, pour la période allant de 1995 à 2010, le recrutement naturel en saumons sur le bassin de l'Adour est estimé à 219 000 tacons 0⁺ ($\pm 105\ 000$). Il se répartit à 9.8 % sur le bassin de la Nive, à 89.2 % sur le bassin du Gave d'Oloron et à 1 % sur le bassin du Gave de

Pau. La production totale du bassin de la Nive (Fig. 2-22a) est estimée à $21\,600 \pm 8\,800$ tacons 0^+ (moyenne 1995-2010). L'année 2009 se caractérise par un succès reproducteur du saumon particulièrement faible ; le niveau de recrutement naturel en tacons 0^+ est équivalent à celui de la période 1997 – 2000, qui correspondait aux plus faibles remontées supposées de géniteurs.

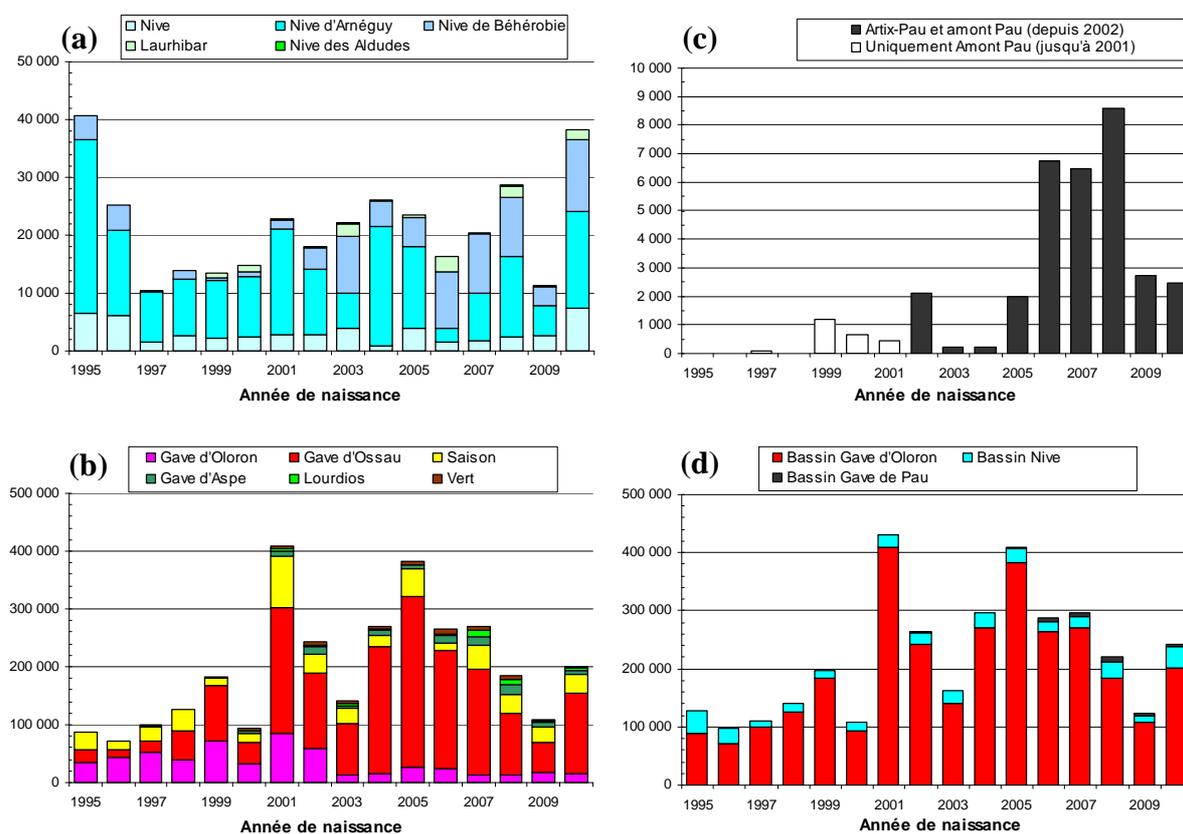


Figure 2-23 : Production par rivière de tacons 0^+ automnaux sauvages sur les bassins de la Nive (a), Oloron (b) et Pau (c). Recrutement total en juvéniles 0^+ par sous-bassins (d) depuis 1995 (Migradour 2011)

La production totale du bassin du Gave d'Oloron (Fig. 2-22b) est estimée à $200\,000 \pm 100\,000$ tacons 0^+ . Les années 2001 et 2005 se situent nettement au-dessus de la moyenne, tandis que les années 1995-2000, 2003 (canicule) et 2009 sont significativement plus faibles. Le Gave d'Ossau, qui accueille 50 % du recrutement naturel du bassin et 44 % de celui de l'ensemble du bassin de l'Adour, reste de loin la principale source de renouvellement de la population.

Les prospections par pêche électrique réalisées sur le Gave de Pau (Fig. 2-22c) (entre Artix et Argelès-Gazost) et sur la partie aval de l'Ouzom montrent que les tacons 0^+ sauvages sont rares. Le recrutement naturel sur le bassin du Gave de Pau est estimé à $2\,750 \pm 2\,000$

tacons 0⁺ avec toutefois une nette augmentation depuis 2004. En amont de Pau, hors secteur aleviné, la densité de juvénile sauvage la plus élevée se situe en amont de Nay, à la limite entre les Pyrénées Atlantiques et les Hautes-Pyrénées. La zone comprise entre Pau et Nay reste pratiquement improductive (inférieure à 100 alevins par hectare).

Bilan : Les inventaires en juvéniles saumons confirment la mise en exploitation de nouvelles zones de bonne qualité sur les bassins de la Nive et du Gave d'Oloron, depuis les années 2001-2002. Cette progression reste toutefois focalisée sur deux axes principaux : Nive de Béhérobie et Gave d'Ossau. Le niveau de recrutement naturel en juvéniles saumons tarde à démarrer sur le Gave de Pau, sur lequel subsiste des difficultés d'accès aux zones de frayères de bonne qualité.

Soutien au repeuplement

Le soutien de la population de saumon par alevinage remonte, dans le bassin de l'Adour, aux années 1970. Après le recours à des géniteurs de diverses souches importées (Écosse surtout, Islande, Irlande, Scandinavie), l'alevinage en saumon repose exclusivement, depuis le milieu des années 1990, sur des géniteurs de souche locale. À ce jour, la totalité des œufs utilisés pour le repeuplement en saumons est issue d'un stock de géniteurs enfermés à la pisciculture de Cauterets. Cette souche a été initialement constituée à partir d'œufs issus de géniteurs sauvages capturés sur les stations de contrôle du bassin du Gave d'Oloron.

Depuis 1999, les alevinages sont intégrés à un programme global de soutien des stocks dont la maîtrise d'ouvrage est assurée par l'Institution Adour. Son objectif est de permettre, par échappement direct et par compensation, l'obtention d'un potentiel reproducteur suffisant pour assurer à terme l'autonomie de la population. Migradour et les agents de l'ONEMA, participe à la maîtrise d'œuvre du volet alevinage et assure ensuite la coordination des opérations de repeuplement. Depuis 1999, des évolutions ont eu lieu dans les pratiques de cet alevinage, en particulier pour favoriser la rusticité des individus déversés (déversement au stade précoce et non estival, ce qui a impliqué l'arrêt du marquage du fait de la petite taille des individus déversés, et arrêt du déversement au stade smolt). Le coût annuel de l'alevinage est de 100.000 €, en grande partie pour les charges fixes d'élevage et renouvellement du stock de géniteurs enfermés (75% du coût) et, dans une moindre mesure, pour la production des œufs et alevins ainsi que leur déversement (25%).

Quatre structures sont impliquées dans l'élevage des juvéniles: les éclosiers d'Arcizans, de Medous et de Sassis, ainsi que la pisciculture de Cauterets où résident les géniteurs. Elles sont gérées par la Fédération de Pêche des Hautes-Pyrénées (65).

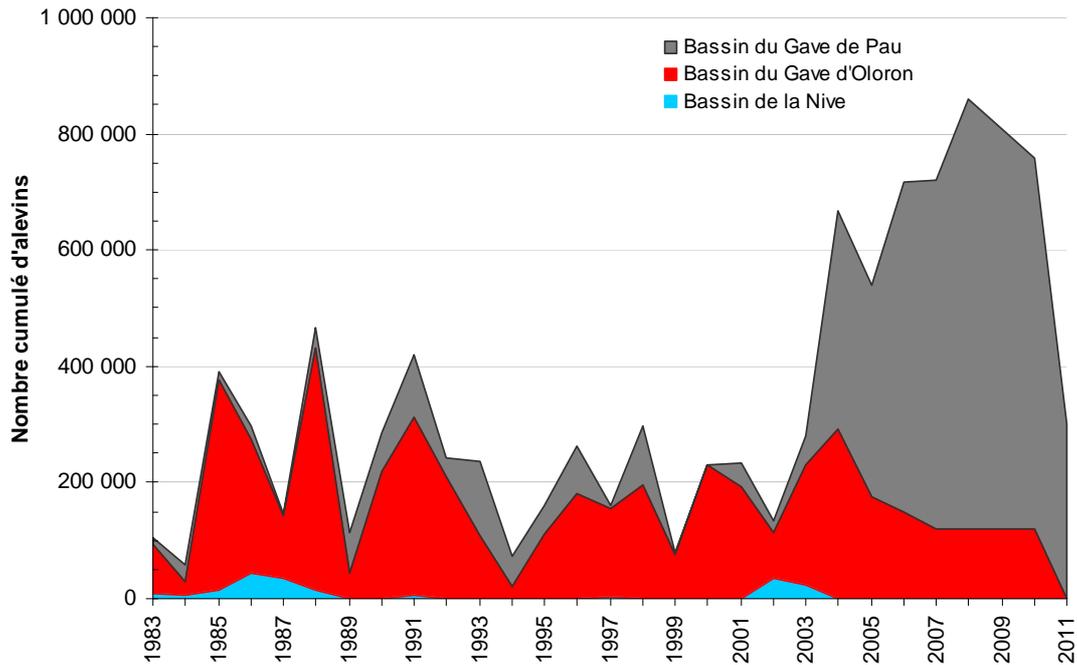


Figure 2-24 : Répartition de l'effort d'alevinage en juvéniles de saumon par bassin versant : effectifs cumulés d'alevins (Migradour 2012)

Bilan : Ces dernières années (depuis 2004), 700 à 800.000 alevins ont été déversés dans le sous bassin du gave de Pau (80% de l'effectif) et celui du gave d'Oloron (20%). En 2011, seul le bassin du gave de Pau a été aleviné. La population de saumons sur ce bassin est actuellement très artificialisée. En raison de zones difficilement accessibles aux géniteurs (zone amont du gave de Pau), le succès de la reproduction naturelle est insuffisant pour maintenir les effectifs. Le processus de colonisation naturelle n'atteignant pas un seuil suffisant pour enclencher un cycle autonome de fonctionnement, il est nécessaire de maintenir un alevinage massif dans le bassin du gave de Pau. Néanmoins, le succès de ce programme est directement lié à l'amélioration effective des conditions de circulation sur les parties aval et intermédiaire. L'objectif de restauration n'est envisageable que si un nombre suffisant de géniteurs parvient à atteindre les zones de reproduction situées dans le département des Hautes-Pyrénées.

Aire de colonisation du saumon

La carte de répartition des zones de reproduction du saumon sur le bassin de l'Adour (Figure 2-24) est établie à partir des observations de frayères et du recrutement naturel. Trois sous-bassins de l'Adour (Nive, Gave d'Oloron et Gave de Pau) sont actuellement colonisés.

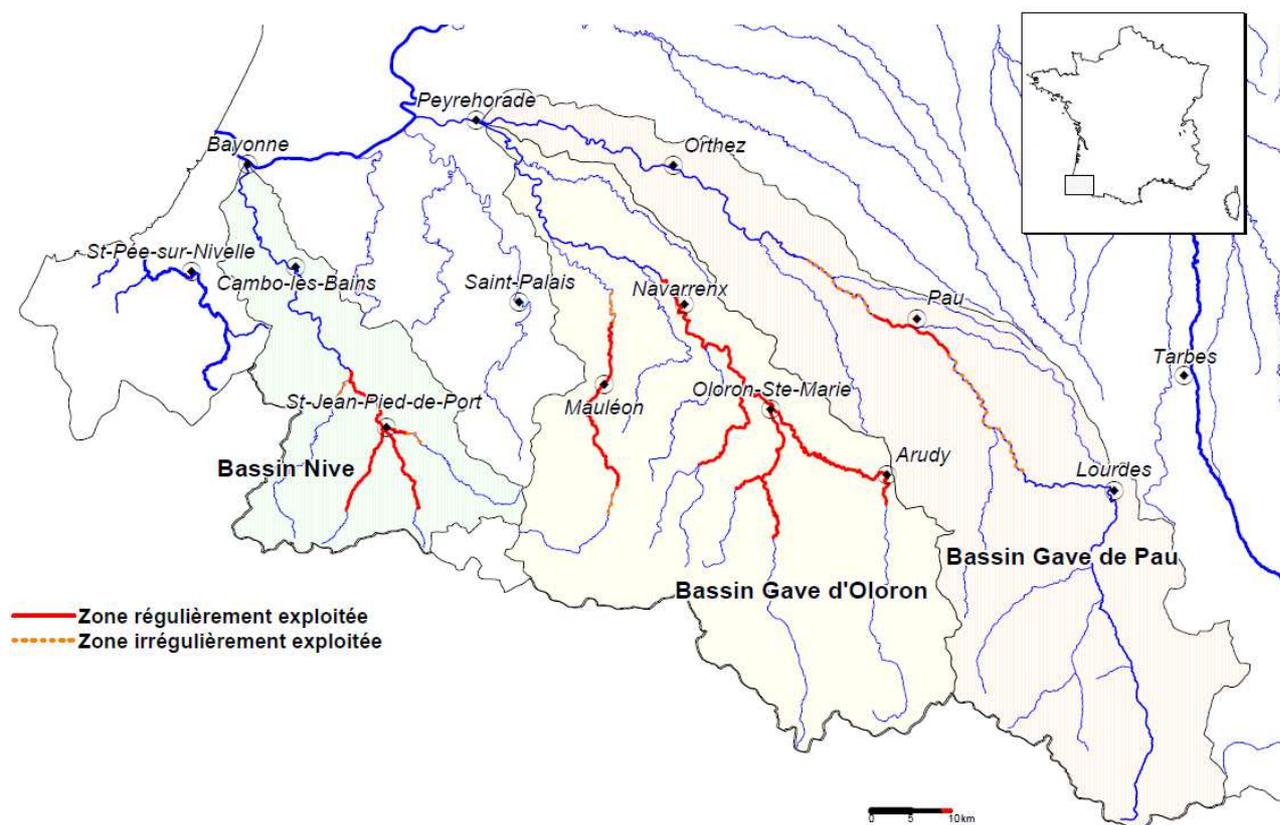


Figure 2-25 : Aire de reproduction du saumon sur le bassin de l'Adour (Migradour 2012)

La répartition est toutefois très hétérogène entre ces sous-ensembles, le bassin du Gave d'Oloron accueillant la grande majorité des géniteurs. Sur le bassin de la Nive, deux axes de colonisation sont maintenant exploités : les Nives d'Arnéguy et de Béhérobie. Bien que la fréquentation soit en hausse sur le Laurhibar, elle se focalise toujours sur l'aval. La Nive des Aldudes ne montre toujours aucun signe de colonisation par le saumon, à l'exception d'une fréquentation épisodique au niveau de sa confluence avec la Nive. Sur le Gave d'Ossau, le front de colonisation s'étend pratiquement jusqu'au barrage de Castet. L'essentiel de l'activité reste concentrée entre Oloron et Arudy. Sur le Gave d'Aspe, la progression reste bloquée entre Escot et le barrage de Bedous, probablement du fait d'un débit réservé insuffisant pour l'attrait des géniteurs. Sur le Gave de Pau, le front de colonisation se stabilise à la limite des Hautes-Pyrénées. Le nombre de géniteurs susceptibles d'atteindre des zones de reproduction de bonne qualité reste toutefois insuffisant pour amorcer un cycle de renouvellement naturel de la population. Un gradient croissant des densités de juvéniles est observé de l'aval vers l'amont sur les zones de reproduction, en liaison avec l'augmentation de la capacité d'accueil. Les densités baissent ensuite sur les parties les plus amont, le nombre de géniteurs n'étant plus suffisant pour « saturer » le milieu.

Ce qu'il faut retenir des indicateurs

La répartition du Saumon sur le bassin de l'Adour est très hétérogène, aussi bien pour les adultes que pour les juvéniles. Le bassin du Gave d'Oloron accueille à lui seul environ 75 % du stock de géniteurs, dont la majorité reste cantonnée sur l'axe Gave d'Oloron – Gave d'Ossau. Ce dernier, doté d'un habitat d'excellente qualité, produit la majorité des juvéniles (44 % de la production totale Adour à l'automne 2009). Le bassin du Gave de Pau se distingue des autres par le fait qu'il n'est pas en mesure d'assurer son renouvellement de manière autonome, l'essentiel des retours étant probablement composé d'individus issus du repeuplement. Tant que les conditions de franchissement n'y seront pas améliorées, l'augmentation naturelle des stocks sur le bassin du Gave de Pau paraît compromise. Le recrutement naturel en tacons 0⁺ atteint pratiquement 200 000 individus sur l'ensemble du bassin de l'Adour, ce qui représente environ entre 10 et 20 % de la capacité d'accueil théorique sur ce bassin. Les recrutements futurs en juvéniles sont de plus en plus sécurisés sur le bassin de la Nive, car les géniteurs qui colonisent actuellement ce bassin se répartissent de manière plus homogène entre la Grande Nive et les Nives d'Arnéguy et de Béhérobie. La situation sur le bassin du Gave d'Oloron reste fragilisée par la concentration du recrutement en juvéniles sur la partie aval du Gave d'Ossau, qui représente à lui seul la moitié du recrutement naturel en saumons sur ce bassin. La colonisation optimale des affluents les plus amonts tarde à se mettre en place, tandis que la qualité des habitats historiquement exploitées par l'espèce sur le Gave d'Oloron et sur le Saison ne montre pas de signe significatif d'amélioration (au sens de la fonctionnalité pour la reproduction et le grossissement des salmonidés) (www.migradour.com).

2.5. Des questions sans réponses...

L'état de la population de saumon du bassin de l'Adour est connu grâce à plusieurs sources d'informations «classiques» : stations de contrôle des migrations, suivis halieutiques, analyses d'âge, inventaires des frayères, inventaires de juvéniles d'automne. Ces outils d'évaluation sont avant tout quantitatifs et non qualitatifs. En effet, ils renseignent: sur la quantité de géniteurs capturés par pêche; le nombre d'individus migrant pour se reproduire; la localisation et le nombre des frayères; enfin sur l'effectif des juvéniles 0⁺, mais aussi sur l'effort d'alevinage. **Cependant, l'origine natale des géniteurs de retour dans le bassin de**

l'Adour reste à déterminer. On peut penser que les rivières caractérisées par les meilleurs taux de recrutement (gave d'Ossau) fourniront a priori le plus de géniteurs de retour. Néanmoins, cela reste à vérifier.

Chez les poissons migrateurs anadromes, une part de la population vient se reproduire sur son lieu de naissance (philopatrie), alors que le reste de la population va se reproduire sur des rivières différentes (errance). **Les géniteurs comptabilisés sur chaque sous-bassin (Nive, Oloron, Pau) sont-ils fidèles à leur rivière d'origine ?** Autrement dit, il s'agit de mesurer pour la population de l'Adour, la proportion d'errants (entre les 3 sous-bassins) et de fidèles au site de naissance. **De même, on peut se demander si des populations voisines (extérieures au bassin de l'Adour) vont venir soutenir la population résidente ou non.**

Par ailleurs, l'impact du repeuplement reste fort à ce jour et l'alevinage demeurerait indispensable pour amorcer, puis renforcer la reconquête du bassin du Gave de Pau. Sans apport extérieur dans le système, le bassin du Gave de Pau ne serait préservé d'une extinction totale que par les individus qui divagent à partir du Gave d'Oloron ou des Nives. Cela pose la question de la fidélité à la rivière d'origine. Les estimations de taux de retour des alevins en tant que géniteurs, réalisées sur la base de marquage des individus déversés (pré-estivaux), sont de l'ordre de 3‰ (taux de retour par rapport à la sortie de pisciculture), soit environ 3% en équivalents de smolts sauvages, avec d'importantes variations interannuelles (pers. comm. Barracou 2009). Ces estimations nécessitent d'être approfondies avec de nouveaux outils afin d'évaluer plus finement le succès du repeuplement dans le gave de Pau. **Quel est le taux de retour des alevins d'origine piscicole en tant que géniteurs ?**

Plusieurs études montrent que les individus issus de l'alevinage ont tendance à plus se disperser dans un sous-bassin voisin que ceux nés dans le milieu naturel (Brenner et al. 2012, Cram et al. 2012, Horreo et al. 2011). Ainsi donc: **les individus alevinés principalement dans le gave Pau colonisent-ils, en tant que géniteurs de retour, les rivières voisines (sous-bassin du gave d'Oloron et Nives) ?**

<p>Bilan : Une meilleure compréhension des processus de fonctionnement des populations de saumon dans le bassin de l'Adour nécessite la connaissance de l'origine des individus, ainsi que leurs tactiques migratoires.</p>
--

2.6. Des outils pour y répondre...

✚ Structure génétique

La génétique renseigne sur la généalogie des individus à condition que l'origine génétique des individus soit suffisamment marquée. Chez le saumon Atlantique, des marqueurs microsatellites ont été couramment utilisés pour l'étude de la différenciation génétique entre des populations (Grandjean et al. 2009, King et al. 2001), des assignations de migrants (Perrier et al. 2010, Vasemagi et al. 2001), ainsi que des analyses de parenté (Letcher and King 2001). La distance côtière entre les populations ainsi que la longueur des rivières apparaissent comme étant des variables importantes expliquant la différenciation des populations de saumon (Dionne et al. 2008, Grandjean et al. 2009, Tonteri et al. 2009, Verspoor et al. 2005). À l'échelle du bassin versant de l'Adour, il n'est pas évident que l'isolement génétique soit suffisant pour discriminer de façon très précise différentes sous-populations (sous-bassin du Gave de Pau, Oloron et Nives). Les flux de gènes inter-bassins (voire entre rivières voisines d'un même sous-bassin) risquent d'être trop importants, rendant difficile l'identification génétique des sous-populations. Les marqueurs génétiques ne permettent pas non plus de quantifier le taux d'échange d'individus entre les rivières.

Par ailleurs, les poissons déversés dans le cadre de programmes de repeuplement peuvent être détectés par des outils génétiques seulement s'ils sont issus de stocks génétiquement différenciés (Perrier et al. 2011). Dans le cas du plan de repeuplement de l'Adour, l'utilisation de souche « sauvage », avec des caractéristiques génétiques locales, implique donc une « cartographie génétique » de l'ensemble des reproducteurs (et ce, chaque année) si l'on veut assigner l'origine piscicole ou non des individus. Sans ce génotypage régulier et coûteux (cas de l'axe Gironde-Garonne-Dordogne et Loire-Allier), la séparation entre poissons déversés et saumons natifs est incomplète et empêche l'estimation du statut réel de la population.

✚ Marquages/recaptures

Des méthodes de marquage/recapture sont couramment réalisées pour estimer le nombre de juvéniles migrants, la phénologie des migrations, et la contribution de types migratoires en lacs, rivières ou océans (Bonner and Schwarz 2011, Buoro et al. 2010). Cependant, ces méthodes traditionnelles restent fastidieuses et chères, notamment en raison de la forte mortalité naturelle des juvéniles engendrant la perte de nombreuses marques (Niva 1995, Webster et al. 2002). Dans notre cas, les juvéniles issus de la pisciculture, âgés de 3 mois, ne

peuvent être marqué individuellement avant leur alevinage dans le milieu naturel. Or les poissons produisent eux-mêmes des marques naturelles intégrées dans la structure des otolithes.

Microchimie de l'otolithe

Décrit en introduction, l'otolithe apparaît comme une véritable archive biologique ou « boîte noire » qui peut être utilisée pour étudier les mouvements des individus ou discriminer, à fine échelle spatiale, l'origine natale des individus (stocks de pisciculture ou rivières de développement) (Campana and Thorrold 2001, Gibson-Reinemer et al. 2009). Ces différentes applications reposent sur l'hypothèse de stabilité temporelle des compositions chimiques des différentes eaux et sur l'existence de différences spatiales de ces compositions. Dans le chapitre suivant, nous décrirons avec précision ce qu'est l'otolithe et quelles sont les conditions de son utilisation.

3. LES OTOLITHES: PROPRIÉTÉS / UTILISATIONS / LIMITES

3.1. L'otolithe : la « boîte noire » des poissons

3.1.1. L'oreille interne des poissons

Les otolithes (du grec « *oto* » oreille et « *lithos* » pierre) sont des pièces calcifiées qui, chez les poissons téléostéens, constituent une partie de l'oreille interne. Ils font partie du système sensoriel qui permet de positionner le poisson en fonction des variations de la gravité ou encore de l'accélération (Popper et al. 2005). L'oreille interne est composée de trois parties: l'utricule, le saccule et la lagena. Chacune d'entre elles est constituée d'une macula sensorielle couverte par une membrane qui innerve l'otolithe (Figure 3-1).

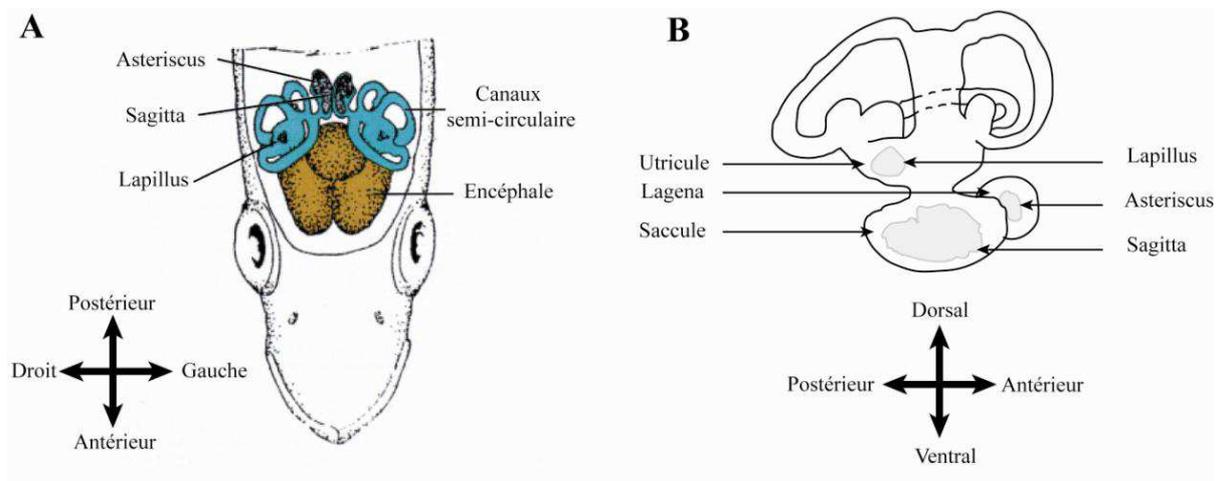


Figure 3-1: Schéma de la position des otolithes de l'oreille interne des téléostéens (A), structure de l'oreille interne et position des otolithes dans les sacs otiques (B), (modifié d'après Secor et al. 1992).

Le saccule, situé dans la partie basse de l'oreille interne, contient le plus gros des trois otolithes appelé la « sagitta ». L'otolithe « lapillus » est situé dans l'utricule et l'otolithe « asteriscus » dans la lagena. Les otolithes baignent dans un liquide appelé endolymphe (Wright et al. 2002).

3.1.2. Description des otolithes

Les otolithes présentent une grande diversité de formes entre les espèces (Popper et al. 2005). Généralement comprimés latéralement, ils sont souvent symétriques (droite-gauche). Typiquement, l'otolithe présente une face concave dite « distale », dirigée vers l'extérieur du poisson, une face convexe dite « proximale », dirigée vers l'intérieur avec un axe principal de croissance antéropostérieur. La face proximale de la sagitta contient une gouttière appelée

sulcus acusticus. C'est au niveau du sulcus que l'otolithe est au contact de la macula. Les otolithes présentent trois plans d'orientation: sagittal, frontal et transversal (Figure 3-2).

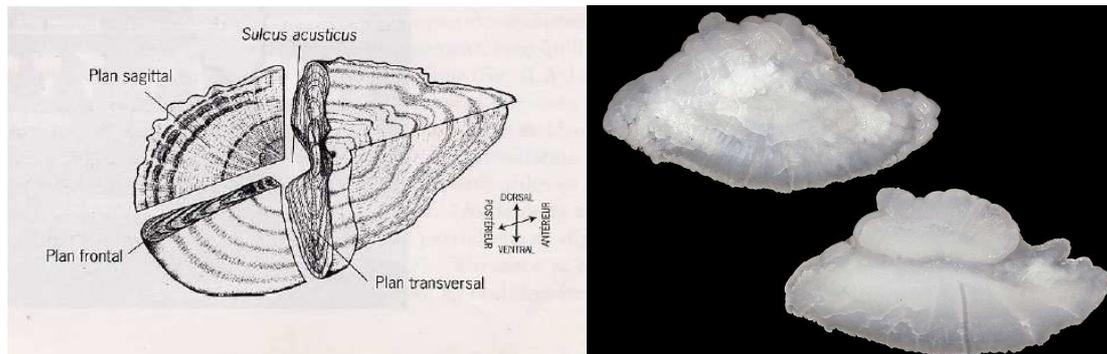


Figure 3-2 : Les trois plans d'orientation d'une sagitta typique : sagittal, frontal et transversal (figure de gauche) (Wright et al. 2002). Sagitta de saumon Atlantique adulte, d'une taille réelle de 5,3mm (figure de droite) (<http://www.sciences-de-la-terre.com/Otolithes-Salmonidae.php>)

Les otolithes se forment à partir d'un ou plusieurs élément(s) granulaire(s) partiellement calcifié(s) qui est (sont) exocyté(s) par les cellules épithéliales de l'oreille interne (Wright et al. 2002). Ces granules sont les composants principaux du primordium qui est la zone centrale à partir de laquelle l'otolithe se développe. Les otolithes sont les premières pièces calcifiées qui se développent dès le début de l'ontogenèse. Les otolithes sont des structures minéralisées acellulaires (Campana et al. 1985), dont la croissance s'effectue par accumulation de couches calciques et protéiques concentriques d'épaisseur variable sur toute sa surface.

Les otolithes présentent des structures d'accroissement qui se forment régulièrement sur une échelle de temps allant d'un rythme journalier à annuel (Wright et al. 2002). Les structures saisonnières ou annuelles de la croissance se caractérisent par l'alternance de bandes opaques et de bandes translucides en lumière transmise. Généralement, l'association de ces deux types de marques de croissance correspond à une année de la vie des individus. Les structures d'accroissement à rythme journalier (ou marque de croissance primaire) se caractérisent généralement par l'alternance de bandes plutôt claires, riches en aragonite, et de bandes plus sombres, riches en matrice organique. L'épaisseur de ces zones est variable en fonction de l'histoire de vie des individus et selon l'axe de croissance utilisé (Wright et al. 2002).

L'estimation de l'âge et des paramètres de croissance des otolithes permet de mieux appréhender les différentes phases du cycle de vie des espèces. Dans le cas particulier du saumon Atlantique, le dépôt journalier des stries de croissance a été validé (Wright et al.

1991). Par ailleurs, il apparaît sur l'otolithe une marque sombre lors de l'éclosion, et une autre marque lors de la résorption du sac vitellin (Meekan et al. 1998).

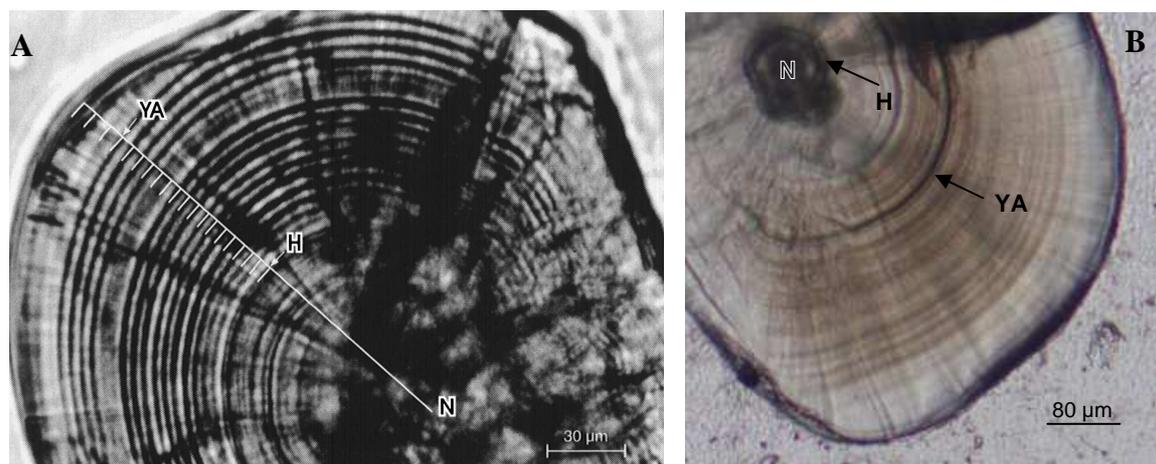


Figure 3-3 : (A) Otolithe d'un alevin de saumon atlantique sacrifié le jour de la résorption du sac vitellin (Meekan et al. 1998). (B) Otolithe d'un saumon juvénile (âgé de 5 mois) élevé à la pisciculture de Cauterets (Martin 2010). N, nucleus; H, hatch mark; YA, yolk sac absorption mark.

3.1.3. Microchimie des otolithes

L'otolithe est constitué à 99% de cristaux de carbonate de calcium CaCO_3 (essentiellement sous forme d'aragonite) déposés de façon régulière sur une matrice organique (protéines) (Gauldie and Nelson 1990). La calcification de l'otolithe est un processus complexe, pas encore totalement élucidé (Kalish 1993, Payan et al. 2004). Au moins 31 éléments entrent dans sa composition (Campana 1999). En fonction de leur concentration, les éléments sont majeurs ($>100\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, Ca, C, O), mineurs ($<100\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, Na, Sr, K, S, Cl, Fe et P) ou traces ($<10\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, Ag, Al, As, B, Ba, Br, Co, Cd, Cs, Cu, Hg, Li, Mg, Mn, N, Ni, Pb, Se, Si, U et Zn). La concentration en calcium correspond à $38,02 \pm 0,50\%$ et $40,72 \pm 1,82\%$ du poids des otolithes pour les espèces marines et d'eau douce respectivement (Campana 1999). La plupart des éléments inorganiques contenus dans les otolithes proviennent de l'eau, à raison de 80 à 90% dans le cas du Ca, du Sr et du Ba pour les poissons d'eau douce (Farrell and Campana 1996) et marins (Walther and Thorrold 2006). Néanmoins, d'autres études ont montré que la nourriture pouvait être une source non négligeable de ces mêmes éléments (Marohn et al. 2009, Ranaldi and Gagnon 2008, Woodcock et al. 2012).

Avant d'atteindre l'otolithe les éléments doivent franchir plusieurs barrières où a lieu une discrimination. Les éléments contenus dans l'eau ou dans la nourriture vont devoir franchir les branchies ou le système digestif, lieux de l'osmorégulation. Une fois dans le sang, les éléments vont devoir franchir la barrière sang/endolymphe puis endolymphe/cristal. La

discrimination est variable en fonction du lieu et de l'élément concerné (figure ci-dessous). D'après Campana (1999), la composition élémentaire diminue de façon importante du plasma vers l'endolymphe, pour tous les éléments excepté le K ; la composition de l'endolymphe étant plus proche de celle de l'otolithe par rapport au plasma sanguin et l'eau ambiante.

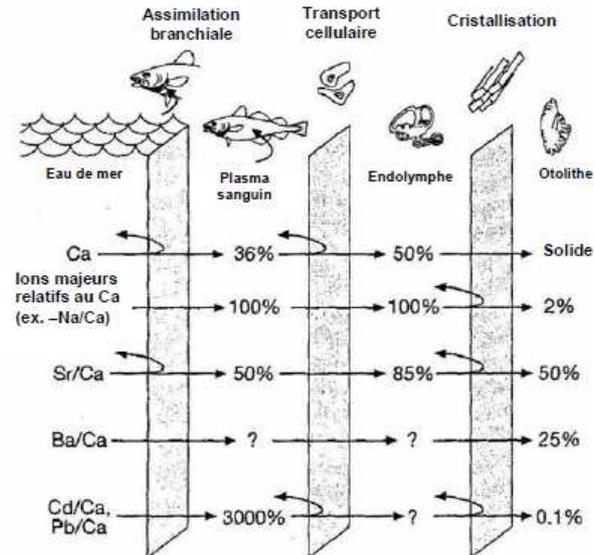


Figure 3-4 : Schéma des différentes voies et barrières entre l'eau de mer et l'otolithe, avec une estimation du taux de transfert pour certains éléments à chaque barrière physiologique (Campana, 1999).

Les éléments traces peuvent être intégrés à l'otolithe soit à travers les cristaux d'aragonite en formation combinés à la matrice organique, soit grâce à la précipitation directe du carbonate de calcium et des éléments traces présents dans l'endolymphe. Le facteur d'enrichissement ou coefficient de distribution d'un élément (DMe), entre l'eau et l'otolithe, est un bon indicateur du niveau de régulation physiologique de l'élément et de sa discrimination à l'une ou plusieurs des interfaces. Na, K et Cl ont de faibles coefficients de distribution (<0,05). En revanche, le Sr présente un coefficient de distribution d'environ 0,14. Pour un grand nombre d'éléments le coefficient est inférieur à 0.25, voire proche de 1. Par ailleurs, les études réalisées sur l'affinité du Sr, Zn, Pb, Mn, Ba et Fe pour les otolithes suggèrent que leur abondance relative dans l'environnement pourrait être reflétée dans l'otolithe (Campana and Thorrold 2001).

3.1.4. Propriétés des otolithes et utilisation en biologie

Les otolithes sont souvent assimilés à la « boîte noire » des individus, c'est-à-dire qu'ils « enregistrent » les éléments marquants de la vie des individus (changements d'habitat, résorption du sac vitellin, stress,...). La périodicité de l'accroissement des otolithes permet

d'estimer le moment de ces événements. La difficulté consiste donc à « décoder » correctement les informations extraites des otolithes. Les propriétés des otolithes sont les suivantes (Campana et al. 1985, Campana and Thorrold 2001) :

- ❖ Ils sont présents dès la naissance du poisson.
- ❖ Leur croissance est continue tout au long de la vie des individus. Elle se fait par accroissements périodiques.
- ❖ Ils sont capables d'incorporer certains éléments du milieu.
- ❖ Ils ne subissent pas de résorption, excepté en cas de stress extrêmes (Mugiya and Uchimura 1989), contrairement aux autres structures telles que les écailles ou les structures osseuses.

Grâce à ces propriétés, les otolithes ont de multiples applications:

- **Estimateurs d'âge.** L'âge peut être estimé sur les otolithes à une échelle annuelle (Arneri et al. 2001, Panfili 1993), mais également à une échelle journalière (Morales-Nin and Panfili 2005). Ce dernier élément permet de discriminer les individus selon leur date de naissance et par-là même, d'estimer les taux de survie en fonction des événements de reproduction (Limburg 1996, O'Farrell and Larson 2005). Par ailleurs, ces marques journalières ont permis d'établir la durée de la phase larvaire, l'âge à la métamorphose, le passage d'un habitat à un autre, la reproduction.... (Arai et al. 2000, De Casamajor et al. 2001, Taillebois et al. 2012).
- **Traceurs des migrations,** grâce à la variation géographique de la composition de l'eau associée à l'incorporation dans l'otolithe de certains éléments selon leur disponibilité environnementale. L'histoire migratoire des individus peut ainsi être retracée à partir de la composition élémentaire de l'otolithe ou de sa composition isotopique. Dans le premier cas, on peut citer l'exemple du rapport Sr:Ca, reflet indirect de la salinité du milieu (Secor et al. 1995, Tsunagawa and Arai 2011). Dans le second cas, le rapport des isotopes du Sr (^{87}Sr : ^{86}Sr) dans l'otolithe reflète celui des cours d'eau ; la précipitation dans l'otolithe se faisant sans fractionnement isotopique (Kennedy et al. 2005, Walther and Thorrold 2009).

- **Traceurs des conditions environnementales** subies par les individus. Le rapport isotopique de l'oxygène $^{18}\text{O}:^{16}\text{O}$ chez les coraux ou les bivalves est utilisé pour estimer les conditions de température rencontrées par les organismes au cours de leur vie (Wurster et al. 2005). De même, le rapport Sr:Ca peut être utilisé pour reconstruire l'histoire de la température (Townsend et al. 1995).
- **Discriminateurs de l'origine géographique** des individus. Les signatures élémentaires et/ou isotopiques contenues dans l'otolithe, permettent de distinguer différents stocks de poissons (Correia et al. 2011, Rooker et al. 2008, Thorisson et al. 2011, Thresher 1999).
- **Marqueurs d'individus**. Cette application a été largement utilisée lors de marquage chimique de masse. Dans le cas d'alevinage, les otolithes marqués permettent de distinguer les individus alevinés des individus sauvages (Lochet et al. 2011, Munro et al. 2009, Woodcock et al. 2011).
- **Indicateurs de pollution métallique**. Le dosage des éléments traces peut aider à la reconstitution du passé environnemental lié à l'influence des activités anthropiques (Friedrich and Halden 2011, Halden and Friedrich 2008, Limburg et al. 2011).

3.2. Discrimination de l'origine des individus: application au saumon Atlantique

3.2.1. L'approche générale

L'application principale ayant guidé la plupart des développements de la microchimie des otolithes concerne la discrimination de stocks, pour des espèces dulçaquicoles ou marines (Thresher 1999). Cette discrimination se fonde sur les différences observées dans les « empreintes élémentaires et isotopiques » des otolithes induites par la physiologie et/ou l'environnement chez des poissons qui évoluent dans des milieux aux caractéristiques géochimiques contrastées pendant une partie au moins de leur existence (Campana 1999). Elle est réalisée soit par l'analyse globale d'otolithes entiers (Correia et al. 2011, Hamer et al. 2012, Rooker et al. 2003, Silva et al. 2011, Vasconcelos et al. 2007), soit par l'analyse de

zones spécifiques (Marklevitz et al. 2011, Olley et al. 2011, Standish et al. 2011, Tanner et al. 2012). Cette dernière se fait généralement par ablation laser et permet de différencier des stocks en fonction des stades de vie des individus.

L'identification des stocks fait intervenir deux types d'approches. La démarche « bottom-up » (en anglais : du bas vers le haut) implique de (1) caractériser la composition géochimiques des otolithes de juvéniles provenant de nurseries, lieu de naissance ou habitats connus et quantifier ces différences par des méthodes statistiques telles que les fonctions discriminantes, (2) collecter les adultes, analyser la portion juvénile de leur otolithe et assigner ces individus selon leur origine (définie à l'étape précédente). Idéalement, les différences de composition géochimique de la partie juvénile des adultes doivent correspondre fidèlement à celles définies à l'étape (1). En pratique, une non-correspondance peut indiquer un échantillonnage incomplet des sources potentielles en juvéniles ou des variations temporelles de la signature géochimique entre les cohortes des juvéniles et des adultes.

L'approche « top-down » (en anglais : du haut vers le bas) est équivalente à l'identification des stocks par la méthode génétique. Les otolithes d'adultes sont (1) collectés sur une vaste zone géographique puis analysés (immédiatement à proximité du primordium, si l'on veut discriminer des zones de fraies; ou plus loin sur l'otolithe pour les aires de nurserie, par exemple), enfin (2) les signatures chimiques individuelles sont triées par méthode statistique (cluster, MANOVA,...) pour distinguer différents groupes d'individus.

En résumé, les études « bottom-up » valident et identifient clairement la signature géochimique spécifique de chaque habitat. Les études « top-down » les assument et ne renseignent que sur la structure globale du stock, sans grande précision géographique. À l'heure actuelle, c'est l'approche « bottom-up », utilisée pour identifier les origines natales ou les nurseries, qui domine pour l'évaluation des contributions relatives de ces composantes au stock d'adultes.

3.2.2. Le saumon Atlantique: état des connaissances

En ce qui concerne la microchimie de l'otolithe chez le saumon Atlantique, Friedland (1998) est le premier à avoir démontré que les ratios Sr:Ca, déposés sur l'otolithe pendant la phase juvénile de croissance en rivière, variaient selon les stocks et semblaient refléter la disponibilité du Sr dans l'environnement (Friedland et al. 1998b). Cependant le but de cette étude n'était pas de discriminer des stocks de saumon, mais plus d'examiner la croissance et

la maturation. Plus récemment, une étude complémentaire démontre l'influence de la croissance somatique et de la température sur l'incorporation du Sr dans les otolithes de saumons élevés en mer (Clarke and Friedland 2004). Mais, là encore, ces analyses n'apportent rien concernant la discrimination des stocks de saumons Atlantiques. Bien que de nombreuses études génétiques aient été menées à grande échelle sur la distinction des stocks de saumons Atlantiques en France et à l'étranger (Ellis et al. 2011, Griffiths et al. 2011, Schneider 2011), **très peu d'études utilisant la microchimie de l'otolithe pour discriminer les origines natales des saumons Atlantiques ont été réalisées.**

Sur le continent américain, les signatures élémentaires, couplées à la stabilité temporelle des isotopes du strontium ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$) dans les otolithes de juvéniles, ont permis de distinguer les individus issus de différents tributaires du fleuve Connecticut de ceux provenant des piscicultures (Kennedy et al. 2000, Kennedy et al. 2005, Kennedy et al. 1997, Kennedy et al. 2002). En Amérique du Nord, les signatures élémentaires (Mg, Sr, Ba et Mn) ont permis de discriminer 3 rivières natales de la côte ouest des terres-Neuves au Canada (Veinott and Porter 2005). En France, une seule étude dans la Baie du Mont-Saint-Michel, couplant analyses génétiques et analyses microchimiques d'otolithes de juvéniles et adultes, a permis la discrimination des individus selon leur origine sauvage (quatre rivières) ou piscicole (Perrier et al. 2011). Toutes ces études ont permis l'assignation des saumons selon leur origine natale avec une fiabilité de 70 à 100%.

3.2.3. Utilisation du rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$

Que ce soit pour le saumon Atlantique ou d'autres espèces amphidromes, l'utilisation du rapport isotopique du strontium dans l'otolithe est largement répandue (Barnett-Johnson et al. 2008, Milton and Chenery 2003, Walther and Thorrold 2008). Le strontium a quatre isotopes de masse 88, 87, 86 et 84. **L'isotope 87** est issu de la désintégration radioactive β du ^{87}Rb (demi-vie = 49×10^9 années). En revanche, **l'isotope 86** est stable puisqu'il n'est l'isotope fils d'aucun atome radioactif. Le rapport isotopique $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ que l'on mesure donc dans une roche dépend de deux choses: (a) du temps écoulé depuis la formation de la roche, (b) du rapport initial d'abondance chimique entre l'élément Rb et l'élément Sr. En effet, si le Rb initial est plus abondant, il y aura, entre autres, abondance de ^{87}Rb , et donc production de ^{87}Sr au cours du temps. Ainsi les formations géologiques anciennes et (ou) celles ayant de forts ratios Rb/Sr développent des ratios $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ plus élevés (Aberg 1995). Le rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ est essentiellement lié à la composition et à l'âge des formations rocheuses présentes dans les bassins versants. Il est plus stable dans le temps que les signatures élémentaires pour

une rivière donnée et permet des différenciations spatiales relativement fines entre rivières (<10km) (Kennedy et al. 2002, McCulloch et al. 2005, Outridge et al. 2002). Par ailleurs, le rapport isotopique du strontium ne subit pas de fractionnement biologique, si bien que le rapport enregistré dans l'otolithe correspond exactement à celui mesuré dans l'eau (Blum et al. 2000). Malgré l'apport déterminant de cet outil récent en termes de gestion des poissons migrateurs, **l'isotopie du strontium reste encore sous-exploitée par les ichtyo-écologistes européens**. La mesure des rapports isotopiques du Sr dans les otolithes n'est pas une approche analytique routinière. C'est probablement la raison de la faible utilisation de cet outil ; les laboratoires capables de réaliser de telles analyses étant peu nombreux. En France, aucune application n'a été produite à ce jour. Le couplage des signatures élémentaires et isotopiques a donc été développé dans le bassin de l'Adour.

3.2.4. Origine natale: rivière ou pisciculture ?

En se basant sur la transmission de signatures géochimiques (élémentaires et isotopiques) transgénérationnelles entre la femelle reproductrice et les otolithes des embryons produits par cette dernière, certains auteurs ont discriminé avec succès les individus nés en rivière de ceux nés en pisciculture. Lors de la vitellogenèse, la signature chimique incorporée dans l'otolithe de l'embryon reflète l'environnement dans lequel a vécu et vit la femelle (Kalish 1990, Rieman et al. 1994). Les réserves vitellines produites par l'organisme maternel sont acheminées par le sang vers les ovaires. La composition chimique du vitellus dépend donc à la fois de la chimie de l'eau du milieu de vie de la femelle (via la respiration) et de la composition chimique des réserves mobilisées par cette dernière. Les ratios Sr:Ca et $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ mesurés avant la marque de résorption du sac vitellin dans les otolithes de juvéniles de salmonidés (*Oncorhynchus tshawytscha*, *Salmo salar*, *Salmo trutta trutta*) sont le reflet indirect du temps de résidence de la mère en eau douce avant la ponte (Arai et al. 2007, Bacon et al. 2004, Miller and Kent 2009). Les juvéniles, provenant de femelles ayant maturées en mer et séjournées peu de temps en rivière, ont des valeurs Sr:Ca dans l'otolithe quatre fois plus élevées que les progénitures de femelles élevées jusqu'à maturité en pisciculture. De même, le rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ reflètera: soit celui de l'eau de mer (dans le cas de femelles ayant mûri en mer); soit celui de la pisciculture pour des femelles élevées en captivité (à condition que la signature isotopique de la pisciculture soit distincte de celle de l'eau de mer) (Volk et al. 2000). Cette approche a été testée dans le bassin de l'Adour afin d'évaluer si les individus nés en milieu naturel ou à la pisciculture de Cauterets pouvaient être discriminés.

3.3. Conditions d'application de l'outil microchimique

Si l'otolithe est couramment utilisée pour la différenciation de stocks d'origines différentes et la traduction de l'histoire de vie individuelle, il n'en reste pas moins vrai que son application nécessite certaines précautions (Campana and Thorrold 2001). **Tous les travaux sur la microchimie de l'otolithe sont non seulement conditionnés par l'existence de milieux de vie (habitats, nourriceries, rivières de développement) ayant des compositions chimiques différentes, mais aussi par l'enregistrement fidèle de ces différences dans l'otolithe (Walther et al. 2010).** Néanmoins, il apparaît que la calcification de l'otolithe est un processus complexe, pas encore totalement élucidé (Kalish 1993, Payan et al. 2004). En effet, de nombreux facteurs compliquent la relation qui existe entre la distribution d'un élément dans l'eau et la composition chimique de l'otolithe. Ainsi, l'incorporation des éléments dans l'otolithe peut être perturbée par les effets combinés de facteurs endogènes (espèce considérée, stade de développement, taux de croissance, sexe, statut reproductif, stress et régime alimentaire) et exogènes (chimie de l'eau, température, salinité) (Campana et al. 2000). Parmi les éléments incorporés dans l'otolithe, les rapports Sr:Ca, Ba:Ca et $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ apparaissent comme de bons traceurs environnementaux puisqu'ils seraient en lien avec la chimie de l'eau (Bath et al. 2000, Dorval et al. 2007, Elsdon and Gillanders 2004, Kennedy et al. 2000). Toutefois, le propos ci-dessus peut être nuancé à la lumière des nombreuses études concernant l'influence conjuguée de la température et de la salinité sur l'incorporation du Sr et du Ba (Bath et al. 2000, Elsdon and Gillanders 2002, Fowler et al. 1995, Martin and Wuenschel 2006). Par ailleurs, ces 2 éléments peuvent être sous l'influence de facteurs physiologiques comme le taux de croissance, le stress, le statut reproductif ou la métamorphose (Arai et al. 1997, De Pontual et al. 2003). D'autres éléments comme N, K, Cl, Zn, Mg et Cu sont beaucoup plus régulés physiologiquement et ne reflètent pas en général leurs concentrations dans le milieu (Elsdon et al. 2008, Kalish 1989, Rooker et al. 2001).

Les informations parcellaires sur l'incorporation des éléments traces dans l'otolithe résultent d'études concernant l'influence de facteurs endogènes et environnementaux. Cependant, la plupart de ces études ont été effectuées (1) sur des espèces marines ou estuariennes, (2) en laboratoire et rarement dans le milieu naturel (Collingsworth et al. 2010). Ce double constat explique notre démarche:

(1) Les concentrations élémentaires étant plus faibles en eau douce qu'en mer et les mécanismes physiologiques d'incorporation étant différents d'une espèce à l'autre, il nous a

paru essentiel d'explorer l'intégration du Strontium et du Barium dans les otolithes de juvéniles de saumon Atlantique. **Caractériser la façon dont les otolithes de saumon intègrent la signature géochimique des rivières en fonction des paramètres environnementaux était l'étape nécessaire pour appliquer cet outil à la reconstitution de l'histoire de vie des adultes.** Une meilleure compréhension des processus qui déterminent la composition chimique de l'otolithe a permis d'établir les limites d'utilisation et de fiabilité des empreintes géochimiques pour discriminer l'origine natale des individus (De Pontual and Geffen 2002, Elsdon et al. 2008, Thresher 1999).

(2) La plupart des études qui ont examiné le lien entre les variables environnementales et la chimie de l'otolithe ont été réduites aux expériences en laboratoire (Bath et al. 2000, Elsdon and Gillanders 2002, Secor et al. 1995). Bien que ces expériences aient fourni des informations pertinentes concernant l'influence de certains paramètres physico-chimiques sur la chimie de l'otolithe, leurs applications directes aux individus sauvages restent limitées. En milieu contrôlé, les paramètres comme le régime alimentaire, la température et les concentrations élémentaires restent artificiellement constants (pour une durée déterminée), ce qui est rarement le cas dans le milieu naturel. **Aussi, les travaux menés dans cette thèse ont utilisés des poissons ayant vécu dans le milieu naturel ou ayant séjourné en milieu naturel contrôlé (Chenal de Lapitxuri, Station Hydrobiologique de St Pée sur Nivelle). Nous avons ainsi accès à des informations précises sur l'histoire de vie de ces poissons (date de naissance, milieux de vie, date de changement de milieu). De possibles effets synergiques (voire antagonistes) entre éléments en relation avec la composition chimique complexe du milieu de vie n'étaient alors pas occultés (de Vries et al. 2005), comme c'est souvent le cas lors d'expériences en laboratoires.**

Toutes les études qui utilisent l'otolithe comme un tag naturel de l'origine des individus commencent par établir une carte de l'ensemble des signatures géochimiques des sources potentielles en juvéniles. Si toute l'attention a été portée sur la variabilité des ratios élémentaires et isotopiques à l'échelle géographique, la stabilité temporelle des signatures reste peu étudiée (Walther and Thorrold 2009). Or, **mesurer les variations interannuelles des signatures natales élémentaires et isotopiques est la condition nécessaire pour leurs exploitations sur plusieurs cohortes.** Si on assume (sans vérifier) que les signatures géochimiques sur l'ensemble des sites sont stables dans le temps, alors qu'en réalité elles varient, les différences spatiales et temporelles peuvent être confondues (Gillanders 2002). Il en résultera une classification erronée des cohortes antérieures aux prélèvements de juvéniles.

4. RAPPEL DES OBJECTIFS ET PLAN DES RÉSULTATS

L'objectif général de cette thèse est de comprendre les processus de fonctionnement des populations de saumon dans le bassin de l'Adour. Pour cela nous répondrons à 4 questions de gestion:

- Quelle est l'origine natale des géniteurs de retour dans le bassin de l'Adour ?
- Quel est le taux de retour des alevins d'origine piscicole en tant que géniteurs ?
- Quel est le taux de homing des géniteurs comptabilisés sur chaque sous-bassin ?
- Y a-t-il un soutien par des géniteurs extérieurs au bassin de l'Adour ?

Pour y répondre, nous avons utilisé la microchimie de l'otolithe. Au-delà du développement méthodologique concernant l'isotopie du Sr (chapitre 5 : Matériels et Méthodes), il a fallu valider l'hypothèse selon laquelle l'otolithe porte l'empreinte naturelle de l'origine des individus. Cela a nécessité de:

- Vérifier l'existence de contrastes géochimiques entre les otolithes de saumons prélevés dans 12 rivières du bassin de l'Adour, mais aussi entre juvéniles nés en pisciculture ou dans le milieu naturel.
- Caractériser la façon dont les otolithes de saumon intègrent la signature géochimique des rivières en fonction des paramètres endogènes et/ou exogènes.
- Mesurer la variabilité interannuelle des signatures élémentaires et isotopiques.

Après une description des méthodes utilisées (**chapitre 5 : Matériels et méthodes**), les **Résultats (Chapitre 6)** sont présentés en 3 parties, chacune d'entre elles incluant des articles scientifiques rédigés en anglais:

Partie 6-1 : Nous avons mis en évidence (a) la variabilité spatio-temporelle des signatures géochimiques (Sr, Ba, Mn, Mg, Rb, $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr) dans les rivières du bassin de l'Adour (*bassin des Nives exclu*) et (b) l'influence des facteurs physico-chimiques sur l'incorporation des signaux élémentaires et isotopiques dans l'otolithe.

Partie 6-2 : Nous avons plus particulièrement distingué les évènements fortement influencés par le métabolisme du poisson de ceux en relation directe avec la composition

chimique du milieu de vie. Ce travail a pu être réalisé en combinant: l'examen de juvéniles de Cauterets et des écloseries; de tacons d'origine piscicole capturés dans le milieu naturel; de tacons « sauvages » (nés en rivières) puis capturés dans leur milieu.

Partie 6-3 : Nous avons appliqué l'outil géochimie des otolithes à la détermination de l'origine des saumons adultes (*bassin des Nives inclus*). Nous avons classé les géniteurs selon leur rivière de développement au stade juvénile et selon leur origine piscicole ou naturelle.

Le **chapitre 7** correspond à une **discussion générale** qui synthétise et discute l'ensemble des résultats obtenus.

5. MATÉRIELS ET MÉTHODES

5.1. Site d'étude

Le Bassin de l'Adour, situé au sud-ouest de la France et frontalier de l'Espagne, s'étend sur une superficie de 16 890 km². Il traverse deux régions: Aquitaine et Midi-Pyrénées et à quatre départements: Gers, Landes, Pyrénées-Atlantiques et Hautes-Pyrénées. D'Est en Ouest, on recense principalement la rivière Adour et le gave de Pau, l'Ouzom, le gave d'Oloron et ses affluents (gaves d'Ossau et d'Aspe, le Vert et le Saison) et la Nive.

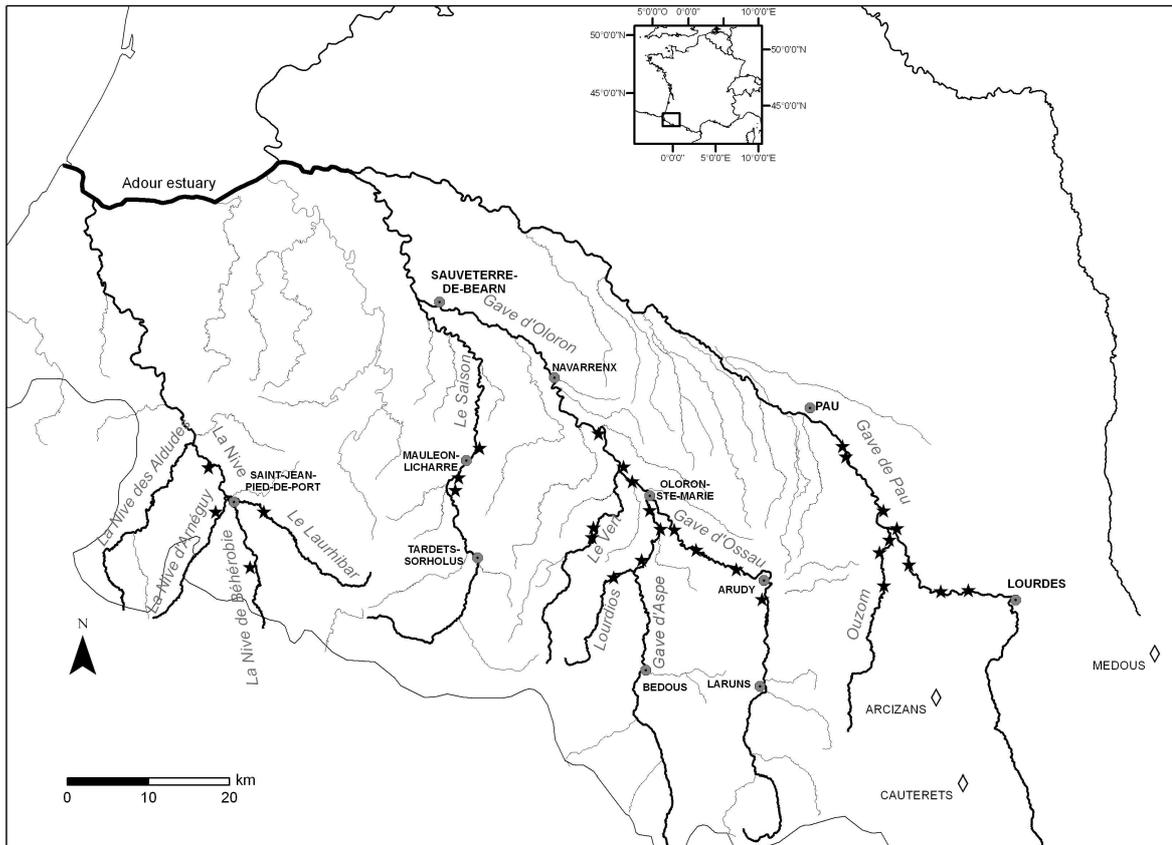


Figure 5-1 : Carte du bassin de l'Adour (rivières étudiées, pisciculture et écloseries)

Gave de Pau



Sa source se situe dans le cirque de Gavarnie (65). Sa longueur est de 193 km. À partir de la confluence avec le gave d'Oloron, il prend le nom de gaves réunis avant de se jeter dans l'Adour au niveau du bec des gaves. Son débit moyen pris à Bérenx est de 82 m³.s⁻¹.

L'Ouzom

Il se jette dans le gave de Pau à Igon, en amont de Nay. Le torrent est plus alimenté par les pluies que par la fonte des neiges. Toutefois, au printemps, la fonte entraîne un maximum de débit. Son débit moyen est de $6,85 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à Arthez-d'Asson.



Gave d'Oloron



Le Gave d'Oloron naît de la confluence du Gave d'Ossau et du Gave d'Aspe dans Oloron Sainte Marie. Il reçoit les eaux du Saison et du Vert, puis il conflue à son tour avec le Gave de Pau pour former les Gaves réunis. Sa longueur est de 77 km. Le débit moyen du gave est de $55 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à Oloron et de $100 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à Sorde-l'Abbaye (plus à aval).

Gave d'Ossau

Il naît de la collecte des eaux du Pic du Midi d'Ossau et se forme à Gabas. Le Gave d'Ossau draine un bassin versant de 490 km^2 , pour une longueur de 72 km. Son débit moyen est de $18 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ lorsqu'il se jette à Oloron Sainte Marie, avec un débit d'étiage très faible ($< 5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).



Gave d'Aspe



Il prend sa source dans le cirque d'Aspe, au pied du Mont Aspe (2 643 m), côté espagnol de la frontière, à l'ouest du col du Somport. Le Gave d'Aspe, long de 57 km, draine un bassin versant de 500 km^2 . Son débit moyen est de $30 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à Oloron Sainte Marie, avec un débit d'étiage proche de $5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

Le Lourdios

Affluent du gave d'Aspe, le Lourdios naît dans la forêt d'Issaux à 1 800 mètres d'altitude. La pente moyenne est de 0.9 %, le lit est étroit et encombré. Sa largeur varie de 6 à 12 mètres suivant le faciès de la vallée. Son débit est soutenu durant toute la saison. Il se jette dans le gave d'Aspe à Asasp-Arros.



Le Saison

Le Saison naît à Licq-Athérey de la confluence des gaves de Larrau et de Sainte-Engrâce. Le Saison, ou gave de Mauléon, est le principal affluent du Gave d'Oloron. Il est long de 72 km. Son bassin versant couvre une superficie de 630 km². Son débit moyen est de 25 m³.s⁻¹ à Mauléon-Licharre.



Le Vert



Résultat de l'apport de deux cours d'eau, Vert d'Arette et de Barlanés, cette rivière se jette dans le gave d'Oloron à Moumour, au nord d'Oloron-Sainte-Marie. D'une longueur de 17km, sa pente est faible et sa largeur varie de 8 à 12 mètres.

Bassin de la Nive

La Nive naît de la confluence, au niveau de Saint-Jean-Pied-De-Port, de la Nive de Béhérobie, du Laurhibar et de la Nive d'Arnéguy. Son principal affluent est la Nive des Aldudes à Saint-Martin-d'Arrossa. La confluence avec l'Adour se fait dans la ville de Bayonne. La longueur de la Nive, en aval de Saint-Jean-Pied-De-Port, est de 58 km. Son module est de 30,9 m³.s⁻¹ à Itxassou.



Bilan: Concernant l'ensemble des **gaves pyrénéens**, la période des basses eaux intervient en été (fin juillet et août) et se poursuit jusqu'au début du printemps (fin mars, début avril). La période des hautes eaux est observée à la fin du printemps (mai/juin) ; l'élévation des températures provoquant la fonte des neiges (Figure 5-2).

Pour le **bassin de la Nive**, la diminution des altitudes, combinée vers l'ouest à la proximité de l'Océan Atlantique, sont à l'origine d'une douceur relative des températures hivernales, ce qui ne favorise ni les précipitations neigeuses, ni leur stockage. Les hautes eaux interviennent donc durant les mois les plus arrosés (fin de l'automne au printemps). À la belle saison, les précipitations étant loin d'être négligeables, les débits restent soutenus.

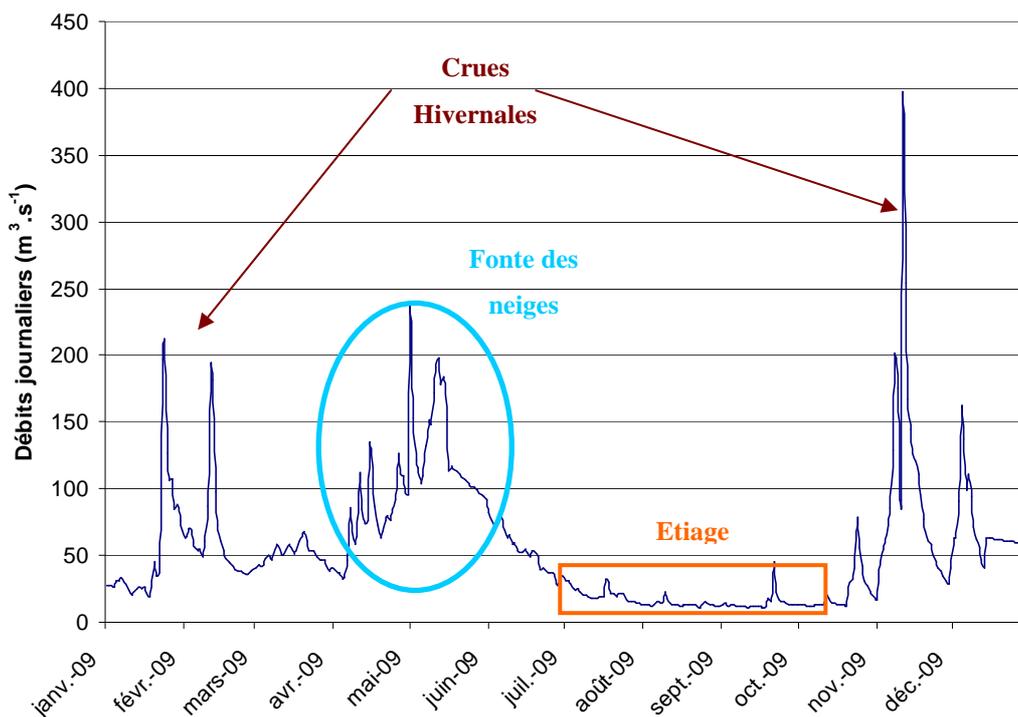


Figure 5-2 : Débits journaliers du gage d'Oloron à Oloron Sainte Marie pour l'année 2009
(<http://www.hydro.eaufrance.fr/>)

5.2. Echantillonnage des eaux et des otolithes

5.2.1. Prélèvement d'eau

Dans un premier temps nous avons réalisé des campagnes de prélèvements d'eau sur 8 rivières du Département 64 majoritairement colonisées par le saumon Atlantique (Ouzom, gage de Pau, gage d'Ossau, Lourdios, gage d'Aspe, gage d'Oloron, Vert et Saison). Afin de caractériser la variabilité des signatures géochimiques (éléments traces, mineurs et majeurs) au cours d'un cycle hydrologique annuel, nous avons prélevé mensuellement chacune de ces rivières. L'examen de la carte géologique du secteur occidental des Pyrénées (sources : Bureau de Recherches Géologiques et Minières) révèle l'existence :

D'un gradient Est-Ouest au niveau des têtes de sous-bassins,

- Substratums granitiques au niveau de Gavarnie, Cauterets et Azun ;
- Secteur complexe volcano-granitique et carbonaté de la vallée d'Ossau ;
- Secteur à composante calcaire de différents âges dans les vallées du Saison, des Verts, du Lourdios, et du Gage d'Aspe,

et d'un gradient Sud-Nord pour certaines rivières telles que le gave de Pau, le gave d'Ossau et le gave d'Aspe qui présentent un substratum primaire ancien en tête de bassin relayé par des chaînons calcaires plus à l'aval.

Quinze campagnes de prélèvements d'eaux ont été conduites sur 6 des rivières et huit campagnes sur les 2 autres rivières (Saison et des Verts), entre **septembre 2009 et septembre 2011**. Ces prélèvements ont couvert les périodes d'étiage, les débits soutenus (comme la fonte des neiges), ainsi que quelques crues. Trois rivières ont fait l'objet de prélèvements supplémentaires le long de leur continuum fluvial lors de la première campagne de terrain: le gave de Pau, le gave d'Ossau et le gave d'Aspe. Ces investigations visaient à caractériser l'évolution spatiale des signatures géochimiques dans le contexte d'un changement significatif du substratum géologique le long du cours de chaque rivière.

Enfin, la **grande Nive et trois de ces affluents** n'ont été échantillonnés qu'une seule fois en **septembre 2011** dans leur partie amont et aval. **Au total c'est de l'ordre de 200 échantillons d'eaux qui ont été collectionnés.**

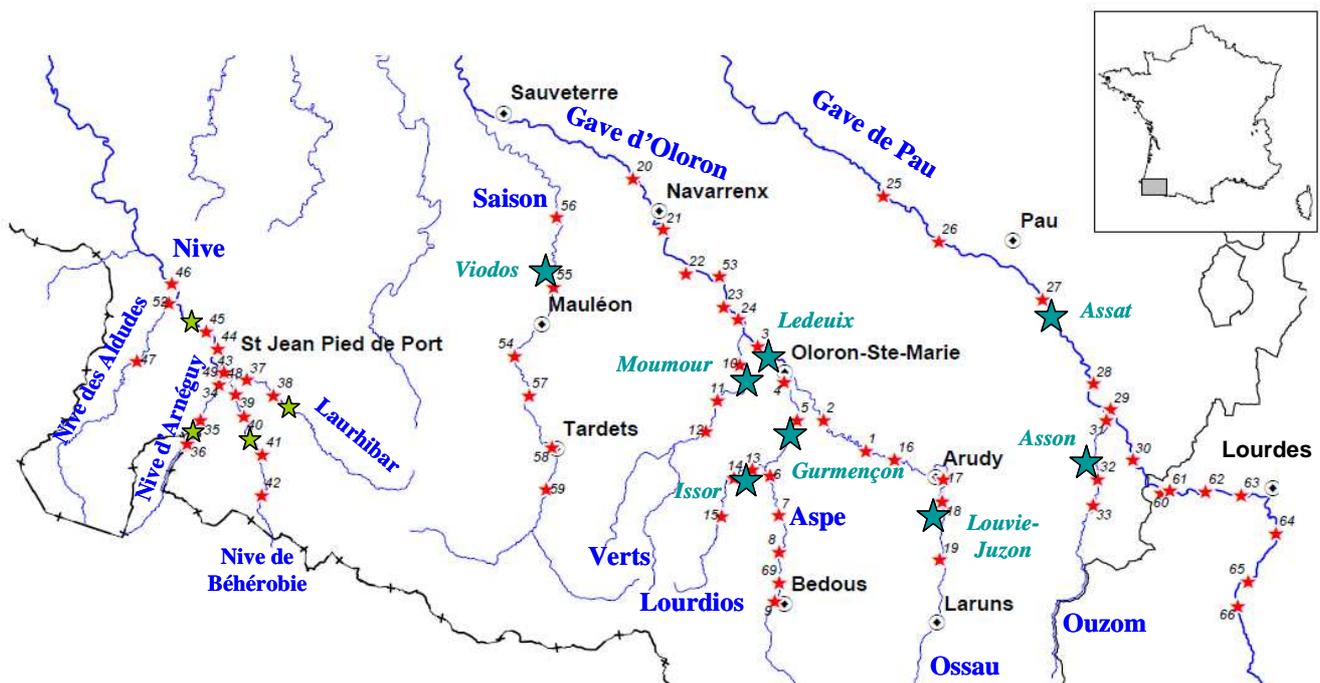


Figure 5-3 : Sites d'échantillonnage des eaux avec suivi mensuel entre septembre 2009 et septembre

2011 ★ (Nives uniquement en Septembre 2011 ☆), et des juvéniles de saumon Atlantique ★

La **pisciculture de Cauterets**, ainsi que les **trois écloseries** (Sassis, Arcizans et Médous) participant au grossissement des alevins déversés dans le bassin de l'Adour, ont également été échantillonnées entre **janvier et juillet 2011** (période durant laquelle les juvéniles se développent avant leur transfert en rivière).

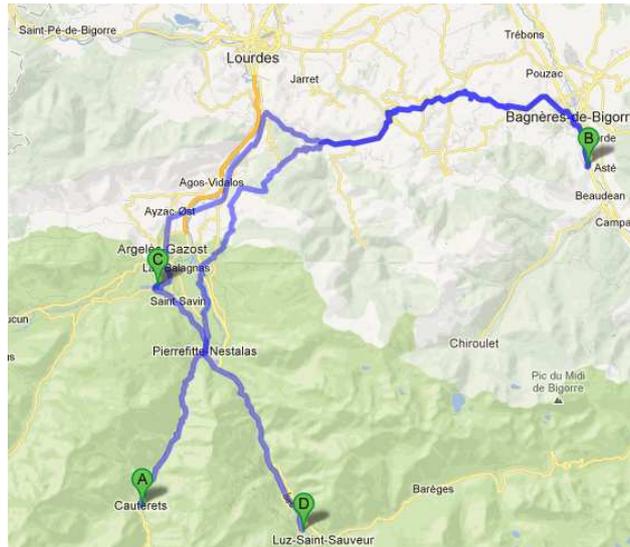


Figure 5-4 : Localisation des piscicultures (A : pisciculture de Cauterets, B : écloserie Médous, C : écloserie d’Arcizans, D : écloserie de Sassis)

5.2.2. Prélèvement des juvéniles

Les prélèvements de juvéniles ont été réalisés lors de pêches électriques dans le cadre de la mise en œuvre du Réseau SAUMON 2009 et 2010 sur les sous-bassins des gaves d’Oloron et de Pau par MIGRADOUD, l’ONEMA et les fédérations départementales de pêches 64 et 65. Le gave de Pau et l’Ouzom avaient fait l’objet de prélèvements préalables en 2006. La Nive et ses 3 affluents ont uniquement été prélevés en septembre 2011.



Figure 5-5 : Pêche électrique de juvéniles de saumon Atlantique sur un radier de l’Ouzom

Les raders, biotopes préférentiels pour le grossissement des juvéniles de l’année, ont été prospectés à l’automne par pêche électrique, selon un protocole «5 minutes» standardisé. L’appareil utilisé est de type « Héron ». Il délivre une tension nominale de 1 000 V pour une puissance de 4 kW. Tous les individus ont été mesurés (longueur totale) à la précision du millimètre. Le nombre moyen de tacons par rivière est d’une dizaine pour 2009/2010 cumulées. Dans le bassin des Nives seulement 4 à 6 individus ont été collectés dans chaque

affluent (21 au total). Dans le gave de Pau et l'Ouzom plus de saumon juvéniles ont été récupérés (71: Pau et Ouzom cumulés) en raison d'une année supplémentaire de collecte en 2006. Pour les écloseries (Medous, Sassis et Arcizans) et la pisciculture de Cauterets, 10 individus par site ont été prélevés.

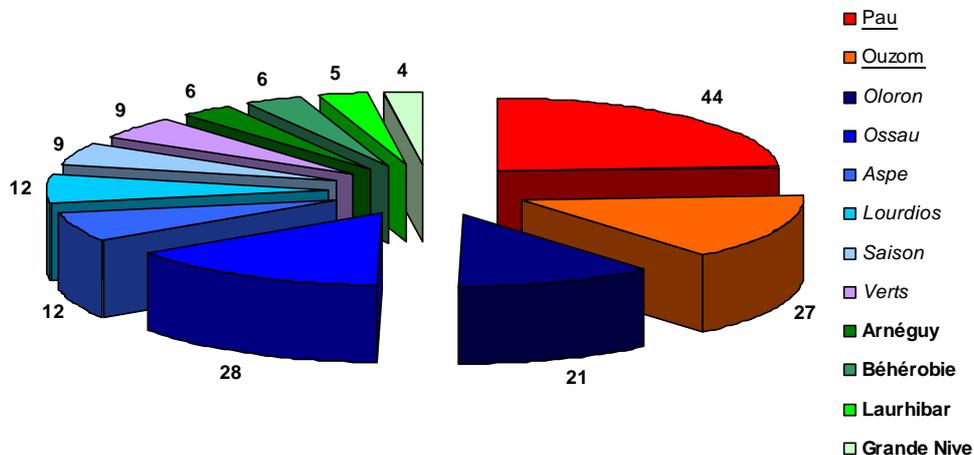


Figure 5-6 : Effort d'échantillonnage en juvéniles de saumon par rivière (années cumulées)

5.2.3. Prélèvement des géniteurs

La récupération de saumons adultes a pu être effectuée grâce à la mise en place d'un réseau de collecte faisant intervenir plusieurs structures associatives (AAPPMA d'Oloron, MIGRADOUR), privées (fumerie Barthouil à Peyrehorade) ou institutionnelles (Fédération départementale de la pêche), ainsi que des pêcheurs amateurs. L'échantillonnage a porté sur la recherche de géniteurs morts après reproduction ou capturés par des pêcheurs amateurs et professionnels respectivement dans les gaves et dans l'estuaire de l'Adour.

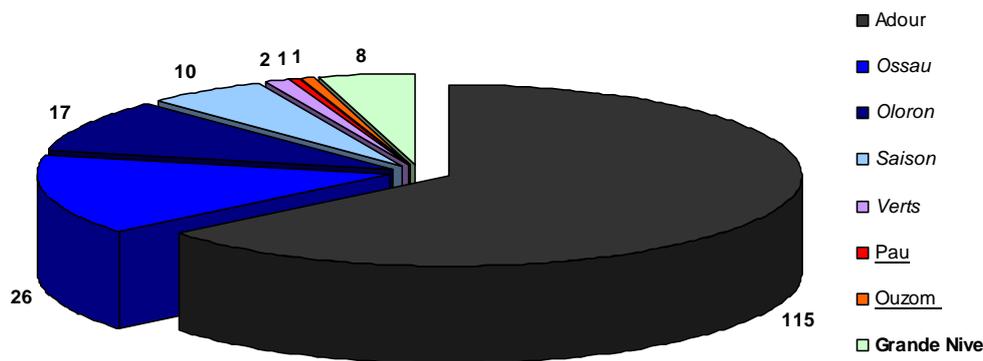


Figure 5-7 : Effort d'échantillonnage pour les saumons adultes (années cumulées)

Entre 2009 et juin 2011, nous avons ainsi pu récupérer 180 otolithes de saumon exploitables, dont 115 venant exclusivement de la pêche professionnelle dans l'estuaire de l'Adour.

5.2.4. Ageage des saumons adultes grâce aux écailles

Les écailles ont été échantillonnées sur le flanc du poisson, entre la nageoire dorsale et la ligne latérale (Baglinière 1985). Après prélèvement, elles ont été stockées à sec dans des piluliers ou des pochettes en papier sur lesquels ont été mentionnés le lieu et la date de capture, la taille (longueur fourche en cm) et/ou le poids (kg), le sexe. **Les échantillons ont été envoyés au Pôle Hydrobiologie de l'INRA à Saint Pée sur Nivelle, pour préparation et interprétation.** Une vingtaine d'écailles ont été placées dans une coupelle à sec et 4 ou 5 écailles non régénérées ont été sélectionnées sous loupe binoculaire (grossissement 10 à 30). Elles ont ensuite été trempées dans une solution de soude à 10% pendant 20 minutes pour les nettoyer. Une fois rincées, les écailles ont été placées entre lame et lamelle dans une goutte d'eau glycérolisée à 20%. Les lames ont été passées au scanner (Microfilm Scanner 300 de Canon) pour obtenir des images numérisées de chaque écaille (grossissement 30 ou 50). Parmi les 180 saumons adultes étudiés, des écailles ont pu être collectées sur 168 saumons. Pour ces derniers, le nombre d'hivers passés en rivière et le nombre d'hivers passés en mer ont été évalués. Pour les autres (32 individus), l'absence d'écailles est due au non prélèvement par le fournisseur de la tête ou parce que le saumon était en état de décomposition trop avancé.

	Hivers de rivière			Hivers de mer			
	1HR	2HR	3HR	1HM	2HM	3HM	4HM
Saumons capturés dans le bassin versant (n = 24)	11	12	1	11	13		
%	45.8%	50.0%	4.2%	45.8%	54.2%		
Saumons capturés dans l'estuaire de l'Adour (n = 144)	97	47		5	134	4	1
%	67.4%	32.6%		3.5%	93.1%	2.8%	0.7%
Total (n = 168)	108	59	1	16	147	4	1
%	64.3%	35.1%	0.6%	9.5%	87.5%	2.4%	0.6%

Figure 5-8 : Classement des saumons adultes selon le temps de résidence en rivière et en mer

Le tableau ci-dessus montre qu'il y a une sur-représentation des saumons ayant 2 hivers de mer par rapport aux saumons de 1 hiver de mer. C'est particulièrement vrai pour les saumons capturés dans l'estuaire de l'Adour (2HM-93,1%) et, dans une moindre mesure, pour ceux prélevés en amont du bassin versant (2HM-54,2%). Ce biais d'échantillonnage vient du fait que la plupart des saumons récupérés proviennent des pêches de printemps professionnels et amateurs, de mars à juillet, période pendant laquelle ce sont essentiellement les saumons de printemps (2HM) qui sont de retour. La remontée des castillons se fait plus tard dans la

saison, lorsque la pêche est fermée. Tous les saumons échantillonnés sont nés entre 2005 et 2008, à l'exception d'un seul individu né en 2004.

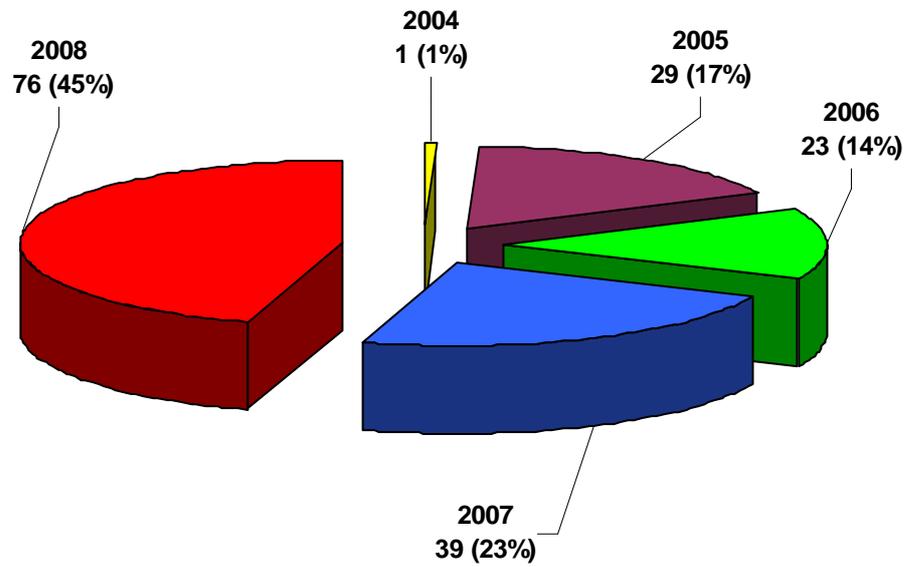


Figure 5-9 : Classement des adultes par cohortes

5.3. Un site d'étude à part : le chenal de Lapitxuri

Le but de cette expérience était de déterminer les événements fortement influencés par le métabolisme du poisson de ceux en relation directe avec la composition chimique du milieu de vie.

5.3.1. Localisation

Le chenal artificiel installé sur le site du Lapitxuri, station expérimentale de Saint Pée sur Nivelles, mesure 130 m de long sur 1,29 m de large en moyenne; il est divisé en biefs de 10 m de long chacun, séparés par des murets en bétons. Ce chenal est alimenté par une petite rivière (module voisin de $0,5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) des Pyrénées Occidentales: le Lapitxuri. Les biefs contiennent des galets calibrés de 1 à 8cm. L'apport de nourriture pour les juvéniles de saumon se fait de façon naturelle. L'alimentation en eau du chenal se fait par une prise d'eau dans un petit barrage situé sur la rivière. Même si le débit du chenal est contrôlé et régulé par des vannes en amont, certaines crues violentes ne sont pas maîtrisées.

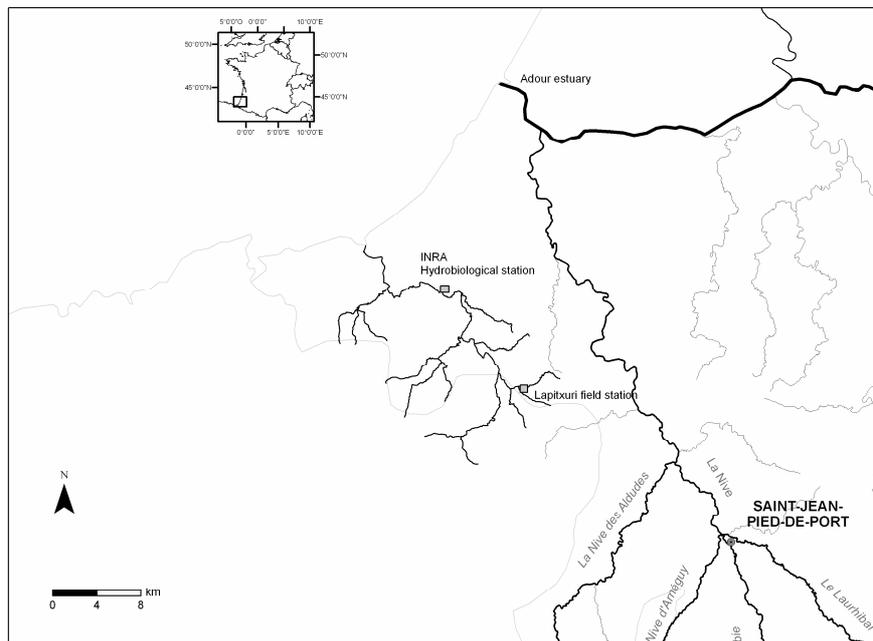


Figure 5-10 : Carte de la station Hydrobiologique de l'INRA de St-Pée-Sur-Nivelles et chenal de Lapitxuri

5.3.2. Déroulement de l'expérimentation

Trois géniteurs (2 mâles et 1 femelle), âgés de 1 hiver de mer, ont été capturés au pied du barrage de Vera-de-Bidassoa sur la rivière Bidassoa (frontière espagnole) en novembre

2010 (longueur fourche femelle: $L_F = 578\text{mm}$ — 2 mâles: $L_F = 713$ et 620 mm). Les œufs obtenus ont été fertilisés le 25 novembre 2010, et les embryons ont été placés dans des incubateurs alimentés par l'eau de Lapitxuri. La température a été maintenue à 6°C .

Le 25 janvier 2011, **les juvéniles ont été marquées à l'Alizarine Red S** ($\text{C}_{14}\text{H}_7\text{O}_7\text{SNa}$, Sigma-Aldrich Corporation, Saint Quentin Fallavier, France) juste après l'absorption du sac vitellin, selon le protocole décrit dans (Caudron and Champigneulle 2009). Le but était d'introduire une marque fluorescente sur les otolithes avant le transfert des poissons dans le chenal expérimental de Lapitxuri. Pendant l'expérience, une **crue soudaine** est arrivée le 23 février et a modifié la chimie de l'eau dans le chenal pendant 25 jours. Dans le but d'analyser les variations et les cinétiques d'incorporation du Sr et du Ba dans l'otolithe après cet événement, un second marquage Alizarine a eu lieu le 15 mars, soit 49 jours après le départ de l'expérience.

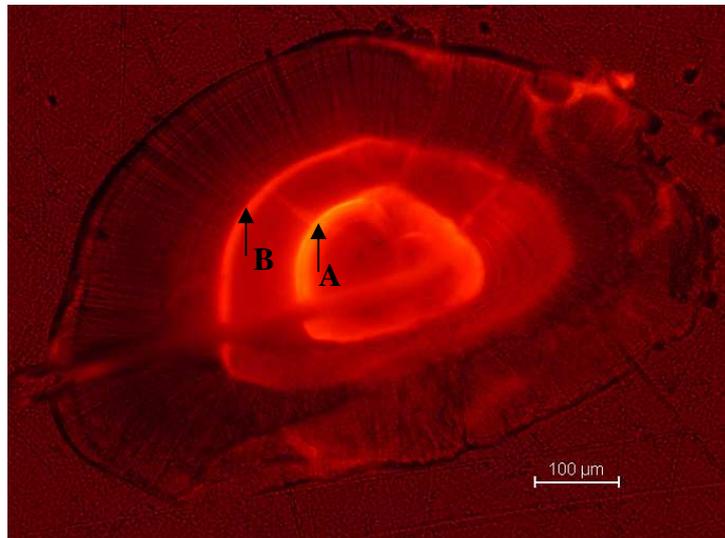


Figure 5-11 : Marquages Alizarine (A) au départ de l'expérimentation et (B) après la crue

Suite à ce deuxième marquage, les juvéniles ont été relâchés et maintenus dans le chenal jusqu'à la date de leur prélèvement final. Les juvéniles ont été élevés pendant **127 jours dans le chenal après le premier marquage** et **24 individus** ont été sélectionnés pour l'analyse de leurs otolithes (âge 0^+ , $L_F: 52.92 \pm 8.78\text{ mm}$).

Pour déterminer précisément la variabilité temporelle de la chimie de l'eau, un échantillon d'eau a été prélevé chaque semaine pendant toute la durée de l'expérience. La température a également été mesurée toutes les 2 heures.

5.4. Analyses des éléments traces et des rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ dans l'eau

5.4.1. Caractérisation de la composition élémentaire

Certains paramètres physico-chimiques ont été mesurés lors de chaque prélèvement: température, conductivité, pH, oxygène dissous et redox. 200 échantillons d'eau ont été collectionnés, filtrés sur le terrain à $0,45\mu\text{m}$ sur filtre PVDF et acidifiés à l'acide nitrique ultra-propre. Ils ont tous été analysés pour les éléments chimiques suivants : Ca, Na, K, Mg, Si, Ba, Sr, Mn, Rb, $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$. Ces éléments ont été particulièrement recherchés dans tous les échantillons car ils sont susceptibles d'être incorporés dans les otolithes. D'autres éléments ont été analysés: des éléments anioniques majeurs (Cl , NO_3 , SO_4 , PO_4) et des métaux traces (Zn, Cu, Cd, Pb, U et Mo), sur quelques échantillons de chaque rivière afin de réaliser un bilan géochimique plus complet. L'analyse des anions majeurs (Cl , NO_3 , SO_4 , PO_4) a été réalisée par chromatographie ionique par la cellule de valorisation de l'Université de Pau (UT2A).

Les **métaux** (Ba, Sr, Rb, Zn, Cu, Cd, Pb, Mn, Al, Mo, U) ont été mesurés par spectrométrie de masse à plasma induit (**ICP-MS**) à l'aide d'un ICP-MS Thermo elemental series X7 CCT (Thermo Electron, Windsford, UK). L'ICP-MS est une technique d'analyse multi élémentaire dont les performances en termes de sensibilité (Limites de Détection $< 1 \text{ ng.L}^{-1}$ pour la plupart des éléments traces), de sélectivité et de rapidité en font une technique de choix pour l'analyse des éléments traces, en particulier dans des matrices environnementales. L'échantillon liquide est introduit sous forme d'aérosol dans le système grâce à un nébuliseur. Un plasma d'Argon (Ar) atomise et ionise l'échantillon. Les ions sont ensuite dirigés vers le spectromètre de masse à l'aide d'une interface, formée par deux cônes successifs, ici en Ni. Des lentilles ioniques permettent de focaliser le faisceau d'ions divergents avant son introduction dans le filtre de masse (quadrupole). Les ions sont sélectionnés en fonction de leur rapport masse/charge (M/Z) et détectés par un multiplicateur d'électrons. Dans le cas d'une analyse en ICP-MS quadripolaire, des interférences spectrales peuvent intervenir, par exemple lorsque deux ions élémentaires ont une même charge nominale m/Z (ex : $^{92}\text{Zr}^+$ et $^{92}\text{Mo}^+$) ou encore quand un ion polyatomique présente un rapport m/Z identique à celui de l'isotope à analyser (ex : $^{40}\text{Ar}^{16}\text{O}^+$ et ^{56}Fe). Ces interférences peuvent être causées par le plasma d'Ar, le solvant, l'air, les acides, les oxydes stables et les ions doublement chargés. Pour éviter de prendre en compte un élément qui serait interféré,

plusieurs isotopes d'un même élément sont analysés. Les rapports isotopiques de chaque élément sont calculés et comparés aux rapports théoriques. Seuls les isotopes pour lesquels les rapports isotopiques sont comparables aux rapports isotopiques théoriques sont conservés. L'isotope le plus abondant est alors retenu pour le reste des analyses. Les isotopes conservés dans notre caractérisation des eaux sont les suivants: ^{138}Ba , ^{86}Sr , ^{85}Rb , ^{66}Zn , ^{63}Cu , ^{112}Cd , ^{208}Pb , ^{55}Mn , ^{27}Al , ^{98}Mo , ^{238}U . Pour l'ensemble de nos prélèvements, une solution d'Indium a été ajoutée à chaque échantillon comme étalon interne (concentration finale : $2 \mu\text{l.L}^{-1}$) afin de suivre une éventuelle dérive du signal au cours de l'analyse. La justesse de la méthode a également été contrôlée en utilisant une eau certifiée (SLRS-4, NRCC, Canada). Des blancs (eau MilliQ ($18,2\text{M}\Omega$) acidifiée à 1% HNO_3) ont été faits régulièrement lors des prélèvements et traités de la même façon que les échantillons afin de pallier toute contamination extérieure.

Les **cations majeurs (Ca, Na, K, Mg, Si)** ont été analysés par **ICP-AES** (spectromètre d'émission atomique à plasma induit) (ACTIVA, Jobin Yvon). Le principe de l'ICP-AES, technique adaptée pour la mesure des éléments fortement concentrés, repose sur le fait que les électrons des atomes ou ions excités, lorsqu'ils retournent à l'état fondamental, émettent un photon dont l'énergie est caractéristique de l'élément. La lumière émise par le plasma est analysée par un polychromateur couplé à un capteur CCD (*Charge-Coupled Device*). La lumière émise par l'élément recherché est alors détectée et mesurée, et son intensité comparée à celle émise par le même élément contenu par les solutions constituant la gamme étalon.

5.4.2. Mesure de la composition isotopique du Sr

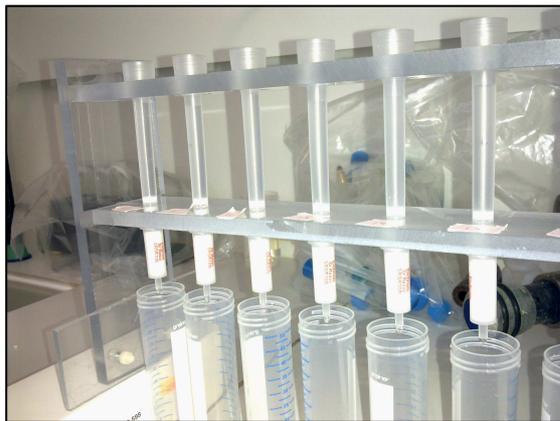
Les rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ont été mesurés à l'aide d'un **ICP-MS à multicollecion (MC-ICPMS) Nu Plasma** (*Nu Instruments Wrexham, UK*) après purification de chaque échantillon. L'élimination des éléments tels que (Rb, les terres rares, Ca, U, Th) induisant des interférences polyatomiques ($^{40}\text{Ar}^{44}\text{Ca}$ sur ^{84}Sr) et isobariques (^{87}Rb sur ^{87}Sr) a été effectuée par séparation de matrice sur colonne au moyen d'une résine échangeuse de cation (Cartouches 2 mL préremplies Résine Sr-R50-S, *Eichrom*). Tout un travail de mise au point a été nécessaire afin de définir les conditions optimales de séparation du Sr de sa matrice. Chaque étape a nécessité l'utilisation d'acide ultra pur Ultrex 70% (*Baker*) et d'eau MilliQ ($18,2 \text{ M}\Omega$). Le protocole développé se décline en plusieurs phases de la façon suivante:

1) Rinçage de la résine Sr-R50-S

- 10 mL de HNO₃ à 13.5% (3M, soit 112.5mL d'acide pour un volume total de 500 mL)
- 20 mL eau MilliQ
- 2 mL de HNO₃ (3M)

2) Introduction de l'échantillon dans la colonne après pré-concentration par évaporation

- Le dosage du Sr dans chaque échantillon d'eau, a été préalablement réalisé par ICP-MS, afin de contrôler et ajuster les quantités de Sr introduite dans la résine.
- Introduction de 4 µg de Sr dilué dans une solution de 4 mL de HNO₃ (3M).



3) Purification de la matrice

- 8 mL de HNO₃ (3M)

4) Elution du Sr

- Récupération du Sr dans 10ml d'eau MilliQ

5) Acidification de l'éluât

- Verser 400 µL de HNO₃ pure pour obtenir un éluât à 4%

La réutilisation des colonnes est possible mais cela n'a pas été effectué pour certifier la propreté des échantillons suivants.

6) Bilan

Au final, on récupère une solution de Sr à 400µg.L⁻¹ (acidifié à 4%). Dans notre étude, l'efficacité de la séparation sur colonne a été vérifiée et le taux de recouvrement du Sr est de l'ordre de 95%. La préparation de 8 échantillons nécessite un travail de 2h30, sans compter l'étape de pré-concentration par évaporation.

7) Analyse des rapports ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr

Chaque échantillon, une fois passé sur colonne, a été introduit dans le MC-ICP-MS pour mesurer le rapport isotopique ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr par nébulisation liquide.

🚦 Principe du MC-ICP-MS et avantages

Le MC-ICP-MS est le seul ICP-MS qui permet la mesure réellement simultanée de plusieurs isotopes, contrairement aux ICP-MS Quadripolaires, Haute Résolution (H.R.) ou Temps de Vol (Time Of Flight). Ceci a pour conséquence de compenser les variations de signal dues à des instabilités du plasma, à l'extraction des ions ou au système d'introduction de l'échantillon, ...etc. Ces variations, à l'échelle de quelques millisecondes, ne peuvent être corrigées avec des spectromètres séquentiels comme les ICP-MS quadripolaires ou les

spectromètres à double focalisation monocollection (HR-ICP-MS); ce qui limite la justesse et la précision de la mesure des rapports isotopiques.

Le filtre de masse quadripolaire transmet seulement les ions présentant un rapport masse sur charge particulier, déterminé en fonction de la fréquence appliquée au quadripôle. L'HR-ICP-MS corrige directement les interférences isobariques nécessitant une résolution inférieure à 10 000 et permet d'atteindre des limites de détection plus basses que par ICP-MS (pg/L par HR-ICP-MS et µg/L par ICP-MS). L'analyseur à temps de vol consiste à mesurer le temps que met un ion à parcourir une distance donnée: le rapport m/z est directement mesurable à partir du temps de vol.

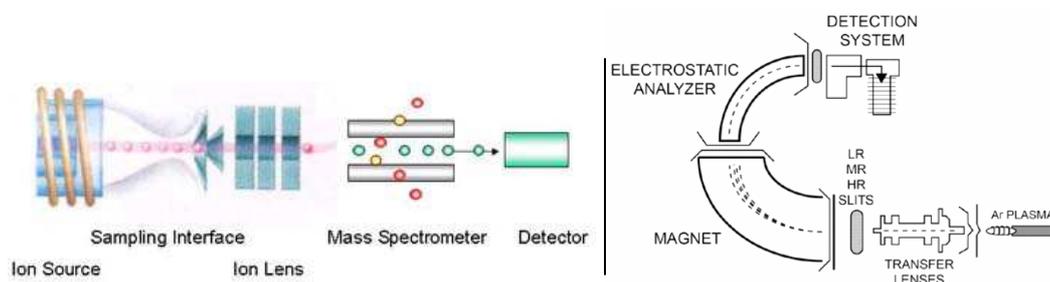


Figure 5-12 : Schéma de Principe d'un ICP-MS quadripolaire à gauche (<http://www.siint.com>) et d'un HR-ICP-MS à droite (<http://ring.geoscienceworld.org>)

Les ICP-MS multicollecteurs (MC-ICP-MS) ont une technologie permettant de disperser le faisceau ionique et de collecter séparément et simultanément des ions de masses différentes formés au même instant dans le plasma. Il en résulte une très grande précision et justesse sur la mesure des rapports isotopiques des métaux et métalloïdes; ce qui en fait un outil de choix pour les géosciences, les sciences environnementales ou le nucléaire.

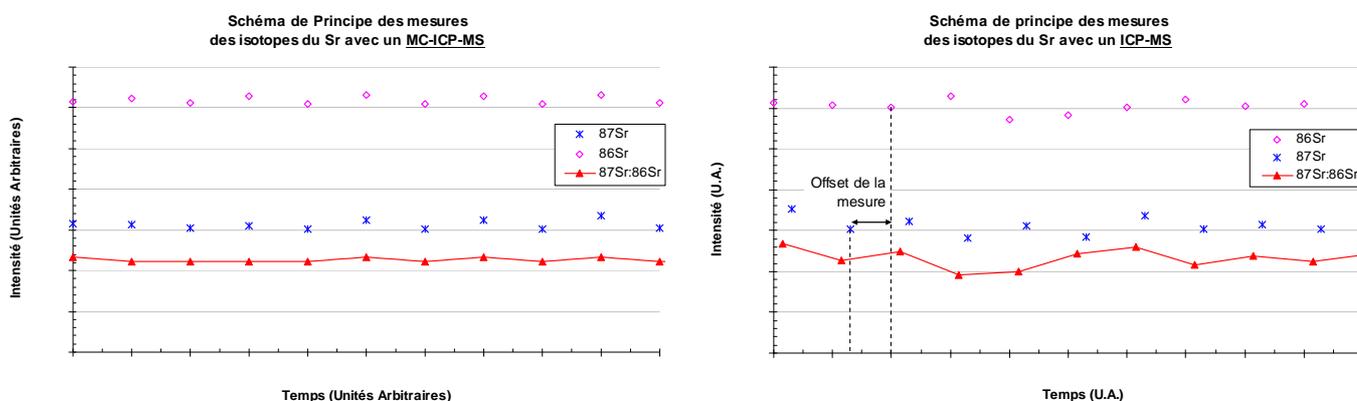


Figure 5-13 : Comparaison de la mesure des isotopes du Sr et du rapport $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr entre un MC-ICP-MS (détection simultanée) et un ICP-MS (détection séquentielle)

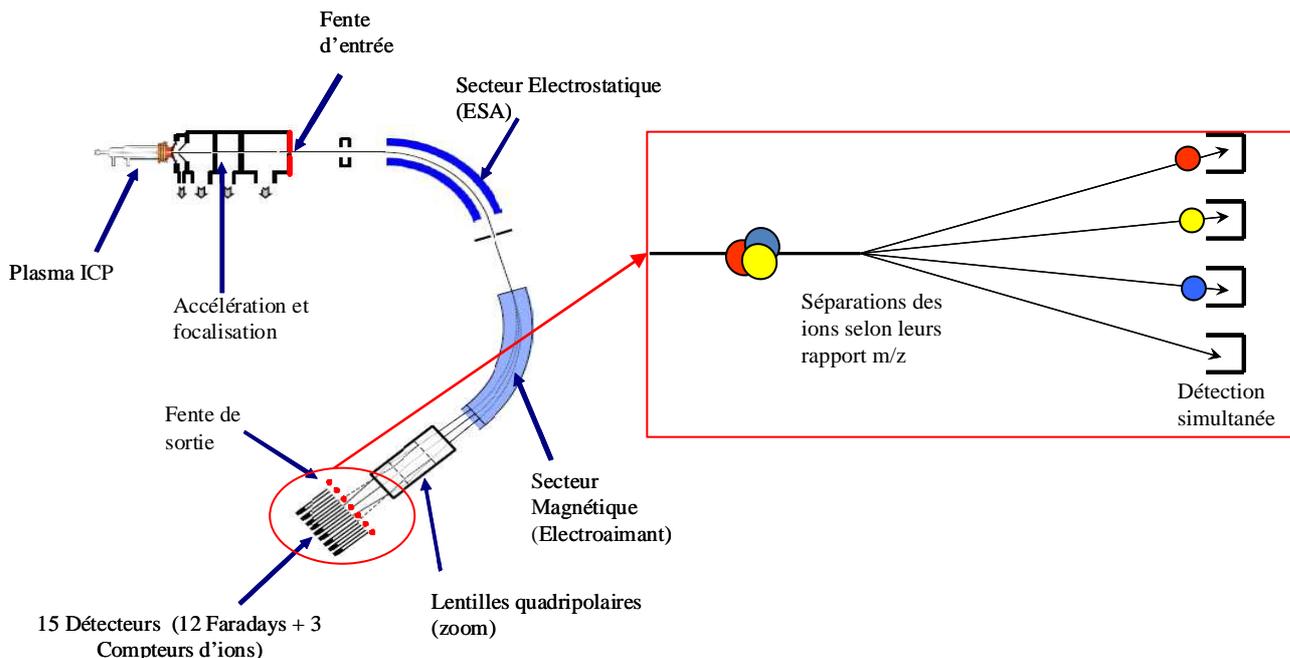


Figure 5-14 : Schéma d'un MC-ICP-MS Nu Plasma (S. Bérail)

Le secteur électrostatique est composé de 2 plaques chargées entre lesquelles un champ électrostatique constant agit comme un filtre en énergie cinétique. Le secteur magnétique est un électroaimant qui agit comme un filtre de masse, séparant les ions en fonction de leur m/z . Le secteur magnétique placé après l'ESA permet une dispersion de masse à la sortie de l'aimant (indispensable à la mesure simultanée) ce qui nécessite que chaque faisceau ionique doit être focalisé sur son propre détecteur qui, lui, reste fixe. Pour la mesure du rapport isotopique $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$, la configuration des détecteurs est la suivante :

- les cages de Faradays (H_4, H_2, Ax, L_2, L_3) sont utilisées pour les signaux élevés ($^{88}\text{Sr}, ^{87}\text{Sr}, ^{86}\text{Sr}, ^{85}\text{Rb}, ^{84}\text{Sr}$) et
- les compteurs d'ions (IC) sont utilisés pour les signaux faibles (^{83}Kr).

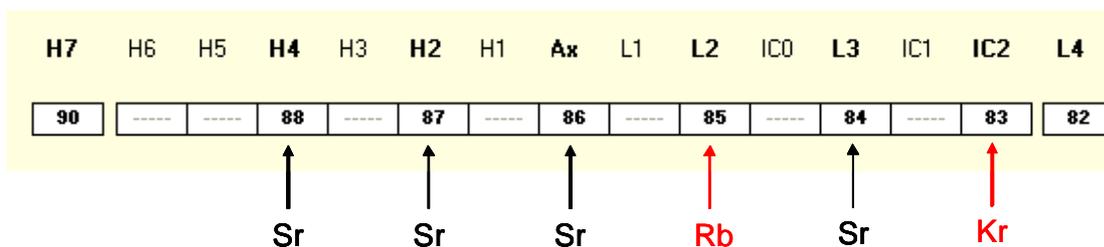


Figure 5-15 : Schéma de la configuration des détecteurs pour la mesure du rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$

🚦 Corrections du biais de masse instrumental et des interférences du Rb et du Kr

Le biais de masse est un processus inévitable et intrinsèque à la machine. Il est généré lors de la circulation des ions dans les différents compartiments de l'appareil, notamment au niveau des cônes d'interface. L'excitation des ions dans le plasma et le faisceau ionique est à l'origine de nombreuses collisions interatomiques et répulsions électrostatiques. Malgré la présence de lentilles électrostatiques qui tendent à maintenir l'intégrité du faisceau, ces chocs conduisent à une expulsion préférentielle des isotopes légers. Le biais de masse instrumental se traduit donc par une **meilleure transmission des isotopes lourds; donnant ainsi une surestimation de la mesure des rapports « lourd/léger »** (e.g. $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$).

Au cours d'une session analytique, le biais de masse instrumental tend à varier. Ces variations peuvent être plus ou moins rapides, et dépendantes de nombreux paramètres (e.g. effets de matrices, température, stabilité mécanique du flux d'argon et de la nébulisation, fluctuations de la haute tension, etc...). Lorsque les variations du biais de masse sont légères ou lentes dans le temps, la méthode de **l'encadrement par un standard externe ou « bracketting »**, représente une approche efficace pour corriger les biais de masse des rapports isotopiques. Cette méthode se base sur la mesure des rapports isotopiques dans une solution standard, avant et après chaque échantillon. Pour le strontium, on utilise le NIST standard reference material (SRM) 987 (*National Institute of Standards and Technology, Gaithersburg, USA*). Cette méthode permet de quantifier le fractionnement isotopique de l'échantillon à partir des rapports isotopiques du standard moyennés sur une période de temps, typiquement 30 min, incluant l'analyse de l'échantillon. La séquence d'analyse est la suivante: *Rinçage*, Blanc, Nist 987, *Rinçage*, Blanc, Echantillon, *Rinçage*, Blanc, Nist 987, *Rinçage*. Le temps d'acquisition d'une mesure est: 3 blocks x 20 cycles x 10 sec. d'intégration = 600 sec./échantillon, soit 20 éch./jour.

Le rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ mesuré ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{meas}}$) a été corrigé du biais de masse avec le $^{86}\text{Sr}:^{88}\text{Sr}$ dont la valeur est supposée constante dans la nature ($^{86}\text{Sr}:^{88}\text{Sr}_{\text{true}} = 0.1194$) ainsi que la loi exponentielle suivante (Balcaen et al. 2005):

$$\left(\frac{^{87}\text{Sr}}{^{86}\text{Sr}}\right)_{\text{corr}} = \left(\frac{^{87}\text{Sr}}{^{86}\text{Sr}}\right)_{\text{meas}} \times \left(\frac{m_{87}}{m_{86}}\right)^f$$

$$f = \frac{\ln\left[\left(\frac{^{86}\text{Sr}}{^{88}\text{Sr}}\right)_{\text{true}} / \left(\frac{^{86}\text{Sr}}{^{88}\text{Sr}}\right)_{\text{meas}}\right]}{\ln\left(\frac{m_{86}}{m_{88}}\right)}$$

$m_{88} = 87.905619$
 $m_{87} = 86.908884$
 $m_{86} = 85.909267$
f = Coefficient de fractionnement

L'exactitude et la précision de chaque mesure du rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{corr}}$ (après correction du biais de masse) est contrôlée en analysant le NIST 987: solution de carbonate de strontium à $200\mu\text{g.L}^{-1}$, certifiée isotopiquement ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr} = 0.71034 \pm 0.00026$).

L'interférence isobariques du ^{87}Rb sur la mesure du ^{87}Sr est déduite par le signal du ^{85}Rb ($^{85}\text{Rb}_{\text{meas}}$): le rapport $^{87}\text{Rb}:^{85}\text{Rb}$ étant constant dans la nature ($^{87}\text{Rb}:^{85}\text{Rb}_{\text{true}} = 0.38571$).

$$^{87}\text{Rb}_{\text{meas}} = \frac{\left(\frac{^{87}\text{Rb}}{^{85}\text{Rb}}\right)_{\text{true}} \times ^{85}\text{Rb}_{\text{meas}}}{\left(\frac{m_{87}}{m_{85}}\right)^f}$$

$m_{87} = 86.90918$
 $m_{85} = 84.91180$
 $^{87}\text{Intensity} = \text{intensité mesurée à la masse 87 (H2)}$
 $f = \text{coefficient de fractionnement}$

$$^{87}\text{Sr}_{\text{meas}} = ^{87}\text{Intensity} - ^{87}\text{Rb}_{\text{meas}}$$

L'intensité du ^{83}Kr est mesurée pour contrôler les interférences potentielles du ^{86}Kr sur le ^{86}Sr et du ^{84}Kr sur le ^{84}Sr . Néanmoins, on ne s'en est pas servi par la suite; l'intensité du signal sur le compteur d'ion IC2 (^{83}Kr) étant négligeable.

5.5. Analyse multi élémentaire et isotopique des otolithes par ablation laser femto-seconde (couplage LA-ICP-MS et LA-MC-ICP-MS)

5.5.1. Préparation des otolithes

Les otolithes ont été extraits de chaque individu à l'aide de pinces en plastique. Après avoir été rincés, les otolithes ont été séchés à température ambiante sous hotte à flux laminaire puis stockés dans des micro-tubes. Les otolithes ont été inclus dans une résine de type Araldite 2020 (Escil, France) ne contenant pas les éléments ciblés par l'analyse multi-élémentaire suivante. L'inclusion de l'otolithe a permis, dans un premier temps, de réaliser le ponçage. Ce dernier vise à effectuer une coupe selon le plan sagittal passant par le primordium (centre de croissance). La coupe permet de mettre à jour les différentes stries de croissance. Le ponçage a été réalisé à l'aide d'une polisseuse (Escil, France) et de disques de papier silice arrosés d'eau MilliQ (18,2 MΩ). Les inclusions ont été séchées et stockées.

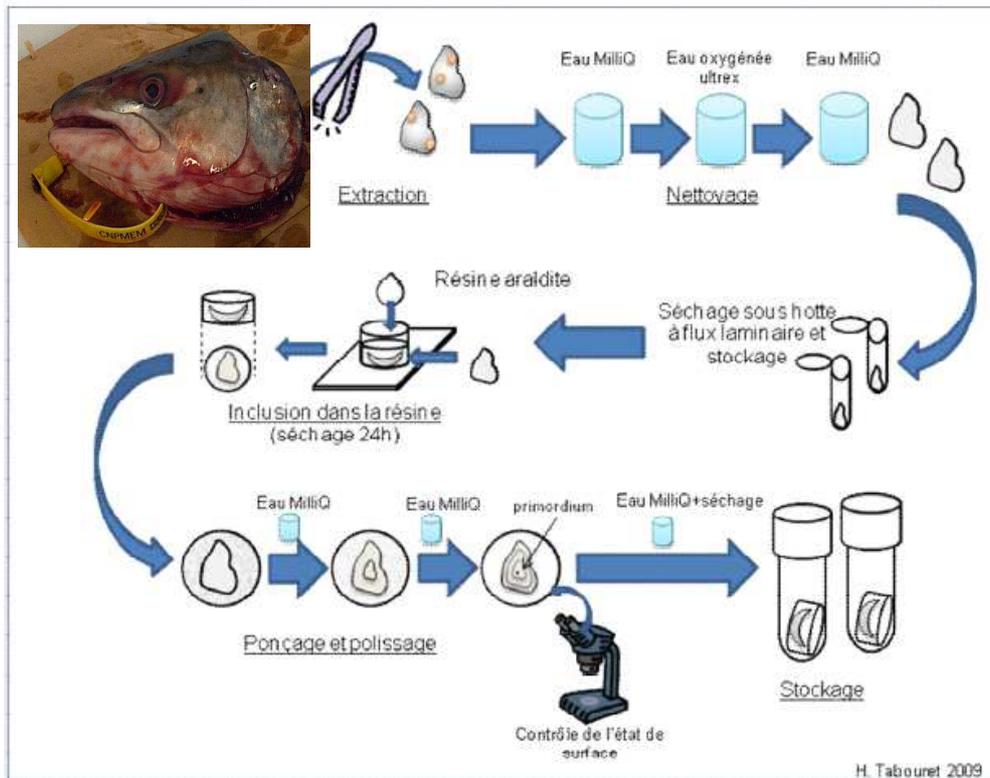


Figure 5-16 : Protocole de préparation des otolithes (Tabouret 2009)

5.5.2. Analyse élémentaire des otolithes par ablation laser couplée à un ICP-MS

5.5.2.1. Généralités

Le principe de l'ablation laser repose sur la capacité d'extraire de la matière, sous forme d'aérosol, à l'aide d'une grande quantité d'énergie lumineuse, focalisée à la surface d'un échantillon. Cette technique permet l'analyse directe de micro-échantillons solides, sans mise en solution au préalable; ce qui limite les possibilités de contaminations. Par ailleurs, le confinement de l'ablation sur une petite surface donne accès à une très bonne résolution spatiale de la distribution des éléments analysés (Gunther et al. 1999). L'aérosol produit par l'ablation est véhiculé par de l'Argon (Ar) et/ou de l'Hélium (He) jusqu'à l'ICP-MS.

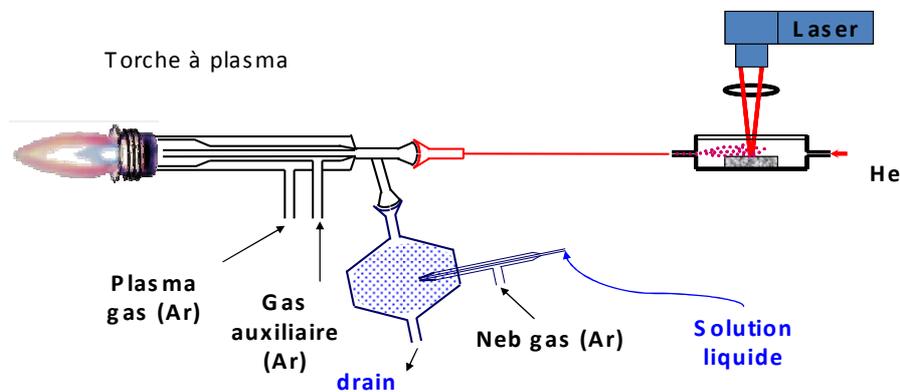


Figure 5-17 : Schéma du couplage ablation laser spectrométrie de masse à plasma induit (LA-ICP-MS)

Le fractionnement élémentaire

Malgré ces atouts, la technique d'ablation laser couplée à un ICP-MS est confrontée dans son essor à des limites analytiques. Dans les années 90, différents chercheurs ont rapidement démontré que cette technique souffrait d'un biais de quantification appelé: «fractionnement élémentaire», (plus ou moins marqué selon l'élément considéré). Par définition, le fractionnement élémentaire désigne la modification des rapports élémentaires durant la formation d'un cratère par impulsions laser répétées.

Idéalement, la matière ablatée doit être représentative du matériau analysé. Cependant un certain nombre de phénomènes sont susceptibles de modifier la composition chimique d'origine pendant l'ablation laser. Cela conduit à l'analyse d'un aérosol qui n'est pas représentatif de la concentration réelle de l'échantillon ablaté. La complexité du phénomène de fractionnement vient du fait qu'il existe deux sources de fractionnement différentes:

- celui dû à l'évaporation préférentielle des éléments volatils dans le gaz vecteur
- celui dû à la taille des particules formées au cours de l'ablation, celles-ci pouvant être transportées dans le plasma ICP puis atomisées plus ou moins efficacement.

Au cours du changement de phase induit par le laser, une volatilisation fractionnée peut se produire; c'est à dire un enrichissement pour certains éléments dans la vapeur par rapport au solide. Au cours de l'ablation, le rapport entre un élément volatil et un élément réfractaire évolue; partant de la valeur vraie vers un rapport significativement plus élevé. Le fractionnement élémentaire entre le Pb (volatile) et l'U (réfractaire) est clairement mis en évidence sur la figure ci-après.

Plus récemment un autre phénomène complémentaire a été avancé, qui repose sur la distribution en taille des particules formées au cours de l'ablation. Le fractionnement apparaîtrait plutôt dans le plasma de l'ICP: les particules les plus grosses ont du mal à être atomisées dans le plasma, et la détection est biaisée. Autrement dit, certains éléments seraient mieux « digérés » que d'autres dans le plasma. Au cours de l'ablation, la distribution en taille des particules change: le début est marqué par des particules plus grosses (jusqu'à 2µm) alors que la fin se traduit par la formation de particules plus fines. Le rapport U/Th permet de mettre en évidence le fractionnement imputable à la taille des particules. En présence de ce phénomène, on observe une diminution du rapport U/Th au cours de l'ablation; le début de l'ablation étant biaisé et la fin tendant vers la valeur vraie (Figure ci-dessous).

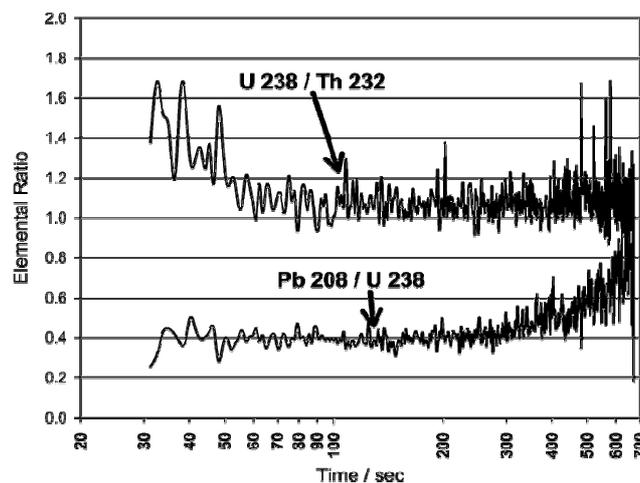


Figure 5-18 : Illustration des 2 sources de fractionnement élémentaire. Entre 30 et 60s, le rapport U/Th varie due à la mauvaise ionisation des particules dans le plasma de l'ICP. Après 300s, l'augmentation du rapport Pb 208 / U 238 met en évidence l'évaporation préférentielle des éléments volatils dans le gaz vecteur (Guillong et al. 2003)

Il existe deux solutions pour limiter, au maximum, les effets du fractionnement élémentaire sur la quantification des éléments:

- l'utilisation de matériaux de référence de composition similaire à l'échantillon étudié ou « matrix matching » et
- l'utilisation de lasers femtosecondes qui améliorent l'interaction laser-matière.

🚦 Etalonnages et effet de matrice

L'effet de matrice freine le développement de l'ablation laser-ICP-MS particulièrement pour la quantification. En effet, le fractionnement étant dépendant du matériau, des effets de matrice apparaissent et rendent nécessaire l'utilisation de matériaux de référence de composition similaire à l'échantillon étudié (« matrix matching »). L'utilisation de ces étalons ne supprime pas le fractionnement élémentaire. Toutefois, celui-ci aura lieu de la même manière dans l'échantillon et l'étalon, ce qui va permettre de le compenser.

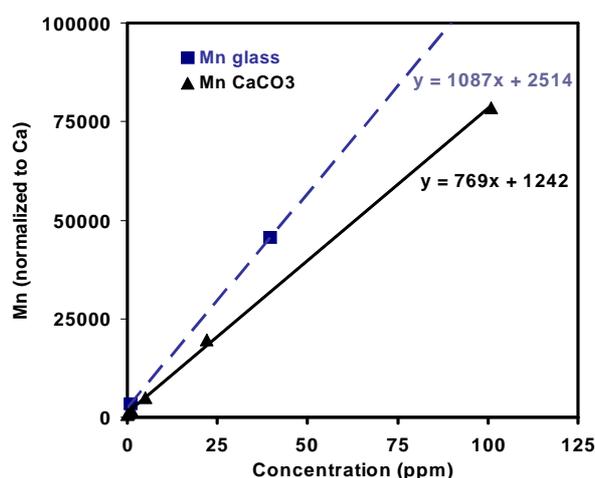


Figure 5-19 : Calibration avec des verres certifiés et des standards de carbonates de calcium. Utilisation d'un laser nanoseconde 266 nm (Thèse Barats et al, 2006)

Dans le domaine de l'ablation laser, différents verres et matériaux géologiques de référence sont disponibles. Malheureusement, ce n'est pas le cas dans le domaine de la science des matériaux ou des biominéraux (et plus largement l'environnement), où seuls quelques matériaux de référence sont accessibles sur le marché. Devant le manque de matériaux de référence, de nombreux laboratoires se sont lancés dans la synthèse d'étalons dopés. Une concentration connue d'éléments d'intérêt est ajoutée à une matrice similaire à celle de l'échantillon que l'on souhaite analyser. L'ablation de plusieurs étalons solides de différentes concentrations permet de réaliser une courbe d'étalonnage externe applicable à

l'échantillon inconnu. Cela a déjà été fait au laboratoire LCABIE de Pau, pour l'analyse de matrices carbonatées (coquilles et otolithes) (Barats et al. 2007, Tabouret et al. 2010).

Interaction laser-solide: avantage du laser femtoseconde

Les dernières générations de lasers à impulsion brèves, appelées lasers femtosecondes, délivrent leur énergie en quelques 10-15 secondes. Cette durée d'impulsion est un million de fois plus courte que celle des lasers nanosecondes. Etant basés sur l'interaction laser-matière, les mécanismes d'ablation diffèrent selon la durée d'impulsion du laser et les propriétés du matériau (transparence, conductivité), tout comme leur impact sur le solide.

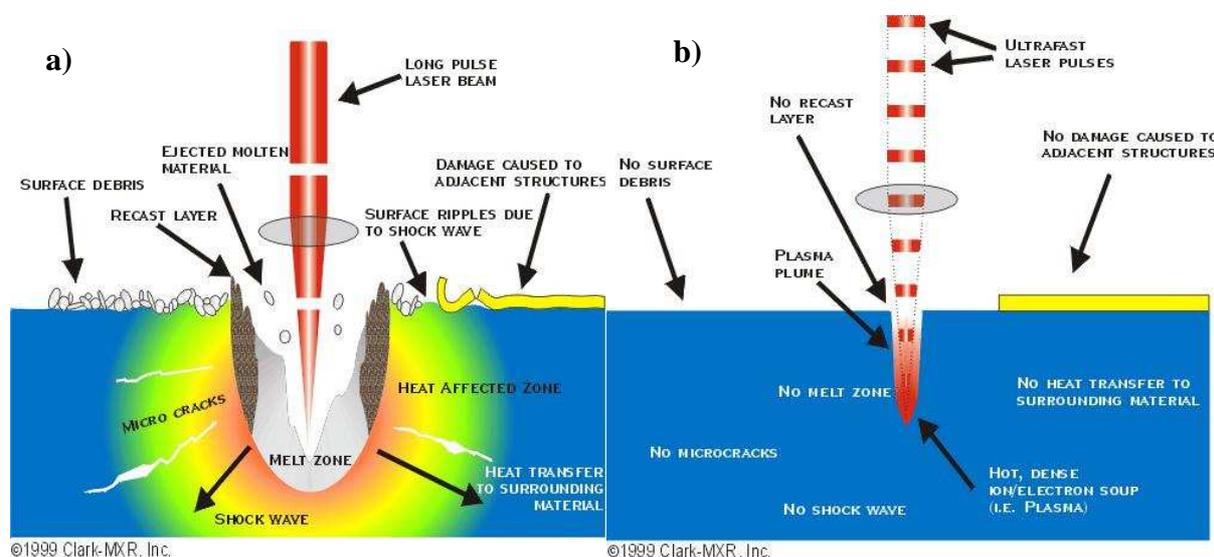


Figure 5-20 : Effet de l'interaction laser – matière, (a) laser nanoseconde, (b) laser femtoseconde

En régime nanoseconde, l'interaction laser-matière de quelques 10^{-9} secondes laisse amplement le temps à l'énergie des photons qui atteignent l'échantillon de se dissiper dans la matière sous forme de chaleur. Une onde thermique et/ou physique est créée dans le matériau provoquant des fissures ainsi que des changements d'état allant de la fusion à la création d'un micro-plasma. Les dommages causés au matériau se propagent alors au-delà de la zone impactée. Ce n'est que lorsque l'énergie est suffisante que l'explosion du matériau et l'éjection de l'aérosol apparaissent. Un microplasma se crée à la surface de l'échantillon alors que l'impulsion laser n'est pas terminée. Par conséquent, ce plasma fait écran au reste de l'impulsion qui perd ainsi de l'énergie.

Dans le cas d'une impulsion femtoseconde, l'énergie est délivrée au matériau sur une durée suffisamment courte pour ne causer que des dommages très limités sur le matériau. **L'ablation est dite froide:** les effets thermiques sont limités, la zone affectée thermiquement

est réduite et aucun phénomène physique ne vient endommager l'échantillon (Le Harzic et al. 2002). Enfin, l'impulsion prend fin avant la création du plasma en surface de l'échantillon et ne perd donc pas d'énergie au cours de l'ablation.

Les impulsions brèves (femtosecondes) conduisent à un fractionnement élémentaire réduit qui n'est pratiquement plus distinguable comparé à l'incertitude analytique (Gonzalez et al. 2004). En réduisant considérablement les effets thermiques, l'évaporation préférentielle des éléments et les dommages sur le matériau sont très fortement atténués comparé aux ablations avec des impulsions nanosecondes. En outre, les particules produites sont plus fines (<200nm) et sont alors atomisées de manière plus efficace dans le plasma de l'ICP-MS provoquant une réduction du fractionnement élémentaire et une amélioration de la sensibilité. Au final, l'utilisation de laser femtosecondes permet d'obtenir une meilleure justesse analytique et éventuellement une meilleure sensibilité (Claverie et al. 2009).

Gaz vecteur: Choix de l'Hélium (He)

Dans le cas de l'ablation laser, le rôle du gaz vecteur est avant tout de transporter les particules générées jusqu'à l'ICP. Le premier gaz à avoir été utilisé pour le couplage est l'argon. Cependant, en 1998, certains auteurs (Eggins et al. 1998) ont comparé les performances de l'argon avec un autre gaz noble, l'hélium. Ils ont démontré le potentiel de l'hélium comme gaz porteur par une réduction des particules déposées en surface du matériau ablaté et une augmentation de l'intensité du signal ICP-MS d'un facteur 2 à 4. L'hélium possède les meilleures caractéristiques d'un gaz porteur avec un potentiel d'ionisation 1,5 fois plus élevé que celui de l'argon, une masse atomique et une densité 10 fois plus faible, et une conductivité thermique quasiment 10 fois plus grande. Son utilisation s'accompagne donc de la formation de particules plus fines, d'un meilleur transport jusqu'à l'ICP-MS et par conséquent d'une amélioration du signal (Koch et al. 2008).

Taille de la cellule d'ablation

La cellule d'ablation se situe à l'interface entre le système d'ablation laser et le spectromètre de masse. A ce titre, ses caractéristiques (taille et géométrie) interviennent donc de façon significative dans la qualité du résultat final (sensibilité et justesse). Les cellules de petites tailles (< 10 cm³) présentent en général un meilleur rapport signal sur bruit de fond et une meilleure sensibilité, probablement en relation avec une dilution plus faible des particules (Garcia et al. 2007).

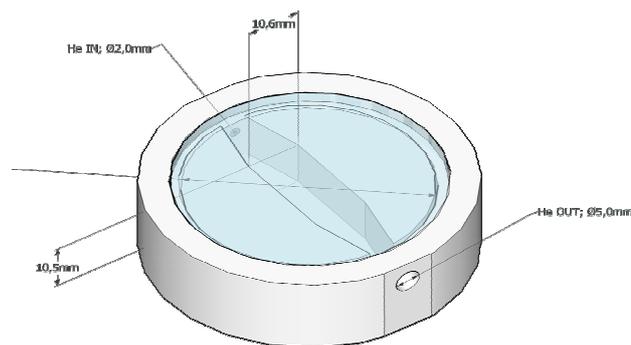


Figure 5-21 : Cellule d’ablation utilisée dans notre étude (3.7 cm³)

Ceci s'accompagne également d'un temps de purge et d'un retour au bruit de fond plus rapide, mais la taille de l'échantillon doit accommoder le petit volume de la cellule. Actuellement, le temps de rinçage est au mieux de l'ordre de 1 à 2 s pour 99,9% de rinçage.

5.5.2.2. Description du laser, du couplage et de notre stratégie d’ablation

Le laser femtoseconde (Alfamet, Novalase, France) utilisé dans notre étude présente une source lumineuse de type IR (1030nm) et peut fonctionner à haute cadence de tir (<10 000 Hz). Il présente également une platine mobile selon deux axes (X, Y). Cette mobilité de l'échantillon permet d'accéder à une multitude de stratégies d'ablation et de les adapter en fonction du solide et de la problématique ciblée.

Cependant, le faisceau laser, qui n'excède pas les 15 μm de diamètre, ne permet pas d'ablater une quantité suffisante de matériau pour atteindre la sensibilité analytique requise pour la détection de traces et d'ultra-traces. Un scanner galvanométrique (brevet déposé) permet de déplacer le faisceau laser extrêmement rapidement (< 280 mm/s) dans le plan horizontal de l'échantillon avec une très grande précision de repositionnement (22 μrad , soit 1 μm pour un objectif de 50 mm de focale par exemple). Ainsi, en combinant la grande vitesse de déplacement du faisceau et la haute cadence de tir, ce module permet d'ablater quasi instantanément (à l'échelle de temps de la mesure ICP-MS) des surfaces beaucoup plus grandes que la taille du spot (de quelques micromètres carrés à quelques millimètres carrés).

Le grand atout de la station laser femtoseconde « Alfamet » est le contrôle du faisceau laser (puissance, taille du faisceau) mais surtout la possibilité d'effectuer des trajectoires complexes qui ouvrent de nouvelles voies d'ablation. En effet, le déplacement du faisceau

laser peut être combiné au déplacement de l'échantillon pour accroître encore les schémas d'ablations. Le tableau suivant montre les possibilités offertes par ce système.

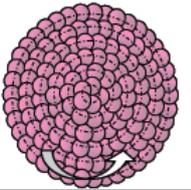
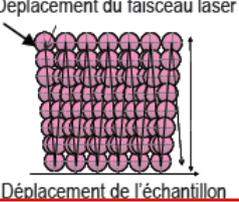
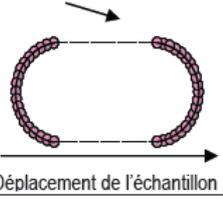
	Type d'ablation	Schéma représentatif	Description
Micro - analyse	Single pulse		Ablation en un point fixe : cratère de 20 µm
	Scan 1D		Ablation sur une ligne par déplacement de l'échantillon ou du faisceau laser.
Macro - analyse	Ablation circulaire		Ablation de cratère de large diamètre par réalisation de trajectoires circulaires avec chevauchement des impulsions lasers. L'apport de matière à l'ICP/MS peut être quasi-simultané : « ablation flash ».
	Scan 2D		La coordination du mouvement du faisceau laser et du déplacement de l'échantillon permet d'augmenter la sensibilité par scan 2D de large bande.
Trajectoires complexes	Ablation simultanée de deux échantillons		Par la maîtrise de la mise en marche du faisceau laser au cours d'une trajectoire complexe, il est possible de créer un mélange d'aérosol homogène de deux échantillons (à l'échelle de la milliseconde).
	Marquage		Marquage et analyse simultanés.

Figure 5-22 : Exemples de stratégies d'ablations réalisables avec Alfamet (Claverie 2009)

Compte tenu de la forme en 3D de l'otolithe, la stratégie d'ablation choisie pour notre analyse a donc cherché à tenir compte de l'épaisseur (en profondeur) des couches de croissance de façon à obtenir un signal élémentaire le plus proche possible de celle d'une strie individuelle. La **stratégie d'ablation** adoptée est appelée **2D scan**, car le laser effectue un transect linéaire dont la largeur est conditionnée par un mouvement en « N » du faisceau à la surface de l'otolithe. Les profils élémentaires continus de chaque otolithe ont donc été obtenus grâce à des **transects de 30µm de largeur depuis le centre de l'otolithe jusqu'à son bord**. Cette largeur d'ablation assure une quantité d'échantillon ablaté importante et donc une meilleure sensibilité et stabilité. La vitesse de l'échantillon sur la platine est de 5 µm.s⁻¹.

Les conditions d'ablation ont également été choisies de façon à avoir une grande sensibilité. Celle-ci permet de couvrir une large gamme d'éléments traces présents en très faibles quantités dans la matrice otolithique. Après des tests multi-élémentaires, seulement **6**

éléments ont été ciblés (Mg, Mn, Rb, Sr, Ba, Ca), car mesurable avec une bonne justesse et précision. Le Zn, Cu présentait des valeurs très faibles et le Pb et le Cd n'étaient pas détectables. Le Ca est choisi comme standard interne pour éviter des variations liées à des changements dans la quantité de matériel ablaté. Il permet ainsi de réaliser une normalisation de l'ensemble des résultats en éliminant des variations liées à des artefacts analytiques.

Le laser est couplé à un ICP-MS de type Elan DRC II (Perkin Elmer). L'analyse est réalisée en plasma humide grâce à une connexion en Y. Une solution d'eau MilliQ (18,2MΩ) acidifiée à 1% d'HNO₃ (J.T. Baker, Ultrex) est nébulisée et introduite dans le système simultanément à l'aérosol produit par l'ablation. Du Rhodium (1µg.l⁻¹) est ajouté à la solution nébulisée afin de suivre et de corriger la dérive du signal pouvant apparaître au cours de l'analyse. Par ailleurs, l'aérosol humide induit moins de perturbations dans le plasma lors de l'arrivée de l'aérosol généré par le laser (effet tampon)

<i>Laser ablation</i>	
Instrumentation	Femtolaser (Alfamet - Novalase, France)
Wavelength	1030 nm
Repetition rate	500 Hz
Energy	40 µj pulse-1
Sampling strategies	Linear raster scan
Platine speed	5 µms-1
Scan speed	1000µms-1
 <i>ICP-MS</i>	
Instrumentation	Perkin Elmer DRCII
Dual sample introduction system	
Torch	2 inlets - Internal injector diameter 1.5mm
Nebulizer	Pneumatic concentric nebulizer 1ml min ⁻¹
Spray chamber	cooled Impact bead (2°C)
Coolant gas flow (Ar)	15 L min ⁻¹
Auxiliary gas flow (Ar)	0.8 L min ⁻¹
Nebulizer gas flow (Ar)	0.7 L min ⁻¹
Carrier gas flow (He)	0.68 L min ⁻¹
Isotopes monitored	²⁴ Mg, ²⁵ Mg, ⁴³ Ca, ⁵⁵ Mn, ⁸⁵ Rb, ⁸⁶ Sr, ¹³⁸ Ba
Dwell time (ms)	20 ms per mass
Internal standard (m/z)	⁴³ Ca

Figure 5-23 : Paramètres du couplage laser et ICP-MS

Afin de quantifier les concentrations élémentaires, nous avons utilisé 3 matériaux certifiés. Le CRM d'otolithe (Certified Reference Material NIES n°22, National Institute for Environmental Studies, Japon) pour lequel les valeurs de Ba, Ca, Mg et Sr sont certifiées. Nous avons également utilisé trois verres certifiés (ou Standard Reference materials) provenant du National Institute of Standards and Technology (USA): le NIST 610, le

NIST612 et le NIST614, pour lesquels les concentrations en Mn, Sr, Ba, Mg et Rb sont certifiées. Néanmoins, ces verres certifiés n'ont pas une matrice de carbonate de calcium.

Nous avons donc utilisé des pastilles obtenues par une méthode d'enrichissement (dopage) par une solution multi-élémentaire et de co-précipitation de carbonate de calcium pur mise au point au LCABIE (Barats et al. 2007). Les pastilles calcifiées, le NIES 22, les verres certifiés et les otolithes ont été analysés dans les mêmes conditions d'ablation. Nous n'avons pas observé de différences d'étalonnage (pas de fractionnement élémentaire) entre les verres certifiés et les pastilles de carbonate de calcium.

5.5.3. Analyse des rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ par ablation laser couplée à un MC-ICP-MS



Pour ce qui est du rapport isotopique du Sr ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$), nous avons utilisé un **transect de 100µm de large** (superposé à celui de 30µm) afin d'obtenir une bonne précision analytique sur le rapport. Ce transect n'a pas ablaté l'otolithe de façon plus profonde que le transect élémentaire précédent, mais simplement enlevé de la matière de part et d'autre de celui-ci. Les paramètres laser étaient les mêmes que ceux utilisés lors de l'ablation élémentaire.

Figure 5-24 : Otolithe d'un saumon juvénile présentant les transects (a) élémentaire (30µm) et (b) isotopique (100µm)

L'aérosol produit par l'ablation laser est véhiculé par l'Hélium jusqu'au MC-ICP-MS (gas flow rate 0.68 l.min^{-1}) où il est mélangé avec un aérosol humide d'une solution de Zr à $100\mu\text{g.l}^{-1}$ (HNO_3 2%) grâce à une torche à plasma double entrée. Cet aérosol humide est généré par la combinaison d'un nébuliseur pneumatique ($200\mu\text{l.min}^{-1}$ micro-concentrique) et d'une chambre cyclonique.

Le choix des isotopes, les corrections des interférences et du biais de masse ainsi que la configuration des détecteurs ont été décrits précédemment (5.4.2 Caractérisation de la composition isotopique du Sr dans l'eau).



Figure 5-25 : Couplage laser et MC-ICP-MS

Afin de valider la justesse du rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ mesuré dans les otolithes de saumon, nous avons utilisé un CRM d'otolithe marin « *Lutjanus sebae* » (Certified Reference Material NIES n°22, National Institute for Environmental Studies, Japon). Après dissolution d'une partie de ce matériel, nous avons certifié isotopiquement la valeur du $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ dans une solution de CRM 22 ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr} = 0.70924 \pm 0.000021$ 2 SD, $n = 54$). Par la suite, la poudre de CRM 22 a été compactée sous forme de pastilles ($\varnothing = 3$ mm, 0.5 Tonnes). Les pastilles de CRM 22 ont été ablatées tous les 6 échantillons pour vérifier la reproductibilité des mesures.

Au bilan, 113 mesures du CRM 22, provenant de la même stratégie d'ablation que celle utilisée pour les otolithes, ont conduit à une valeur moyenne du rapport $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ de 0.70927 ± 0.00011 , 2 SD. Les ratios $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$, mesurés dans le CRM 22 sous forme de pastilles ou en solution, sont en accord avec la valeur constante du rapport isotopique de l'eau de mer (0.70917) (Allègre et al. 2010). Nous vérifions également un très bon accord entre les mesures faites en liquide et les mesures dans le solide pour le CRM 22, ce qui montre qu'il n'y a pas de fractionnements isotopiques liés au laser ou à l'atomisation des particules dans nos conditions de travail.

6. RÉSULTATS

6.1. Variabilités spatio-temporelles des signatures géochimiques dans les otolithes de saumons et relations avec la chimie de l'eau

Dans cette partie, nous avons mis en évidence la variabilité spatio-temporelle des signatures géochimiques (Sr, Ba, Mn, Mg, Rb, $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr) des rivières du bassin de l'Adour (*bassin des Nives exclu*). Nous avons également exploré les relations entre des facteurs physico-chimiques et l'incorporation des signaux élémentaires et isotopiques dans l'otolithe.

En automne 2006, 2009 et 2010 des prélèvements de juvéniles (162 au total) ont été réalisés par pêche électrique dans 8 rivières principales du bassin de l'Adour: Gave d'Oloron, Gave d'Aspe, Lourdios, Saison, Vert, Ossau, Ouzom et Gave de Pau. Les signatures élémentaires (Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca, Mn:Ca, Rb:Ca) et isotopiques ($^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr) contenues dans les otolithes de ces derniers ont été effectuées par ablation laser femto-seconde (couplage LA-ICP-MS et LA-MC-ICP-MS) le long d'un axe partant du primordium jusqu'au bord de l'otolithe. Pour chaque rivière de croissance, l'évolution de la chimie de l'eau en association avec plusieurs paramètres physico-chimiques, tels que le débit, la température, le pH et la conductivité, ont été suivis mensuellement sur l'ensemble d'un cycle hydrologique annuel. Pour caractériser les variations spatiales des signatures élémentaires et isotopiques des otolithes entre rivières, on a fait la moyenne des signaux Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca, Mn:Ca, Rb:Ca et $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr dans l'otolithe, en ne prenant en compte que la zone de croissance en rivière après la marque d'absorption du sac vitellin.

Les résultats démontrent que les compositions chimiques (Mn:Ca, Mg:Ca, Rb:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr) des 8 rivières sont significativement différentes, à l'exception du Saison et du Vert dont les signatures isotopiques sont très proches. L'hydrologie des rivières montre une saisonnalité très marquée entre les périodes estivales de bas débits (conductivité élevée) et printanières de hauts débits, liées notamment à la fonte des neiges (faible conductivité). Les rapports Sr:Ca dans l'eau fluctuent avec le débit des 8 rivières; les débits soutenus lors de la fonte des neiges étant associés à des valeurs faibles de Sr:Ca alors que les débits d'étiage sont associés à des valeurs plus fortes de Sr:Ca dans l'eau. Les rapports Ba:Ca, Mg:Ca, Mn:Ca, Rb:Ca ne sont pas influencés par le débit. Les rapports $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr dans l'eau ne varient pas saisonnièrement (exception faite des gaves d'Aspe et d'Oloron). L'analyse des variations interannuelles montrent que les rapports Sr:Ca et Ba:Ca dans l'eau varient entre 2009 et 2010, mais l'amplitude de ces variations reste faible. Les rapports $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr dans l'eau sont très stables d'une année sur l'autre.

Il existe une relation linéaire entre les rapports Sr:Ca, Ba:Ca et $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ mesurés dans l'eau et ceux mesurés dans l'otolithe. Les rapports des isotopes du Sr dans l'otolithe reflètent directement celui des cours d'eau; la précipitation dans l'otolithe se faisant sans fractionnement isotopique. Lors de la phase de croissance en rivière, les profils continus de Sr:Ca dans l'otolithe restent stables, malgré des variations saisonnières marquées de ce même rapport dans l'eau. Pour chaque rivière de développement, il apparaît que la valeur du rapport Sr:Ca enregistrée dans l'otolithe correspond au rapport Sr:Ca mesuré dans l'eau en période de bas débit. Cette affirmation est prouvée grâce aux isotopes du Sr dont l'incorporation dans l'otolithe se fait sans fractionnement isotopique. Ainsi, nous avons observé que les rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ mesurés dans l'otolithe correspondaient exclusivement aux rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ mesurés dans l'eau en débit d'étiage. Nous formulons l'hypothèse selon laquelle la croissance de l'otolithe se fait préférentiellement en période de bas débit lorsque la température de l'eau augmente après la fonte des neiges.

Concernant les profils otolithes du Ba:Ca, il apparaît une nette augmentation de ce même rapport en début de vie larvaire. Ce pic de Ba n'est pas en relation avec une quelconque variation de la chimie de l'eau, mais correspondrait à la résorption du sac vitellin. Cette hypothèse reste à confirmer.

Au final, la variation géographique de la composition chimique de l'eau sur l'ensemble du bassin versant associée à l'incorporation dans l'otolithe des saumons juvéniles, a permis de discriminer l'origine géographique des juvéniles (analyse canonique discriminante). Bien que nous observons des différences interannuelles dans la composition élémentaires des otolithes, cette variabilité reste mineure en comparaison à la variabilité géographique des signatures; ce qui ne limite pas notre capacité à classer les juvéniles selon leur rivière d'appartenance. La combinaison des signatures élémentaires (Sr:Ca, Ba:Ca) et surtout l'isotopie du Sr (temporellement plus stable) dans les otolithes a amélioré la précision du classement à l'échelle de la rivière de développement (taux de reclassement moyen = 93%).

Dans cette partie, nous avons donc mis en évidence :

- 1) L'existence de signatures géochimiques contrastées, principalement à partir des marqueurs Sr:Ca, Ba:Ca et $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$, entre la plupart des rivières à saumon Atlantique du bassin de l'Adour,
- 2) Un enregistrement dans les otolithes, proportionnel à la signature géochimique du milieu de vie,

- 3) Les signatures juvéniles contenues dans l'otolithe permettraient de déterminer rétrospectivement la rivière de développement d'un saumon adulte d'origine inconnue.
- 4) Mais aussi, l'existence de périodes au cours de la vie des juvéniles (résorption du sac vitellin) durant lesquelles l'enregistrement dans l'otolithe n'est pas en accord avec la chimie du milieu de vie.

La présence de signaux qui ne sont pas en relation avec le milieu de vie est susceptible de perturber l'évaluation de la signature représentative de la rivière natale des saumons. Il paraissait alors important de mieux comprendre ces zones « perturbées »; autrement dit, l'incorporation des éléments traces pendant la phase de croissance en rivière, afin de pallier leur influence sur l'application de l'outil. Cette problématique a été approfondie dans la partie 6.2.

Spatial and temporal variations in otolith chemistry and relationships with water chemistry: a useful tool to distinguish Atlantic salmon parr from different natal streams

J. Martin¹, G. Bareille^{1*}, S. Berail¹, C. Pécheyrans¹, F. Daverat², N. Bru³, H. Tabouret⁴, O. Donard¹

¹ Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement (LCABIE), UMR CNRS-UPPA 5254 IPREM, Hélioparc Pau Pyrénées, 64053 Pau, France, jean.martin@etud.univ-pau.fr, gilles.bareille@univ-pau.fr, christophe.pecheyrans@univ-pau.fr, sylvain.berail@univ-pau.fr, olivier.donard@univ-pau.fr

² IRSTEA, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France, francoise.daverat@irstea.fr

³ Laboratoire de Mathématiques et de leurs Applications de Pau (LMAP), UMR CNRS-UPPA 5142, 64000 Pau, France, noelle.bru@univ-pau.fr

⁴ Muséum national d'Histoire naturelle, département Milieux et Peuplements Aquatiques, Biologie des Organismes Marins et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA UMR CNRS-MNHN 7208), CP-026, 43 rue Cuvier, 75231 Paris, France, tabourethelene@yahoo.fr

* Corresponding author: gilles.bareille@univ-pau.fr

Keywords: Otolith chemistry, Strontium isotopes, Atlantic salmon, Natal stream, Inter-annual variability

Accepted in Journal of Fish Biology

ABSTRACT

Geochemical signatures (isotope ratios and elemental concentrations) in the otoliths of fish are becoming commonly used as natural tags of natal origins. This technique requires taking into account the spatio-temporal variability of river chemical signatures as well as environmental and physiological factors which influence otolith chemistry. Otolith elemental (Sr:Ca, Ba:Ca, Mn:Ca, Mg:Ca, Rb:Ca) and isotopic ($^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr) profiles from several annual cohorts of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* were related to the physicochemical characteristics (chemical signatures, flow rate, temperature, pH, conductivity) of their natal rivers over an annual hydrologic cycle. Only Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr in otoliths were determined by their respective ratios in the ambient water. Sr:Ca ratios in stream waters were found to strongly fluctuate according to a seasonal basis, but these fluctuations, mainly driven by water flow regimes, were not recorded in the otoliths. Otolith Sr:Ca ratios remained constant during freshwater residency at a given site and were exclusively related to water Sr:Ca ratios during low flow periods. While we observed inter-annual differences in otolith elemental composition among rivers, this variability was minor compared to geographic variability and did not limit our ability to classify juveniles in stream of origin. Success in discriminating between fish from different sites was greatest using Sr isotopes since the latter remained relatively constant across years at a given location.

INTRODUCTION

Recent studies demonstrated that otolith microchemistry may be a powerful tool for distinguishing among movements, life histories and natal origins of fish stocks (Elsdon et al. 2008). Otoliths, or earstones, grow continuously by daily rings throughout the life of the fish and are considered chemically inert (Campana et al. 1985). Otolith microchemistry assumes that the geochemical signature of the otolith reflects the physicochemical characteristics of the water in which the fish resides. Contrasting geology among freshwater habitats may generate unique geochemical signatures within fish otoliths that can be used to assign returning adults to their natal river. Although, the applications of these site-specific geochemical signatures (i.e. chemical “fingerprints”) are compelling, there are currently some gaps in our understanding of the elemental uptake process in freshwater systems that limit our ability to link environmental variability to otolith composition (Elsdon et al. 2008, Thresher 1999). A better understanding of the factors such as water chemistry, temperature, flow rate or pH that determine otolith composition would help define the limits of reliability of natural tags and should provide realistic boundaries for its application to wild adult stock.

While much attention has been paid to spatial variations of natal geochemical signatures, temporal stability has less frequently been investigated (Walther et al. 2008). Studies that have examined temporal variation in the chemical composition of otoliths found significant variations in otolith signatures both within (Thorrold et al. 1998, Thorrold and Shuttleworth 2000) and among years (Campana et al. 2000, Gillanders 2002, Patterson et al. 1999), which could potentially lead to misinterpretation of spatial variability in otolith signatures. Knowing the spatial and temporal scale of chemical variation in ambient water and otolith chemistry can help in evaluating the reliability of natural tags among years and cohorts (Walther and Thorrold 2009).

To date, studies examining links between environmental variables and otolith chemistry have been largely restricted to laboratory experiments (Bath et al. 2000, Elsdon and Gillanders 2002, Secor et al. 1995). Although controlled experiments have provided notable information on how the physical and chemical environment can influence otolith chemistry, their direct application to wild fish is more limited (Elsdon and Gillanders 2005b). In such experiments, parameters such as diet, oxygen, light, temperature and/or ambient elemental concentrations tend to be kept artificially constant which is vastly different to field conditions.

The Atlantic salmon *Salmo salar* (Linnaeus 1758) is an anadromous species which occurs on both sides of the North Atlantic Ocean. Adults spawn in freshwater and juveniles

grow for 2 to 3 years (in France) prior to smoltification in springtime and downstream migration to the sea (Bagliniere and Arribe-Moutounet 1985, Metcalfe and Thorpe 1990). A large proportion of adults migrate as far as West Greenland during their marine migration (Hansen and Quinn 1998). Mature adults return to freshwater after one or several winters at sea (Todd et al. 2008). The Adour basin (study system), located on the Atlantic coast in SW France with a watershed of 17,000 km², holds the greatest population of Atlantic salmon in Southern Europe exploited by commercial and sport fisheries. In the early '80s, as the Atlantic salmon population from the Adour basin was critically endangered, various actions (habitat improvement, stocking, fishing regulation) were undertaken. In light of the declining wild salmon population in the Adour basin, tracking natal sources using otolith fingerprints was important for understanding the status and trends of this stock.

The objective of the present work was to investigate the spatial and temporal stability of elemental and strontium isotopic signatures in water and otoliths to distinguish Atlantic salmon parr from different natal streams. Field-data from eight major rivers of the Adour Basin inhabited by the Atlantic salmon were combined to otoliths from juveniles collected in these natal streams over several years. The aims were to: (1) relate elemental and isotopic signatures in otolith to physicochemical characteristics of rivers (flow rates, geochemistry, temperature, pH, conductivity) over an annual hydrologic cycle (2) evaluate temporal variations in otolith signatures both within and among years, (3) determine if ontogeny affects otolith chemistry, (4) determine to which extent elemental and isotopic signatures in otoliths could be used to distinguish Atlantic salmon parr from different natal streams. By laying the groundwork for future studies to identify natal origins of migrating Atlantic salmon, this research is part of ongoing efforts to restore Atlantic salmon to their native ranges in SW France.

MATERIALS AND METHODS

FISH AND WATER SAMPLING

Juvenile Atlantic salmon were collected by electrofishing over 2 consecutive years in September 2009 and September 2010 from eight rivers throughout their native range in the Adour basin (**Fig. 1, Table I**). Only two sites (Pau and Ouzom rivers) were sampled additionally in September 2006. The determination of age was undertaken by reading the

scales of all specimens. The fish had a freshwater age between 0^+ and 2^+ years. All fish were frozen upon collection.

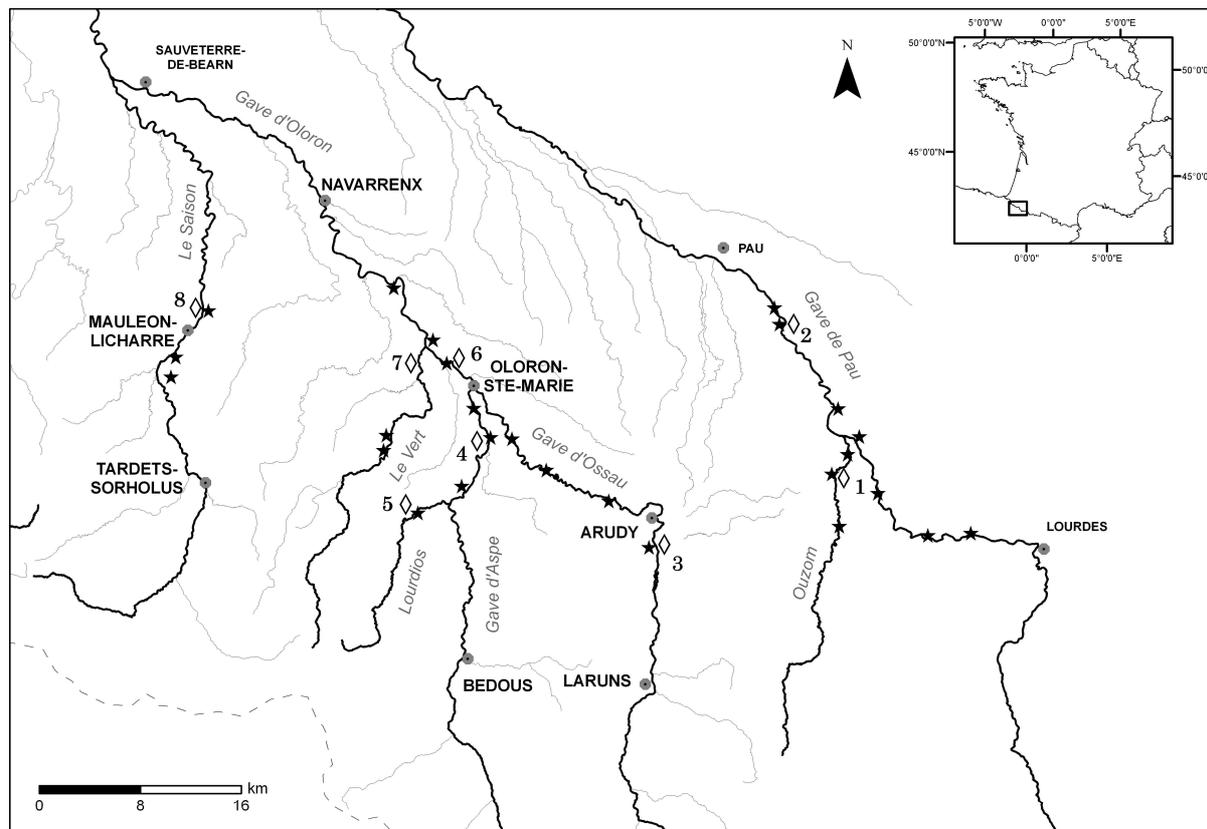


Fig. 1. Map of rivers where juveniles Atlantic salmon (black stars) and water samples (white diamonds with numbers associated to each river) were collected in the Adour basin.

Spatial variability in water chemistry was investigated across the same eight rivers (**Table I**) that flow through a variety of geological formations from intrusive rocks to sedimentary deposits of Palaeozoic to Cenozoic ages. Temporal variability in water chemistry during an annual hydrological cycle was checked on all these rivers based on a monthly sampling strategy from late August 2009 to September 2011. At each location 100 mL of river water was collected for Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca, Rb:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios analyses. At the same time environmental variables such as temperature, pH and conductivity were measured. The daily water discharge data from each studied rivers were obtained from the Aquitaine and Midi-Pyrénées DIREN gauging stations. Water samples were filtered through 0.45 μm Nalgene polytetrafluoroethylene (PTFE) filters with syringes into acid-washed low-density polyethylene (LDPE) bottles and acidified (2%) using concentrated, ultrapure HNO_3 (JT Baker, Ultrex II). Samples were kept on ice in the field and refrigerated upon return to the laboratory.

River	Years	Juveniles (<i>n</i>)	Length * (cm)	Water samples (<i>n</i>)
Pau	2006	26	13.8±3.1	–
	2009	11	10.1±2.1	3
	2010	7	10.9±3.7	8
	2011	–	–	4
Ouzom	2006	13	10.5±2.9	–
	2009	10	12.7±4.3	1
	2010	4	17.1±3.5	8
	2011	–	–	4
Ossau	2009	16	12.3±1.3	3
	2010	12	14.6±2.4	8
	2011	–	–	4
Aspe	2009	4	16.1±1	3
	2010	8	15.8±2.2	8
	2011	–	–	4
Lourdios	2009	10	15.9±1.6	2
	2010	2	17.7±1.3	7
	2011	–	–	4
Oloron	2009	13	9.1±3.2	3
	2010	8	12.9±0.9	8
	2011	–	–	4
Saison	2009	6	16±0.3	1
	2010	3	17.9±1.7	1
	2011	–	–	4
Verts	2009	5	15.2±3.4	1
	2010	4	11.7±1.6	2
	2011	–	–	4

* Fish lengths (mean ± standard deviation) are total lengths for the Pau and Ouzom rivers in 2006 and fork lengths for all remaining rivers

Table I. Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and water samples collected from the eight study streams.

OTOLITH PREPARATION AND ANALYSIS

Frozen fish were thawed, measured (fork length or total length), and dissected to remove pairs of sagittal otoliths. Otoliths were rinsed in distilled water, air-dried, and one sagitta per fish was embedded in epoxy resin (Araldite 2020, Escil) with the primordial surface downwards. Resin blocks were ground with ultrapure water and sandpaper (1200– 4000 grit) until the primordium was reached. Finally, otoliths were rinsed with ultra pure-water, and then air-dried before being stored in individually labelled plastic vials.

Cleaned otoliths were analyzed for Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca and Rb:Ca ratios on an Elan DRC 2 (Perkin Elmer, USA) inductively coupled plasma quadrupole mass spectrometer (ICP-MS) coupled to a high repetition rate Infra Red femto-second laser ablation system (Alfamet-Novalase, France). A linear raster scan ablation (width: 30 µm) was taken from 50µm before the primordium to the edge along the longest growing axis of each otolith (**Fig. 2**). The laser beam (diameter: 15µm), applied with a 500 Hz frequency, was continuously moved according to a fast back and forth movement (30 µm at 1 mm s⁻¹) in the perpendicular direction of the sample advancement (5 µm s⁻¹) (Tabouret et al. 2010). Virtually, this resulted in a 15µm x 30µm rectangular beam shape.



Fig. 2. Otolith of Atlantic salmon (13.5cm fork length, age estimated 1⁺ year) from the Oloron river showing the superposed continuous transects from nucleus to the edge, made by Femto-second laser ablation during both elemental [(a) width = 30 μm] and Sr isotopic analysis [(b) width = 100 μm].

Depth penetration of the laser was 15 μm. A He gas stream carried ablated material to the ICP-MS (carrier gas flow rate 0.68 l min⁻¹), where it was mixed with an Ar sample gas and a wet aerosol (2% HNO₃) supplied by a self-aspiring (1ml min⁻¹) conical nebulizer in the concentric region of the quartz dual inlet spray chamber. Elemental ratios were quantified by monitoring ²⁴Mg, ²⁵Mg, ⁴³Ca, ⁵⁵Mn, ⁸⁵Rb, ⁸⁶Sr, ⁸⁷Sr, ¹³⁵Ba and ¹³⁸Ba. Calcium was used as an internal standard to improve the reliability of the concentration measurement (Campana 1999). Elements were standardised to calcium based on the stoichiometry of calcium carbonate (389 000 μg Ca g⁻¹ otolith) (Brown and Severin 2009): Sr:Ca (mg g⁻¹), Mg:Ca (mg g⁻¹), Ba:Ca (μg g⁻¹), Mn:Ca (μg g⁻¹) and Rb:Ca (μg g⁻¹). Quantification of trace elements in otoliths was achieved by external calibration using both carbonate pellets (Barats et al. 2007) and 3 NIST glass standards (610, 612, 614) to ensure the best accuracy. An otolith Certified Reference Material (NIES 22, National Institute for Environmental Studies) was also pelletised and used in the quality assurance of the analysis of selected trace elements in fish otolith. The limits of detection (μg g⁻¹ in otoliths) achieved in this study were as follows: ⁸⁶Sr 3.6, ¹³⁸Ba 0.03, ²⁵Mg 1.96, ⁵⁵Mn 0.46 and ⁸⁵Rb 0.4. They were based on a 3σ criterion, where σ is the standard deviation for the mean blank count of each isotope. All the element concentrations in the otolith were above the detection limits.

After elemental analysis, same otoliths were used for $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratio determination using a Nu-Plasma multicollector inductively-coupled-plasma mass-spectrometer (MC-ICP-MS, Nu Instruments, UK) coupled to a high repetition rate Infra Red femto-second laser ablation system (Alfamet-Novalase, France). The laser traced out a 100 μm raster superposed on the raster ablated for elemental ratio measurements (**Fig. 2**). Special care was taken in order to prevent excessive depth penetration (15 μm) of the laser beam that would likely induce confusion between aragonite layers. This trajectory mainly ablated material adjacent to the raster ablated for elemental ratio measurements. Pulse repetition rate and scan speed had the same values as described in otolith elemental analysis. Ablated material was carried by a He gas stream (carrier gas flow rate 0.68 l min⁻¹) from the laser cell to the MC-ICP-MS, where it was mixed in a double entry plasma torch with a wet aerosol of a 2% HNO₃ solution. This wet aerosol was generated by combining a pneumatic nebulizer (200 μl min⁻¹ micro-concentric) and a cyclonic spray chamber. The contribution of ^{87}Rb to ^{87}Sr intensity was deduced from the ^{85}Rb signal (Barnett-Johnson et al. 2010). ^{83}Kr intensity was monitored to control any potential interference of ^{84}Kr and ^{86}Kr on ^{84}Sr and ^{88}Sr respectively. $^{86}\text{Sr}:^{88}\text{Sr}$ invariant ratio was used to correct the $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratio from instrumental mass bias using an exponential law (Walther et al. 2008). The accuracy of this approach was checked through the analyses of a NIES Certified Reference Material (No.22) obtained from otoliths of a marine fish *Lutjanus sebae*. In order to isotopically certify this material, a solution of CRM No.22 in 2% HNO₃ was first analysed using a Nu-Plasma MC-ICPMS ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr} = 0.70924 \pm 0.000021$ 2 SD, $n = 54$). Secondly, we analyzed CRM No.22 pellets ($n = 113$) with the same ablation strategy applied for otoliths and we obtained a mean value of 0.70927 ± 0.00011 2 SD, for $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$. The $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in both pellets and solution of CRM No.22 were in excellent agreement and fell within the expected range for nearly constant modern sea water (0.70917) (Allègre et al. 2010). Finally, the $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratio of CRM No.22 pellets was used as an in-house marine carbonate standard and was measured every 6 samples as an external check of reproducibility.

WATER SAMPLE PREPARATION AND ANALYSIS

Water samples were diluted 10-fold with 2% HNO₃ and analyzed using solution-based ICP-MS (X7 series CCT ICP-MS Thermo Electron, UK) to measure Sr, Ba, Mg, Mn and Rb concentrations. Ca was determined using ICP-AES (Inductively Coupled Plasma Atomic Emission Spectrometry - ACTIVA, Jobin Yvon). Internal standard of Indium (2 μg L⁻¹) was

used to correct for instrument drift. Blanks were regularly performed, using the same protocol as for the samples, with 18.2 MΩ MQ water (Millipore). The general performance of the procedure was checked every 10 samples using the certified reference freshwater SLRS-4 (NRCC, Canada). Mean Sr:Ca (mg g⁻¹), Mg:Ca (mg g⁻¹), Ba:Ca (μg g⁻¹), Mn:Ca (μg g⁻¹) and Rb:Ca (μg g⁻¹) ratios were calculated for each site. External precision (% relative standard deviation, RSD) for the laboratory standard (*n* = 24) were 0.6% for Mg:Ca, 0.5% for Mn:Ca, 0.5% for Sr:Ca, and 0.9% for Ba:Ca.

For ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr measurements in river water, appropriate volume of each sample (7 to 50 ml) was evaporated to dryness to ultimately get 4 μg of Sr and redissolved in 3M HNO₃. Then Sr was separated from the rest of the matrix using columns containing Sr resin (Eichrom Technologies, SR-B25-S) and sequential elutions with ultrapure water and 3M ultrapure HNO₃ (Prohaska et al. 2002). After Sr separation, the sample was then diluted in 2% HNO₃ (final Sr concentration was 200 μg L⁻¹) for Sr isotope analysis using the Nu-Plasma MC-ICPMS. Liquid sample were introduced via a pneumatic nebulizer associated with a cyclonic spray chamber. Isotopes intensities were measured and interferences as well as instrumental mass bias were corrected as described above for otolith analyses. Accuracy and precision were monitored with a Standard Reference Material (SRM 987). The mean (±1 SD) value of ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr values in SRM 987 (*n* = 336) run throughout the analyses was 0.71034 ± 0.000025, which compares favorably with the accepted value of 0.71034 (±0.00026).

DATA ANALYSIS

Measurements of elemental and Sr isotopic ratios in water were statistically analysed using non-parametric multivariate tests since data were not normally distributed. Water chemistry differences among sites were tested using the non-parametric Mann–Whitney U/Wilcoxon tests with a Bonferroni adjustment. Annual and seasonal differences in water chemistry within river were tested using Kruskal-Wallis tests.

Correlation between water chemistry and environmental variables (temperature, pH, conductivity and river flow volume) were performed with Pearson's correlation tests after log-transformation.

Correlations between water and otolith chemistry were examined using juvenile otoliths and river water samples. Juveniles from each site (0⁺ to 1⁺ year old, captured in 2010) were used to assess incorporation variability over the entire fish life and to identify ontogenetic trends. We calculated mean otolith Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca, Rb:Ca and

$^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr values in the region of the otolith accreted during residency in the natal tributary, but after yolk absorption (~200 μm from primordia). This region was just distal to the dark band diagnostic of the onset of exogenous feeding (Barnett-Johnson et al. 2008). Linear regressions were fitted to scatter-plots of mean ratios of juvenile otoliths against mean river water ratios for all chemical signatures.

To address interannual variations in otolith fingerprints among rivers, Mann-Whitney *U*-tests were performed on mean otolith Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca, Sr:Ba, Rb:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr values that were calculated using the last 100 μm of individual profile. These chemical signatures from the outer margin of each otolith (i.e. the average ratios of the outer 100 μm) represented the most recently accreted material which would be the best estimate of the immediate environment that fish inhabited (approximately 43 days; mean increment width = 2.3 μm) (Wright et al. 1991). Geographic differences in multivariate signatures among locations and years were visualized using canonical discriminant function analysis (CDFA). Canonical variate coefficients provide a useful way to measure the relative importance of each variable to the observed separation among rivers and years. Finally, we employed a quadratic discriminant function analysis (QDFA) to determine the accuracy with which individual Atlantic salmon could be assigned to their natal river. A QDFA was used because this procedure does not assume homogeneity of covariance matrices and tolerates modest deviations from normality (McGarigal 2000). The discriminant function analysis used a jackknife cross-validation procedure to determine classification accuracy. Data analyses were performed using R software.

RESULTS

RIVER WATER CHEMISTRY AND RELATIONSHIPS WITH ENVIRONMENTAL VARIABLES

Mean water Mn:Ca, Mg:Ca, Rb:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios (2009 and 2010) were significantly different among sites (Bonferroni adjustment, $P < 0.05$) (**Table II**). Pairwise comparisons using $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios showed all rivers were significantly different from one another ($P < 0.05$), with the exception of the Saison and Verts rivers, which had overlapping $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr values. Water Sr:Ca ratios separated two groups of river: Pau, Ouzom, Ossau Rivers with low ratios (3.3 ± 0.27 , 3.2 ± 0.68 , 3.64 ± 0.58 respectively) and Saison, Oloron, Lourdios,

Vert, Aspe Rivers with higher Sr:Ca ratios (range between 5.2 ± 0.39 and 6.96 ± 1.19). Ba:Ca, Mg:Ca, Mn:Ca ratios separated most of the rivers within the two groups (**Table II**). Rb:Ca was of limited use in discriminating rivers from one another.

Rivers	$^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}^*$		$\text{Sr:Ca} (10^{-3})^*$	
	Mean \pm SD		Mean \pm SD	
Pau	$0.70994 \pm 1.37\text{E-}05$	(A,L,Olo,Os,Ouz,S,V)	3.30 ± 0.37	(A,L,Olo,S,V)
Ouzom	$0.70900 \pm 8.62\text{E-}05$	(P,A,L,Os,S,V)	3.21 ± 0.68	(A,L,Olo,S,V)
Ossau	$0.70911 \pm 2.22\text{E-}05$	(P,A,L,Olo,Ouz,S,V)	3.64 ± 0.58	(A,L,Olo,S,V)
Aspe	$0.70878 \pm 1.89\text{E-}04$	(P,L,Os,Ouz,S,V)	6.96 ± 1.19	(P,Os,Ouz,V)
Lourdios	$0.70820 \pm 6.05\text{E-}05$	(P,A,Olo,Os,Ouz,S,V)	5.58 ± 1.03	(P,Os,Ouz)
Oloron	$0.70888 \pm 2.02\text{E-}04$	(P,L,Os,S,V)	5.59 ± 0.89	(P,Os,Ouz)
Saison	$0.70838 \pm 5.41\text{E-}05$	(P,A,L,Olo,Os,Ouz)	5.95 ± 1.08	(P,Os,Ouz)
Verts	$0.70836 \pm 4.90\text{E-}05$	(P,A,L,Olo,Os,Ouz)	5.20 ± 0.39	(P,A,Os,Ouz)
Rivers	$\text{Ba:Ca} (10^{-6})^*$		$\text{Rb:Ca} (10^{-6})^*$	
	Mean \pm SD		Mean \pm SD	
Pau	329.74 ± 42.08	(A,L,Olo,Os,Ouz,S,V)	14.57 ± 2.49	(A,L,Olo,Os,Ouz,V)
Ouzom	249.84 ± 37.66	(P,A,L,Olo,Os,V)	5.82 ± 1.03	(P,A,Olo)
Ossau	130.06 ± 12.84	(P,A,Olo,Ouz,S)	5.86 ± 1.94	(P)
Aspe	161.43 ± 20.17	(P,L,Os,Ouz)	7.47 ± 1.55	(P,Ouz)
Lourdios	129.27 ± 13.81	(P,A,Olo,Ouz,S)	7.43 ± 1.85	(P)
Oloron	152.12 ± 12.85	(P,L,Os,Ouz)	7.30 ± 1.50	(P,Ouz)
Saison	194.66 ± 20.73	(P,L,Os)	7.94 ± 4.79	
Verts	139.56 ± 8.54	(P,Ouz)	4.78 ± 2.50	(P)
Rivers	$\text{Mg:Ca} (10^{-3})^*$		$\text{Mn:Ca} (10^{-6})^*$	
	Mean \pm SD		Mean \pm SD	
Pau	66.67 ± 17.77	(A,Olo,Ouz)	46.32 ± 18.13	(A,L,Os,Ouz)
Ouzom	162.39 ± 20.86	(P,A,L,Olo,Os,S,V)	8.81 ± 5.71	(P,Olo,Os,S)
Ossau	77.86 ± 12.06	(Ouz,V)	122.24 ± 51.66	(P,A,L,Olo,Ouz,S,V)
Aspe	94.34 ± 15.98	(P,L,Ouz,S,V)	14.57 ± 7.17	(P,Olo,Os)
Lourdios	72.54 ± 10.59	(A,Ouz)	11.78 ± 4.71	(P,Olo,Os)
Oloron	85.62 ± 12.46	(P,Ouz,S,V)	27.90 ± 7.14	(A,L,Os,Ouz)
Saison	50.85 ± 15.62	(A,Olo,Ouz)	27.37 ± 13.00	(Os,Ouz)
Verts	53.71 ± 12.20	(A,Olo,Os,Ouz)	16.99 ± 8.32	(Os)

Table II. Mean elemental and Sr isotopic ratios measured in water streams. Ratios that differed between sites ($P < 0.05$) are marked with an asterisk. Where present, significant pair-wise differences with another site (represented by its first letter) are indicated in parentheses.

Monthly temperature, conductivity, pH and river flow volume were available from September 2009 until September 2011. Temperature, river flow volume and conductivity showed almost identical patterns of variations among rivers (all $r^2 > 0.96$; $P < 0.001$). Typical environmental variations across the hydrological cycle are shown in **Fig. 3**. Variations in pH were more location-specific and are not presented. Both temperature and river flow volume showed a strong seasonal pattern where the lowest average stream flow occurred in the hottest months from June to October and the largest flows derived from snowmelt occurred in spring. A strong seasonality occurred also for the conductivity with highest values being found during low flow periods. Although local variations in rainfall events may result in distinctly different hydrology, the rivers were more strongly influenced by snowmelt and their seasonal flow pattern remained comparable.

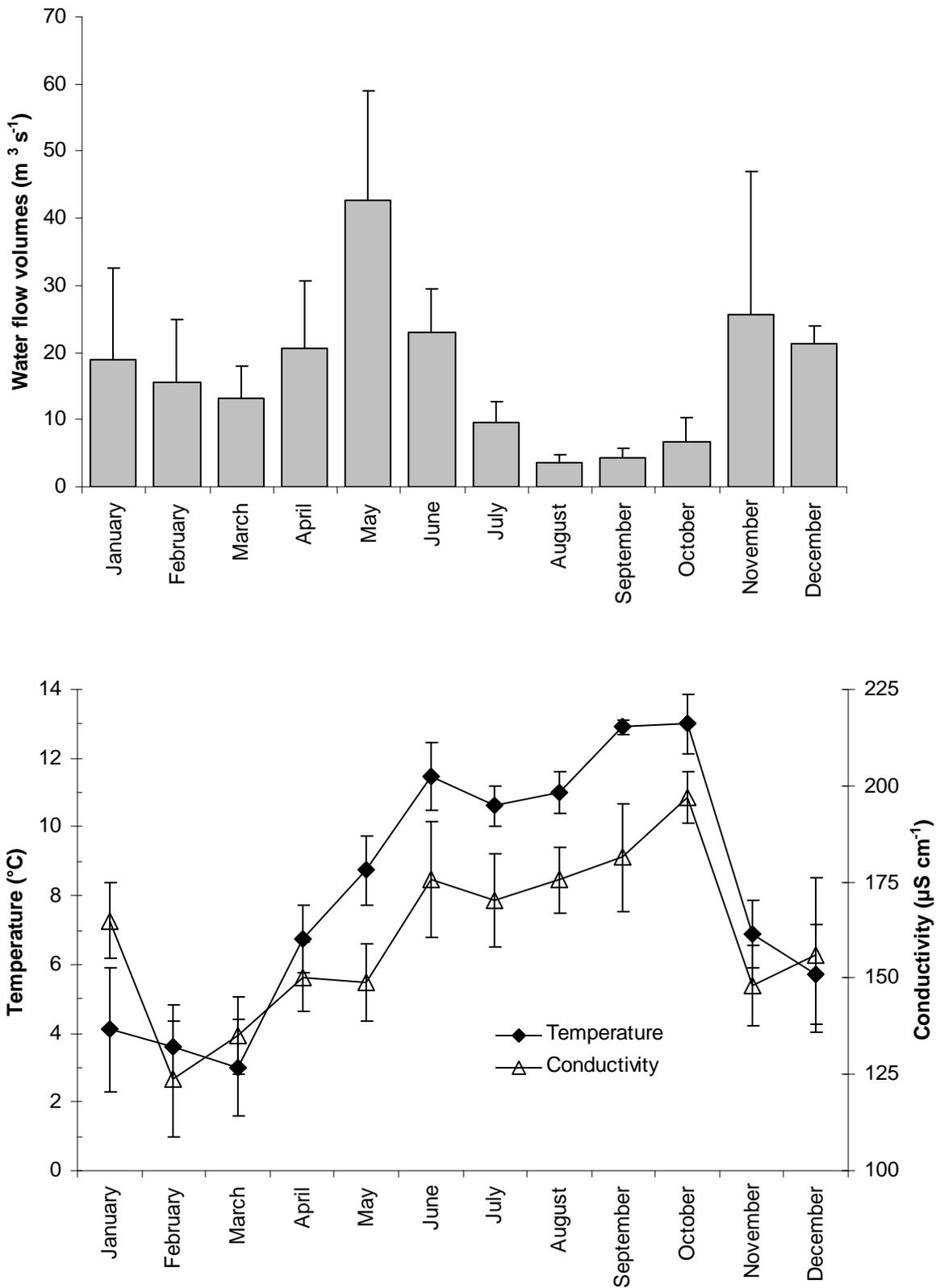


Fig. 3. Graphs of water flow volumes (means \pm SD), temperature and conductivity at temporal scale of months in Ossau River. Each environmental variable was monthly average over two years (2009 and 2010).

There was no strong correlation between water Ba:Ca, Mn:Ca, Mg:Ca, Rb:Ca, $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios and environmental variables that were common to all rivers analysed ($r^2 < 0.51$; $P > 0.05$). Partial correlations among environmental variables typically explained between 2 and 30% of the variation in measured water chemistry for these elements. The results suggest that either the relationships were relatively weak, or that sampling frequency was insufficiently constrained to detect any effects. Sr:Ca ratios showed similar trends in all rivers and were systematically correlated with both river flow volume and conductivity ($r^2 > 0.62$; $P < 0.05$) (**Fig. 4**). Correlation analysis showed river flow volume to have a significant negative relationship versus Sr:Ca ratio, whereas Sr:Ca ratios have a positive correlation with conductivity.

The hydrology of the rivers exhibits a strong seasonal flow pattern, with low flow volumes (in summer and autumn) being six times lower than high flow regimes (in winter and spring). Low and high flow classification criteria were based on the following observations.

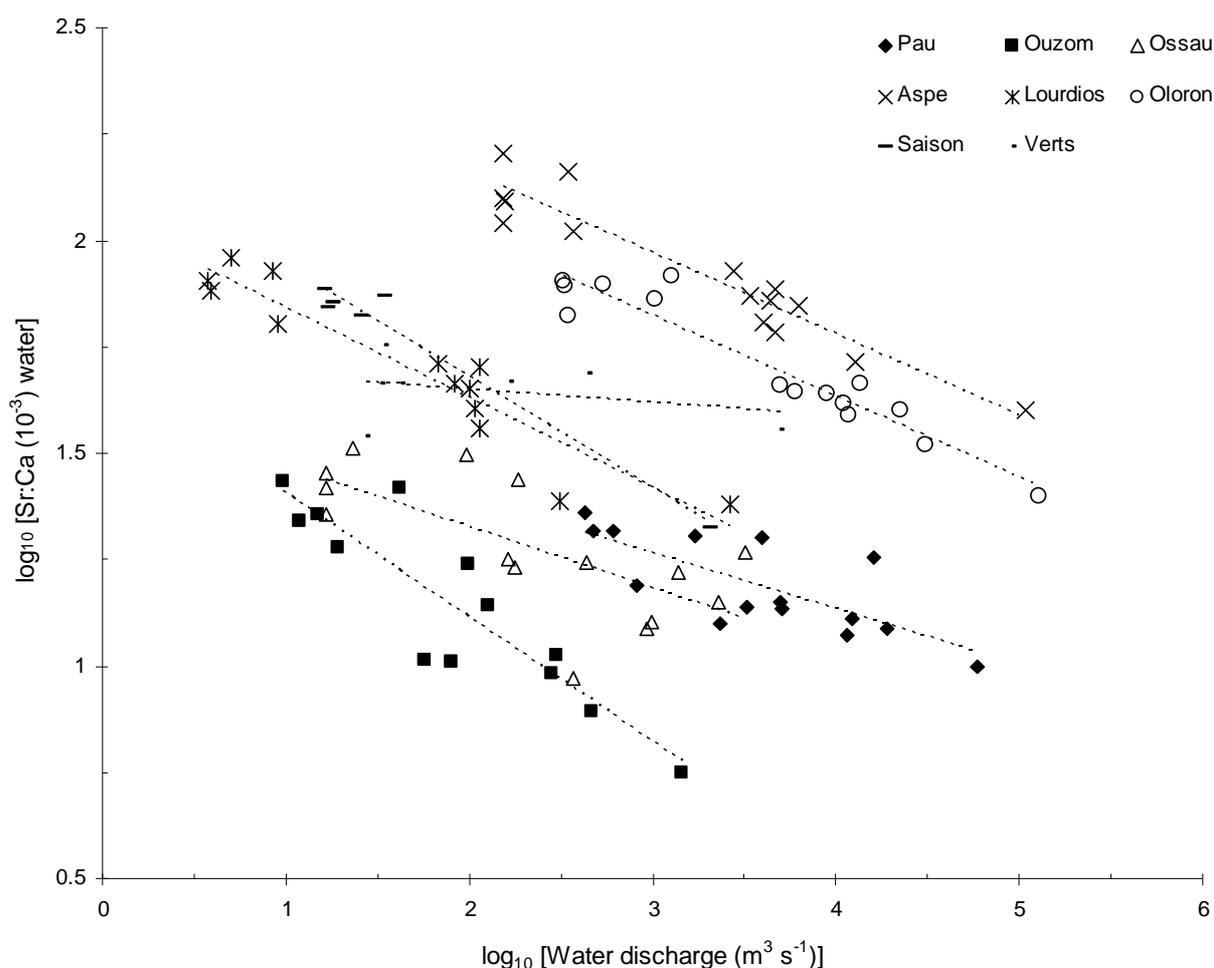


Fig. 4. Linear regressions of Sr:Ca water ratios against water flow volumes among eight rivers. Data were log-transformed in each individual river.

Table III summarised within river annual and seasonal differences in water chemistry during high flow vs. low water flow regimes. Whatever the sampling location or year considered, Sr:Ca ratios showed similar seasonal trends. Sr:Ca ratios were systematically higher during low water flow volumes compared to high water flow volumes (Kruskal-Wallis, $P < 0.01$). Within river seasonal differences in Ba:Ca ratios were not as strong as for Sr:Ca ratios and showed no similar patterns at the eight sites ($P > 0.01$). $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios remained stable across seasons in six of eight rivers (Kruskal-Wallis, $P > 0.01$). In the Aspe and Oloron Rivers during 2009 and 2010, $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios at high flow volumes were systematically greater than those at low flow volumes (Kruskal-Wallis, $P < 0.01$). Mg:Ca, Mn:Ca and Rb:Ca ratios in ambient water were not significantly different between low and high water flow volumes (not presented in Table III). Mean Sr isotopes remained very stable among years in each stream ($P > 0.01$). Mean Sr:Ca and Ba:Ca ratios varied slightly among years (2009-2010) in all rivers and the significance level remained very low ($P = 0.04$).

Rivers	Water flow periods	Sr:Ca			Ba:Ca			⁸⁷ Sr: ⁸⁶ Sr		
		2009	2010	2011	2009	2010	2011	2009	2010	2011
Pau	Low flow	3.89±0.23	3.49±0.29	3.71±0.03	412.22±19.26	331.80±51.36	364.72±20.89	0.71023	0.70988	0.70993
	High flow	3.33±0.25	2.98±0.14		341.40±23.33	299.05±23.75		0.71000	0.70991	
	Mean	3.52±0.37	3.09±0.27	3.71±0.03	365.01±44.09	306.33±31.01	364.72±20.89	0.71008	0.70990	0.70993
Ouzom	Low flow	4.20±0.12	3.86±0.38	3.72±0.23	294.72±20.26	252.14±10.30	262.15±17.08	0.70890	0.70899	0.70903
	High flow		2.66±0.32			237.50±46.16			0.70900	
	Mean	4.20±0.12	2.93±0.61	3.72±0.23	294.72±8.26	240.75±40.65	262.15±17.08	0.70890	0.70900	0.70903
Ossau	Low flow	4.54±0.22	4.05±0.23	4.29±0.16	160.75±5.26	124.99±1.70	141.80±11.11	0.70916	0.70909	0.70915
	High flow	3.46±0.11	3.16±0.32		130.13±6.47	122.07±5.2		0.70915	0.70905	
	Mean	3.82±0.62	3.36±0.49	4.29±0.16	140.34±18.26	122.72±4.72	141.80±11.11	0.70916	0.70908	0.70915
Aspe	Low flow	9.08±0.15	8.18±0.71	7.94±0.33	164.52±12.33	155.22±22.62	135.49±5.47	0.70849	0.70861	0.70861
	High flow	6.45±0.18	6.04±0.64		174.95±4.1	170.01±18.8		0.70896	0.70888	
	Mean	7.33±1.52	6.52±1.12	7.94±0.33	171.47±6.68	166.72±19.28	135.49±5.47	0.70880	0.70882	0.70861
Lourdios	Low flow	7.09±0.21	6.88±0.29	6.44±0.33	165.92±15.26	137.70±21.26	131.77±5.14	0.70817	0.70821	0.70824
	High flow	5.49±0.35	4.82±0.62		134.36±16.26	121.03±7.09		0.70815	0.70818	
	Mean	6.29±1.13	5.07±0.93	6.44±0.33	150.14±22.32	123.12±8.82	131.77±5.14	0.70816	0.70819	0.70824
Oloron	Low flow	6.67±0.16	6.49±0.43	6.60±0.14	160.30±13.26	148.79±23.97	145.71±12.66	0.70856	0.70876	0.70868
	High flow	5.12±0.23	4.88±0.43		157.06±7.42	153.24±13.48		0.70907	0.70899	
	Mean	5.64±0.91	5.24±0.82	6.60±0.14	158.14±5.57	152.25±14.56	145.71±12.66	0.70890	0.70894	0.70868
Saison	Low flow	6.21±0.56	6.49±0.33	6.29±0.10	205.23±16.75	192.06±15.23	200.12±4.10	0.70837	0.70836	0.70841
	High flow		3.77±0.22			156.77±24.31			0.70829	
	Mean	6.21±0.56	5.13±1.92	6.29±0.10	205.23±16.75	174.41±24.95	200.12±4.10	0.70837	0.70832	0.70841
Verts	Low flow	5.77±0.25	5.41±0.29	5.28±0.01	152.81±8.32	135.93±22.32	142.54±2.01	0.70832	0.70837	0.70841
	High flow		4.69±0.05			130.28±6.52			0.70831	
	Mean	5.77±0.25	4.93±0.42	5.28±0.01	152.81±4.22	132.17±5.65	142.54±2.01	0.70832	0.70833	0.70841

Table III. Water Sr:Ca, Ba:Ca and ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr ratios (mean ± SD) from the eight study streams at temporal scales of seasons (low vs high water flow periods) and years (2009, 2010 and 2011). Standard deviations for otolith Sr isotopes were inferior to 0.00015.

SR:CA, BA:CA, $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr LIFE HISTORY TRANSECTS IN OTOLITHS

To illustrate temporal variations within a year of elemental and Sr isotopic ratios in otoliths, only juveniles sampled in 2010 (from age 0⁺ to 1⁺ year) were selected. Those fish experienced seasonal changes in water chemistry in each streams during the period that was investigated. Continuous profiles of mean Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios of 12 fish sampled in the Ossau river are shown in **Fig. 5**.

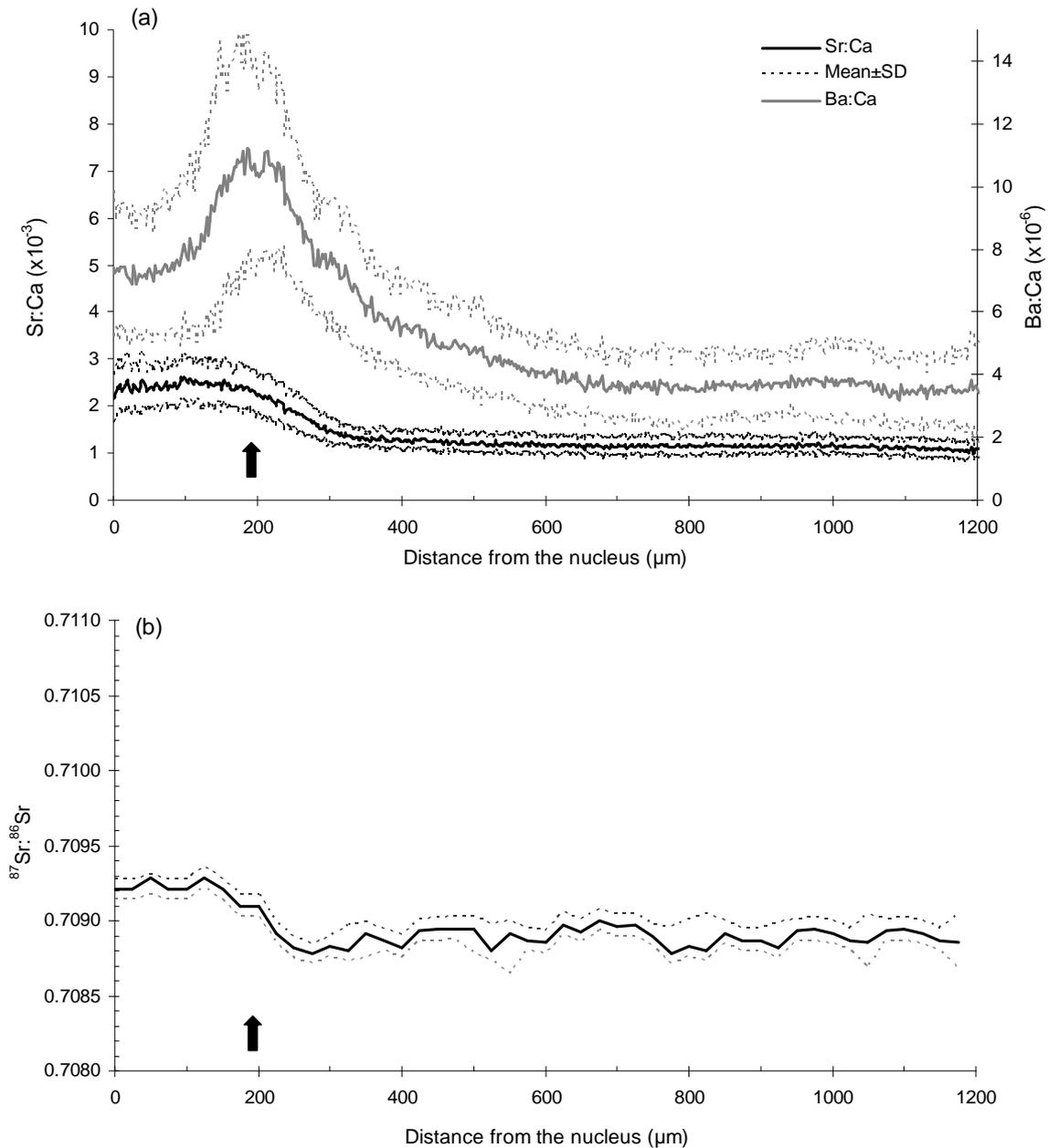


Fig. 5. Representative continuous profiles showing the evolution of a) Sr:Ca and Ba:Ca ratios (black line and grey line respectively) and b) $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios in otoliths of 12 juveniles of Atlantic salmon caught in the Ossau river. Yolk absorption mark is represented by a black arrow.

This site was chosen as a representative river because similar fluctuation patterns in Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios measured over the life of individual Atlantic salmon were observed in the other streams (i.e. peak followed by stable values post exogenous feeding). Profiles of mean Mn:Ca, Mg:Ca and Rb:Ca ratios were not presented because those elemental ratios were highly variable among juveniles and exhibited irregular variations throughout the life of fish. Most fish had a spike Mn:Ca ratios in the nucleus, but the Mn:Ca ratio peak level varied widely among fish. For all otoliths, high Sr:Ca mean ratios (from 2.5×10^{-3} to 3.2×10^{-3}) were observed in the central region corresponding to the larval phase. These ratios decreased after the yolk absorption mark ($\sim 200 \mu\text{m}$ from primordia) and were interpreted as the marine maternal contributions to the early larval life. This was consistent with the $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios of otolith core regions in all specimens which were closed to the marine ratio (i.e. marine $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios = 0.70917) (Allègre et al. 2010). After the larval phase, incorporation of Sr:Ca and Sr isotope ratios into the region of the otolith accreted during residency in the natal tributaries remained stable. Mean Ba:Ca ratios were characterised by a maximum peak corresponding to the yolk absorption mark, followed by a progressive decrease until ratios remained stable. These typical patterns were observed in all the otoliths of juveniles from all natal streams investigated.

OTOLITHS MEAN RATIOS VS WATER CHEMISTRY

Mean ratios of Mn:Ca, Mg:Ca, Rb:Ca Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr calculated from elemental and isotopic continuous profiles from the yolk absorption mark to the edge were compared to ratios in water streams (**Fig. 6**). Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr showed significant positive linear regressions ($P < 0.01$) between water and otolith chemistry suggesting that these elements are incorporated in the otolith in proportion to the corresponding ratios of the water. As Sr:Ca ratios in water were strongly correlated with water flow volume in each streams, mean Sr:Ca ratios in otoliths were compared with mean Sr:Ca ratios in water during both low water flow volumes and high water flow volumes (**Fig. 6a**). The relationship between Sr:Ca ratios in river waters ($\text{Sr:Ca}_{\text{water}}$) and otoliths ($\text{Sr:Ca}_{\text{oto}}$) were given by:

$$\text{Sr:Ca}_{\text{oto}} = 0.225 \cdot \text{Sr:Ca}_{\text{water}} + 0.150 \quad (r^2 = 0.97, P < 0.01) \quad (\text{Low water flow volumes})$$

$$\text{Sr:Ca}_{\text{oto}} = 0.303 \cdot \text{Sr:Ca}_{\text{water}} + 0.162 \quad (r^2 = 0.83, P < 0.01) \quad (\text{High water flow volumes})$$

The Sr isotopic signal ($^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr) in stream water was very stable across seasons (**Table III**).

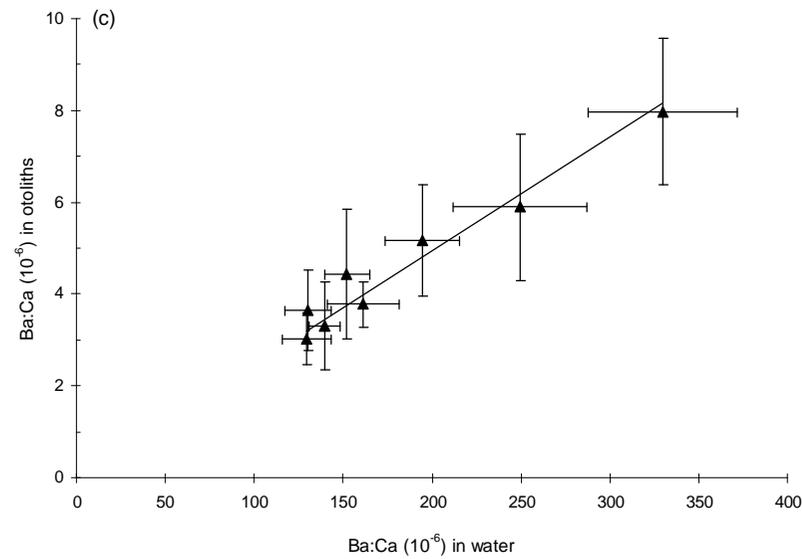
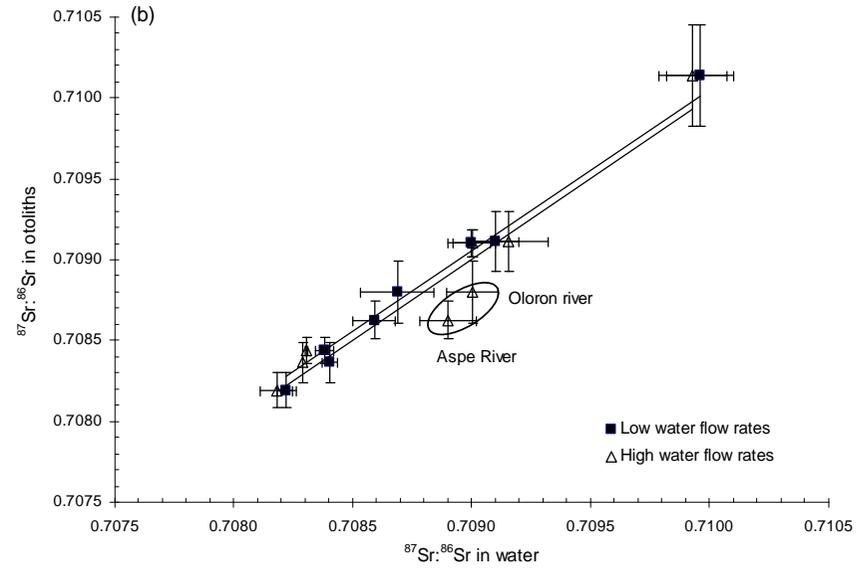
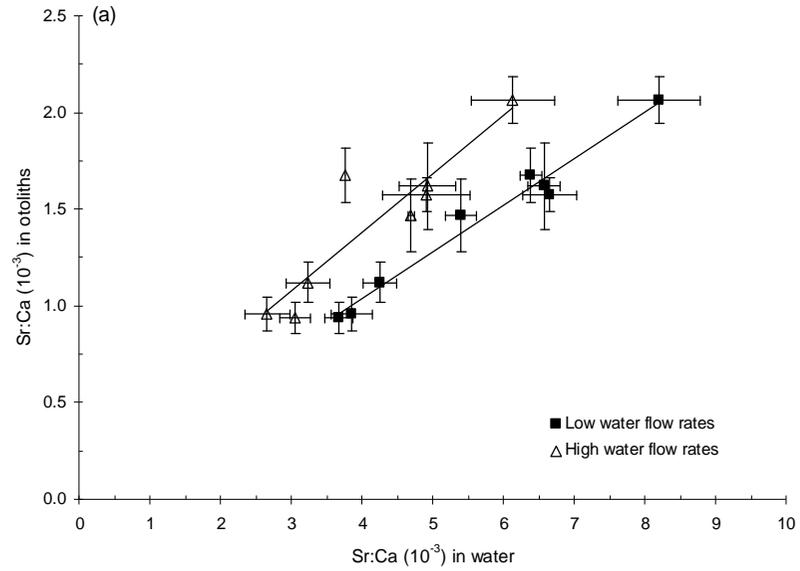


Fig. 6. (a, b) Regressions of mean \pm 1SD otolith Sr:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios against mean water \pm 1SD ratios during both low and high water flow volumes. (c) Relationship between Ba:Ca ratios in river water (annual mean \pm SD) and in juvenile Atlantic salmon otoliths (mean \pm SD). Values are for the eight rivers where both otoliths and water samples were collected. Regression equations are calculated using mean values. Slopes of Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios are statistically significant ($P < 0.01$).

The largest seasonal difference among replicate samples was found in Oloron and Aspe rivers where water $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios changed between high and low water flow volumes. $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in otoliths were compared with mean $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in stream water during both low water flow volumes and high water flow volumes (**Fig. 6b**). The regressions between water and otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios did not deviate from 1:1 line:

$$^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{oto}} = 1.00008 \cdot ^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{water}} \quad (r^2 = 0.99, P < 0.01) \quad (\text{Low water flow volumes})$$

$$^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{oto}} = 1.000002 \cdot ^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{water}} \quad (r^2 = 0.93, P < 0.01) \quad (\text{High water flow volumes})$$

These data confirmed that otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios directly reflected those of the ambient water with a better correlation during low water flow discharge ($r^2 = 0.99$). During high flow volumes, water $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios from Oloron and Aspe Rivers were outliers. It confirmed that $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in otoliths of juveniles were correlated with those measured in water during low flow volumes.

As Mg:Ca, Mn:Ca, Rb:Ca and Ba:Ca ratios in ambient water were not significantly different between low and high water flow volumes, we used average elemental ratios across the whole water sampling period. Ba:Ca ratios in otoliths were significantly correlated with ambient Ba:Ca ratios (**Fig. 6c**). The relationship between Ba:Ca in water ($\text{Ba:Ca}_{\text{water}}$) and otoliths ($\text{Ba:Ca}_{\text{oto}}$) was given by: $\text{Ba:Ca}_{\text{oto}} = 0.023 \cdot \text{Ba:Ca}_{\text{water}} + 0.395$ ($r^2 = 0.96, P < 0.01$). Mg:Ca, Mn:Ca and Rb:Ca in juvenile otoliths were uncorrelated with the corresponding metal:Ca ratios in the ambient water ($P > 0.05$).

SPATIAL AND TEMPORAL DIFFERENCES IN OTOLITH SIGNATURES

Sr isotopic signatures in otoliths remained very stable across years in each stream (**Table IV**). However, elemental ratios measured in otoliths varied slightly among years. Mean Sr:Ca and Ba:Ca ratios were significantly different across years in four rivers (**Table IV**), nevertheless the significance level remained low ($P = 0.04$). Sr:Ca and Ba:Ca ratios measured in otoliths showed lower variation among years within an individual river than Mg:Ca, Mn:Ca and Rb:Ca ratios ($P < 0.01$). Pair-wise differences in elemental ratios between years were an order of magnitude less than pair-wise differences between rivers.

Rivers	Years	Sr:Ca (10^{-3})	Ba:Ca (10^{-6})	Sr:Ba	Mg:Ca (10^{-3})	Mn:Ca (10^{-6})	Rb:Ca (10^{-6})	$^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$
Aspe	2009	2.05 ± 0.12	3.61 ± 0.46	614.27 ± 49.81	0.09 ± 0.04	2.73 ± 0.62	1.23 ± 0.32	* 0.70867 ± 0.00004
	2010	2.08 ± 0.12	3.83 ± 0.52	580.67 ± 83.72	0.18 ± 0.17	2.26 ± 1.41	0.77 ± 0.26	0.70860 ± 0.00014
Lourdios	2009	1.57 ± 0.09	3.06 ± 0.60	551.77 ± 99.32	0.05 ± 0.02	2.67 ± 0.78	1.16 ± 0.41	0.70819 ± 0.00011
	2010	1.60 ± 0.07	2.77 ± 0.34	598.30 ± 101.29	0.03 ± 0.00	2.14 ± 0.43	0.90 ± 0.10	0.70821 ± 0.00014
Oloron	2009	1.71 ± 0.21 *	5.04 ± 1.49 *	385.60 ± 84.20	0.21 ± 0.17	13.04 ± 4.86 *	1.18 ± 0.44	0.70883 ± 0.00012
	2010	1.48 ± 0.17	3.42 ± 0.27	450.01 ± 56.56	0.12 ± 0.03	6.37 ± 1.35	0.94 ± 0.21	0.70874 ± 0.00014
Ossau	2009	1.19 ± 0.07 *	4.19 ± 0.65 *	299.29 ± 40.15 *	0.07 ± 0.04	4.56 ± 1.10	0.83 ± 0.13 *	0.70916 ± 0.00020
	2010	1.03 ± 0.07	2.91 ± 0.51	375.50 ± 45.73	0.11 ± 0.06	4.90 ± 1.97	0.66 ± 0.16	0.70905 ± 0.00015
Ouzom	2006	0.99 ± 0.06	6.02 ± 1.58	177.79 ± 33.70	0.15 ± 0.08	2.13 ± 1.33	1.10 ± 0.18	0.70906 ± 0.00005
	2009	0.95 ± 0.09 *	6.39 ± 1.69 *	164.60 ± 31.77	0.07 ± 0.04 *	2.35 ± 1.43	1.05 ± 0.26	0.70911 ± 0.00007
	2010	0.85 ± 0.07	4.51 ± 0.55	196.35 ± 15.94	0.08 ± 0.04	1.61 ± 1.07	1.30 ± 0.27	0.70912 ± 0.00014
Pau	2006	0.93 ± 0.07	8.13 ± 1.74	123.54 ± 30.61	0.09 ± 0.04	6.75 ± 3.27	1.36 ± 0.28	0.71025 ± 0.00019
	2009	0.96 ± 0.09	8.13 ± 1.36	123.87 ± 22.35	0.16 ± 0.08 *	8.23 ± 3.30	0.92 ± 0.33 *	0.71015 ± 0.00016
	2010	0.93 ± 0.11	7.16 ± 1.29	133.26 ± 18.33	0.15 ± 0.06	5.84 ± 3.31	0.62 ± 0.18	0.70997 ± 0.00015
Saison	2009	1.72 ± 0.15	5.69 ± 1.18	330.03 ± 58.74	0.10 ± 0.04 *	3.59 ± 0.89 *	0.91 ± 0.22 *	0.70833 ± 0.00002
	2010	1.58 ± 0.03	4.13 ± 0.20	401.29 ± 24.81	0.05 ± 0.01	2.48 ± 0.27	0.54 ± 0.15	0.70841 ± 0.00014
Verts	2009	1.60 ± 0.11 *	3.92 ± 0.76 *	444.31 ± 67.46	0.08 ± 0.04	5.97 ± 1.92 *	0.85 ± 0.16	0.70841 ± 0.00001
	2010	1.30 ± 0.09	2.53 ± 0.43	496.22 ± 19.91	0.08 ± 0.04	3.59 ± 0.62	0.85 ± 0.64	0.70847 ± 0.00012

Table IV. Juvenile Atlantic salmon otolith elemental and isotopic signatures (mean ± SD) in the 8 rivers by collection year; these data were used in canonical discrimination analysis. Ratios that differed significantly ($P < 0.05$) between years within a site are marked with an asterisk.

Only slight inter-annual variations in otolith fingerprints were also apparent from the Canonical Discriminant Analysis (CDA) with juvenile signatures from each stream occupied similar canonical space in 2009, 2010 and 2006 (**Fig. 7**). CDA showed strong geographical separation of juveniles based on the geochemical signatures in otoliths. Individuals from different rivers were generally separated along the first canonical variate, with the exception of the Saison and Verts tributaries of the Oloron River (**Fig. 7**).

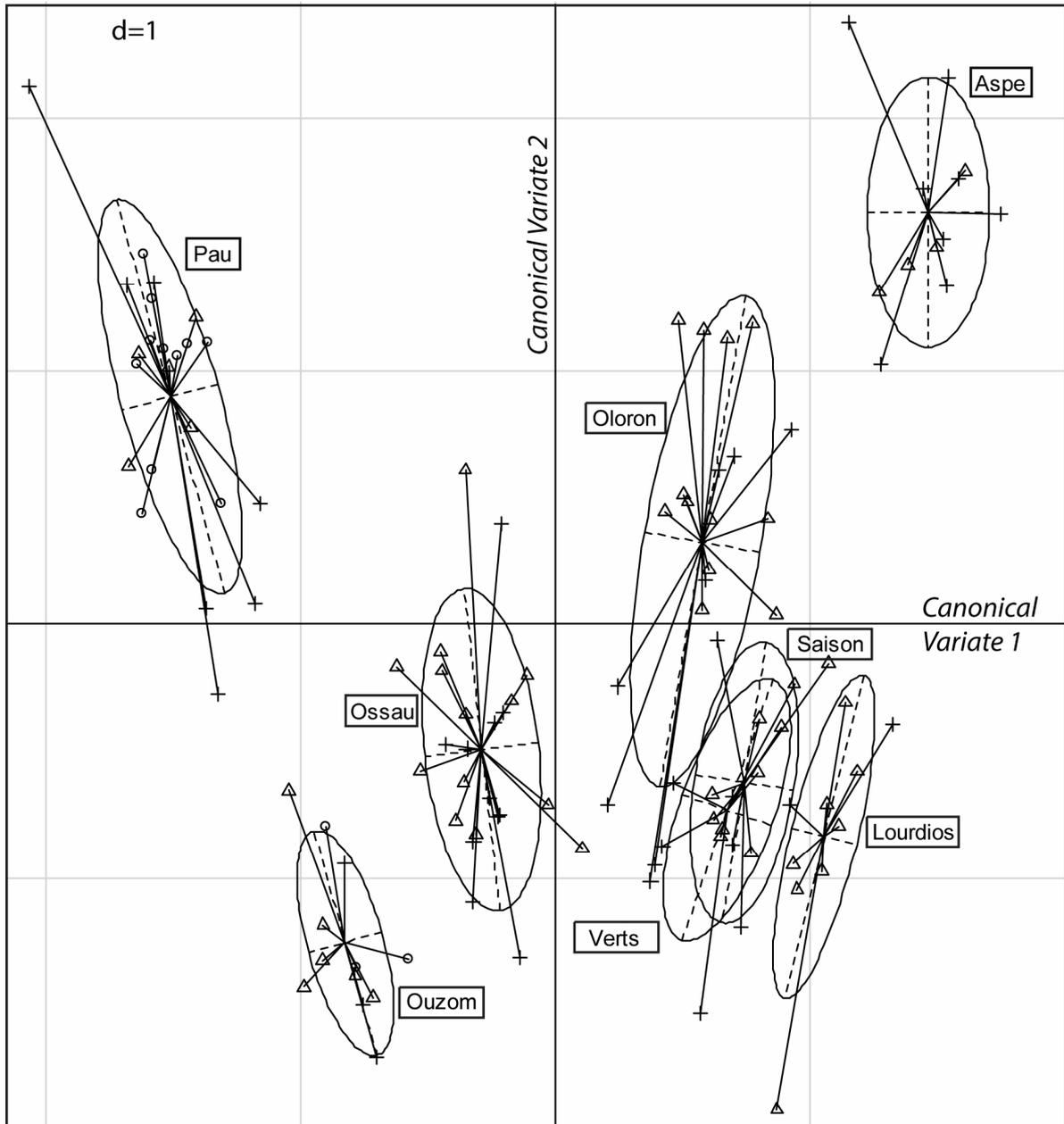


Fig. 7. Canonical discriminant analysis of juvenile Atlantic salmon otolith signatures from all fish collected in 2006 (circles), 2009 (triangles) and 2010 (crosses) grouped by river of origin and year-class. Symbols represent individual fish, and ellipses are 95% confidence intervals around each group. Grid scale is mentioned on the plot (d=1).

The first two canonical variates explained more than 80% of the variation in the data (Wilks' lambda = 0.419, $P < 0.01$). The first canonical variate was primarily driven by Sr:Ca followed by $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios (**Table V**). Loadings on the second canonical variate were dominated by variation in $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios with smaller contributions from Sr:Ba and Sr:Ca ratios.

Ratios	CV1	CV2
Sr:Ca	0.507	0.697
Ba:Ca	-0.149	0.309
Sr:Ba	0.142	0.735
Mg:Ca	0.040	0.296
Mn:Ca	-0.019	-0.108
Rb:Ca	0.020	-0.087
$^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$	-0.360	1.291

Table V. Total canonical structure coefficients for canonical discriminant analysis performed on elemental and Sr isotopic ratios in otoliths of juvenile Atlantic salmon collected in 8 rivers over 3 years.

Finally Ba:Ca ratios appeared to contribute moderately to signature separation along the first and second variate. Mg:Ca, Mn:Ca and Rb:Ca ratios were of limited use in CDA. The cross-validation classification accuracies of juveniles based on geochemical signatures in otoliths ranged from 67% to 100% and averaged 93% (**Table VI**). Misclassifications were generally restricted to only a few fish per river. Among the eight rivers, misclassifications occurred only in three rivers, with lowest classification success in the Verts River. However, nearly all of these misclassifications were to the adjacent tributary.

Rivers	Aspe (12)	Lourdios (10)	Oloron (20)	Ossau (24)	Ouzom (12)	Pau (23)	Saison (8)	Verts (9)
Aspe	100 (12)	–	–	–	–	–	–	–
Lourdios	–	90 (9)	–	–	–	–	–	22 (2)
Oloron	–	–	80 (16)	–	–	–	–	11 (1)
Ossau	–	–	10 (2)	100 (24)	–	–	–	–
Ouzom	–	–	–	–	100 (12)	–	–	–
Pau	–	–	–	–	–	100 (23)	–	–
Saison	–	–	–	–	–	–	88 (7)	–
Verts	–	10 (1)	10 (2)	–	–	–	12 (1)	67 (6)

Table VI. Cross-validation summary from the quadratic discrimination function analysis run on the complete set of juvenile Atlantic salmon geochemical signatures (N = 118). Groups are categorized by river of origin. Reported values are percent classifications and numbers of individuals (in parentheses) assigned to each location (indicated by rows). Accurate classifications to group of origin are shown on the diagonal; accuracies sum to 100% across a column for a given source group. Blank spaces indicate no classifications.

DISCUSSION

WATER AND OTOLITH CHEMISTRY

A number of studies have documented differences in otolith composition among geographically separated fish populations (Campana et al. 1994, Kennedy et al. 2005, Walther et al. 2008). However, the mechanisms generating differences in trace element composition of otolith aragonite among geographically separated locations have rarely been addressed (Fowler et al. 1995). The present study provided sufficient field-data on the metal exposures of juvenile Atlantic salmon in each of the rivers to draw partial conclusions regarding the influence of the physicochemical characteristics of the ambient water on otolith composition. Analyses of the stream waters showed that Sr and Ba concentrations in otoliths were largely determined by their respective metal:Ca ratios in the ambient water. Our data supported numerous studies that have established direct correlation between environmental exposure and otolith microchemistry for various species of fish (Bath et al. 2000, Dorval et al. 2007, Elsdon and Gillanders 2004, Kerr et al. 2007, Secor et al. 1995, Tabouret et al. 2010). Similar slopes values of linear regressions calculated for Sr:Ca and Ba:Ca ratios (0.225 and 0.023 respectively) have previously been found for a variety of species (Milton and Chenery 2001, Walther and Thorrold 2008). Although, partition coefficients from this study can be compared with those from other field or laboratory experiments, elemental incorporation could differ among fish species, even among salmonids (Wells et al. 2003, Zimmerman 2005). Element incorporation into otoliths remained species-specific, limiting development of generalized models (Gretchen Bath and Mark 2006). Our data underscore the necessity of validation experiments before answering questions of natal origins for Atlantic salmon. Differences in otolith Mn:Ca, Mg:Ca, Rb:Ca ratios could not be explained by variations in elemental ratios among the eight rivers. Other factors, such as physiological regulation or diet may explain incorporation of those trace elements in otoliths (Elsdon et al. 2008, Martin and Thorrold 2005, Sturrock et al. 2012).

Water Sr:Ca ratios were higher during low flow volumes (summer and autumn) compared to high flow volumes (winter and spring). During base flow conditions, deep ground water which are generally Sr-enriched compared to Ca, are expected to be the most important stream water component (Land et al. 2000), thus leading to higher Sr:Ca ratios. In contrast, the contribution of snowmelt and runoff waters having lower Sr:Ca ratios than groundwater can thus merely dilute the Sr:Ca ratio of stream water during spring high flow

levels. Although variations in Sr:Ca ratios at the scale of season (water flow volume influences) were detected in all rivers, incorporation of Sr:Ca ratios into the region of the otolith accreted during residency in the natal tributaries remained stable over seasons. This would have been explained by the analytical spot size that may be too large relative to growth increments, integrating a too long period of time and smoothing out the signal. Completing the present study, otolith precipitation rate of juveniles (mean \pm SD) was 2.39 \pm 0.31 μm ($n=24$) calculated from width between Alizarin Red S marks and number of days between those two marks (20 days of exposure). Applying these growth estimates to our study and an instantaneous ablation cell washout time (which is untrue), spatial resolution would be around 7 days (laser beam diameter / otolith precipitation rate). But, taking into account the real ablation cell washout time (10s) and the sample speed rate (5 $\mu\text{m s}^{-1}$), spatial resolution was calculated to be around 22 days ([sample speed rate x ablation cell washout time] / otolith precipitation rate) (Pécheyrans, pers. comm.). Period of low Sr:Ca ratios in the ambient water extended from the beginning of winter to the end of spring and represented a much longer time period than our spatial resolution estimation on otolith. Therefore, seasonal changes in water chemistry may have been recorded on otolith. Although, there can be significant lags (≥ 15 d) between variations in water composition and posterior changes in otolith microchemistry, it did not contribute to the smoothing of otolith Sr:Ca profiles (Elsdon and Gillanders 2005c, Lowe et al. 2009, Macdonald and Crook 2010, Miller 2011, Yokouchi et al. 2011). Moreover, Sr:Ca continuous profiles remained stable during residency in the natal tributaries over at least two years for the oldest fish we analysed. Mean Sr:Ca ratios incorporated into otoliths were closely related to mean Sr:Ca ratios in water during low flow periods. This assumption was validated using otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios that directly reflect dissolved ambient ratios (Ingram and Weber 1999, Kennedy et al. 2000). Shifts between water $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios during low flow and high flow volumes from both Oloron and Aspe rivers confirmed that otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios were preferentially recorded during low water flow volumes. Although Sr isotope ratios are commonly viewed as being reliably stable, seasonal variations of Sr isotope ratios has been reported in some systems (Semhi et al. 2000). Such deviations in Sr isotope ratios in Oloron and Aspe rivers were probably controlled by hydrology and heterogeneity of bedrocks from their respective drainage basin (the geological setting of the Adour basin is described next part of the discussion). These seasonal shifts were greater in these rivers because water of different composition mixed in various proportions following seasons. Nevertheless, with the exception of these two rivers, our work supports the conclusion of other studies that Sr isotope ratios remain relatively constant at a given location

both seasonally and annually (Kennedy et al. 2000, Land et al. 2000, Walther and Thorrold 2009).

We hypothesized that Sr:Ca ratios in otoliths were preferentially recorded during low water flow periods because base-flow conditions represent the norm for stream hydrology and are the most important for salmonid growth (Kennedy et al. 2000). During low water flow conditions, increasing water temperature can lead to increasing otolith accretion rate for fish at equal size or age (Wright et al. 2001). The latter study demonstrated that increment width differed significantly between temperature regimes increasing from a mean of 1.7 μm at 5°C to 2.4 μm at 15°C, which corresponded to seasonal temperature variations in our rivers. Temperature, independent of its relationship to growth rate, can affect the assimilation of some elements into otoliths (Thresher 1999). Juveniles of Atlantic salmon that remained less than one year in streams of origin were subjected to seasonally varying temperatures (from winter to the beginning of autumn). In spring, both water temperature and Sr:Ca ratios were very low due to large flows derived from snowmelt. However, Sr:Ca ratios incorporated into otoliths were related to highest Sr:Ca ratios in water. Thus, low water temperatures during spring would imply highest partition coefficients for Sr because Sr:Ca ratios recorded in otoliths were higher compared to the ambient water at this season. Several studies reported contradictory results about the relationship between water temperature and strontium incorporation in otoliths (Sturrock et al. 2012). A recent study examined the influence of temperature over the entire range of temperatures an Atlantic salmon would experience in the ocean (Clarke and Friedland 2004). Temperature was not the controlling factor in strontium incorporation. In our study, incorporation of Sr:Ca into otoliths may have been influenced by temperature or some other factors we did not investigate.

Ba:Ca ratios differed slightly during sampling period at all locations and showed no similar patterns at the eight sites. There was no strong correlation between Ba:Ca ratios and environmental variables that were common to all rivers analysed. The lack of relationship between dissolved Ba and water flow rate have already been reported (Land et al. 2000). Following weathering, Ba behaved differently than Sr and Ca. Although Sr and Ca are weakly particle-reactive, Ba is preferentially adsorbed on clays and Fe oxy-hydroxides (Dong et al. 2003) or taken up in biofilm by diatoms (Bonny and Jones 2007). These processes are potential mechanisms that regulate the abundance and distribution of dissolved Ba in stream water, with no relationship to physicochemical parameters. The present study did not directly test these hypotheses and further work is obviously needed. Mean otolith Ba:Ca ratios (taken from the yolk absorption mark to the edge) were significantly correlated with ambient Ba:Ca

ratios. However, Ba:Ca otolith profiles were characterised by a maximum peak at early life stages of fish, following by a progressive decrease until ratios remained stable. The otoliths from all juveniles exhibited a similar Ba:Ca peak pattern, which could not be explained as a result of Ba:Ca ratio changes in the ambient water, but rather reflected an ontogenetic signal. This peak extended from the yolk sac absorption mark to the exogenous feeding mark which coincides to emergence from the gravel. This common trend appeared not to be modulated by ambient Ba:Ca ratios because levels of Ba:Ca peaks in the otoliths were not significantly different between fish which have grown in stream waters with low or high Ba:Ca ratios. Processes controlling Ba^{2+} transport from water to the otolith of Atlantic salmon remained under strong physiological regulation and ontogenetic effects (De Pontual et al. 2003). This hypothesis requires further investigation using laboratory experiments under constant controlled conditions, which would bring more information on the Ba incorporation into juveniles *Salmo salar* otoliths (Melancon et al. 2009, Payan et al. 2002).

INTER-ANNUAL DIFFERENCES VS GEOGRAPHIC VARIABILITY IN OTOLITH SIGNATURES

The assignation of natal origin to fish collected in the field using chemical signatures can be impaired by the temporal variability of chemical signatures. Although there could be sufficient spatial variation in geochemical signatures, using those fingerprints to track natal origins requires an extensive temporally-constrained reference dataset. Both intra- and inter-annual variability in otolith composition may potentially confound spatial variation (Gillanders 2002). In this study, we reported statistically significant inter-annual variability in mean Mg:Ca, Mn:Ca, Rb:Ca and to a lesser extent Sr:Ca and Ba:Ca ratios recorded in otoliths of Atlantic salmon during the freshwater residency period. Moreover, our findings corroborate previous work which demonstrated that otolith Sr:Ca and Ba:Ca reflect ambient water composition (Bath et al. 2000, Walther and Thorrold 2006). Thus, the inter-annual variability we detected in Atlantic salmon otoliths could likely result from environmental parameters that altered ambient water composition. For instance, fluctuations in flow rates and/or weathering intensity will ultimately result in the mixing of water masses with slightly various compositions. Other studies have documented significant temporal variability in geochemical signatures at a single site for a variety of species (Gillanders 2002, Hamer et al. 2003). However, significant inter-annual variability in otolith elemental signature was less frequently reported in freshwater species than estuarine or marine species (Bergenius et al.

2005, Elsdon and Gillanders 2006, Hamer et al. 2003, Patterson et al. 2004, 2005, Rooker et al. 2003). Until the present study, no work has addressed the elemental variability in otolith fingerprints of Atlantic salmon during freshwater residency. Concerning other freshwater species, investigations of the interannual stability in otolith chemical signatures of splittail (*Pogonichthys macrolepidotus*) and American shad (*Alosa sapidissima*) have found differences between years in at least one, and often several, of the elements examined (Feyrer et al. 2007, Thorrold et al. 1998). In contrast, two recent studies on cutthroat trout *Oncorhynchus clarki lewisi* (Wells et al. 2003) and lake trout *Salvelinus namaycush* (Munro et al. 2005) demonstrated low temporal variation in Sr:Ca ratios. Although, inter-annual differences in otolith elemental ratios were statistically significant for some rivers we investigated, this variability was minor compared to geographic variability and based on the QDFA results, was unlikely to bias classification estimates. The geochemical signatures in juvenile Atlantic salmon otoliths collected over a wide geographical range were highly distinct and specific to their river of origin. Our overall success in discriminating between fish from different sites was greatest using Sr isotopes. First, the $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratio in rivers arises from bedrock geology (Kennedy et al. 2000). Second, Sr isotopes are not trophically fractionated and the $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in otoliths closely match that of stream water (Kennedy et al. 2000). Any fractionation that might occur in nature vs. mass spectrometer is also removed from the isotopic signal during analysis (Banner 2004, Kennedy et al. 2005). River water $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ is largely controlled by the composition of underlying rocks (especially their initial $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratio at formation and their ^{87}Rb content) through which these rivers flow, the age of rocks that control the amount of ^{87}Sr produced by the radiogenic decay of ^{87}Rb and flow variations which modulate water mixtures from tributaries having different ratio (Walther and Limburg 2012). As a result, considerable variations of $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ can be found among and within tributaries based on the rock-types and ages (Beard and Johnson 2000). In the Oloron mainstem, $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ was relatively low (0.7086-0.7091) because of the mixing of tributaries that have contrasted ratios related to the geologic formations they flow through. Most of its tributaries (the Lourdios, Verts, Saison Rivers) flow over mesozoic geologic formations that consist mainly of dolomite, limestone and flysch which ultimately result in river $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ranging between 0.7080 and 0.7085. Two other Oloron tributaries (Ossau, Aspe) drain predominantly palaeozoic formations (marine siliclastic, carbonate and gneissic rocks) and Hercynian granitoid plutons in their headwaters as well as marine mesozoic carbonates and evaporites in their downstream part that ultimately contain dissolved $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios varying from 0.7085 to 0.7099. In the Pau mainstem higher $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ was found (0.7097-0.7102),

probably related to the largest contribution of old paleozoic formations and Hercynian granitoid plutons to headwater tributaries (0.7010-0.715), while marine mesozoic carbonates and flysch encountered downstream contribute to a lesser extent. Despite a mosaic of $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in the Adour drainage basin, we found relatively low $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ temporal variability in almost all rivers as reported elsewhere (Palmer and Edmond 1992). This is in agreement with the strong $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ stability recorded at least during four years (2007-2010) in otoliths of 2⁺ juvenile salmon collected over 2009 to 2010. To date, otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios have been reported as temporally stable for both Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Barnett-Johnson et al. 2010) and Atlantic salmon *Salmo salar* (Kennedy et al. 2000).

In conclusion, we observed Sr isotopic signatures in otoliths remained stable across years in each stream, contrary to statistically significant differences in elemental ratios among years for four rivers. However, the variability of elemental composition between years was weak and did not limit our ability to classify juveniles in each stream of origin. Thus, we could use this database of juvenile signatures collected in several years to classify adult Atlantic salmon born in other years. We recommend pooling juvenile otoliths collected from several years to account for the range of elemental and Sr isotopes values likely to be found in the adult cohorts (Walther et al. 2008). Successful application of our method to the salmon restoration program underway in the Adour basin would allow us to identify the specific river of origin for returning adults and ultimately to establish relationships between juvenile habitat quality, abundance, and adult fitness. Such information is of critical importance for effective management of this exploited and imperiled species.

Acknowledgements: Research was funded by regional administration (Conseil Général des Pyrénées Atlantiques), regional water agency (Agence de l'eau Adour-Garonne) and the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). Juvenile's samples were kindly provided by MIGRADOIR and ONEMA. Comments by two anonymous reviewers greatly improved the manuscript.

6.2. Incorporation du Ba dans l'otolithe: influences de la chimie de l'eau et des processus ontogéniques et physiologiques

Le papier précédent mettait en lumière une intégration du Ba dans l'otolithe qui pourrait ne pas être toujours en relation avec la chimie de l'eau. Ici, notre objectif est de distinguer les événements fortement influencés par le métabolisme du poisson de ceux en relation directe avec la composition chimique du milieu de vie. Ce travail a pu être réalisé en combinant l'examen de juvéniles dont l'histoire de vie était connue précisément:

- Juvéniles nées à Cauterets puis élevées dans des bacs à l'écloserie de Medous, pendant 2 mois, à température constante (9°C) et en lumière artificielle,
- Juvéniles élevées pendant 127 jours (après marquage fluorescent des otolithes) dans le chenal de Lapitxuri, en conditions naturelles « contrôlées », issues d'une génitrice anadrome,
- Tacons d'origine piscicole (nés à Cauterets) puis relâchés dans le milieu naturel, dont les dates d'alevinage et de capture sont connues,
- Tacons « sauvages », nés en rivière, puis capturés dans leur rivière de naissance.

Chacune de ces expériences a impliqué un suivi régulier des variations des paramètres physico-chimiques (T°C et chimie de l'eau) dans les différents milieux de vie ; la fréquence des contrôles allant du mois dans le cas du suivi des 8 rivières, à tous les 15 jours dans le cas des juvéniles élevées à Medous et à toutes les semaines pour le chenal de Lapitxuri.

Les résultats montrent que les rapports **Sr:Ca mesurés dans le primordium des juvéniles nées à Cauterets sont 3 fois moins élevés** que ceux des juvéniles récoltées dans les rivières non alevinées ou élevées dans le chenal de Lapitxuri (mère anadrome). Les ratios Sr:Ca mesurés avant la marque de résorption du sac vitellin dans les otolithes de juvéniles de saumon sont a priori le reflet indirect du lieu de maturation des femelles (Volk et al. 2000), en relation avec le temps de résidence en eau douce de ces dernières avant la ponte. Les juvéniles, provenant de femelles ayant mûri en mer et séjourné peu de temps en rivière, ont donc des valeurs Sr:Ca dans l'otolithe trois fois plus élevées que les progénitures de femelles élevées jusqu'à maturité en pisciculture. Les individus nés en milieu naturel ou à la pisciculture de Cauterets ont donc pu être discriminés (Partie 6-3). Après la phase larvaire, l'incorporation du Sr:Ca dans l'otolithe, pour l'ensemble de nos individus (rivières natales, écloserie de Médous ou chenal de Lapitxuri), reste stable, malgré des variations de température et de Sr:Ca dans l'eau.

De nombreux auteurs ont observé l'existence de **corrélations positives entre les rapports Sr:Ca et Ba:Ca dans l'otolithe et ceux mesurés dans l'eau du milieu de vie** (Gillanders 2005b). **Nos résultats confirment ces observations.** Toutefois, la physiologie du poisson pourrait avoir une influence significative dans l'incorporation des éléments traces et celle du Ba en particulier (De Pontual et al. 2003). L'examen des **profils continus du rapport Ba:Ca** des différents juvéniles étudiées montre l'existence d'un ou plusieurs **pics** qui ne sont pas en relation directe avec une augmentation de ce même rapport dans l'eau. Un premier pic, situé au moment de la marque de **résorption du sac vitellin**, est observé pour tous les juvéniles, qu'elles soient élevées en milieu contrôlé ou dans le milieu naturel. Ce pic apparaît moins prononcé sur les juvéniles nées à Cauterets. Un « choc physiologique », au moment de la transition entre les réserves contenues dans le vitellus et le milieu extérieur, serait peut être à l'origine de ce pic de Ba.

Un autre pic significatif est présent plus tardivement au cours du développement de certains juvéniles, en particulier pour les **juvéniles élevés à Cauterets puis relâchés dans le milieu** naturel ainsi que pour les juvéniles élevés dans le chenal de Lapitxuri. Dans le premier cas, les juvéniles nés à Cauterets (faible rapport Ba:Ca dans l'eau), puis relâchés dans le milieu naturel (Ba:Ca plus élevé), présentent un pic maximum de Ba:Ca qui coïncide exactement avec le moment où le poisson a été transféré dans la rivière. La valeur moyenne de ce pic de Ba dans l'otolithe n'est pas en lien direct avec la composition élémentaire de l'eau des rivières. Il faut attendre plusieurs jours avant que l'équilibre entre la chimie de l'otolithe et celle de la rivière ne se fasse (phase de décroissance du pic de Ba:Ca jusqu'à la stabilité).

Dans le cas des juvéniles se développant de façon naturelle dans le **chenal de Lapitxuri**, les juvéniles n'ont pas subi de changement de milieu. En revanche, une **crue soudaine** a modifié la chimie de l'eau (notamment le rapport Ba:Ca) dans le chenal pendant 25 jours. D'autre part, ces juvéniles ont été marquées à l'Alizarine Red S, dès leur introduction dans le chenal, ainsi que 49j après le début de l'expérience; c'est-à-dire, juste après la crue. Suite à ce deuxième marquage, les juvéniles ont été relâchés et maintenus dans le chenal jusqu'à la date de leur prélèvement final. Ces marquages ont permis d'analyser les variations et les cinétiques d'incorporation du Ba dans l'otolithe avant et après cet événement. La seule explication logique du **second pic de Ba:Ca dans l'otolithe serait l'enregistrement de l'épisode de crue** qui a modifié la composition chimique de l'eau pendant 25j. Néanmoins, nos résultats impliquent un **délai d'incorporation de l'ordre de 20j** entre le changement du rapport Ba:Ca dans l'eau et celui mesuré dans l'otolithe ; la valeur du pic de

Ba:Ca dans l'otolithe étant en relation avec la moyenne du Ba:Ca mesurée dans l'eau pendant 25j.

Ces expériences ont permis de ne pas prendre en compte les pics de Ba attribués à des processus physiologiques lors de changements de milieu (sac vitellin—milieu extérieur ou pisciculture—rivière) dans le calcul des signatures représentatives de chaque rivière de développement. Au-delà de ce résultat singulier, toutes ces observations concernant l'incorporation du Ba dans l'otolithe mettent l'accent sur l'ambiguïté qui peut exister dans l'interprétation des mouvements des poissons entre différents milieu de vie. Bien que ces expériences ne s'appliquent qu'au saumon Atlantique, on peut imaginer que pour d'autres espèces migratrices qui changent de milieu (passage mer/estuaire ou estuaire/rivière), l'incorporation du Ba ne soit pas toujours en rapport avec la chimie ambiante. Si tel est le cas, l'utilisation du Ba pour interpréter l'histoire de vie des poissons pourrait devenir plus complexe.

Effects of ontogeny and water chemistry on strontium and barium incorporation in otoliths of Atlantic salmon parr

J. Martin¹, G. Bareille^{1*}, F. Daverat², C. Pécheyran¹, F. Lange³, F. Guéraud³, E.P. Beall³,
J.C. Aymes³, O. Donard¹

¹ Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement (LCABIE), UMR CNRS-UPPA 5254 IPREM, Hélioparc Pau Pyrénées, 64053 Pau, France, jean.martin@etud.univ-pau.fr, gilles.bareille@univ-pau.fr, christophe.pecheyran@univ-pau.fr, sylvain.berail@univ-pau.fr, olivier.donard@univ-pau.fr

² IRSTEA, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France, francoise.daverat@irstea.fr

³ Institut National de la Recherche Agronomique, 64 310 Saint Pée Sur Nivelles, France, Frederic.Lange@st-pee.inra.fr, Francois.Gueraud@st-pee.inra.fr, Edward.Beall@st-pee.inra.fr, Jean-Christophe.Aymes@st-pee.inra.fr.

* Corresponding author: gilles.bareille@univ-pau.fr

Keywords: Otolith microchemistry; Barium; Atlantic salmon; freshwater; Field and experimental studies

To be submitted to *Environmental Biology of Fishes*

ABSTRACT

Our study elucidated the roles of ontogeny and physiology in driving Sr and Ba uptakes in otoliths of Atlantic salmon and suggested that barium deposition is complex. Juveniles were raised both in laboratory conditions and their natural environment (natal river). Although Sr:Ca and Ba:Ca ratios in otoliths were positively correlated with ambient elemental concentrations, physiological effects influenced Ba deposition. Ba:Ca otolith profiles from hatchery-reared and field collected fish were characterised by a maximum peak at yolk absorption mark. Physiological mechanisms during this transitional phase may have affected the incorporation of Ba. Hatchery-reared fish stocked in a river also displayed a maximum peak of Ba:Ca following transfer which was not related to the water chemistry. This large unpredictable $Ba:Ca_{\text{otolith}}$ response, before the final equilibrium values were reached, was observed when juveniles were transferred from low $Ba:Ca_{\text{water}}$ ratios at hatchery to higher $Ba:Ca_{\text{water}}$ ratios in the river. Our experiment also revealed a 20-day lag time between initial $Ba:Ca_{\text{water}}$ changes and $Ba:Ca_{\text{otolith}}$ saturation. These observations will allow for greater accuracy in reconstructing movements of individual fish among and within streams.

INTRODUCTION

Over the past 25 years, otolith chemistry has emerged as a complementary method to tagging and genetic studies for examining the population structure as well as the movement patterns of marine, anadromous and freshwater fishes. First, otoliths grow throughout the life of the fish and are considered chemically inert (Campana et al. 1985). Second, the calcium carbonate and trace elements that make up 90% of the otolith appear to be mainly derived from water (Campana 1999). As a result, otolith chemistry has been used to address issues such as reconstructing migration patterns (Elsdon and Gillanders 2003), determining nursery habitats and natal origins (Gillanders and Kingsford 1996, 2000) or examining stock structure (Campana et al. 1994, Patterson et al. 1999). Otolith microchemistry assumes that the geochemical signature of the otolith reflects the chemical signature of the water in which the fish resides. Although this hypothesis has been validated using marine and estuarine fish in laboratory experiments, there are currently some gaps in our understanding of the elemental uptake process in freshwater systems that limit our ability to link environmental variability to otolith composition (Elsdon et al. 2008, Thresher 1999). While many studies used otolith microchemistry to distinguish the rearing locations of Atlantic salmon (Kennedy et al. 2005, Veinott and Porter 2005) or reconstructed the environmental history of fishes (Kennedy et al. 2002), the synergies of ambient and physiological processes by which elements are incorporated in the otolith are still not well documented. Only the influence of growth and temperature on Sr:Ca ratios in the otoliths of sea-caged Atlantic salmon were explored (Clarke and Friedland 2004). So far, there have been few experiments on Atlantic salmon during freshwater life stages that have investigated what influences elemental incorporation into otoliths (Friedland et al. 1998b).

Furthermore, elemental incorporation dynamics may vary depending on the life history stage of the fish. Several species of fish presented ontogenetic effects on otolith chemistry, such as metabolic changes from larval to juvenile (or reproductive status) that are liable to affect the otolith chemical patterns, irrespective of environmental conditions (Chen et al. 2008, De Pontual et al. 2003, Fowler et al. 1995, Hoff and Fuiman 1993, Kalish 1989, Morales-Nin and Panfili 2005, Walther et al. 2010). However, most of these studies involved analyses of wild caught fish and have not experimentally validated ontogenetic effects on elemental incorporation. As a result, ontogenetic changes in physiology, environmental variation, or movement may have been confounded. Such effects on otolith chemistry of

Atlantic salmon have rarely been addressed. Endogenous control on elemental incorporation must be taken into account when interpreting life history transects across otoliths.

Otoliths are not in direct contact with the surrounding water and elements must pass through various barriers (brachial uptake, blood) before being incorporated on the surface of the otolith. Therefore, variations in water chemistry would not result in instantaneous changes in elements within otoliths. The interpretation of environmental histories, both spatially and temporally will strongly be dependent on the rate at which elements are incorporated into otoliths. Several studies have shown that there can be significant lags (≥ 15 d) between variations in water composition and posterior changes in otolith microchemistry (Elsdon and Gillanders 2005c, Lowe et al. 2009, Macdonald and Crook 2010, Miller 2011, Yokouchi et al. 2011). Therefore, it becomes critical to ascertain the time required for elements to be incorporated into otoliths. In order to examine the incorporation time of elements into fish otoliths, fine-scale transect analysis such as femtosecond laser ablation techniques will be required (Perrier et al. 2011, Tabouret et al. 2010). The resulting data allow for greater resolution of environmental histories of fishes.

Here we conducted field controlled experiments that characterized the elemental uptake process in juvenile Atlantic salmon otoliths during freshwater residency. In a previous study that examined the influence of environmental variables on otolith chemistry of wild Atlantic salmon parr (Martin et al. submitted), we revealed (1) Sr:Ca and Ba:Ca in otoliths were determined by their respective metal:Ca ratios in the ambient freshwater, (2) Ba:Ca otolith profiles were characterised by a maximum peak at yolk sac absorption mark, following by a progressive decrease until ratios remained stable. The otoliths from all wild juveniles exhibited a similar Ba:Ca peak pattern, which could not be explained as a result of Ba:Ca ratio changes in the ambient water, but rather reflected an ontogenetic signal. As laboratory validation of key assumptions regarding otolith chemistry was lacking for this species at freshwater juvenile stage, we tested the hypotheses that: (1) the relationship between ambient water and otolith chemistry is similar between hatchery-reared juveniles Atlantic salmon and wild fishes; and (2) ontogeny affects otolith chemistry (especially for Ba incorporation). We also investigated the influence of exposure time on elemental uptake into otoliths. The current study combined data from hatchery-reared and field-collected juveniles Atlantic salmon to improve the interpretation of field-based studies for other salmon species.

MATERIALS AND METHODS

EXPERIMENTAL DESIGN

Hatchery reared fish

Juveniles Atlantic salmon of approximately 25mm in total length were obtained from a hatchery (Medous site, **Fig.1a**, **Table1**) and held under artificial conditions (photoperiod, food) in juvenile tanks, at a constant water temperature of 9°C, during 2 months. Hatchery reared fishes were progeny of the native Adour population. Genitors were wild-origin Atlantic salmon reared from juvenile stage to adulthood in captivity at Cauterets hatchery (**Fig.1a**).

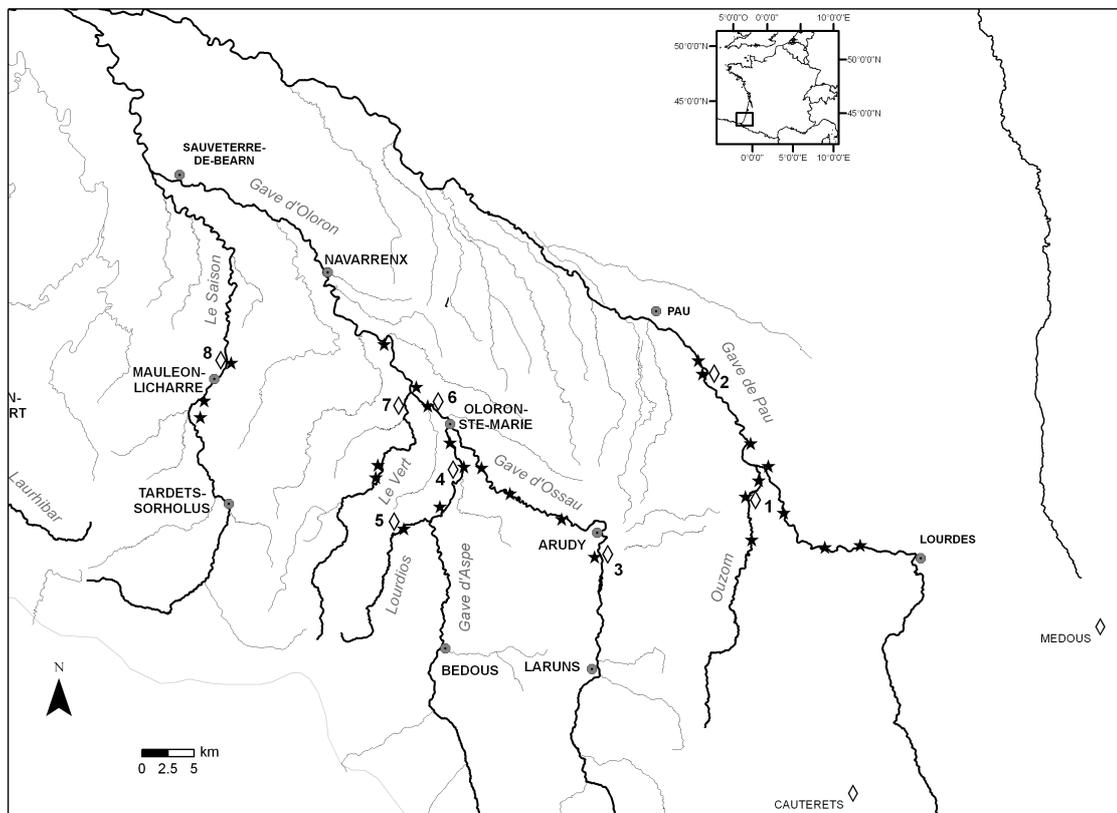


Fig. 1. (a) Map of the catchment area of the Nivelle River and location of the Lapitxuri field station where juveniles of Atlantic salmon were reared under natural conditions in a controlled-flow channel.

Fry were fertilized at Cauterets on December 12th 2009, and were transferred post-hatching at Medous hatchery on February 15th 2010. They were fed with marine derived pellets (Biomar, Nersac, France). Hatchery-raised fry (total length <30mm) were then released in streams of the Adour basin on April 15th 2010. The day before release, 10 juveniles from Medous hatchery were collected and frozen (**Table 1**). The Pau and Ouzom Rivers received approximately 85% of the more than 800,000 hatchery fry that were stocked in 2010. The

remaining 15% were placed in some Oloron tributaries having low density of wild juveniles (Lourdios, Vert and Aspe Rivers).

Sample site	N	Length (mm)
Wild juveniles		
Pau	7	109±37
Ossau	12	146±24
Aspe	8	158±22
Lourdios	2	177±13
Oloron	8	129±9
Saison	3	179±17
Verts	4	117±16
Hatchery larvae		
Medous	10	25±9
Lapitxuri station	24	53±9
Hatchery-reared fish released		
Ouzom	4	171±35

Table 1. Summary information for juvenile Atlantic salmon collected from 8 rivers in the Adour basin and hatcheries. Shown are locations where fish were collected, year of collection, sample size (N) and mean fish size (mm total length ± SD).

Juveniles Atlantic salmon were also obtained from a second hatchery but held under natural conditions (photoperiod, food, water chemistry, temperature) at the Lapitxuri Field Station located in south-western France (43° 17' N; 1° 29' W); Institut National de Recherches Agronomique (INRA) - Hydrobiological Station (**Fig. 1b, Table 1**).

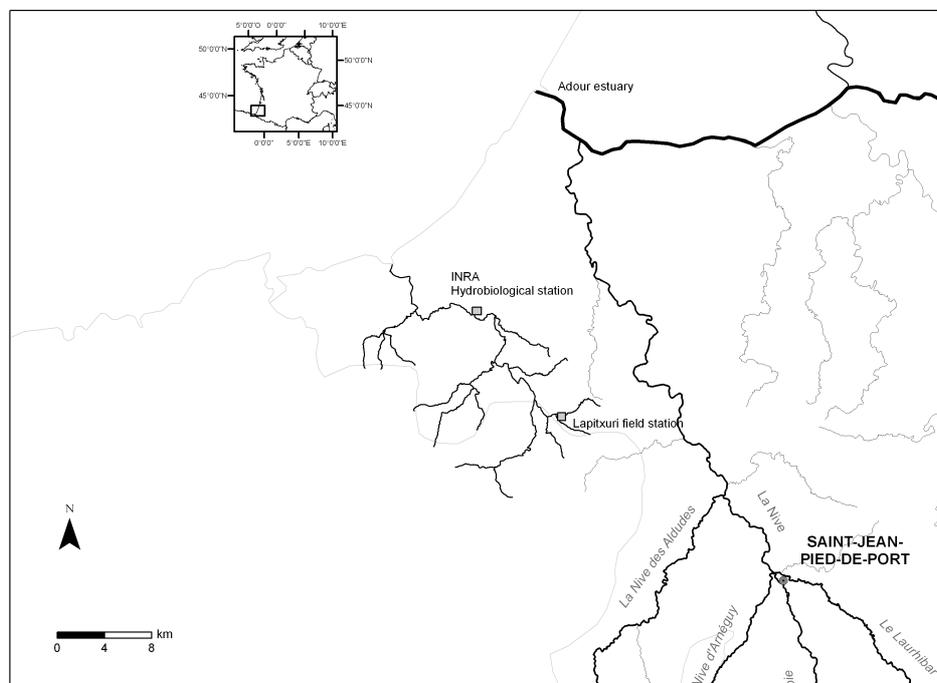


Fig. 1. (b) Map of rivers where juveniles Atlantic salmon (black stars) and water samples (white diamonds with numbers associated to each river) were collected in the Adour basin. The location of Medous hatchery was also shown.

Experiments were conducted at both hatcheries from Medous and Lapitxuri because those two sites have contrasting stream water chemistry. The Lapitxuri field station has a controlled-flow channel which was built alongside the Lapitxuri Brook, a tributary of the Nivelles River. The channel is subdivided into 13 sections that are 10m long and 2.8m wide. Each has a 0.6m thick layer of 1–8 cm gravel and water flow is regulated by valves located at the head end of the structure (Beall & de Gaudemar 1999). Water velocity (0.30 m s^{-1}) and water depth (25–35 cm) were maintained at optimal values for *S. salar* juvenile survival. Genitors (2 males and 1 female) were obtained from the Bidassoa River, a neighbouring stream with river mouths 10 km apart at the Spanish border. Adults used in this experiment were all grilse [one sea winter; female fork length (L_F): 578mm; males L_F : 713 and 620 mm] and were captured in November 2010 in traps located on the fish ladders of the Vera-de-Bidassoa dam on the Bidassoa River. Eggs were fertilized on November 25th 2010, and embryos were placed in a flow through incubator that drew water directly from Lapitxuri channel. Temperature was maintained at around 6°C. On January 25th 2011, larvae were marked with Alizarin Red S ($C_{14}H_7O_7SNa$, Sigma-Aldrich Corporation, Saint Quentin Fallavier, France) shortly post yolk absorption. The purpose was to introduce a fluorescent mark in the otoliths before transferring larvae to the Lapitxuri experimental site. During the experiment, a flood event occurred on February the 23rd (Day 25) and modified the chemistry of the Lapitxuri channel water during almost 3 weeks. In order to analyse variations and kinetics of Sr and Ba incorporations in otoliths after the flood event, a second fluoromarking immersion took place on March the 15th, 49 days after onset of the experiment. Juveniles were then released in the Lapitxuri channel. Each marking involved immersion for 3h in a bath containing 100 mg L^{-1} of Alizarin Red S (ARS) (Caudron and Champigneulle 2009). No mortality was attributable to the marking. Fish were reared for 127 days after first marking at the Lapitxuri Field Station and a total of 24 parr (age 0⁺; mean \pm S.E. L_F : $52.92 \pm 8.78 \text{ mm}$) were analysed (**Table 1**).

Juvenile collection into the Adour river system

Juvenile Atlantic salmon were collected in September 2010 from 8 rivers throughout their native range in the Adour basin (**Fig. 1a**, **Table 1**). Fish were collected by Migradour (Regional fishermen Association), using a standardized electrofishing method, each lasting 5 minutes and comprised only one pass. Sampling sites are shallow riffles between pools, where densities of fry are higher. The sites were fished in an upstream direction, each site being combed carefully with two-metre anode strokes in a downstream direction, after which 50

centimeters sideways steps were taken. The lengths of all the salmon were measured to the nearest millimetre. The determination of age was undertaken by reading the scales of all specimens. Scale samples were preserved in paper envelopes and sent to the INRA laboratory (Institut National de la Recherche Agronomique, St. Pée sur Nivelles, France) to determine the cohort of the analyzed individuals (Baglinière 1985). The fishes had a freshwater age between 0⁺ and 2⁺ years, but we selected only 0⁺ year old fish. Hatchery reared fishes were identified by the absence of their adipose fin, which was removed when the fish were juveniles in the Medous hatchery. Four hatchery reared fishes previously released in the Ouzom River were analysed (**Table 1**). A total of 44 wild fishes from the other rivers (Pau, Ossau, Aspe, Lourdios, Oloron, Saison and Verts Rivers) were included in the analyses (**Table 1**). All fishes were frozen upon collection.

WATER SAMPLING

During the rearing period at Medous hatchery, temperature and water chemistry were monitored each fifteen days during 3 months ($n=5$). A constant water temperature of 9°C was maintained during the experiment. Sampling frequency was higher at Lapitxuri location to determine precisely temporal variability in water temperature and elemental concentrations of Sr, Ca and Ba. Channel water temperature was measured daily every 2 hours and elemental concentrations were sampled weekly. Water chemistry was also investigated across the 8 rivers in the Adour basin where juveniles of Atlantic salmon were collected (**Fig. 1a**). Temporal variability in water chemistry during an annual hydrological cycle was checked on all these rivers based on a monthly sampling strategy from December 2009 to September 2010. In the same time environmental variables such as temperature and conductivity were measured.

Water samples were filtered through 0.45 µm Nalgene PTFE (polytetrafluoroethylene) filters with syringes into 50ml acid-washed LDPE (low-density polyethylene) bottles and acidified (2%) using concentrated, ultrapure HNO₃ (JT Baker, Ultrex II). All plastic materials used for sample collection were acid-washed prior to use. Samples were kept on ice in the field and refrigerated upon return to the laboratory.

WATER SAMPLE PREPARATION AND ANALYSIS

Water samples were diluted 10-fold with 2% HNO₃ and analyzed using solution-based ICP-MS (X7 series CCT ICP-MS Thermo Electron, UK) to measure Sr and Ba concentrations. Ca was determined using ICP-AES (Inductively Coupled Plasma Atomic Emission Spectrometry - ACTIVA, Jobin Yvon). Internal standard of Indium (2 µg L⁻¹) was used to correct for instrument drift. Blanks were regularly performed, using the same protocol as for the samples, with 18.2 MΩ MQ water (Millipore). The general performance of the procedure was checked every 10 samples using the certified reference freshwater SLRS-4 (NRCC, Canada). Mean Sr:Ca (mg g⁻¹) and Ba:Ca (µg g⁻¹) ratios were calculated for each site. External precisions (relative standards deviations) for the laboratory standard ($n = 24$) were 0.5% for Sr:Ca, and 0.9% for Ba:Ca.

OTOLITH PREPARATION AND ANALYSIS

Frozen fishes were thawed, measured (fork length or total length), and dissected to remove pairs of sagittal otoliths. Otoliths were rinsed in distilled water, air-dried, and one *Sagitta* per fish was embedded in epoxy resin (Araldite 2020, Escil) with the primordial surface downwards. Resin blocks were ground with ultrapure water and sandpaper (1200– 4000 grit) until the primordium was reached. Finally, otoliths were rinsed with ultra pure-water, and then air-dried before being stored in individually labelled plastic vials. During all sample preparation, samples only came in contact with non metallic and acid-leached equipment. Detection of Alizarin Red S marks on otoliths was carried out using an Eclipse 90i compound microscope (Nikon, Champigny sur Marne, France), equipped with a Nikon G-2A filter cube (excitation filter: 510–560 nm / dichromatic mirror: 565 nm / barrier filter: 590). Digital images of each structure were recorded using the Nikon digital camera DXM1200C. As the otoliths of juveniles reared at Lapitxuri station had known temporal markers (2 fluorescent marks), we matched otolith continuous profiles of Sr:Ca and Ba:Ca ratios to the water chemical profiles. The yolk absorption marks were also observed on all the otoliths under transmitted light at 400× and 1000× magnifications and digital calibrated images were also taken. Distances from the otolith core to the yolk absorption mark were measured. Cleaned otoliths were analyzed for Sr:Ca and Ba:Ca ratios on an Elan DRC 2 (Perkin Elmer, USA) inductively coupled plasma quadrupole mass spectrometer (ICP-MS) coupled to a high repetition rate Infra Red femto-second laser ablation system (Alfamet-Novalase, France). A

linear raster scan ablation (width: 30 μm) was taken from 50 μm before the *nucleus* to the edge along the longest growing axis of each otolith. The laser beam, applied with a 500 Hz frequency, was rapidly moved by a back and forth displacement along the axis parallel to the annuli (y axis; speed 1mm s^{-1}) while the otolith was slowly advanced in the perpendicular direction (x axis; speed 5 μm s^{-1}) (Tabouret et al. 2010). Depth penetration of the laser was 15 μm . A He gas stream carried ablated material to the ICP-MS (carrier gas flow rate 0.68 L min^{-1}), where it was mixed with an Ar sample gas and a wet aerosol (2% HNO_3) supplied by a self-aspiring (1ml min^{-1}) conical nebulizer in the concentric region of the quartz dual inlet spray chamber. In addition, a low volume ablation cell (3.7 cm^3) was used to minimise signal peak broadening and enhanced the signal-to-noise ratio. In these conditions, the washout time was 2s. Elemental ratios were quantified by monitoring ^{43}Ca , ^{86}Sr and ^{138}Ba . Calcium was used as an internal standard to improve the reliability of the concentration measurement (Campana 1999). Elements were standardised to calcium based on the stoichiometry of calcium carbonate (389 000 $\mu\text{g Ca g}^{-1}$ otolith) (Brown and Severin 2009). Quantification of trace elements in otoliths was achieved by external calibration using both carbonate pellets (Barats et al. 2007) and 3 NIST glass standards (610, 612, 614) to ensure the best accuracy. An otolith Certified Reference Material (NIES 22, National Institute for Environmental Studies) was also pelletised and used in the quality assurance of the analysis of selected trace elements in fish otolith. A series of the samples were arranged randomly into the ablation cell to avoid the possibility of confounding potential instrument drift effects with stock differences. The limits of detection ($\mu\text{g g}^{-1}$ in otoliths) achieved in this study were as follows: ^{86}Sr 3.6 and ^{138}Ba 0.03. They were based on a 3σ criterion, where σ is the standard deviation for the mean blank count of each isotope. All the element concentrations in the otolith were above the detection limits.

DATA ANALYSIS

Juveniles from each site (hatchery-raised and river-born fish) were used to associate variations in otolith elemental profiles over the entire fish life with water chemistry. Data from laser transects of hatchery-reared and field-collected fish were plotted as simple line graphs for qualitative comparison. Relationships between otolith elemental ratios, averaged across juveniles from each site, and ambient water chemistry, averaged across the entire sampling time within each site, were investigated by scatter plots and Pearson's correlation analysis. We calculated mean otolith Sr:Ca values in the region of the otolith accreted during residency in rivers or hatcheries, but after yolk absorption (~200 μm from primordia). This

region was just distal to the dark band diagnostic of the onset of exogenous feeding (Barnett-Johnson et al. 2008). At this step, core region was out of interest, because the prefeeding values of Sr:Ca reflects Sr derived from both marine (maternally inherited) and natal river sources (Bacon et al. 2004, Bacon et al. 2005, Miller and Kent 2009). Ba:Ca otolith profiles exhibited irregular variations throughout the life of fishes with peaks and stability periods. Values of those typical patterns were systematically averaged and compared to mean water Ba:Ca ratios in order to understand if those peaks were related to ambient water chemistry.

RESULTS

OTOLITH CHEMISTRY OF HATCHERY-REARED AND FIELD-COLLECTED FISH

Sr:Ca ratios in primordial otoliths of hatchery-reared fish from Medous (**Fig. 2a and 5a**) were nearly three times lower than those for wild fish and Lapitxuri channel (**Fig. 3a and 6b,c**). The range of Sr:Ca_{core} mean ratios between these two groups did not overlap (0.79 ± 0.11 and 2.56 ± 0.41 respectively). Fish from the Ossau River was shown in Figure 2 as a representative river because similar fluctuation patterns in elemental ratios of Sr:Ca_{core} were observed in wild-born fish from the other rivers. These ratios decreased after the yolk absorption mark (~150 μm from primordia) and were interpreted as the marine maternal investment in yolk material (Kalish 1990, Miller and Kent 2009, Volk et al. 2000). In contrast hatchery reared juveniles were progeny of wild-origin Atlantic salmon but reared from juvenile stage to adulthood in captivity at Cauterets hatchery. Genitors (particularly females) experienced low Sr:Ca ratios in water ($1.75 \times 10^{-3} \pm 0.14$) during their entire life cycle which was much lower than concentrations of strontium in the eight rivers we investigated. Therefore, otolith Sr:Ca_{core} were systematically lower in progeny of females from hatchery compared with progeny of wild females (Donohoe et al. 2008). After the larval phase, incorporation of Sr:Ca ratios into the region of the otolith accreted during residency in freshwater (natal tributaries, Medous hatchery or Lapitxuri channel) remained stable until fish collection, despite slight variations of Sr:Ca ratios and rising temperatures in water (**Fig. 2, 3, 5 and 6**).

Contrary to the Sr:Ca profiles, the Ba:Ca life history transects exhibited more variations. Ba:Ca ratios were characterised by a maximum peak corresponding to the yolk absorption mark (~150 μm from primordia), followed by a progressive decrease until ratios remained stable (**Fig. 2a, 3a, 4, 5a, 7b,c**). These typical patterns were observed in all the otoliths of hatchery-reared fish and field-collected fish despite differences in elemental ratios

of Ba:Ca among rearing origins. Furthermore, this Ba:Ca peak pattern was not explained by Ba:Ca ratio changes or temperature variations in the ambient water, as they remained stable over the course of the experiments in rearing waters of Medous and Ossau River (**Fig. 2b, 3b,c**).

Ba:Ca life history transects exhibited a second typical peak after the yolk absorption mark in the case of fish that have been stocked in rivers (**Fig. 5a**). Four hatchery-reared fishes from Medous, stocked on April 15th in the Ouzom River exhibited (1) pattern of Ba:Ca variation before release (<300 μ m) similar in form and magnitude to that from Medous hatchery-reared fish and (2) a maximum peak of Ba:Ca just after release in the Ouzom River (>300 μ m). This Ba:Ca peak pattern could not be explained as a result of temperature variations between Medous hatchery and the Ouzom River because temperatures in both ambient waters at the date of release were equivalent (9 °C) (**Fig. 5c**). However, Ba:Ca ratios in water from Medous hatchery (**Fig. 2b**) were nearly two times lower than those measured in the Ouzom River at the time of release (**Fig. 5b**).

In the case of fishes reared under natural conditions at Lapitxuri channel, a second typical Ba:Ca peak (~320 μ m), after the one at yolk absorption mark, was also observed (**Fig. 7b,c**). Otoliths of all fishes maintained in Lapitxuri channel showed similar patterns of chronological Ba:Ca variation, irrespective of sex and size at death. Between the two otolith marks of ARS, a flood event occurred after 25 d of experiment and Ba:Ca ratios in the ambient water increased two times greater than previously measured (**Fig. 7a**). High levels of Ba:Ca in water were observed during 25 days. Otolith precipitation rate of juveniles (mean \pm SD) was 2.39 \pm 0.31 μ m ($n=24$) calculated from width between ALC marks and number of days between those two marks (20 days of exposure). This growth rate was used to calculate the time lag of the response on the otolith Ba:Ca ratios. The responses of Ba:Ca_{otolith} ratios to environmental change were not observed immediately after water chemistry changes in the experiment. Mean Ba:Ca ratios in otoliths increased from $10 \cdot 10^{-6}$ to $13 \cdot 10^{-6} \pm 1.6 \cdot 10^{-6}$ (mean \pm SD), ~20 days after water chemistry changes (**Fig. 7b,c**). Some otolith transects from Lapitxuri channel were characterized by high Ba:Ca peaks reaching $15 \cdot 10^{-6}$ before concentrations decreased to a more stable value, whilst transects of other juveniles exposed to identical natural conditions within the same channel displayed no major peaks and a more gradual decrease in Ba:Ca before reaching a stable value. Maximal Ba:Ca_{otolith} ratios did not differ among mean somatic growth rate (Kruskal-wallis test, $p>0.01$). Importantly, the equilibrium value when Ba:Ca concentration became stable after the peak did not vary among individuals in the same channel (**Fig. 7b,c**).

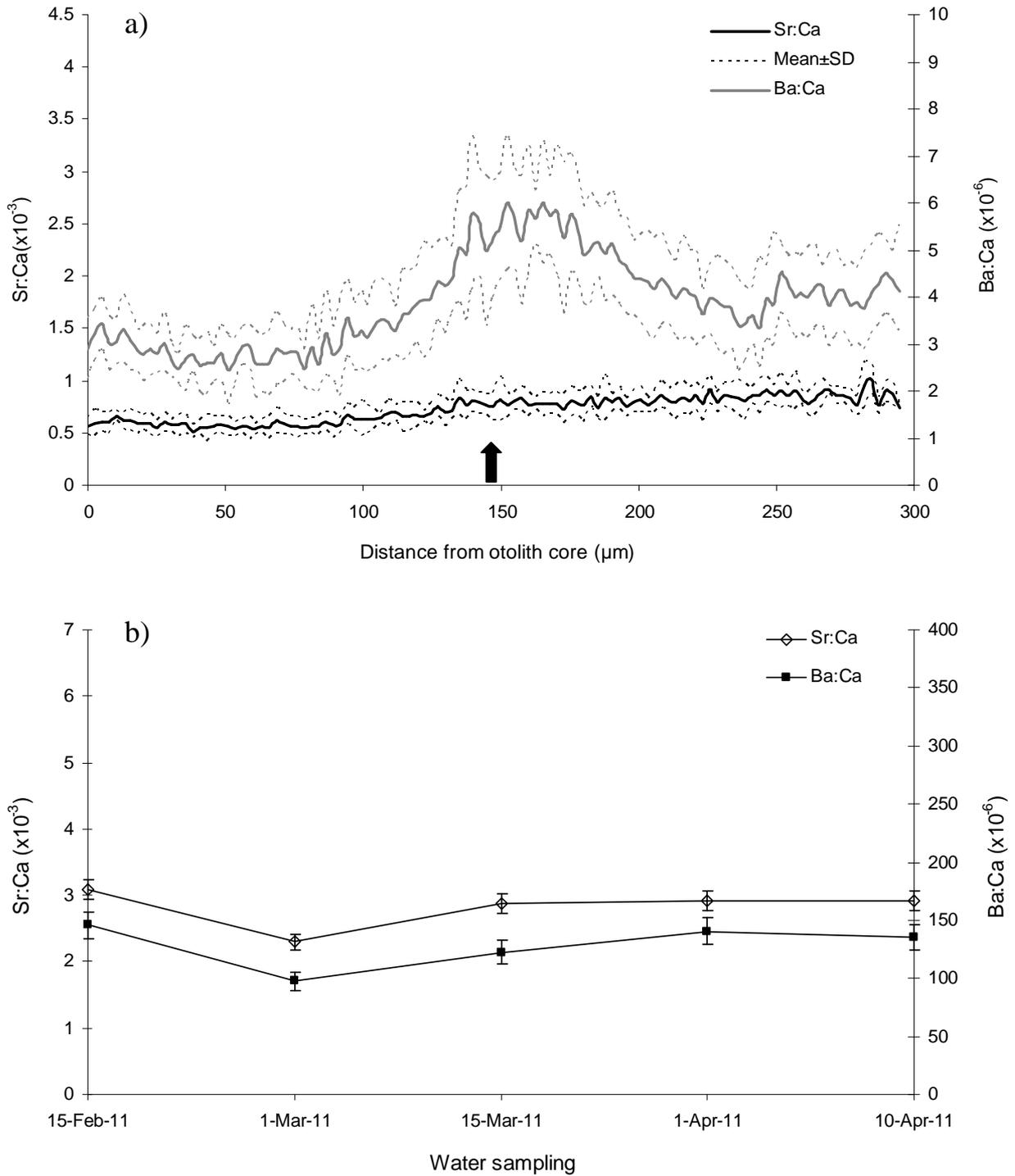


Fig. 2. (a) Average Sr:Ca (black line) and Ba:Ca (grey line) time series (mean+sd) in otoliths of 10 hatchery-reared fish from Medous hatchery. Yolk absorption mark is represented by a black arrow. (b) Chronological Sr:Ca (open diamonds) and Ba:Ca (black squares) variations in rearing water from Medous hatchery during the experimental period.

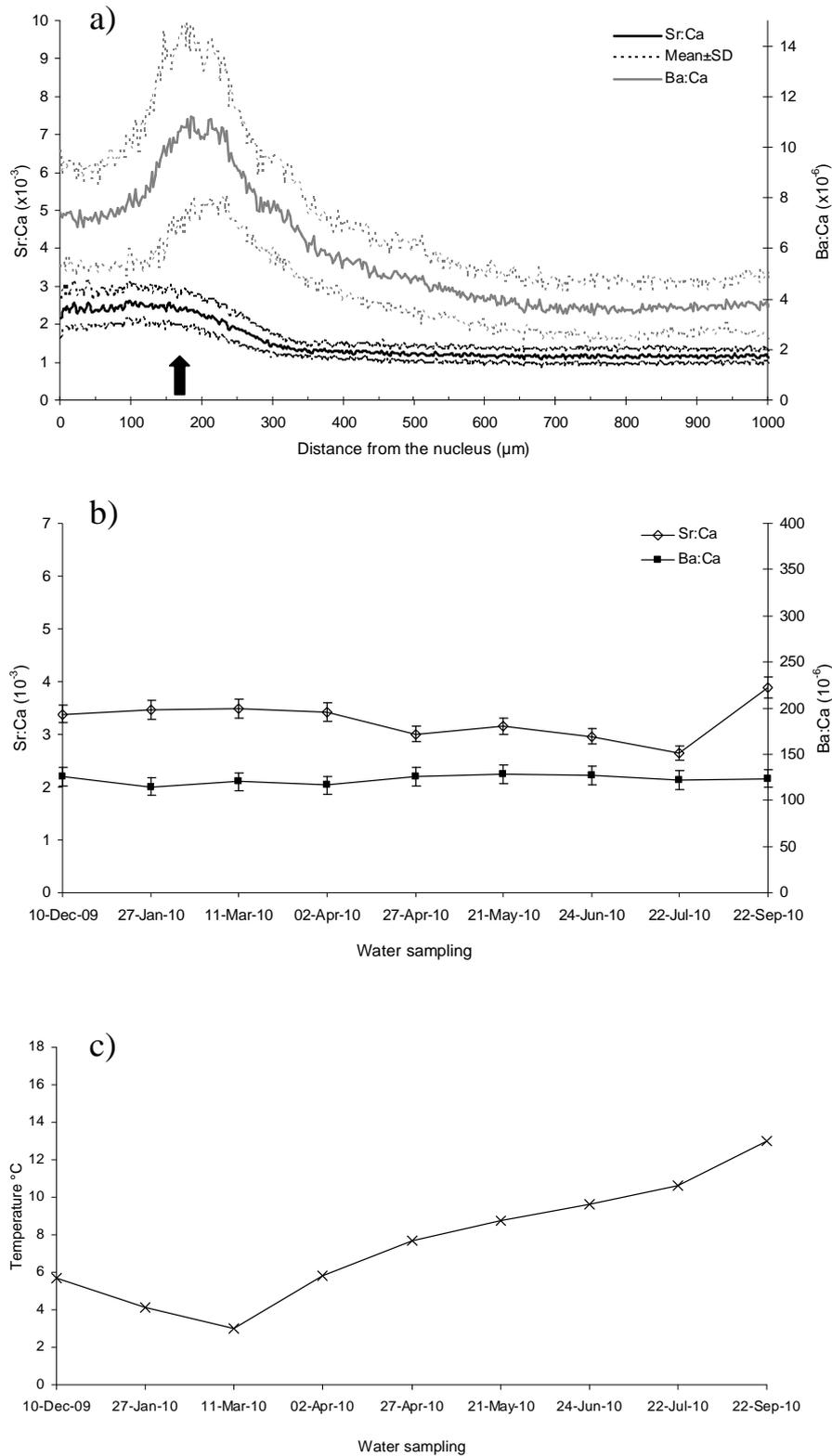


Fig. 3. (a) Representative continuous profiles showing the evolution of Sr:Ca and Ba:Ca ratios (black line and grey line respectively) in otoliths of 12 wild juveniles *Salmo salar* caught in the Ossau River. Yolk absorption mark is represented by a black arrow. (b) Chronological Sr:Ca (open diamonds), Ba:Ca (black squares) and (c) temperature variations in the Ossau River from December (spawning) to September (date of capture).

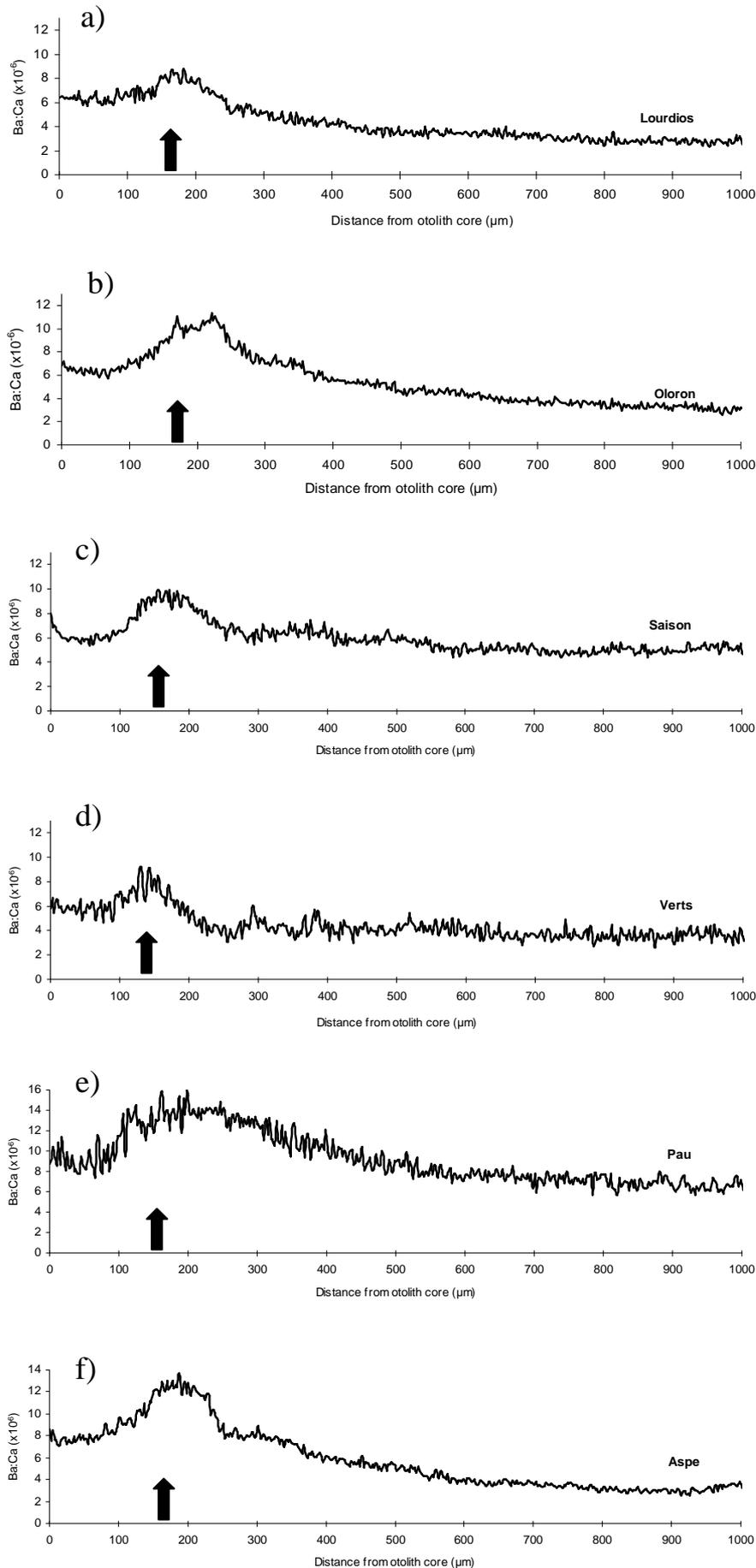


Fig. 4. Average Ba:Ca time series in otoliths of (a) 2 wild-born fish from the Lourdios River, (b) 8 wild-born fish from the Oloron River, (c) 3 wild-born fish from the Saison River, (d) 4 wild-born fish from the Verts River, (e) 7 wild-born fish from the Pau River and (f) 8 wild-born fish from the Aspe River. Yolk absorption mark is represented by a black arrow.

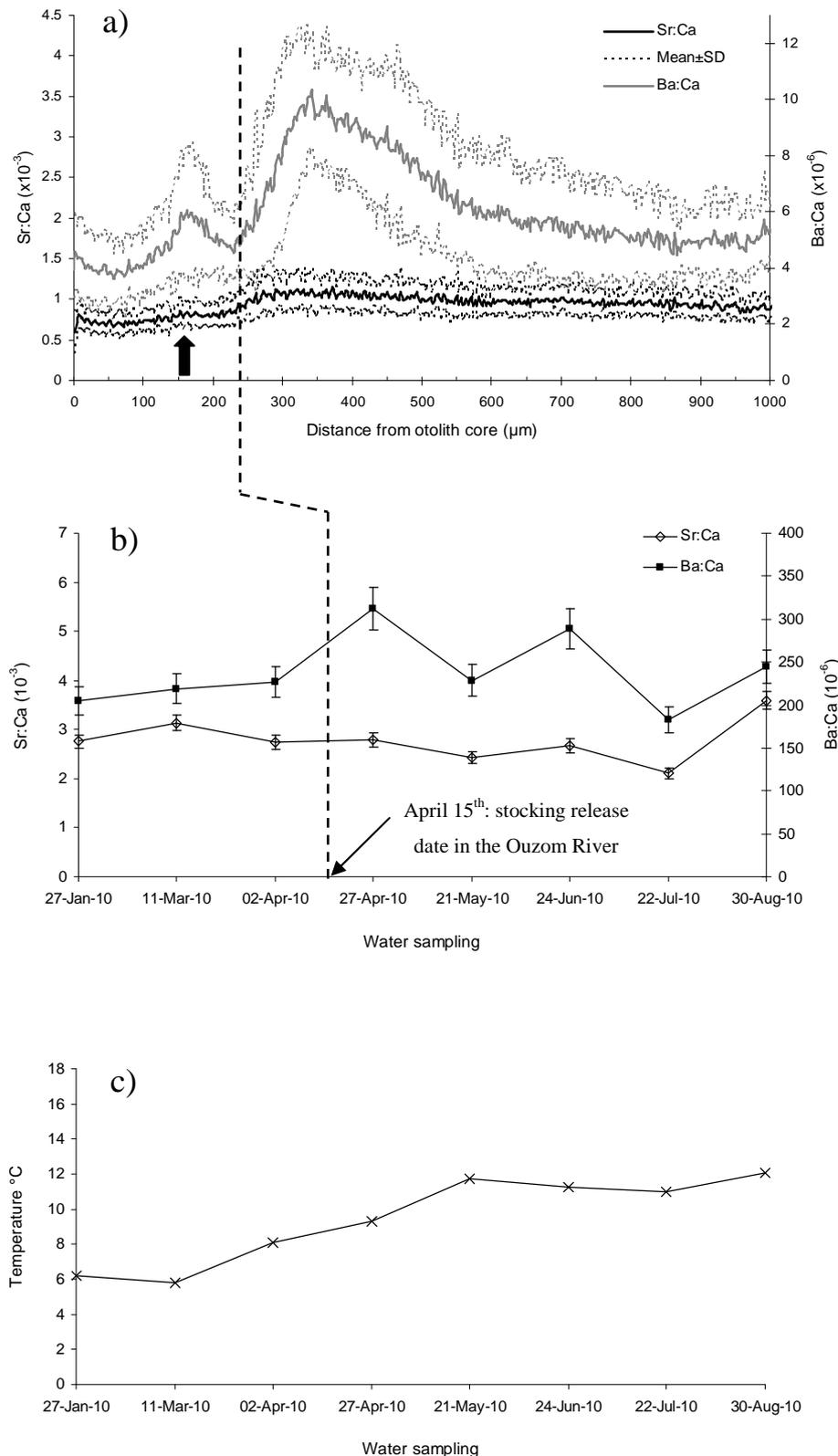


Fig. 5. (a) Average Sr:Ca (black line) and Ba:Ca (grey line) time series (mean+sd) in otoliths of 4 hatchery-reared fish released in the Ouzom River. Dashed line represents the stocking release date on April 15th. Yolk absorption mark is represented by a black arrow. (b) Chronological Sr:Ca (open diamonds), Ba:Ca (black squares) and (c) temperature variations in rearing water of the Ouzom River from January to the end of August (date of capture).

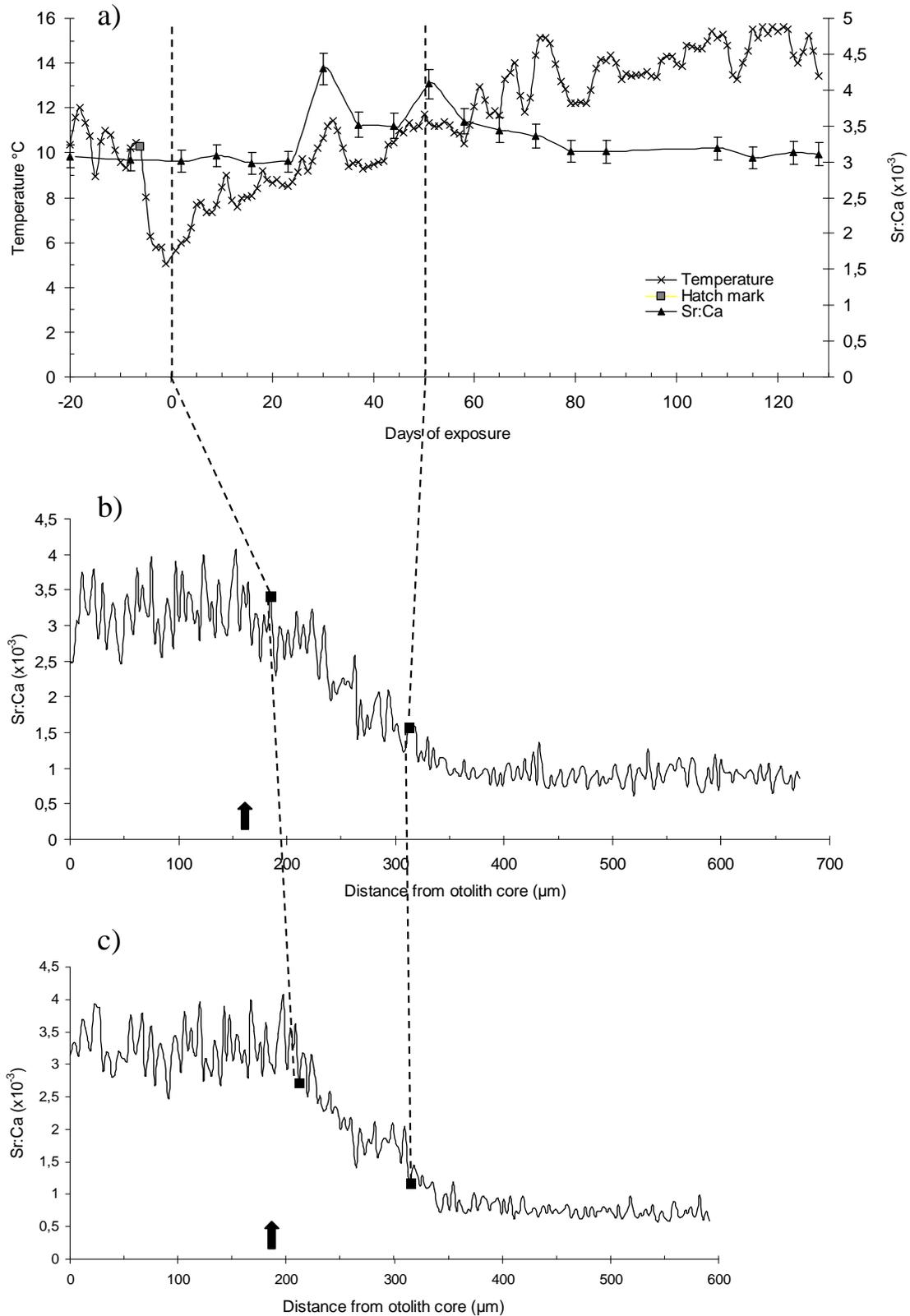


Fig. 6. *Salmo salar*. (a) Chronological Sr:Ca (black triangles) and temperature (crosses) variations in rearing water of the Lapitxuri channel. (b) Plot displaying changes in otolith Sr:Ca of a juvenile ($L_f = 64\text{mm}$, age 0^+) over a 125 d period following the first alizarin red S (ARS) marking (dashed line). The second ARS marking was done after 50 d of experiment. (c) Plot displaying changes in otolith Sr:Ca of a smaller juvenile ($L_f = 45\text{mm}$, age 0^+). Yolk absorption mark is represented by a black arrow.

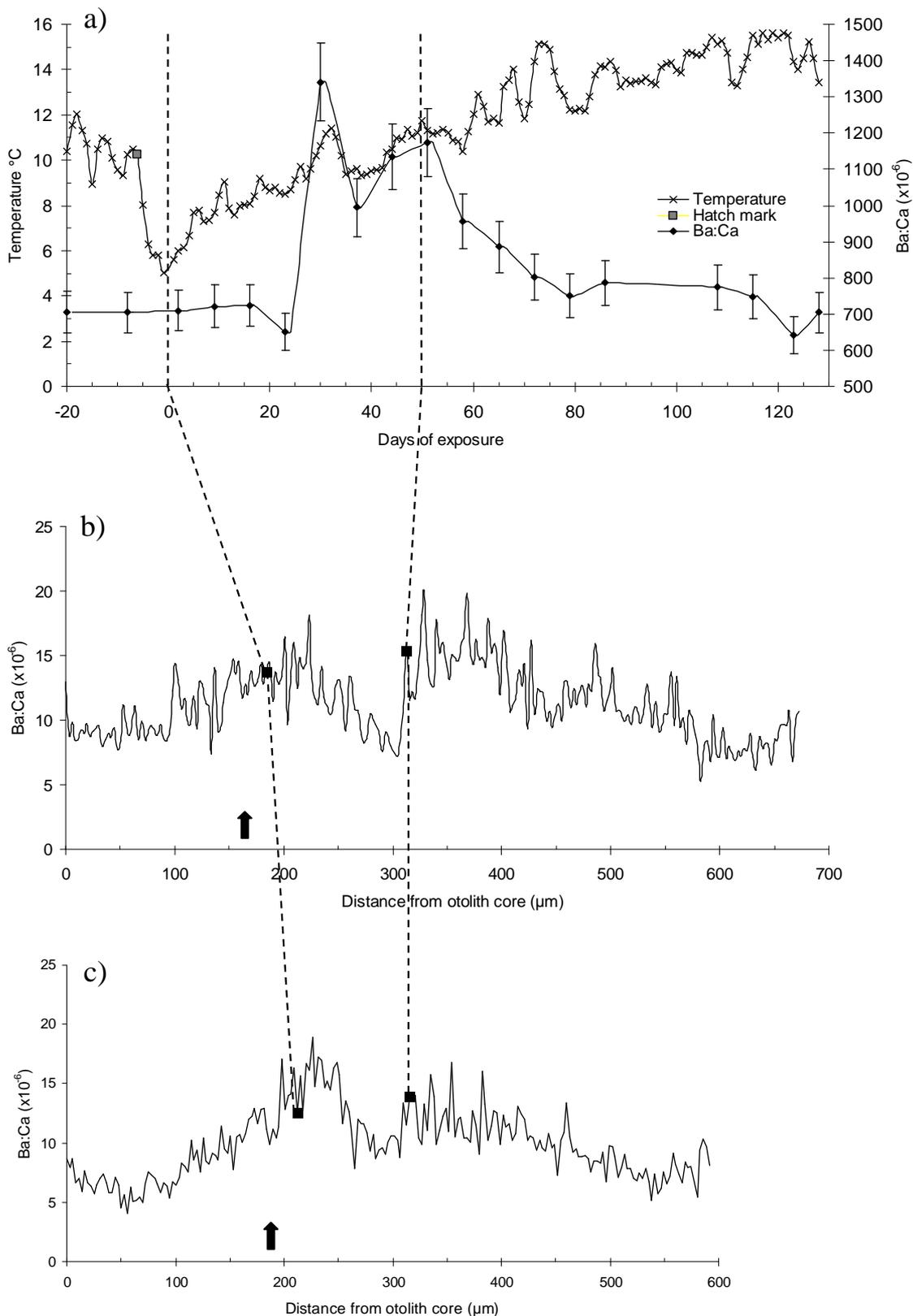


Fig. 7. *Salmo salar*. (a) Chronological Ba:Ca (black triangles) and temperature (crosses) variations in rearing water of the Lapitxuri channel. (b) Plot displaying changes in otolith Ba:Ca of a juvenile ($L_f = 64\text{mm}$, age 0^+) over a 125 d period following the first alizarin red S (ARS) marking (dashed line). The second ARS marking was done after 50 d of experiment. (c) Plot displaying changes in otolith Ba:Ca of a smaller juvenile ($L_f = 45\text{mm}$, age 0^+). Yolk absorption mark is represented by a black arrow.

OTOLITH MEAN RATIOS OF SR:CA AND BA:CA vs WATER CHEMISTRY

Mean ratios of Sr:Ca and Ba:Ca calculated when both ratios remained stable, from after the yolk absorption mark to the edge, were compared to mean ratios in water streams across the entire sampling period. Otolith Sr:Ca ratios increased with ambient concentrations, for both hatchery-reared and field-collected fish (**Fig. 8a**). A Linear equation characterising the relationship between otolith $[\text{Sr:Ca}]_{\text{otolith}}$ and ambient Sr:Ca $[\text{Sr:Ca}]_{\text{water}}$ was given by:

$$[\text{Sr:Ca}]_{\text{otolith}} = 0.288 \cdot [\text{Sr:Ca}]_{\text{water}} \quad (r^2 = 0.98, p < 0.01)$$

Ba:Ca ratios in otoliths were significantly correlated with ambient Ba:Ca ratios (**Fig. 8b**). A logarithmic equation best represented the relationship between Ba:Ca in water $[\text{Ba:Ca}]_{\text{water}}$ and otoliths $[\text{Ba:Ca}]_{\text{otolith}}$:

$$[\text{Ba:Ca}]_{\text{otolith}} = 4.159 \cdot \ln [\text{Ba:Ca}]_{\text{water}} - 16.839 \quad (r^2 = 0.98, p < 0.01).$$

ONTOGENY

Ba:Ca otolith profiles exhibited irregular variations throughout the life of fishes with peaks and stability periods. Values of those typical patterns were averaged and compared to mean water Ba:Ca ratios in order to understand if those peaks were related to ambient water chemistry (**Fig 8b**). In the case of fishes reared at Lapitxuri channel, the second $\text{Ba:Ca}_{\text{otolith}}$ peak (“**Water peak Lapitxuri**” on **Fig. 8b**) observed with a time lag of 20 d after the flood event, was correlated with high levels of Ba:Ca in water at that time. Consequently, otolith Ba:Ca ratios outside the maternal region, covaried with the Ba:Ca ratio of the water in which juveniles were reared. In contrast, whatever the origin of fish, peaks of Ba:Ca measured at the yolk absorption mark showed no relationship to the ambient Ba:Ca ratios (see **YA Pau, YA Ossau, YA Medous, YA Lapitxuri; Fig. 8b**). In addition, hatchery-reared fishes from Medous, stocked in the Ouzom River also displayed a maximum peak of Ba:Ca just after release (300 μm) which was not related to the Ouzom water chemistry. Although, $\text{Ba:Ca}_{\text{water}}$ ratios from Medous hatchery were nearly two times lower than those measured in the Ouzom River at the time of release, the $\text{Ba:Ca}_{\text{otolith}}$ response was disproportionate before ratios returned to lower and more stable values towards the date of capture. Such variations of otolith Ba:Ca from the core to the edge (yolk absorption and transition from Medous hatchery to the Ouzom River) which did not match those of water chemistry indicated the presence of ontogenetic and physiologic effects on otolith chemistry for Atlantic salmon.

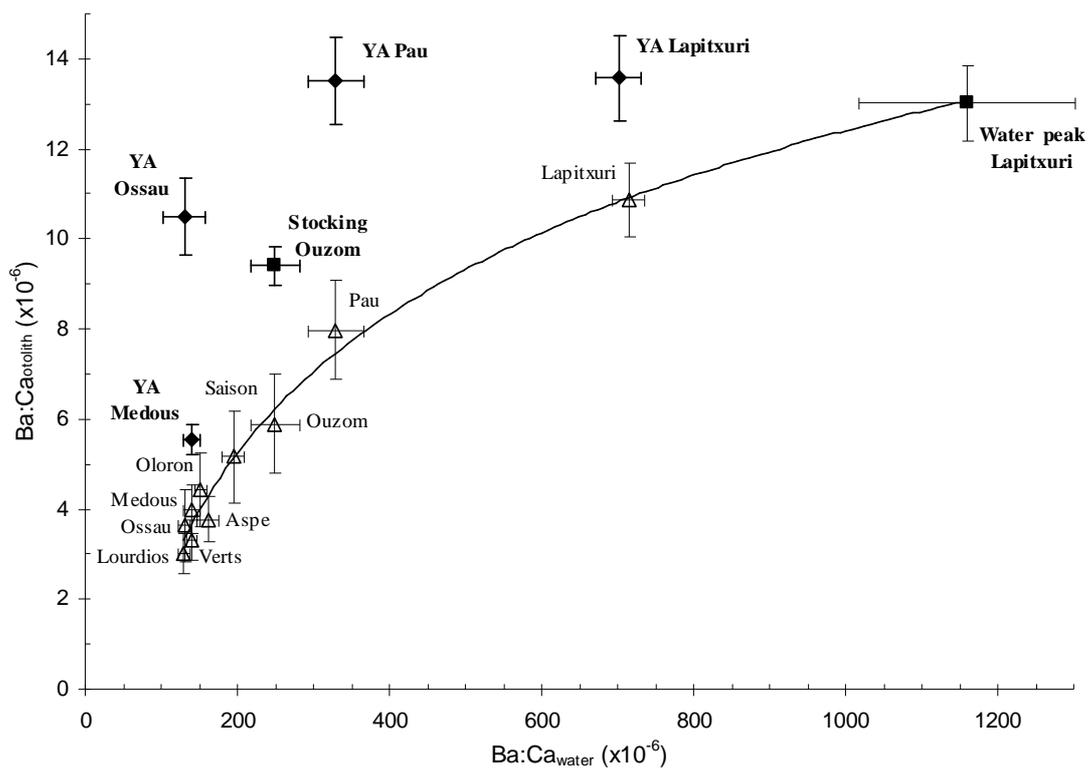
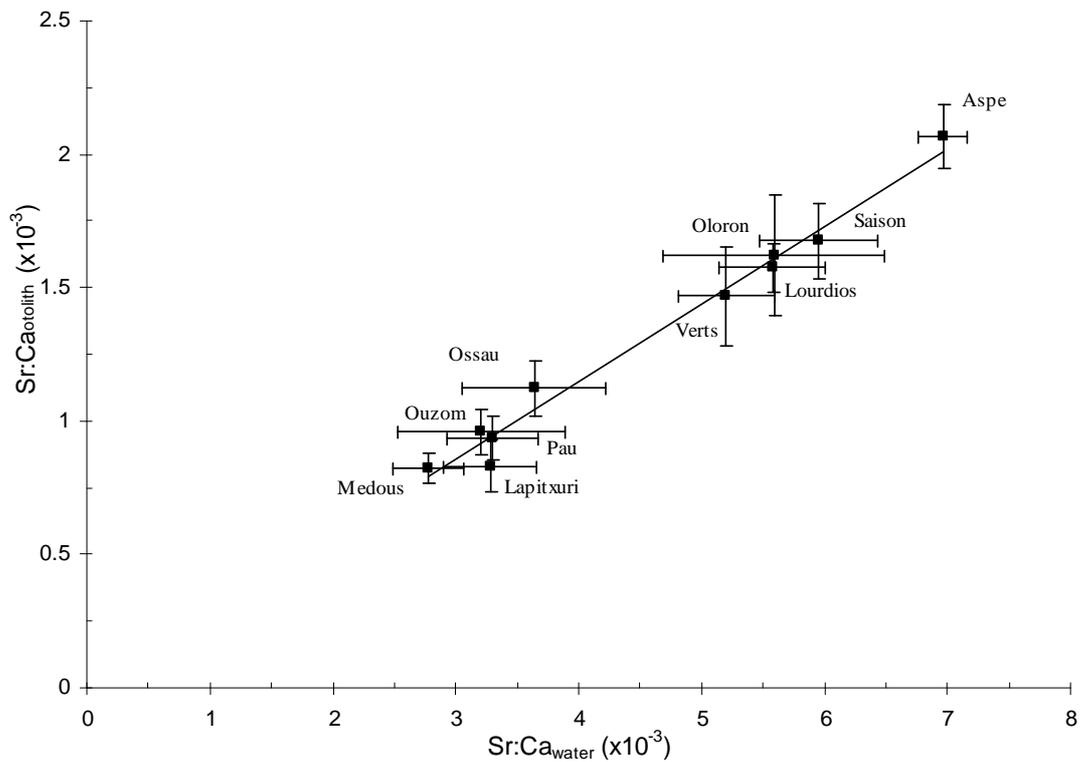


Fig. 8. (a) Plot of otolith versus ambient Sr:Ca from field, Lapitxuri channel and Medous hatchery collections. (b) Plot of otolith versus ambient Ba:Ca from field, Lapitxuri channel and Medous hatchery collections (open triangles). Peaks of Ba:Ca measured at the yolk absorption mark are represented by black diamonds (YA Ossau, YA Pau, YA Medous, YA Lapitxuri). Maximum peaks of Ba:Ca in otoliths of hatchery-reared fish from Medous measured just after release in the Ouzom River are represented by a black square (Stocking Ouzom). Ba:Ca_{otoolith} peak from fish reared at Lapitxuri channel following the flood event are also represented by a black square (Water peak Lapitxuri). Regression equations are calculated using mean values. Data points are displayed as the mean \pm standard error of the mean.

DISCUSSION

Applications of otolith microchemistry in studies of freshwater, anadromous or marine fish assumed that trace element concentration in otoliths reflected trace element concentration in the ambient water (Elsdon and Gillanders 2003). In the present study, we discovered that although element-to-calcium ratios in juvenile Atlantic salmon otoliths were positively correlated with ambient elemental concentrations, other factors (such as physiological effects) influenced Ba deposition in otoliths.

In the present study, Sr:Ca and Ba:Ca in juvenile Atlantic salmon otoliths increased with increasing water elemental concentrations in both the hatchery-reared and field-collected fish. Our data supported numerous studies in the marine, estuarine and freshwater literature that have established direct correlation between environmental exposure and otolith microchemistry (Bath et al. 2000, Collingsworth et al. 2010, Dorval et al. 2007, Elsdon and Gillanders 2004, Gibson-Reinemer et al. 2009, Kerr et al. 2007, Kraus and Secor 2004, Secor et al. 1995, Tabouret et al. 2010, Wells et al. 2003). Although, variations in Sr:Ca ratios at the scale of month were detected in waters from field experiments (rivers and Lapitxuri channel), incorporation of Sr:Ca ratios into the region of the otolith accreted during residency in the natal tributaries remained stable and mean Sr:Ca_{otolith} ratios were significantly correlated with mean Sr:Ca_{water} ratios across the whole sampling period. Moreover, we did not detect any significant temperature effects on otolith Sr:Ca levels. Although, juveniles of Atlantic salmon in streams of origin were subjected to seasonally varying temperatures (from winter to the beginning of autumn), Sr:Ca ratio otolith profiles remained stable over this growing time period. Juveniles from Lapitxuri channel also experienced rising temperatures from 10°C to 15°C, but we did not observed any variations in otolith Sr:Ca ratios after the second ARL mark. Nevertheless, it is possible that our natural conditions of low temperatures (10°C) and high temperatures (15°C) at Lapitxuri channel may not have been broad enough to detect any effects on elemental concentrations. Several studies reported contradictory results about the relationship between water temperature and strontium incorporation in otoliths; an inverse relationship (Friedland et al. 1998b, Radtke 1989, Radtke et al. 1990, Townsend 1992); a positive relationship (Arai et al. 1996, Bath et al. 2000, Fowler et al. 1995, Hoff and Fuiman 1995); or no relationship at all (Chesney et al. 1998, Gallahar and Kingsford 1996). A recent study that compared the relative effects of ambient elemental concentrations and temperature for a freshwater fish (*Perca flavescens*) found otolith Sr:Ca values to increase with increasing water temperatures (Collingsworth et al. 2010). On the opposite, a study on Atlantic salmon

examining the influence of ocean temperature on strontium deposition in otoliths of sea-caged fish proved that temperature was not the controlling factor in strontium incorporation (Clarke and Friedland 2004). Although, our experiment was not specifically designed to examine temperature effects on otolith strontium incorporation, our results provided further support for the idea that ambient elemental conditions better influence otolith chemistry than temperature.

Means Ba:Ca ratios in otoliths (taken after the yolk absorption mark to the edge) were significantly correlated with ambient Ba:Ca ratios through a logarithmic law. The same relationship has already been established in previous studies (Elsdon and Gillanders 2005a, Elsdon and Gillanders 2005b). This result could be attributed to the high ambient concentrations of Ba in Lapitxuri channel (flood event) and in freshwater systems, in general. Barium (like Sr) is believed to be substituted into the otolith by substituting for calcium ions (Campana 1999); thus, at very high ambient Ba:Ca values, a threshold is reached and Ba can no longer incorporate into the lattice sites in the otolith CaCO_3 matrix (de Vries et al. 2005, Miller 2009). The concentration ratio of Ba in otoliths did not increase with temperature in the current study, which was in accordance with the non-significant effect of temperature on Ba:Ca ratios found by previous studies (Bath et al. 2000, Fowler et al. 1995). In contrast, recent studies that compared the relative effects of ambient Ba concentrations and temperature for a freshwater fish (*Perca flavescens*) and an estuarine species (*Acanthopagrus butcheri*) found otolith Ba:Ca values to increase with increasing water temperatures (Collingsworth et al. 2010, Elsdon and Gillanders 2002). But they concluded that Ba:Ca in the otoliths was not as heavily influenced by temperature as Sr:Ca. Our results provided further support for the idea that Ba:Ca ratios in ambient freshwater better influence otolith Ba:Ca ratios than temperature.

Ba:Ca otolith profiles from hatchery-reared and field collected fish were characterised by a maximum peak at early life stages of fish at yolk absorption mark, following by a progressive decrease until ratios remained stable. As hatchery fish from Medous were reared under constant dietary formula, water chemistry and temperature, only endogenous control on elemental incorporation at particular ontogenetic stages may have affected otolith chemistry. Moreover, this common Ba:Ca peak pattern at yolk absorption mark appeared not to be modulated by ambient Ba:Ca ratios because levels of Ba:Ca peaks in the otoliths of field-collected fish were not significantly different between fishes which have grown in stream waters with low or high Ba:Ca ratios. Thus, physiological mechanisms during this transitional phase may have affected the incorporation of Ba into otoliths (Kalish 1989, Sadovy and Severin 1994).

In addition, hatchery-reared fish from Medous, stocked in the Ouzom River also displayed a maximum peak of Ba:Ca following transfer into the Ouzom River which was not related to the water chemistry. This large unpredictable response in otolith Ba:Ca, before the final equilibrium values were reached, was observed when juveniles were transferred from low Ba:Ca_{water} ratios at Medous hatchery to higher Ba:Ca_{water} ratios in the Ouzom River. In light of this, field-based studies have reported large peaks in otolith Ba:Ca associated with movements from the sea into lower salinity environments (Crook et al. 2006, Hale and Swearer 2008). A recent laboratory experiment also demonstrated some fish exhibited very large Ba:Ca peaks immediately following transfer into the lowest salinity treatment (Macdonald and Crook 2010). Although, our findings were not related with any movements across salinity gradients but across different chemical environments, we also suggested that processes controlling Ba²⁺ transport from water to the otolith of Atlantic salmon remained under strong physiological regulation and ontogenetic effects. This hypothesis requires further investigation using laboratory experiments under constant controlled conditions, which would bring more information on the Ba incorporation into juveniles *Salmo salar* otoliths (Melancon et al. 2009, Payan et al. 2002).

The incorporation of elements from the water into otoliths is a multi-barriers process (Campana 1999). Elements require time to pass from blood plasma into the endolymph of the inner ear before being precipitated onto the otolith surface (Elsdon and Gillanders 2003). In this study, otolith Ba:Ca ratios significantly increased after 20 d of exposure. Miller (2011) estimated that changes in otolith composition of juveniles Chinook salmon were detected within 2-3 d of a change in water chemistry but otolith composition did not stabilize for ~15 days. Our findings were in accordance with several previous experimental studies showing that there was significant time lag (≥ 20 d) between variations in water composition and posterior changes in otolith microchemistry (Elsdon and Gillanders 2005c, Lowe et al. 2009, Macdonald and Crook 2010, Milton and Chenery 2001, Yokouchi et al. 2011).

Our study elucidated the roles of ontogeny and physiology in driving elemental uptake and suggested that barium deposition is complex. Data presented here are unique in that Atlantic salmon were raised both in laboratory conditions and their natural environment. Therefore, we further contributed to the understanding of environmental and physiological factors influencing elemental deposition in Atlantic salmon otoliths. The predictable relationship between ambient Sr and Ba concentrations and otolith Sr:Ca and Ba:Ca measured in the present study demonstrated the utility of these elements for reconstructing the environmental history of freshwater fish. However, field-based otolith microchemistry using

early life stages of Atlantic salmon fish will need to control for the physiological effects on barium incorporation. Furthermore, our results suggested that such effects should be considered during any attempts to determine rivers of origin of Atlantic salmon based on otolith elemental composition or reconstruct the movement of individual fish among and within streams. We also expected that our results will be informative for a wide range of salmonids species.

Acknowledgements: Research was funded by regional administration (Conseil Général 64) and regional water agency (Agence de l'eau Adour-Garonne). Wild-born juvenile samples were kindly provided by MIGRADOUR and ONEMA.

6.3. Reconstitution de l'origine natale des saumons adultes

Dans cette dernière partie, nous avons appliqué l'outil géochimie des otolithes à la reconstitution de l'histoire de vie des saumons adultes (*bassin des Nives inclus*). Nous avons classé les géniteurs selon leurs origines natales (origine naturelle ou piscicole et rivière de développement au stade juvénile).

En automne 2006, 2009, 2010 et 2011 des prélèvements de juvéniles (183 au total) ont été réalisés par pêche électrique dans 12 rivières appartenant aux 3 sous-bassins versants du Bassin de l'Adour colonisé par le saumon:

- Gave d'Oloron/Aspe/Lourdios/Saison/Verts/Ossau (sous-bassin du gave d'Oloron),
- Ouzom, Gave de Pau (sous-bassin du gave de Pau),
- Grande Nive, Nive de Béhérobie, Nive d'Arnéguy et Laurhibar (sous-bassin des Nives).

18 juvéniles, nées à Cauterets, puis élevées dans les écloséries de Medous et d'Arcizans, ont également été prélevées en 2010. Ces écloséries contribuent au programme d'alevinage effectué dans le bassin de l'Adour, principalement dans le sous-bassin du gave de Pau. Enfin, 180 saumons adultes ont été capturés entre 2009 et 2011 dans l'estuaire de l'Adour (115) et, plus en amont, dans les différents sous-bassins versants de l'Adour (65 au total dont 26 du gave d'Ossau, 17 du Gave d'Oloron, 10 du Saison, 2 du Vert, 1 dans le gave de Pau, 1 dans l'Ouzom et 8 dans la grande Nive). L'âge de ces géniteurs a été calculé par lecture des écailles; les poissons ont entre 2 et 4 ans, les cohortes considérées vont de 2005 à 2008. Pour caractériser les variations spatiales des signatures géochimiques des otolithes entre rivières, on a calculé la moyenne des signaux Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca, Mn:Ca, Rb:Ca et $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ dans l'otolithe, en ne prenant en compte que la zone de croissance en rivière après la marque d'absorption du sac vitellin ou après le pic physiologique dans le cas des juvéniles alevinées. La zone sous influence maternelle entre le primordium et la marque d'absorption du sac vitellin ($< 200\mu\text{m}$) a été utilisée avec succès pour distinguer l'origine piscicole ou naturelle des individus adultes et juvéniles confondus (cf. Partie 6-2).

Les résultats concernant les variations spatiales des signatures géochimiques chez les juvéniles montrent que le fait de rajouter le bassin des Nives conduit à un chevauchement des signatures, ce qui diminue le **pouvoir discriminant entre rivières (80% contre 93%)**. Les juvéniles provenant du gave d'Oloron, du Laurhibar, du Saison et des Verts, ont des signatures géochimiques relativement proches.

L'objectif principal de cette partie 6-3 est d'attribuer rétrospectivement l'origine natale des saumons adultes nés entre 2005 et 2008. Cependant, notre base de juvéniles ne couvre pas les années de naissance des adultes. Dans la partie 6-1, nous avons montré que les variations interannuelles des signatures otolithes (pour une rivière donnée) entre 2009 et 2010 étaient mineures par rapport aux variations spatiales (entre rivières). Cela n'exclut pas que ces signatures élémentaires aient pu varier les années antérieures; c'est-à-dire des années 2005 à 2008 correspondant aux cohortes des saumons adultes. Il apparaissait donc essentiel de **vérifier la stabilité temporelle sur le long terme des signatures géochimiques**. Bien que les rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ soient supposés stables sur le long terme, les rapports Sr:Ca et Ba:Ca peuvent varier de façon plus importante.

La seule donnée disponible, mesurée régulièrement depuis 1999 dans chaque rivière, est la conductivité électrique ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). La conductivité est une mesure de la capacité de l'eau à conduire un courant électrique, donc une mesure indirecte de la teneur de l'eau en ions. Les valeurs de conductivité d'une rivière dépendent surtout de la géologie locale et des contributions relatives des différentes eaux (eaux souterraines, ruissellement de surface, fonte des neiges, pluies) en fonction des saisons. Lorsque des changements notables de conductivité sont observés dans une rivière, c'est le signe soit d'une augmentation des apports en substances dissoutes provenant du bassin versant (augmentation de la conductivité), soit d'une dilution par des eaux peu minéralisées telles que la pluie ou la fonte des neiges (diminution de la conductivité). Afin de vérifier la stabilité sur le long terme des rapports Sr:Ca et Ba:Ca dans chaque rivière, nous avons recherché l'existence de corrélations entre le Ca, le Ba, le Sr dans l'eau et la conductivité. Seul le rapport Sr:Ca dans l'eau semble corrélé positivement à la conductivité.

Nous avons montré dans la partie 6-1 que les éléments étaient enregistrés préférentiellement sur l'otolithe en période de bas débit. Aussi, nous avons mis en relation les moyennes Sr:Ca_{otolithe} et Ba:Ca_{otolithe} dans chaque rivière (2009 et 2010) avec les moyennes de la conductivité mesurée en débit d'étiage pendant ces 2 années consécutives. Nous démontrons qu'il existe une régression positive seulement pour le Sr:Ca. Or la conductivité mesurée de 1999 à 2011, en période de bas débit, reste stable et ce quelle que soit la rivière considérée. Ce constat suggère indirectement **que les rapports Sr:Ca dans l'otolithe ont probablement peu varié significativement sur le long terme**.

Nous n'avons pas observé de corrélation entre le Ba:Ca dans l'eau et la conductivité. Contrairement aux ions Sr^{2+} , qui proviennent exclusivement de l'érosion des roches carbonatés, les ions Ba^{2+} proviennent à la fois de l'érosion de roches silicatées et carbonatés.

Par ailleurs, le Barium dissous n'est pas très mobile de par son association avec des roches silicatées résistantes au lessivage et son affinité avec la phase particulaire. Ces mécanismes régulent l'abondance et la distribution du Barium dissous dans l'eau ambiante, induisant l'absence de relation avec la conductivité. Néanmoins, la stabilité sur le long terme de la conductivité, pendant les périodes de bas débits, signifierait que l'intensité du lessivage des roches carbonatées par rapport aux roches silicatées, dont dépend la quantité de Ba dissous dans l'eau, n'aurait pas changé de façon drastique depuis 1999. Ce constat suggèrerait indirectement que **les rapports Ba:Ca dans l'otolithe ont probablement peu variés sur le long terme.**

Pour caractériser la signature géochimique de chaque rivière, les signatures de tous les juvéniles collectés sur plusieurs années ont été rassemblées. La moyenne des rapports élémentaires et isotopiques ainsi produite prend en compte les variations interannuelles des signatures otolithes des juvéniles dans chaque rivière de croissance. Les Nives sont un cas à part, puisque seule l'année 2011 a été échantillonnée. Cette démarche constitue la base de notre modèle de réattribution des rivières natales pour chaque saumon adulte.

Sur 180 saumons adultes analysés, 22 ont été identifiés comme appartenant au bassin des Nives, 107 proviennent du bassin du gave d'Oloron (la majorité d'entre eux s'étant développée dans le gave d'Ossau), 24 appartiennent au bassin du gave de Pau, 9 ont été assignés au bassin de l'Adour dans son ensemble, — le modèle hésitant entre le bassin versant des Nives et celui du gave d'Oloron. L'origine de 18 adultes n'a pas été identifiée puisque leurs signatures géochimiques s'écartaient nettement de celles répertoriées dans la base des juvéniles. Ces individus pourraient provenir de bassins versant extérieurs au bassin de l'Adour (Galice ou ailleurs). Néanmoins cette hypothèse reste à prouver, dans la mesure où l'on ne dispose pas des signatures géochimiques des bassins versants voisins de celui de l'Adour. Par ailleurs, parmi les 107 adultes identifiés comme appartenant au bassin du gave d'Oloron, 10 individus ont été classés comme appartenant soit au gave d'Oloron, soit au Saison ou au Vert, sans distinction claire entre ces rivières. Dans ce cas précis, les probabilités de reclassement inférieures à 0.80 (reflet de la confiance du modèle dans l'attribution d'une rivière natale) n'ont pas permis de classer avec certitude ces 10 individus. Les incertitudes d'attribution des rivières natales s'expliquent par la présence de signatures géochimiques relativement proches entre les rivières de croissance des juvéniles (Oloron, Saison et Verts notamment).

Nos résultats montrent que **le gave d'Ossau produit le plus de saumon de retour**, suivi par le Saison et le gave de Pau. Ces résultats coïncident avec l'abondance estimée en

juvéniles 0⁺ entre 2005 et 2008 dans ces 3 rivières (Migradour). Le gave d'Ossau est la rivière de référence dans le bassin de l'Adour pour la reproduction du saumon. Le « bois du Bager », où a lieu la reproduction dans le gave d'Ossau, réunit les conditions optimales en termes de qualité d'eau, de température et d'habitats (pools et radiers). **De façon non négligeable, le gave de Pau contribue lui aussi au renouvellement de la population.** Bien que son accessibilité soit limitée dans le secteur amont, il apparaît que le gave de Pau produit des saumons adultes (d'origine piscicole ou naturelle) de retour dans le bassin de l'Adour pour pondre. Le gave d'Aspe, le gave d'Oloron, Arnéguy, Béhérobie et l'Ouzom produisent individuellement moins de 8% des saumons de retour. Ces rivières produisent moins de juvéniles 0⁺ que les 3 rivières précédentes. La grande Nive, le Lourdios, le Vert et le Laurhibar produisent moins de 2% des 180 adultes analysés, ce qui correspond aux plus bas niveaux de recrutement calculés entre 2005 et 2008.

Après avoir identifiées les rivières natales des adultes, les individus récupérés dans le bassin versant ont permis d'estimer les **taux de homing et de dispersion** à l'échelle de la rivière de développement. Les géniteurs récupérés dans le gave d'Ossau peuvent être divisés entre ceux qui reviennent dans leur rivière natale pour pondre (n = 14) et ceux qui n'y sont pas nés (n = 12). Néanmoins, la plupart de ces « dispersants » sont nés dans des rivières voisines au sein du bassin versant du gave d'Oloron. Le gave d'Ossau attire donc des géniteurs nés ailleurs, dans les affluents à proximité (Aspe et Saison). Sur 17 adultes capturés dans le gave d'Oloron, 15 sont nés dans les rivières plus en amont. Le homing pour ces individus capturés dans le gave d'Oloron est faussé, puisque ces individus (capturés vivant par des pêcheurs amateurs en début de printemps) seraient probablement remontés plus haut dans le bassin versant pour pondre au début de l'hiver. Sur 10 individus récupérés dans le Saison, 8 sont nés dans cette rivière, les 2 restants n'ont pas été identifiés clairement. Les 2 individus prélevés dans le Vert ne sont pas nés dans cette rivière. Les individus capturés dans le gave de Pau et l'Ouzom sont respectivement revenus pondre dans leur rivière natale.

Depuis une trentaine d'années, l'alevinage représente un déversement de 300 000 à 800 000 alevins/an. Depuis 2005, les juvéniles sont majoritairement déversés dans le bassin du gave de Pau (80%), les 20% restants sont déversés dans le bassin du gave d'Oloron. Nous avons donc évalué l'origine de naissance (rivière ou pisciculture) de l'ensemble des saumons étudiés, qu'ils soient juvéniles ou adultes. **Sur 183 juvéniles récupérés dans le bassin versant de l'Adour, 70 sont nés à la pisciculture de Cauterets.** La plupart d'entre eux ont été échantillonnés dans le gave de Pau et l'Ouzom et dans une moindre mesure dans le gave d'Aspe, le Lourdios et le Vert. Ces résultats sont en accord avec les fortes proportions de

juvéniles déversés annuellement dans le gave de Pau et l'Ouzom. **Sur 3 années de collecte (2006, 2009 et 2010), seulement 1 juvénile sauvage sur l'Ouzom et 4 dans le gave de Pau ont été identifiés.** Sans alevinage régulier, ces chiffres montrent à quel point la colonisation naturelle de ces rivières par le saumon reste encore difficile aujourd'hui; probablement en raison des difficultés rencontrées lors de la montaison.

Concernant les adultes, 18 saumons sur 180 sont issus de l'alevinage (soit 10%). 16 individus sur 18 d'origine piscicole ont été identifiés comme s'étant développés dans l'Ouzom et le gave de Pau. Ce chiffre est en accord avec la proportion de juvéniles déversés dans chaque sous-bassin (Pau versus Oloron). Néanmoins, tous les individus, dont la rivière de croissance a été identifiée comme étant le gave de Pau, ne proviennent pas exclusivement de l'alevinage. Sur 16 individus identifiés « gave de Pau », 10 sont nés à Cauterets avant d'être relâchés dans la rivière, mais 6 individus « sauvages » sont nés dans la rivière.

Persistence of a southern Atlantic salmon population: diversity of natal origins from otolith elemental and Sr isotopic signatures

Jean Martin¹, Gilles Bareille^{1*}, Sylvain Berail¹, Christophe Pécheyran¹, François Gueraud⁴, Frédéric Lange⁴, Françoise Daverat², Noëlle Bru³, Eddy Beall⁴, David Barracou⁵, Olivier Donard¹

¹ Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement (LCABIE), UMR CNRS-UPPA 5254 IPREM, Hélioparc Pau Pyrénées, 64053 Pau, France, jean.martin@etud.univ-pau.fr, gilles.bareille@univ-pau.fr, christophe.pecheyran@univ-pau.fr, sylvain.berail@univ-pau.fr, olivier.donard@univ-pau.fr

² IRSTEA, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France, francoise.daverat@irstea.fr

³ Laboratoire de Mathématiques et de leurs Applications de Pau (LMAP), UMR CNRS-UPPA 5142, 64000 Pau, France, noelle.bru@univ-pau.fr

⁴ Ecologie comportementale et biologie des populations de poissons (ECOBIOPOP UMR INRA-UPPA 1224), IBEAS UFR Sciences BP 1155, 64013 Pau cedex, France, beall@st-pee.inra.fr, gueraud@st-pee.inra.fr, lange@st-pee.inra.fr

⁵ Migradour, 4 cours de la Marne, 64110 Gelos, France, david.barracou@migradour.com

* Corresponding author: gilles.bareille@univ-pau.fr

Keywords: Natal origins, Atlantic salmon, Otolith chemistry, Conservation, Freshwater habitats.

Accepted in *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*

ABSTRACT

We investigated the use of Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios as natural tags for determining the natal origins of juvenile and adult Atlantic salmon from 12 tributaries in the Adour basin (SW France) and estimated homing on a tributary scale. Geochemical signatures from core regions of the otolith were also used to identify fish from hatchery or naturally spawned sources. Quadratic Discriminant Function Analysis (QDFA) was on average 80 % successful at classifying juveniles according to their natal rivers. Adults of unknown natal origin were assigned to their natal rivers using the juvenile fingerprints from QDFA approach. Only eighteen adults originated from streams not included in the juvenile database. Although most of the adults showed a marked homing instinct, homing was not perfect, and some wild fish strayed into non-natal spawning areas. Returns of hatchery reared fish as adult spawners represented 10% of the total sampled fish. Allocation of fish to natal tributaries or hatcheries illustrated the abundance and relative contributions of natal sources, important for the recovery of Atlantic salmon in this area.

INTRODUCTION

Identifying the natal origins of Atlantic salmon is one of the most attractive aspects of understanding the population structure of this highly migratory fish. Such information is beneficial to understanding the mechanisms of population persistence in terms of critical tributaries, for reproduction, survival, and growth of this endangered species. The Atlantic salmon *Salmo salar* (Linnaeus 1758) is an anadromous species occurring on both sides of the North Atlantic Ocean. Adults spawn in freshwater and juveniles grow slowly for 1–3 years prior to smoltification in spring time followed by downstream migration to the sea (Mills 1986). In recent years, many salmon populations have declined as a result of habitat modifications and low survival at sea (Friedland et al. 2003, Parrish et al. 1998b). Atlantic salmon populations on the edge of the species distribution area are the most vulnerable to environmental changes (Lassalle et al. 2009). Populations located in southern European rivers are expected to be particularly affected by global warming (Valiente et al. 2010). Poor salmon production associated with changes in life histories (for example, return rates) were all related to unfavorable climatic conditions, such as increasing seawater and freshwater temperatures (Jonsson and Jonsson 2004, Niemela et al. 2006b). Homing was shown to be less strict in southern regions due to opportunistic returns driven by unfavorable environmental conditions (Moran et al. 2005b). It can be forecast that Atlantic salmon populations inhabiting the southernmost edge of the distribution area could be endangered or even become extinct. However, the southernmost European populations, located in southern France (and northern Spain), do not exhibit obvious signs of imminent extinction and represent larger populations when compared to more northerly ones from the Gironde and the Loire (ONEMA 2009). Although southern populations are threatened, they are still exploited as a very valuable resource, attracting tourism and generating high incomes.

The Adour basin, on the Atlantic coast in SW France holds one of the largest populations of Atlantic salmon in southern Europe (with Asturias in northern Spain) exploited by commercial and sport fisheries. The Adour basin is composed of three main drainage areas from West to East: the Nive watershed (1 030 km²), the Oloron watershed (2 456 km²) and the Pau watershed (2 600 km²). In the early 80s, as the Atlantic salmon population was critically endangered, various actions (habitat improvement, stocking, fishing regulations) were undertaken with the financial support of Regional, State and European administrations. For the past 30 years, juvenile salmon have been restocked into many watershed areas in the Adour basin in an effort to restore salmon back to their historic levels. The supplementation

of wild populations by releasing hatchery-reared individuals is common practice in salmonid fishery management (Aprahamian et al. 2003, Fraser 2008). The mortality of stocked fish is often thought to be elevated given the relatively low percentages of released individuals returning to target rivers (Ruzzante et al. 2004). Stocked fish are also more likely to stray than wild ones when coming back to freshwater spawning sites (Jonsson et al. 2003, Pedersen et al. 2007). The persistence of a significant population in this southern region may be related to favorable environmental conditions in the basin, specific river scale or the massive stocking programs undertaken over the past 20 years. Thus, determining the relative contributions of individual rivers and hatcheries to the Adour basin populations becomes crucial to understand key sources that contribute the most to its persistence.

Many previous studies on anadromous migrations used mark–recapture methods (Bonner and Schwarz 2011, Buoro et al. 2010). However, these studies remain difficult to perform as juveniles are often too small to handle and the high rate of juvenile mortality required that many individuals are tagged to get significant results (Niva 1995, Webster et al. 2002). Currently, no traditional tagging methods (e.g., physical or genetic) have been sufficiently effective to identify natal sources of Atlantic salmon from the Adour River system. An alternative approach to determine natal origins of migratory fish employed geochemical signatures recorded in the fish otoliths (Thorrold et al. 2001). Otoliths are paired aragonitic structures in the inner ear of bony fish that grow by continuous accretion of metabolically inert material (Campana et al. 1985, Campana 1999). Their chemical composition reflects, to some degree, the chemistry of ambient waters at the time of material deposition (Bath et al. 2000, Walther and Thorrold 2006). Otoliths from fish spawned in chemically distinct water masses will record unique signatures, reflecting their habitats; this assumption has been validated for Atlantic salmon (Kennedy et al. 2002, Veinott and Porter 2005).

The use of trace element ratios recorded in otoliths provided separation of anadromous fish according to their natal river (Campana et al. 2000, Thorrold et al. 1998, Thresher 1999). Sr and Ba have been amongst the most powerful elements because their concentrations in otoliths are largely influenced by their respective metal:Ca ratios in the ambient water (Bath et al. 2000, Dorval et al. 2007, Elsdon et al. 2008). In addition, natural strontium isotopic signatures have proved to be useful as fish markers, particularly for species that inhabit freshwater during their juvenile stages (Ingram and Weber 1999, Kennedy et al. 2000). Otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios directly reflect dissolved ambient ratios and contrasting geology among freshwater habitats generate unique geochemical signatures (Palmer and Edmond

1992). Moreover, Sr isotopes in watersheds and fish tissues have been found to remain stable over the years making them “ideal” spatial markers for characterizing natal sources (Kennedy et al. 2000). Unlike trace element concentrations, Sr isotopes dissolved in water are not altered by biotic (Blum et al. 2000) or abiotic processes when they are incorporated into otoliths. Consequently, many previous studies concerning salmon species and other anadromous fish have successfully used Sr isotopes to distinguish fish from several tributaries within a catchment area (Barnett-Johnson et al. 2008, Kennedy et al. 1997, Walther et al. 2008). Fine-scale geographic discrimination of rivers could be achieved by the combined use of elemental and Sr isotope ratios.

Previous work using otolith chemistry has shown that geochemical signatures in juvenile Atlantic salmon from eight rivers covering the two major watersheds of the Adour basin along the French Atlantic coast were highly distinct (Martin et al. in press); the mean classification accuracy was 93%. Signature separation was driven primarily by Sr:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios, highlighting the utility of multiple markers (elemental and isotopic) in discriminating amongst these rivers. Our study had three aims: (1) to expand our previous work in geographical coverage and thereby detect distinct signatures from rivers across the entire native spawning range of Atlantic salmon in the Adour River system, (2) to use the database of geochemical signatures in juveniles to identify the rearing origin (the tributary in which individuals had grown up) of returning adults and thus determine homing on a tributary level, (3) to distinguish the natal sources of individuals (naturally or hatchery spawned).

MATERIALS AND METHODS

Study system and stocking program

Atlantic salmon populations were decreasing from the Adour River system in the early twentieth century when dams hindered passage to spawning grounds. This situation was particularly severe in the Pau River. In the early 90s, on average, only 40 adults per year were counted by video tape recording at the Artix dam station (Pau River downstream). Atlantic salmon population (i.e. number of returning adults) has varied greatly from year to year over the last 10 years, ranging from 3,000 to 10 000 individuals per year. For the past 30 years, juvenile salmon have been stocked into many watersheds in the Adour basin in an effort to restore salmon to their historic levels (www.migradour.com). In the 90s, the stocking program

largely involved the Oloron watershed but was progressively shifted to the Pau watershed. Since 2005, the Pau and Ouzom Rivers receive approximately 85% of the more than 800 000 hatchery fry that are stocked annually. The remaining 15% are placed in some Oloron tributaries having low density of wild juveniles (Lourdios, Vert and Aspe Rivers). Only the tributaries of the Nive, Ossau and Saison Rivers are not involved in this specific river restoration program. Hatchery reared fish are progeny of the native Adour population. Genitors are wild-origin Atlantic salmon reared from juvenile stage to adulthood in captivity at the Cauterets hatchery. Fry are spawned at Cauterets but raised post hatching at two other hatcheries (Medous, Arcizan). Hatchery-raised fry (<30mm) are then released into streams at 7 to 9 weeks post-hatch. Later, the smolts leave their rearing tributaries and throughout their adult life, Atlantic salmon from many stocking regions along the Adour River system become mixed and are indistinguishable. Consequently, there is currently no way to determine which rearing stream produced a returning adult salmon, although such information would be extremely useful to guide restoration and management strategies.

Fish sampling

Juvenile Atlantic salmon were collected in the years 2006, 2009, 2010 and 2011 from 12 rivers throughout their entire native range in the Adour basin (**Fig. 1, Table 1**). Eight rivers were sampled over two consecutive years in 2009 and 2010. Two of these rivers (the Pau and Ouzom Rivers) were previously sampled in 2006. The remaining four rivers from the Nive watershed (the Arnéguy, Béhérobie, Laurhibar and Nive Rivers) were only sampled in 2011 (**Table 1**). Fish were collected by Migradour (Regional fishermen Association), using a standardized electrofishing method, each lasting 5 minutes and comprising only one pass. Sampling sites are shallow riffles between pools, where densities of fry are higher. The sites were fished in an upstream direction, each site being combed carefully with two-meter anode strokes in a downstream direction, after which 50 centimeters sideways steps were taken. The lengths of all the salmon were measured to the nearest millimeter. Collections were timed to coincide with lowest river flow rates and highest abundance of juveniles in each river, occurring between August and October at our latitudes. The annual densities of fry and parr per river are evaluated by the “Migradour Association” which has provided changes in juvenile wild Atlantic salmon densities in the Adour River system since 1987. Juvenile stock per river was calculated by multiplying mean density of juveniles (number ha⁻¹) over several reference stations by total useable area of streams containing salmon. To include all sources of juveniles, hatchery raised fry (< 30mm) were also sampled from two hatcheries (Arcizan,

Medous) (**Fig. 1, Table 1**). An average sample size of 20 fish (ranging from 4 to 44) from each river and hatchery were included in the analyses. All fish were frozen upon collection.

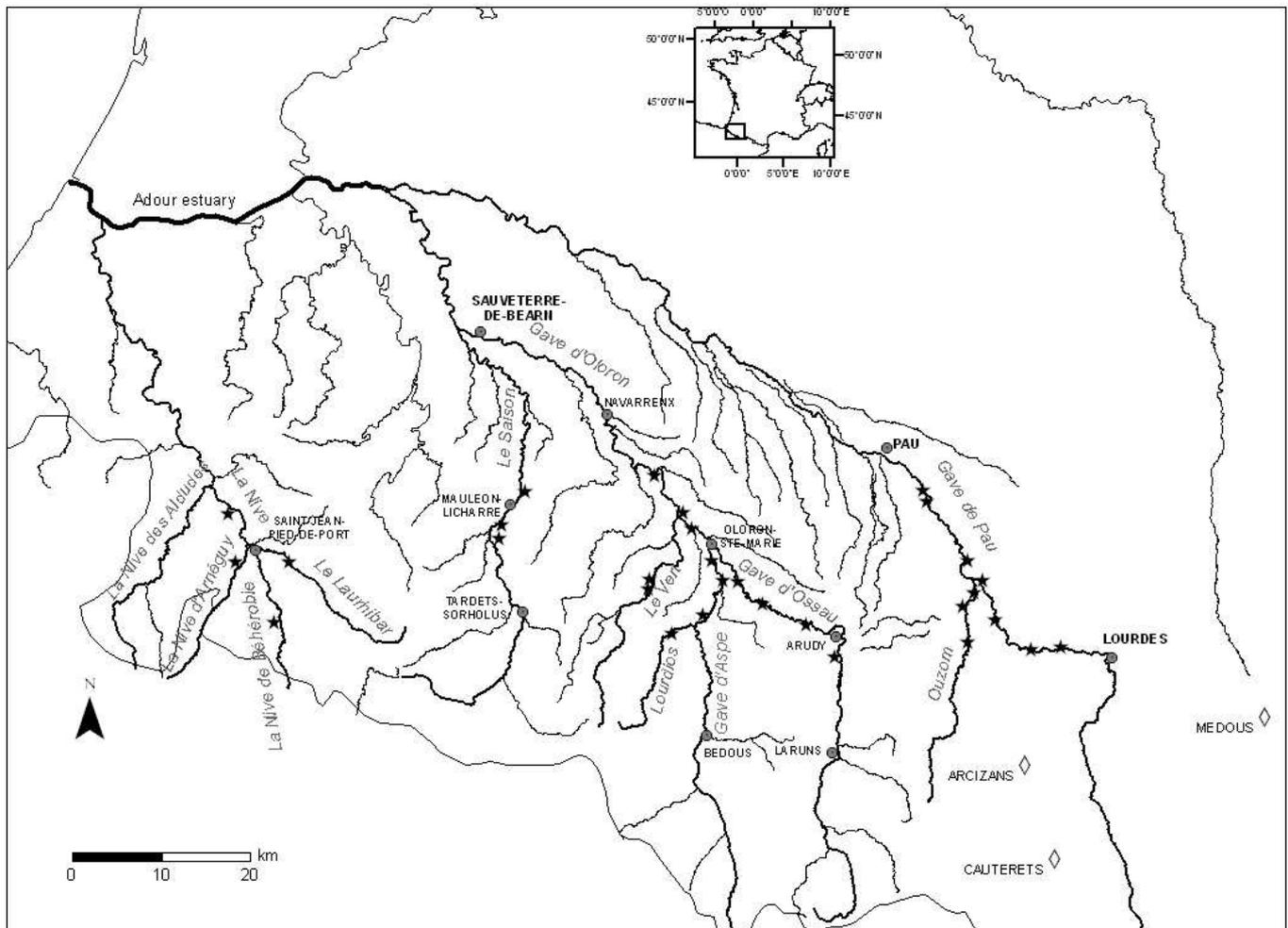


Fig. 1. Map of rivers where juveniles Atlantic salmon (black stars) and larvae from hatcheries (white diamonds) were collected in the Adour basin.

Adult Atlantic salmon were collected from the saline zone of the Adour estuary with trammel nets during their spawning migration between April and July 2009, 2010 and 2011 (**Table 1**). Adult collections were timed to coincide with peak abundance of spawners, occurring between April and August in the Adour basin. Adult fish were also collected upriver either by sport fishing between April and July 2009, 2010 and 2011 or found dead after spawning in January (**Table 1**). Scales from the left side of the body, dorsal to the lateral line and posterior to the dorsal fin were removed from each adult and retained dry in paper envelopes for estimating age (Baglinière 1985). Adults ranged from 2 to 4 years old and were from 2005-2008 year-classes.

Sample site	Years	N	Length (cm)
Juveniles			
Pau	2006	26	13.8±3.1
	2009	11	10.1±2.1
	2010	7	10.9±3.7
Ouzom	2006	13	10.5±2.9
	2009	10	12.7±4.3
	2010	4	17.1±3.5
Ossau	2006	—	—
	2009	16	12.3±1.3
	2010	12	14.6±2.4
Aspe	2006	—	—
	2009	4	16.1±1
	2010	8	15.8±2.2
Lourdios	2006	—	—
	2009	10	15.9±1.6
	2010	2	17.7±1.3
Oloron	2006	—	—
	2009	13	9.1±3.2
	2010	8	12.9±0.9
Saison	2006	—	—
	2009	6	16±0.3
	2010	3	17.9±1.7
Verts	2006	—	—
	2009	5	15.2±3.4
	2010	4	11.7±1.6
Arnéguy	2011	6	15.7±1.2
Béhérobie	2011	6	12.4±1.9
Laurhibar	2011	5	15.4±2.2
Grande Nive	2011	4	16.9±2.1
Hatchery larvae			
Medous	2010	10	2.5±0.9
Arcizan	2010	8	2.2±0.6
Adults			
Adour Estuary	2009	36	80±5.4
	2010	8	71.6±9.2
	2011	71	79.5±5
Ossau	2009	3	73±10.8
	2010	12	74.2±11.7
	2011	11	73.5±8.6
Oloron	2011	17	79.1±7.7
Saison	2011	10	68.5±7.4
Verts	2009	1	70
	2011	1	76
Pau	2011	1	80
Ouzom	2011	1	80
Grande Nive	2011	8	64.6±8

Otolith preparation and analysis

Frozen fish were thawed, measured (fork length or total length), and dissected to remove pairs of sagittal otoliths. Otoliths were rinsed in distilled water, air-dried, and one sagitta per fish was embedded in epoxy resin (Araldite 2020, Escil) with the primordial surface downwards. Resin blocks were ground with ultrapure water and sandpaper (1200 – 4000 grit) until the primordium was reached. Finally, otoliths were rinsed with ultra pure-water, and then air-dried before being stored in individually labeled plastic vials. Cleaned otoliths were analyzed for Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca and Rb:Ca ratios on an Elan DRC 2 (Perkin Elmer, USA) inductively coupled plasma quadrupole mass spectrometer. The ICP-MS is coupled to a high repetition rate Infra Red femto-second laser ablation system (Alfamet-Novalase, France). A linear raster scan ablation (width: 30 μm) was taken from 50 μm before the primordium to the edge along the longest growing axis of each otolith. The laser beam (diameter: 15 μm), applied with a 500 Hz frequency, was continuously moved in a fast back and forth movement (30 μm at 1 $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$) perpendicular to the direction of the sample advancement (5 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) (Tabouret et al. 2010).

Table 1. Summary information for juvenile and adult Atlantic salmon collected from 12 rivers in the Adour basin and hatcheries. Shown are rivers where fish were collected, year of collection, sample size (N) and mean fish size (cm total length \pm SD). Juvenile otoliths were used to ground-truth geochemical signatures in each spawning river.

This resulted in a 15 μm x 30 μm rectangular shaped beam. Depth penetration of the laser was 15 μm . A He gas stream carried ablated material to the ICP-MS (carrier gas flow rate 0.68 $\text{L}\cdot\text{min}^{-1}$), where it was mixed with an Ar sample gas and a wet aerosol (2% HNO_3) supplied by a self-aspirating (1 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$) conical nebulizer in the concentric region of the quartz dual inlet spray chamber. Elemental ratios were quantified by monitoring ^{24}Mg , ^{25}Mg , ^{43}Ca , ^{55}Mn , ^{85}Rb , ^{86}Sr , ^{87}Sr , ^{135}Ba and ^{138}Ba . Calcium was used as an internal standard to improve the reliability of the concentration measurement (Campana 1999). Elements were standardized to calcium based on the stoichiometry of calcium carbonate (389 000 $\mu\text{g Ca}\cdot\text{g}^{-1}$ otolith) (Brown and Severin 2009): Sr:Ca ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), Mg:Ca ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), Ba:Ca ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), Mn:Ca ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) and Rb:Ca ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). Quantification of trace elements in otoliths was achieved by external calibration using both carbonate pellets (Barats et al. 2007) and 3 NIST glass standards (610, 612, 614) to ensure the best accuracy. An otolith Certified Reference Material (NIES 22, National Institute for Environmental Studies) was also pelletised and used in the quality control of the analysis of selected trace elements in the fish otolith. The limits of detection ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ in otoliths) achieved in this study were as follows: ^{86}Sr 3.6, ^{138}Ba 0.03, ^{25}Mg 1.96, ^{55}Mn 0.46 and ^{85}Rb 0.4. They were based on a 3σ criterion, where σ is the standard deviation of the mean blank count for each isotope. All the elemental concentrations in the otolith were above the detection limits.

After elemental analysis, the same otoliths were used for ^{87}Sr : ^{86}Sr ratio determination using a Nu-Plasma multicollector inductively-coupled-plasma mass-spectrometer (MC-ICP-MS, Nu Instruments, UK) coupled to a high repetition rate Infra Red femto-second laser ablation system (Alfamet-Novalase, France). The laser traced out a 100 μm raster superposed on the raster ablated for elemental ratio measurements. Special care was taken to prevent excessive depth penetration (15 μm) of the laser beam that would be likely to induce confusion between aragonite layers. This trajectory mainly ablated material adjacent to the raster ablated for elemental ratio measurements. Pulse repetition rate and scan speed had the same values as described in otolith elemental analysis. Ablated material was carried by a He gas stream (carrier gas flow rate 0.68 $\text{L}\cdot\text{min}^{-1}$) from the laser cell to the MC-ICP-MS, where it was mixed in a double entry plasma torch with a wet aerosol of a 2% HNO_3 solution. This wet aerosol was generated by combining a pneumatic nebulizer (200 $\mu\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$ micro-concentric) and a cyclonic spray chamber. The contribution of ^{87}Rb to ^{87}Sr intensity was deduced from the ^{85}Rb signal (Barnett-Johnson et al. 2010). ^{83}Kr intensity was monitored to control any potential interference of ^{84}Kr and ^{86}Kr on ^{84}Sr and ^{88}Sr respectively. ^{86}Sr : ^{88}Sr invariant ratio was used to correct the ^{87}Sr : ^{86}Sr ratio from instrumental mass bias using an

exponential law (Walther et al. 2008). The accuracy of this approach was checked through the analyses of a NIES Certified Reference Material (No.22) obtained from otoliths of a marine fish *Lutjanus sebae*. In order to isotopically certify this material, a solution of CRM No.22 in 2% HNO₃ was first analyzed using a Nu-Plasma MC-ICPMS (⁸⁷Sr:⁸⁶Sr = 0.70924±0.000021 2 SD, *n* = 54). Secondly, we analyzed CRM No.22 pellets (*n* = 113) with the same ablation strategy applied to otoliths and we obtained a mean value of 0.70927 ±0.00011 2 SD, for ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr. The ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr ratios in both pellets and CRM No.22 solution were in excellent agreement and fell within the expected range for nearly constant modern sea water (0.70917) (Allègre et al. 2010). Finally, the ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr ratio of CRM No.22 pellets was used as an in-house marine carbonate standard and was measured every 6 samples as an external check of reproducibility.

Vaterite disturbance

The screening of all otoliths carried out by optical microscopy allowed discrimination between vaterite and aragonite inclusions. Vateritic profiles systematically exhibited lower Sr:Ca and Ba:Ca ratios than aragonitic ones. Five percent of all juveniles and 2% of adults showed vaterite inclusion and were excluded from analyses.

Data analysis

Juvenile Atlantic salmon

Laser ablation ICP-MS and MC-ICP-MS analyses produced a total of six variables for each juvenile: Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca, Rb:Ca and ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr. To characterize spatial variation in elemental and isotopic signatures across salmon stream, mean otolith Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca, Sr:Ba, Rb:Ca and ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr ratios were calculated in the region of the otolith accreted during residency in the natal tributary, but after the yolk absorption mark identified under a microscope (~200 µm from primordia). This region was just distal to the dark band diagnostic of the onset of exogenous feeding (Barnett-Johnson et al. 2008). The pre-feeding values of Sr:Ca and ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr reflect Sr derived from both marine (maternally inherited) and natal river sources (Bacon et al. 2004, Bacon et al. 2005, Miller and Kent 2009). All juveniles taken from a site were used to establish a mean signature for each stream. In the case where fish were collected from different years, data were pooled over all sampling dates. The range of values of pooled signatures reflects the variability that may occur over longer time periods (Walther et al. 2008). Measurements of elemental and Sr isotopic ratios in

otoliths were statistically analyzed using non-parametric multivariate tests. Differences amongst natal streams in otoliths were tested using the non-parametric Mann–Whitney U/Wilcoxon tests with a Bonferroni adjustment. Geographic differences in multivariate signatures among locations were visualized using Canonical Discriminant Analysis (CDA). Canonical variate coefficients provide a useful way to measure the relative importance of each variable with respect to the observed separation among rivers and years. Finally, we employed a Quadratic Discriminant Function Analysis (QDFA) to determine the accuracy with which individual Atlantic salmon could be assigned to their natal river. A QDFA was used as this procedure does not assume homogeneity of covariance matrices and tolerates modest deviations from normality (McGarigal 2000). A jackknife cross validation procedure was used to determine the percentage of juveniles accurately classified to the natal stream.

Adult Atlantic salmon

We calculated mean otolith Mg:Ca, Mn:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca, Rb:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in the region of the otolith accreted while in the natal tributary, but after yolk absorption (~200 μm from primordia) and prior to outmigration. This raster placement allowed us to isolate the freshwater residency period while also avoiding any maternally derived material accreted at the core (Barnett-Johnson et al. 2008). We used QDFA with elemental and Sr isotopic signatures from the juveniles as a baseline to identify the adults of unknown natal stream. We used geochemical fingerprints from all juveniles pooled over 2006, 2009, 2010 and 2011 year classes to parameterize the QDFA. Pooling all year classes allowed us to account for inter-annual variability in the signatures. Data analyses were performed using R software: package “ade4”. Classifying adult spawners, from several year-classes, back to their natal origins was used to evaluate the predominance of some rivers in producing “successful” returning individuals. Our results were further compared, for cohorts of interest (2005 to 2008 year-classes), to the database of the “Migradour Association” which provides long-term trends of juveniles abundance for each river from the Adour basin. After identifying natal streams for adult salmon populations, a sampling fraction comprising only spawning fish captured in up-river spawning areas (Saison, Verts, Ouzom and Ossau rivers) was used to estimate patterns of natal homing and straying on a tributary scale.

Naturally or hatchery reared-fish assignment

To distinguish the natal sources of both adults and juveniles (naturally or hatchery reared-fish), we measured Mg:Ca, Mn:Ca, Rb:Ca, Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in otolith

cores of hatchery fry. Fry were all spawned at Cauterets and raised post-hatching at two other hatcheries (Medous, Arcizan). Exogenous feeding began at the Medous or Arcizan hatcheries. Those larvae allowed us to determine whether hatchery fish contained significantly different otolith core signatures than naturally-reared individuals. Wild fish were only captured in tributaries where no stocking program had been undertaken (tributaries of the Nive watershed, Ossau and Saison Rivers). We only focused on the core region of the otolith accreted while in the natal tributary or the Cauterets hatchery, between nucleus and prior to hatch mark ($< 100 \mu\text{m}$ from primordia). Adults and juveniles captured in stream water were analyzed without prior knowledge of their origin.

RESULTS

Spatial differences in otolith signatures of juveniles

Among the twelve sampled locations, a large range of elemental and Sr isotopic ratios were found (**Fig. 2**). The non-parametric Mann-Whitney *U*/Wilcoxon tests revealed that the mean elemental ratios of Sr:Ca, Ba:Ca, and Sr isotopic ratios ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$) varied significantly between sites ($P < 0.05$). Mean elemental ratios of Mn:Ca, Mg:Ca and Rb:Ca were significantly different between rivers, nevertheless the significance level remained very low compared to Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios. Mn:Ca, Mg:Ca and Rb:Ca ratios were of limited use in discriminating between rivers. Mean Sr:Ca ratios were higher for the Aspe River and lower for the Arnéguy River than at all the other sites. Considering the remaining rivers, Sr:Ca ratios allowed us to discriminate two groups of rivers: the Pau, Ouzom, Béhérobie and Ossau Rivers with low ratios (0.94 ± 0.08 , 0.96 ± 0.09 , 1.03 ± 0.09 , 1.12 ± 0.10 respectively) and the Nive, Verts, Lourdios, Oloron, Saison and Laurhibar Rivers with higher Sr:Ca ratios (range between 1.35 ± 0.16 and 1.71 ± 0.15). Ba:Ca ratios were the lowest for the Aspe River and highest for the Arnéguy River. Pairwise comparisons using $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios showed most of the rivers were significantly different from one another ($P < 0.05$), with the exception of Saison, Verts, Laurhibar and Lourdios Rivers, which had overlapping $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ values.

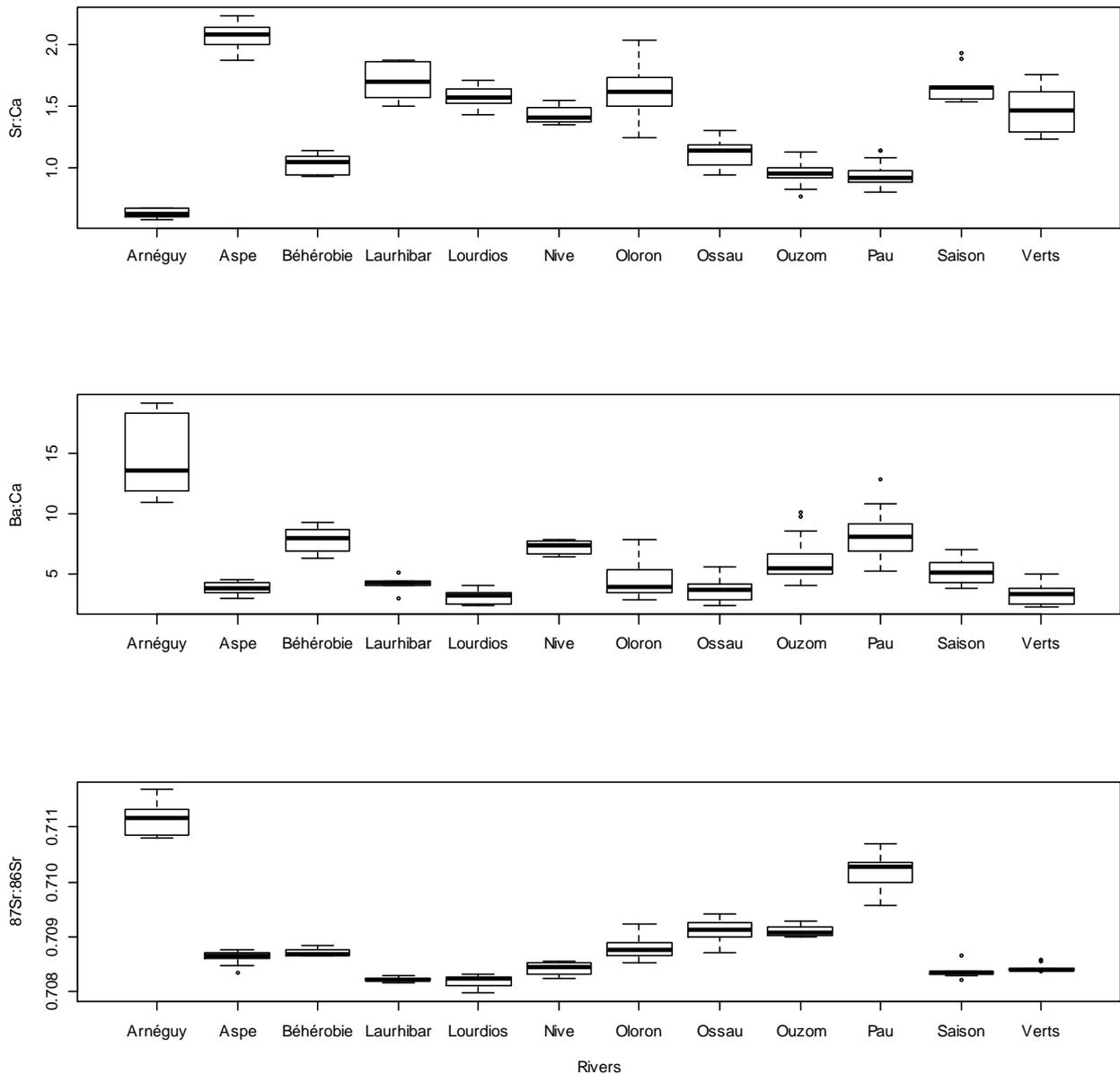


Fig. 2. Box plot of mean (a) Sr:Ca, (b) Ba:Ca and (c) $^{87}\text{Sr}:\text{}^{86}\text{Sr}$ ratios of juvenile Atlantic salmon collected from twelve natal rivers. Interquartile ranges (25th and 75th percentile) are shown by extent of boxes and horizontal lines represent medians (50th percentile). Whiskers range from 10th to 90th percentiles and values outside this range are plotted with open circles.

Canonical Discriminant Analysis (CDA) showed strong geographical separation of juveniles based on the geochemical signatures in otoliths (**Fig. 3**). Only slight inter-annual variations in otolith fingerprints were apparent from the CDA, juvenile signatures from each stream occupied similar canonical space in 2006, 2009 and 2010. The first two canonical variates explained more than 80% of the variation within the data (Wilks' lambda = 0.419, *P*

< 0.01). Individuals from different rivers were generally separated on the first two canonical variates, with the exception of the Saison, Verts, Lourdios and Laurhibar Rivers.

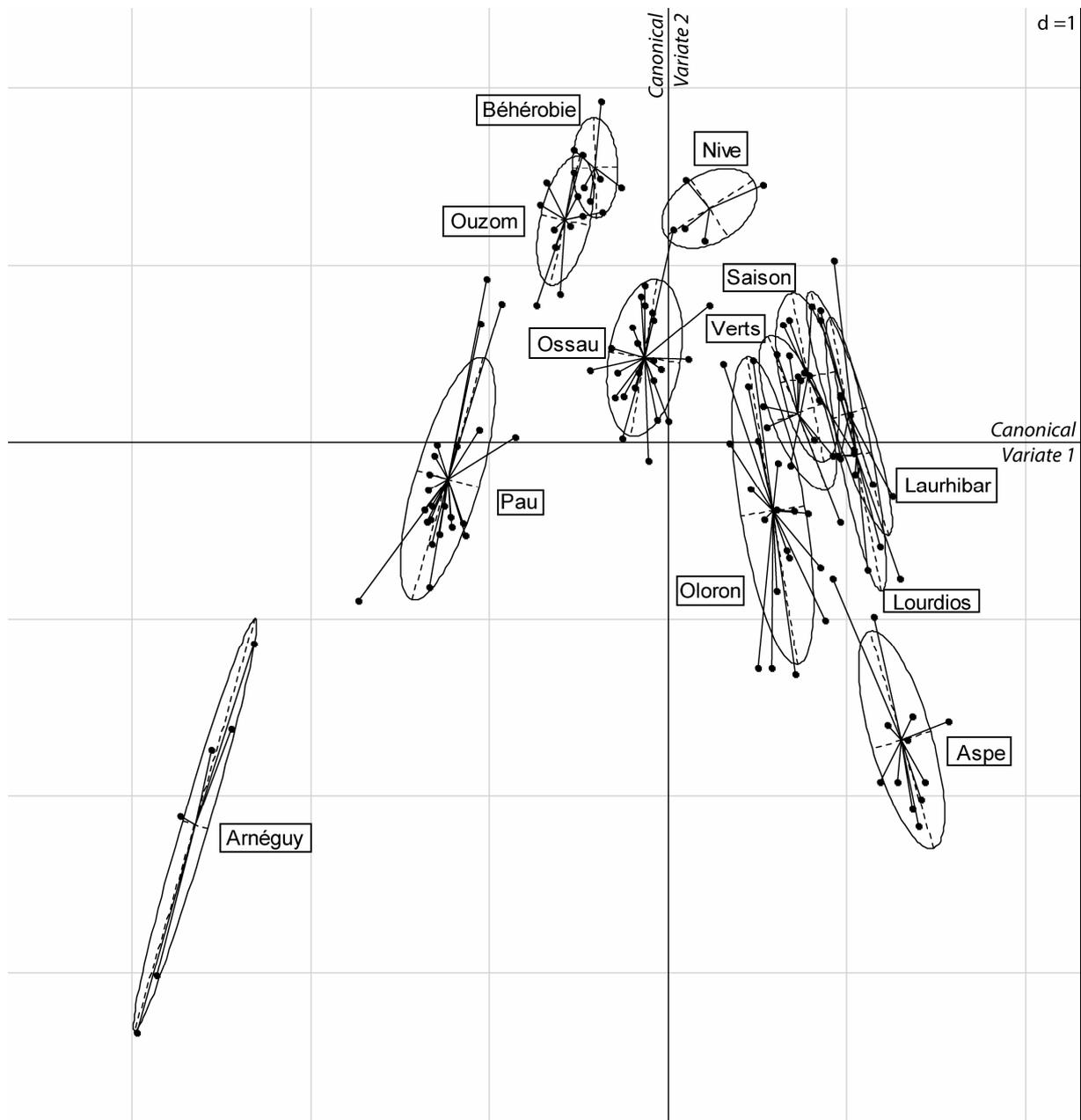


Fig. 3. Canonical discriminant analysis of juvenile Atlantic salmon otolith signatures from all fish collected in 2006, 2009, 2010 and 2011 grouped by river of origin. Symbols represent individual fish, and ellipses are 95% confidence intervals around each group. Grid scale is mentioned on the plot ($d = 1$).

Canonical structure coefficients indicated the relative importance of the seven variables to the separation in geochemical signatures amongst the rivers (**Table 2**). The absolute value of the coefficient indicates the relative importance of the ratio in driving combined signature separation along that variate, while the sign describes the direction of the

relationship. The first canonical variate was primarily driven by Sr:Ca ratios. Sr isotopes ratios also contributed to separation among rivers on the first canonical variate. Loadings on the second canonical variate were dominated by variation in $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios with smaller contributions from Ba:Ca and Sr:Ca ratios. Finally Ba:Ca ratios appeared to contribute moderately to signature separation along the first and second variates. Mg:Ca, Mn:Ca and Rb:Ca ratios were of limited use in canonical discriminant analysis. Therefore, we restricted analyses of geochemical signatures amongst the rivers to Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios.

Ratios	CV1	CV2
Sr:Ca	0.422	-0.562
Ba:Ca	-0.157	-0.518
Mg:Ca	0.036	-0.216
Mn:Ca	-0.017	0.130
Rb:Ca	0.028	0.056
$^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$	-0.403	-1.092

Table 2. Total canonical structure coefficients for canonical discriminant analysis performed on elemental and Sr isotopic ratios in otoliths of juvenile Atlantic salmon collected in 12 rivers, over 3 years.

The cross-validation classification accuracies of juveniles based on geochemical signatures in otoliths (Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios) ranged from 20% to 100% and averaged 80% (**Table 3**). Among the twelve rivers, misclassifications occurred in four rivers (the Oloron, Laurhibar, Saison and Vert Rivers), with lowest classification success in the Laurhibar River.

River	Arnéguy (6)	Aspe (12)	Béhérobie (6)	Laurhibar (5)	Lourdios (10)	Nive (4)	Oloron (20)	Ossau (24)	Ouzom (12)	Pau (23)	Saison (8)	Verts (9)
Arnéguy	100 (6)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Aspe	–	92 (11)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Béhérobie	–	–	83 (5)	–	–	–	–	–	17 (2)	–	–	–
Laurhibar	–	–	–	20 (1)	10 (1)	–	–	–	–	–	12.5 (1)	–
Lourdios	–	–	–	40 (2)	80 (8)	–	–	–	–	–	–	11 (1)
Nive	–	–	–	–	–	100 (4)	–	–	–	–	–	–
Oloron	–	8 (1)	–	–	–	–	70 (14)	–	–	–	12.5 (1)	–
Ossau	–	–	–	–	–	–	5 (1)	100 (24)	–	–	–	–
Ouzom	–	–	17 (1)	–	–	–	–	–	83 (10)	9 (2)	–	–
Pau	–	–	–	–	–	–	–	–	–	91 (21)	–	–
Saison	–	–	–	40 (2)	–	–	10 (2)	–	–	–	50 (4)	22 (2)
Verts	–	–	–	–	10 (1)	–	15 (3)	–	–	–	25 (2)	67 (6)

Table 3. Cross-validation summary from the quadratic discrimination function analysis run on the complete set of juvenile Atlantic salmon geochemical signatures ($n = 118$). Groups are categorized by river of origin. Reported values are percent classifications and numbers of individuals (in parentheses) assigned to each location (indicated by rows). Accurate classifications to group of origin are shown on the diagonal; accuracies sum to 100% across a column for a given source group. Blank spaces indicate no classifications.

Inter-annual variability in otolith signatures

Inter-annual differences (2006, 2009 and 2010) in otolith signatures amongst eight rivers were discussed in a previous paper (Martin et al. in press). Briefly, Sr:Ca and Ba:Ca ratios measured in otoliths varied slightly by year while otolith Sr isotopes remained very stable. The magnitude of inter-annual variation was much less than the average geographical variation. However, this previous work did not investigate rivers that were only sampled once, in 2011 (the Arnéguy, Béhéroby, Laurhibar and Grande Nive Rivers). Although, the database of juvenile signatures covered several years, it did not match year-classes of adult spawners (2005-2008); except for the Pau and Ouzom Rivers which only overlapped the 2006 sampling year. The only available data regularly measured since 1999 in these rivers between August and October (low flow conditions) was water conductivity. Conductivity was particularly useful to monitor variations in the total concentration of water dissolved ionic species. To verify the long-term stability of Sr:Ca and Ba:Ca in rivers, we checked for cross correlation between Ca, Sr and Ba water concentrations and conductivity measurements during our sampling period. Positive linear regressions between Ca, Sr and conductivity were found in each river, ultimately resulting in correlations between water Sr:Ca ratios and conductivity (**Fig. 4a**). Water Ba:Ca ratios differed slightly during sampling period at all locations and showed no relationship with conductivity.

As elemental ratios in otoliths were preferentially recorded during low water flow periods (Martin et al. in press), mean otolith Sr:Ca ratios (from juveniles sampled in 2009, 2010 and 2011) were compared to mean water conductivity in sampling rivers (from the same years) during low flow periods (**Fig. 4b**). Sr:Ca ratio showed significant positive regression between otolith chemistry and water conductivity. Furthermore, the conductivity over low flow conditions in each river during the years of sampling was found to be relatively stable (low standard deviation) (**Fig. 4b**). This was also the case for otolith Sr:Ca ratios (**Fig. 4b**). Long term inter-annual variability in otolith Sr:Ca ratios from each river was investigated through water conductivity variability between 1999 and 2011. **Figure 4c** demonstrates that conductivity remained very stable across the years in each river (Kruskal-Wallis tests, $P > 0.05$), suggesting that otolith Sr:Ca would also be stable from year to year.

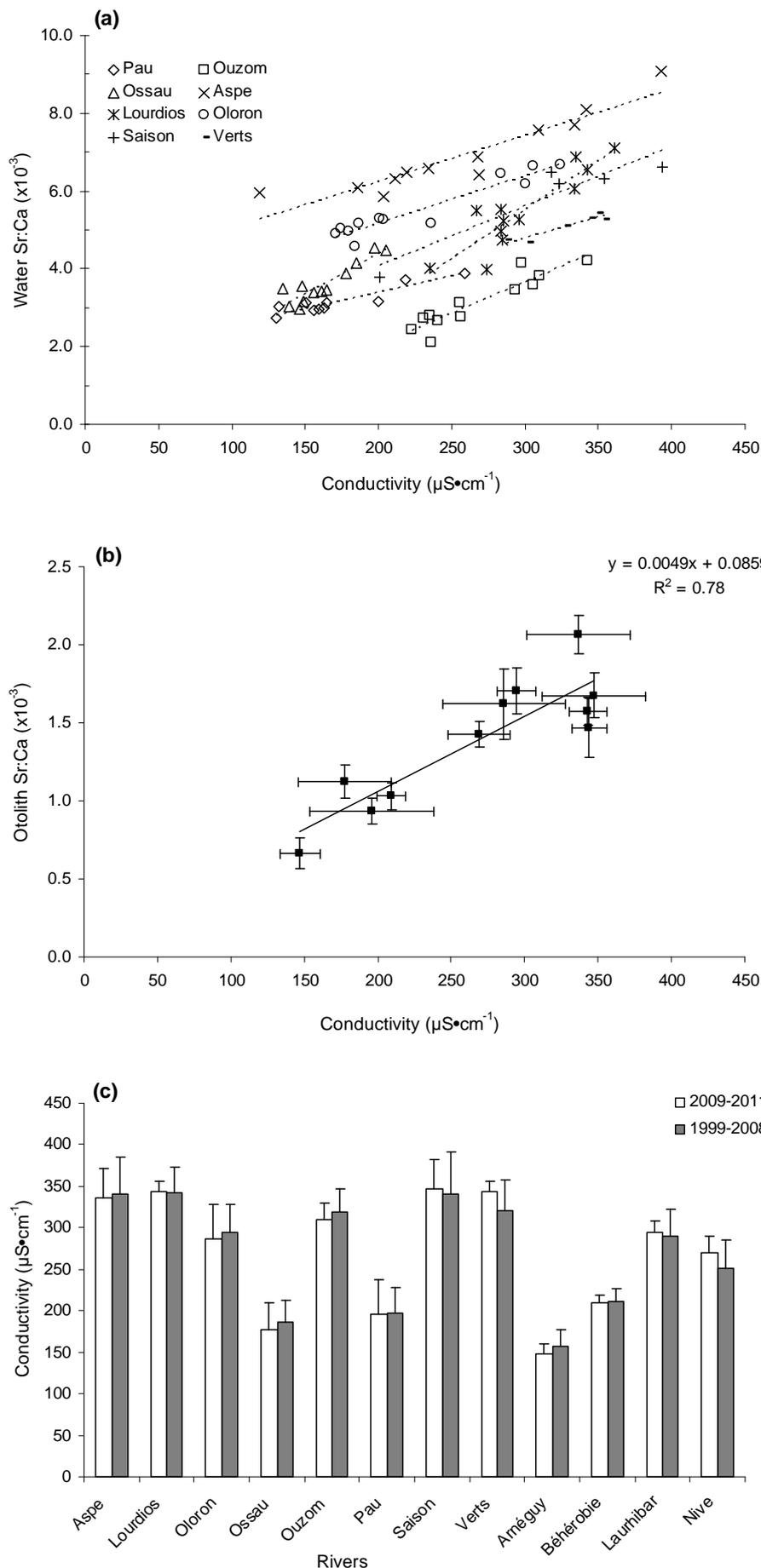


Fig. 4. (a) Linear regressions of water Sr:Ca ratios ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) against water conductivity among eight rivers. (b) Regression of mean ± 1 standard deviation (SD) otolith Sr:Ca ratios against mean water conductivity ± 1 SD ratios during low water flow volumes ($P < 0.01$). Values were for the twelve rivers where both otoliths and water conductivity were collected. Regression equation was calculated using mean values. (c) Temporal comparisons of mean water conductivity from the twelve rivers between 1999-2008 and 2009-2011. Water conductivity was monthly sampled but only values measured during low flow periods were exploited. Error bars are standard errors.

Determination of adult natal streams

QDFA estimation, parameterized with the baseline otolith data from the juvenile collections ($n = 183$), was used to determine the proportion of adults from each of the twelve rivers represented in the baseline juvenile data set (**Table 4**). Of the 180 adults, 22 were identified by QDFA as belonging to the Nive watershed, 107 were classified as belonging to the Oloron watershed with most of them attributed to the Ossau tributary, and 24 were designated as belonging to the Pau watershed. Maximum posterior classification probabilities (i.e. the probability of assignment to each natal river) were higher than 0.80 for 85% of fish, indicating that the majority of adults were assigned to a source river with high degrees of confidence. When the posterior classification probabilities were under 0.80, we examined mean element:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios in otoliths of each individual. Where adults' geochemical signatures did not match those from the juvenile reference data set, we classified those adults as belonging to unknown tributaries. Eighteen adults originated from sources not included in the juvenile database and were classified as "unknown" in **Table 4**. Nineteen individuals also fell below probabilities of 0.80: 10 adults sampled in the Adour estuary, Ossau, Saison and Oloron Rivers were classified as belonging to Oloron, Verts and Saison Rivers all together (grey highlighted numbers in **Table 4**); 9 adults were assigned to the Adour basin because of assignment uncertainties in the QDFA estimators between tributaries of the Nive and Oloron watersheds. Those results likely arose because of similarities in chemical signatures between several rivers as described in the Canonical Discriminant Analysis. After identifying natal streams of adult salmon populations, a sampling fraction of spawning fish only captured in up-river spawning areas was used to estimate patterns of natal homing and straying on a tributary scale (see bold numbers in **Table 4**). We assumed that adults collected in the Ossau River could be divided into fish that were homing to their natal river ($n = 14$) and those classified as strays that were spawned in a different river ($n = 12$). Nevertheless, those strayers originated from the neighboring rivers of the Oloron watershed. Both adults captured in the Pau and Ouzom Rivers were spawned in their respective river ($n = 2$). Of the 17 adults captured in the Oloron River, only 2 were homing to their natal river, the others were born in upstream tributaries. Most of the adults sampled in the Saison River were spawned in this river ($n = 8$).

Collection site	Tributary of origin													
	Nive	Arnéguy	Béhérobie	Laurhibar	Aspe	Ossau	Lourdios	Oloron	Verts	Saison	Ouzom	Pau	Adour basin	Unknown
Grande Nive (8)		3	2								1	2		
Pau (1)												1		
Ouzom (1)										1				
Ossau (26)					3	14		4	2				1	1
									1					
Oloron (17)					1	9		2	1				1	
									3					
Saison (10)									8				1	
									1					
Verts (2)		1			1									
Adour Estuary (115)	4	4	6	2	9	23	3	5	3	9	6	13	6	17
									5					
Total per river	4 (2%)	8 (4%)	8 (4%)	2 (1%)	14 (8%)	46 (26%)	3 (2%)	11 (6%)	3 (2%)	20 (11%)	8 (4%)	16 (9%)	—	—
Total per watershed (180)	22 (12.2%)				107 (59.4%)						24 (13.3%)		9 (5%)	18 (10%)

Table 4. Summary of individual adult Atlantic salmon allocations to natal tributaries and watersheds determined using quadratic discriminant function analysis (QDFA), parameterized with baseline data from juveniles. Bold values indicate individuals which exhibit natal homing. Grey highlighted numbers indicate adults that were classified as belonging to the Oloron Verts and Saison Rivers all together.

Classifying adult spawners, from several year-classes, back to their natal origins was used to evaluate the predominance of some rivers in producing “successful” returning individuals (Fig. 5a).

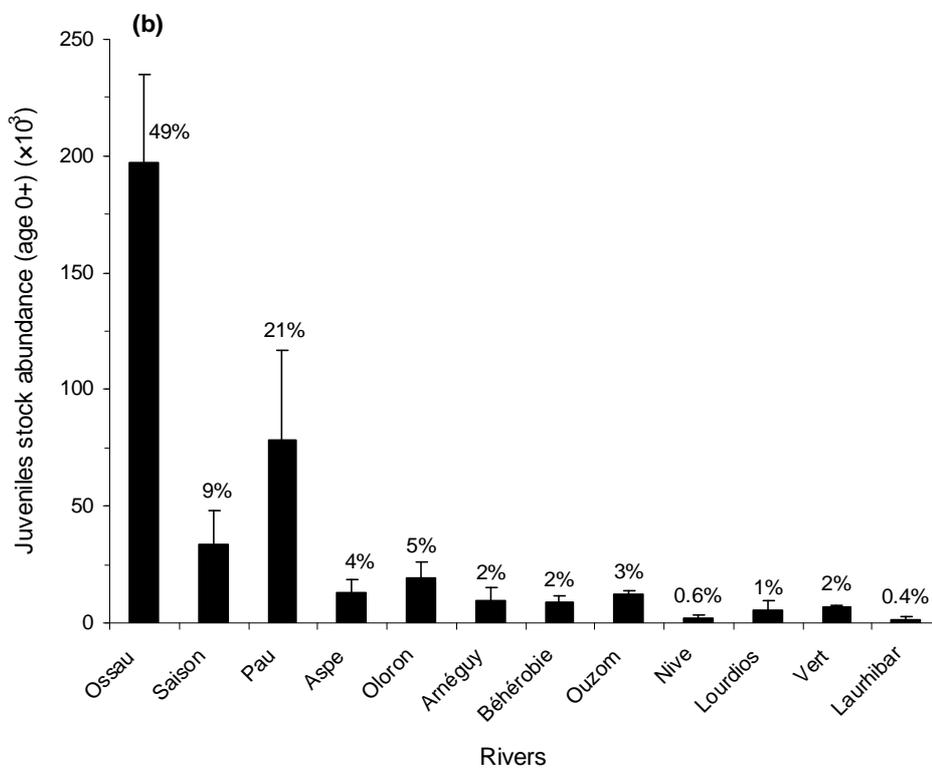
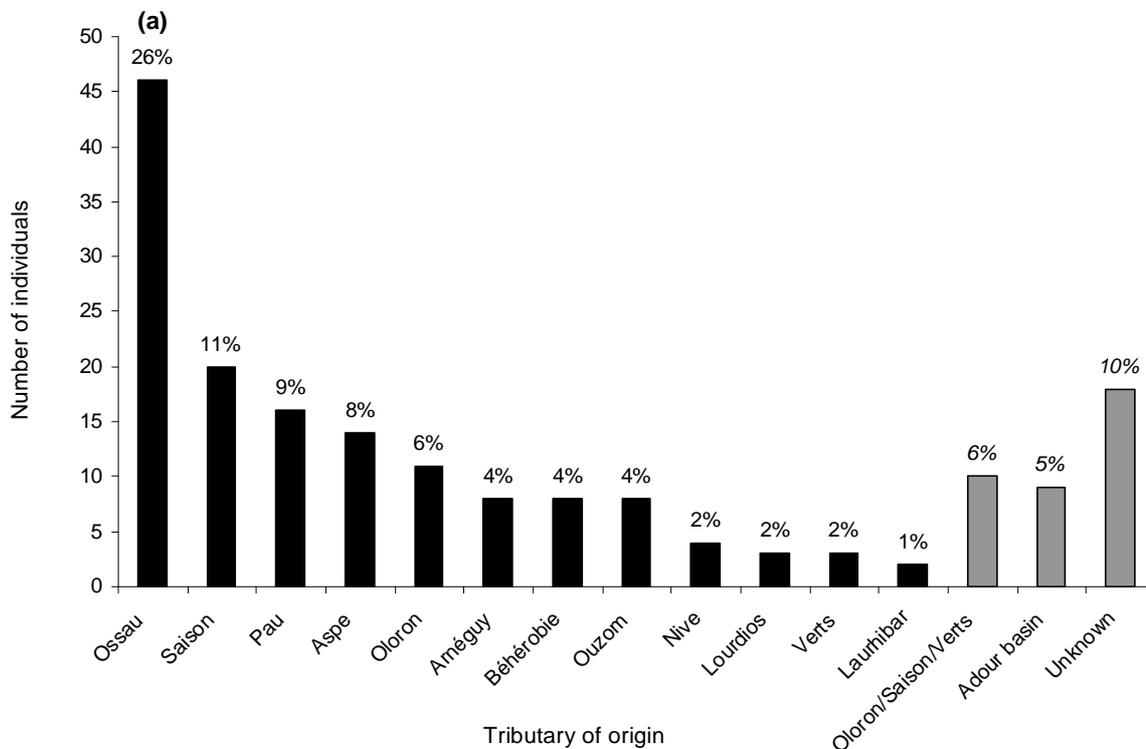


Fig. 5. (a) Numbers and proportion of adult Atlantic salmon allocated to each natal tributary. Grey bars symbolized individuals with unknown origins or high assignment uncertainties in tributaries of origin. (b) Mean juvenile abundance (age 0⁺) from 2005 to 2008 year-classes in each river from the Adour basin.

These results were compared, for cohorts of interest (2005-2008), to the database of “The Migradour Association” which provided autumn juvenile stock trends in each river (**Fig. 5b**). Our results showed the Ossau River produced most of the sampling spawners (26%) following by the Saison and Pau Rivers (11% and 9% respectively). Although, juvenile stock estimations remain subject to large uncertainties, our findings were in accordance with highest juvenile abundance (age 0⁺) in the Ossau, Saison and Pau Rivers between 2005 and 2008. The Aspe, Oloron, Arnéguy, Béhérobie and Ouzom Rivers produced individually less than 8% of the returning adults. Those rivers were also less productive than the Ossau, Saison and Pau Rivers in terms of juvenile densities. The Nive, Lourdios, Vert and Laurhibar Rivers produced individually less than 2% of the 180 sampling adults which corresponded to the lowest level of recruits in those rivers.

Hatchery vs. wild

Hatchery and wild fish from tributaries of the Nive watershed, the Ossau and Saison Rivers had significantly different otolith Sr:Ca and ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr values (Kruskal-Wallis, $P < 0.01$) (**Fig. 6**). Sr:Ca ratios in primordial otoliths of hatchery fry were nearly three times lower than those for wild fish. The range of Sr:Ca ratios between these two groups did not overlap (0.79 ± 0.11 and 2.56 ± 0.41 respectively). Significant differences were also detected for ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr ratios ($P < 0.05$). Natal source isotopic values for all wild fish were closer to the global marine value (0.70919 ± 0.00028) whereas hatchery fish had higher ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr ratios (0.71027 ± 0.00047). However, there were no significant differences in Ba:Ca, Mg:Ca, Mn:Ca and Rb:Ca ratios between hatchery and wild fish (Kruskal-Wallis, $P > 0.05$). Naturally or hatchery reared-fish assignment was finally based on otolith core Sr:Ca values. Otoliths of adults and juveniles were analyzed at the core region, without prior knowledge of their origin, and lowest mean Sr:Ca values (Sr:Ca < 1) were associated with hatchery-reared fish. Hatchery and wild juveniles co-located on the same rivers were correctly assigned to hatchery of origin (Cauterets) with 100% accuracy using Sr:Ca values from hatchery juveniles as a data-base. A total of 183 juveniles from twelve rivers were analysed and 70 juveniles were assigned as hatchery reared fish (**Table 5**). Most of them were found in the Pau and Ouzom Rivers and to a lesser extent in the Aspe, Lourdios and Verts Rivers. This was consistent with highest proportions of hatchery fry stocked annually in the Pau and Ouzom Rivers.

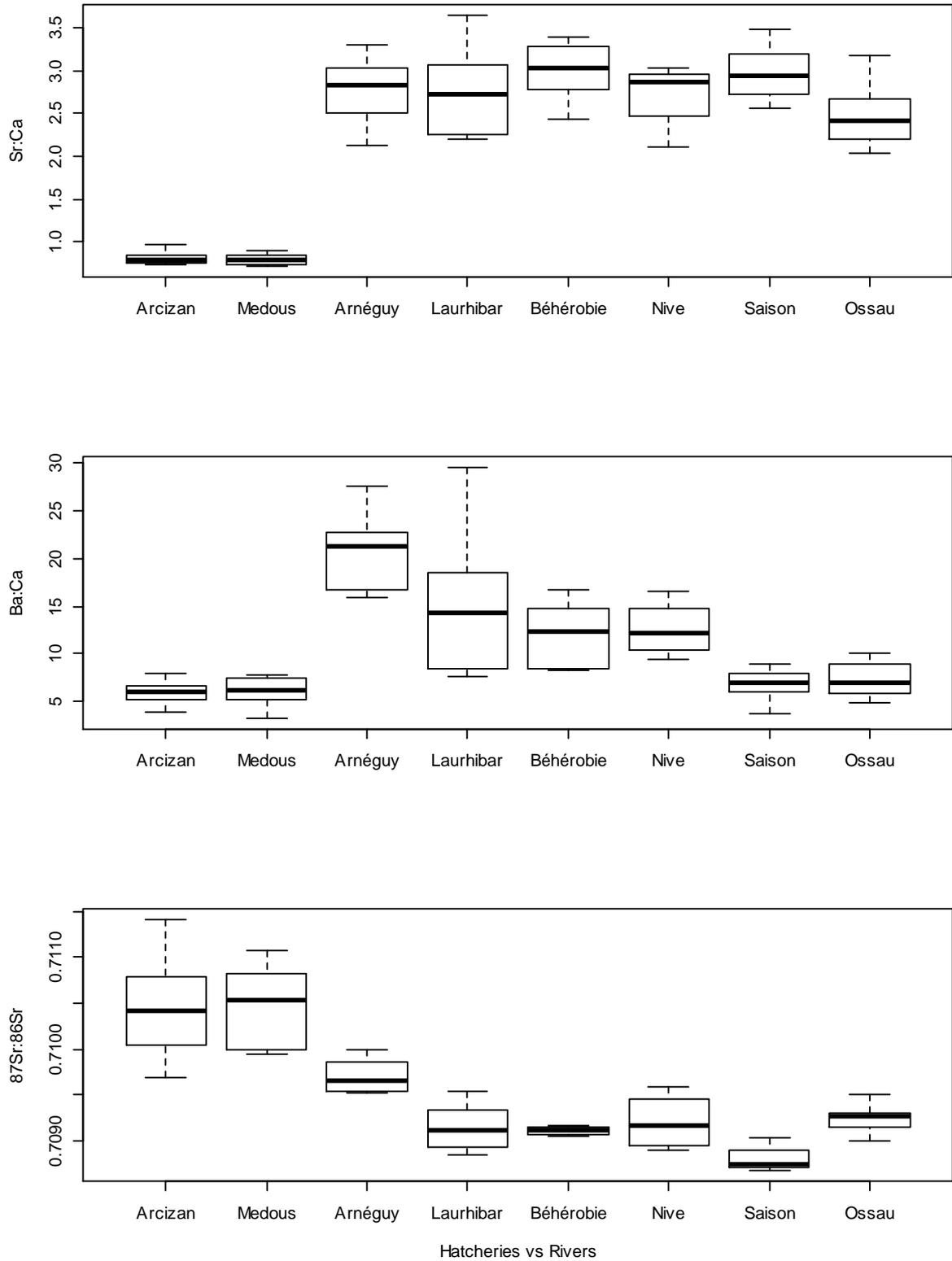


Fig. 6. Box plot of otolith core (a) Sr:Ca, (b) Ba:Ca and (c) $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios of hatchery larvae (Medous and Arcizan) and wild juveniles collected in 6 rivers where no stocking program has been undertaken (the Arnéguy, Béhérobie, Laurhibar, Nive, Ossau and Saison Rivers).

Sample site	Years	N	Wild	Hatchery
Pau	2006	26	2 (8%)	24 (92%)
	2009	11	1 (9%)	10 (91%)
	2010	7	1 (14%)	6 (86%)
Ouzom	2006	13	–	13 (100%)
	2009	10	–	10 (100%)
	2010	4	1 (25%)	3 (75%)
Ossau	2009	16	16 (100%)	–
	2010	12	12 (100%)	–
Aspe	2009	4	4 (100%)	–
	2010	8	7 (88%)	1 (13%)
Lourdios	2009	10	9 (90%)	1 (10%)
	2010	2	2 (100%)	–
Oloron	2009	13	13 (100%)	–
	2010	8	8 (100%)	–
Saison	2009	6	6 (100%)	–
	2010	3	3 (100%)	–
Verts	2009	5	3 (60%)	2 (40%)
	2010	4	4 (100%)	–
Arnéguy	2011	6	6 (100%)	–
Béhérobie	2011	6	6 (100%)	–
Laurhibar	2011	5	5 (100%)	–
Grande Nive	2011	4	4 (100%)	–

Table 5. Discrimination over years of juvenile Atlantic salmon, between wild and hatchery reared fish from each tributary. Percent composition from each source river across year is indicated in parentheses.

After classifying adult spawners back to their tributary of origin, we also distinguished hatchery from wild fish (**Table 6**). Of the 180 adults, 18 originated from the Aspe, Lourdios,

Tributary of origin	Natal sources	
	Wild	Hatchery
Nive (4)	4	–
Arnéguy (8)	8	–
Béhérobie (8)	8	–
Laurhibar (2)	2	–
Aspe (14)	13	1
Lourdios (3)	2	1
Ossau (46)	46	–
Oloron (11)	11	–
Verts (3)	3	–
Saison (20)	20	–
Ouzom (8)	2	6
Pau (16)	6	10
Oloron/Saison/Verts (10)	10	–
Adour basin (9)	9	–
Unknown (18)	18	–

Ouzom and Pau Rivers and were identified as to hatchery reared fish. The Ouzom and Pau Rivers were distinguished from others by large and consistent numbers of hatchery reared fish ($n = 16$). Almost all adults, previously identified as belonging to the Ouzom River, were hatchery produced. However, adults originated from the Pau River were either wild or hatchery reared fish ($n_{wild} = 6$ and $n_{hatchery} = 10$ respectively).

Table 6. Discrimination of adult Atlantic salmon, between wild and hatchery reared fish from each tributary of origin. Numbers of individuals previously assigned to each natal river, by QDFA procedure, are in parentheses.

DISCUSSION

Inter-annual and spatial differences in otolith signatures of juveniles

This study demonstrated that elemental and Sr isotope ratios were powerful markers of the natal origins of Atlantic salmon from the Adour basin. Other studies on salmon species (Atlantic salmon and Chinook salmon) found similar results (Barnett-Johnson et al. 2010, Kennedy et al. 2005, Veinott and Porter 2005). While our previous work (Martin et al. in press) has shown that otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios remained very stable from year to year as reported elsewhere for both Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Barnett-Johnson et al. 2010) and Atlantic salmon *Salmo salar* (Kennedy et al. 2000), inter-annual stability was not well established in the case of trace elements. There was no basis for assuming that otolith Sr:Ca and Ba:Ca signatures measured in juveniles (2006,2009,2010 and 2011 cohorts) would match elemental values likely to be found in the older adult cohorts (2005-2008). Correlations between water Sr:Ca ratios and conductivity measurements between rivers were successfully used to investigate the long-term stability of otolith Sr:Ca signatures. As previously reported, Sr dissolved concentrations closely followed the variations in major-ions in stream water (Dalai et al. 2002, Salminen et al. 2005) which in our rivers, were mainly dominated by dissolved Ca^{2+} ions. Moreover, Sr^{2+} preferentially substitutes for Ca^{2+} during mineral formation (McLennan et al. 1979). Therefore, the predominance of carbonate rocks in the Adour basin may account for the strong relationship between water Sr:Ca ratios and conductivity. Despite seasonal differences in water Sr:Ca ratios due to hydrologic factors such as changes in discharge (Land et al. 2000, Shiller 1997), only high water Sr:Ca values encountered during base flow conditions (Sr-enriched groundwater) were recorded in otoliths (Martin et al. in press). Mean otolith Sr:Ca ratios from the twelve rivers were positively correlated to mean conductivity during low flow periods. The latter remained very stable from 1999 to 2011 in all rivers during base flow conditions, which suggests that otolith Sr:Ca will also be stable from year to year.

There was no correlation between water Ba:Ca ratios and conductivity. Ba^{2+} mostly resides in K-bearing minerals but also substitutes for Ca^{2+} in Ca-bearing silicates and easily soluble carbonates. Barium released into stream water is not expected to be very mobile because of its association with weathering resistant silicate minerals (K-bearing minerals that host in silicate rocks, (Wedepohl 1972)) and its removal from solution to particulate phases (Dalai et al. 2002, Salminen et al. 2005, Shiller 1997). These processes are potential

mechanisms regulating the abundance and distribution of dissolved Ba in stream water, with no relationship to physicochemical parameters. Long-term stability of conductivity during base flow indicated that the intensity of carbonate versus silicate weathering has not significantly changed since 1999 (see above discussion on Sr:Ca). As Ba in our rivers can be released either from silicate and carbonate weathering, water Ba:Ca ratios were not expected to change drastically in the studied area. Although slight inter-annual differences appeared in otolith Sr:Ca and Ba:Ca ratios (Martin et al. in press), pooling juvenile otoliths collected from several years may account for the range of elemental values likely to be found in the older adult cohorts (Walther et al. 2008).

Segregation amongst otolith chemical tags depends on fish occupying sites with sufficiently different physico-chemical characteristics (Elsdon et al. 2008). The geochemical signatures in juvenile Atlantic salmon otoliths, collected over several years from 12 major spawning rivers, were distinct and specific to their river of origin. Cross validation classification accuracies of individual fish based on these signatures using DFA, averaged 80% and were as high as 100% for three of the rivers. The Laurhibar, Saison and Verts Rivers had overlapping otolith signatures producing low classification rates. Our previous database (Martin et al. in press) has expanded to include the Nive watershed, thus including all major spawning rivers in the Adour basin. Although, we provided a comprehensive assessment of otolith signature variations for this species throughout the Adour basin, smaller tributaries were not included in the baseline dataset and errors may have been made when estimating the natal origin of adults. Specifically, fish from unsampled streams (both within and outside the system) could have indistinguishable signatures from the baseline dataset and adults may be misclassified to another known site (Gillanders 2005a). However, unsampled rivers within the Adour basin were limited and also exhibited low natural reproductive success for Atlantic salmon. Only three variables (Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr) among six ratios provided excellent discrimination. Moreover, those ratios could be recovered from either otolith or water samples (Martin et al. in press). Strontium isotopes in otoliths provided a powerful addition to the range of elemental ratios to determine the natal origins of juvenile Atlantic salmon. Previous studies have highlighted the utility of $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratios to distinguish natal habitats at a local level (Hobbs et al. 2005, Ingram and Weber 1999, Kennedy et al. 1997). Firstly, otolith $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr values directly reflect ambient water composition (Kennedy et al. 2000). Secondly, the geological composition of bedrocks within a watershed and the age of geological formations determine the $^{87}\text{Sr}:$ ^{86}Sr ratio of dissolved Sr in river water (Palmer and Edmond 1992). Because the rivers included in this study drained heterogeneous surface geologies

(from Palaeozoic to Mesozoic), river-specific $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios were highly variable and an important component of signature separation. Only four rivers (the Saison, Verts, Laurhibar and Lourdios Rivers) had overlapping $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios because they were geographically close and drained similar geologic formations, mainly composed of limestone. This result is not surprising as overlap among $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ values becomes more likely as the number of sources increases (i.e., 12 rivers in the full model vs. 8 rivers in the previous one) (Barnett-Johnson et al. 2008). Thus, estimates of adult natal origins were interpreted with caution when otolith chemical signatures appeared similar.

Determination of adult natal streams

Many studies developed otolith fingerprint baselines using juveniles from known origins and assumed that natal signatures can be reconstructed in adults (Barnett-Johnson et al. 2010, Kennedy et al. 2000, Perrier et al. 2011). In our study, most adult Sr:Ca, Ba:Ca and $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ values (from the juvenile portion of the otolith) closely matched those of juveniles. Only eighteen adults diverged largely from the juvenile database and probably originated from sources not included in the juvenile database. Those adults of “unknown origin” were from rivers outside the Adour basin. Straying from other rivers could be possible because the nearest salmon populations are in rivers along the Spanish and French coasts (~200km away). Behavioural studies suggested that Spanish Atlantic salmon populations, the southernmost European populations, are opportunistic in their returns and their fidelity to a specific river is less precise than elsewhere in northern Europe (Moran et al. 2005b). Galician adult salmon may stray to neighboring watersheds (Adour basin in our case) depending on environmental circumstances. Unfortunately, this assumption has not been tested as otolith chemical signatures from the rivers of Galicia (and elsewhere) were not analyzed. The concept of ‘source-sink’ dynamics (Dias 1996, Morris 1991, Pulliam 1988), describes situations where dispersal occurs primarily from populations with high productivity into those with low productivity. Large populations in a system do not always act as sources but can, in fact, function as sinks because such patterns of population dispersion are more driven by differences in habitat quality than population imbalance (Pulliam 1988). Summarizing, metapopulations with large populations functioning as a main source, cannot be taken for granted and further study (i.e. otolith fingerprints from the neighboring populations) is required to assess the generality of these patterns in our case. The predominance of adults spawned in the Ossau River among returning adults corresponded with long-term juvenile production trends in the Ossau River (www.migradour.com). The 2005-2008 year-classes

(ages 3-6 years) were dominant in our sample. Juvenile abundance indices in the Adour River system indicated consistently high recruitment in the Ossau River for all year-classes of returning adult spawners. The results of our natal classifications based on otolith chemistry suggested that the predominance of the Ossau River population remained strong once fish matured. Marine mortality of migrants did not appear to alter the relative abundance of this population. The disproportionate contribution of the Ossau River to the adult population may be due to fish in that habitat having higher densities, higher growth rates, lower mortality, or more successful recruitment to the adult population. The high reproductive success in the Ossau River may also be linked to better habitat quality than elsewhere in the Adour basin (COGEPOMI 2008-2012). The section of the Ossau River, where spawning takes place, drains deciduous woodland. This shaded headwater provides lower water temperature in hot summers ($< 13^{\circ}\text{C}$) than the larger tributaries in the Adour basin ($> 15^{\circ}\text{C}$). Previous work on the Wye River in the United Kingdom argued that riparian shading is crucial in maintaining Atlantic salmon in the southern part of their European range (Clews et al. 2010). Although, climate-related variables, such as water temperature or rainfall, can directly impact on the salmonids' preferred habitats, influencing their behavior, growth and survival (Elliott and Elliott 2010, Swansburg et al. 2002), we did not investigate those parameters nor others such as stream discharge, water chemistry or availability of physical habitat. Further work in our river-system will be required to understand which environmental factors such as elevated temperatures or low flows might be most damaging to salmonids. The discovery of adult fish originating from the Pau River has important implications for understanding the population dynamics of Atlantic salmon. Previous work suggested the Pau River was a marginal nursery habitat for Atlantic salmon, acting as a potential "sink" for the adult population (Marty and Bousquet 2001). Due to several dams, the Pau River has normally limited accessibility to Atlantic salmon (spawning areas in upper sections of the river). Despite the limited upstream accessibility of the Pau River, our study demonstrated that Atlantic salmon recruits can successfully leave the river to join the adult population in the Adour basin.

After identifying natal streams of adult salmon population, we were able to estimate patterns of natal homing and straying on a tributary scale. Concerning the Saison, Verts, Laurhibar and Lourdios Rivers, natal homing and straying patterns were analyzed with caution since otolith chemical signatures appeared similar (especially Sr isotopes). Those adults were excluded from the straying and homing interpretation. Nevertheless, results from other rivers showed that homing was not perfect, and some wild fish strayed into non-natal spawning areas. Twelve adults collected in the Ossau River were spawned in a different river.

Nevertheless, those strayers originated from the neighboring rivers of the Oloron watershed. Concerning adults captured in the Oloron River, only 2 were homing to their natal river; the others were born in upstream tributaries. No natal homing was observed for the two adults captured in the Verts River. Natal site fidelity results in strong adaptation to local conditions since migrants may have reduced fitness when reproducing in non-natal rivers (Hendry et al. 2004). On the other hand, dispersal allows for the colonization of newly opened habitats, the maintenance of genetic diversity (Hendry et al. 2004) and can serve as a buffer against temporal variation in habitat quality (McDowall 2001). Fine-scale straying was relatively common in the Adour basin, occurring with high frequency between the adjacent spawning tributaries in the upper basin (the Ossau River), or occurring from upstream origins to downstream spawning (the Oloron River). Despite a marked homing instinct on the watershed scale, it now seems clear that there is a significant level of interchange of breeders between neighboring rivers, especially in southern populations of Atlantic salmon (Horreo et al. 2011). Research by Valiente et al. (2010) in southern French rivers demonstrated that warm conditions enhanced straying, contributing to increase gene flow. Final spawning decisions may be determined by local-scale site factors conducive to reproductive success rather than precise homing ability (Hamann and Kennedy 2012). Obviously, further research is needed to understand and refine patterns of natal homing or straying in the Adour basin and further afield.

Hatchery vs. wild

Our study stressed the benefit of using otolith geochemical signatures to assess natal origin in fish that are too small (approximately 2cm length) for mark–recapture procedures. In this application, we determined whether hatchery fish exhibited significantly different otolith core signatures compared with naturally-reared individuals. We observed relatively clear separation between hatchery and wild juveniles using both Sr:Ca_{core} (wild > 2.5 and hatchery < 0.80) and ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr_{core} (wild < 0.710 and hatchery > 0.710). Nevertheless, the use of Sr:Ca_{core} resulted in more accurate identification of hatchery reared fish than the use of ⁸⁷Sr:⁸⁶Sr_{core}. Sr:Ca_{core} differences allowed for accurate classifications between hatchery or wild sources for 100% of the individuals. For anadromous species, previous studies observed enriched Sr:Ca in the otolith core region prior to the exogenous feeding mark, explained by a combination of ambient freshwater Sr:Ca and marine maternal investment in yolk material (Kalish 1990, Miller and Kent 2009, Volk et al. 2000). The duration of freshwater residence by females prior to spawning may also influence Sr:Ca in the core region of the progeny (Donohoe et al.

2008, Volk et al. 2000). In our study, hatchery reared larvae are progeny of wild-origin Atlantic salmon reared from juvenile stage to adulthood in captivity at the Cauterets hatchery. Females experienced low Sr:Ca ratios in water ($1.75 \times 10^{-3} \pm 0.14$) during their entire life cycle due to a granitic catchment. Levels of strontium in this catchment were much lower than concentrations of strontium in the twelve rivers we investigated. Therefore, otolith Sr:Ca_{core} were systematically lower in progeny of hatchery females compared with progeny of wild females, which return to natal rivers in spring and spawn during winter (Rieman et al. 1994).

Another potential marker of hatchery reared fish were the $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios within the otolith core. Natal source isotopic values for all wild fish were closer to the global marine value ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{wild}} = 0.70919 \pm 0.00028$) whereas hatchery fish had significant higher $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{hatchery}} = 0.71027 \pm 0.00047$). A greater proportion of marine Sr in otolith cores of wild progeny were also found in previous studies on salmonids (Miller and Kent 2009, Volk et al. 2000). At the Cauterets hatchery, old granitic watersheds have significantly higher $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{water}} = 0.71316 \pm 0.0008$) than ocean water. Nevertheless, we observed a discrepancy between $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in water at Cauterets ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{water}} = 0.71316 \pm 0.0008$) and otolith $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ ratios in progeny of hatchery individuals ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{hatchery}} = 0.71027 \pm 0.00047$). This pattern was consistent with the influence of marine-derived feed ($^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}_{\text{food}} = 0.70923 \pm 0.00031$), experienced by females, through dietary source of Sr or altered dissolved ambient Sr in the water (Barnett-Johnson et al. 2008). Otoliths of hatchery juveniles incorporated a mixture of the $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ in source water at the Cauterets hatchery and a lower radiogenic $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ value for hatchery feed (Ingram and Weber 1999). We applied an isotopic mixing model, following Kennedy (2000), to calculate the relative contribution of these two sources of Sr. The $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ of hatchery juveniles suggested that approximately 67% of the Sr in the otolith core region was derived from diet ingested by females. These results were in accordance with Kennedy (2000), who found for mature Atlantic salmon raised under constant conditions, that 70% of the Sr isotopic signature in calcified tissues was derived from diet and 30% from the water.

Of the 183 juveniles analyzed, 70 were hatchery reared fish. Most of them were found in the Pau and Ouzom Rivers and to a lesser extent in the Aspe, Lourdios and Verts Rivers. Each year, about 800 000 hatchery fry are stocked in several rivers in the Adour basin in the following proportions: 74% in the Pau River, 11% in the Ouzom River, 5% in the Lourdios River, 4% in the Verts River and 6% in the Aspe River (www.migradour.com). Our juvenile data, obtained from geochemical signatures in otoliths, were consistent with the highest proportions of hatchery fry stocked annually in the Pau and Ouzom Rivers. Despite decades

of intensive restocking programs, natural spawning in those rivers was marginal because during the three sampling years, we found one wild juvenile in the Ouzom River and only four wild juveniles out of 44 individuals in the Pau River. Due to several dams, the Pau watershed is usually limited in its accessibility to Atlantic salmon (spawning areas in upper sections of the river) (Marty and Bousquet 2001).

The return of hatchery reared fish as adult spawners represented 10% of the total sampled fish we analyzed. Studies carried out so far concerning the success of foreign introductions, show that they have generally been ineffective (Blanco et al. 2005, Moran et al. 2005a). The effects of post-stocking survival rates on the success of stocking hatchery Atlantic salmon was previously evaluated in a New Brunswick River, Canada (Locke 1998). Removal of adults from the wild population for use as hatchery broodstock was beneficial to population growth if the survival rate of their hatchery-reared progeny was 10% (or more) of wild-reared juveniles in the first year following stocking and equivalent to the survival of wild-reared juveniles and adults thereafter. Returns of marked adult fish were consistent with average post-stocking survival rates (relative to wild-reared fish) of 5-20%, thus they concluded that the hatchery program probably reinforced returns of adult Atlantic salmon to the river. Our work on geochemical signatures in otoliths of hatchery reared fish supported the conclusion of this study. The Ouzom and Pau Rivers were, further distinguished from others by large and consistent numbers of hatchery reared fish. Almost all adults, previously identified as belonging to the Ouzom River, were hatchery produced. Adults originated from the Pau River were either wild or hatchery reared fish. Our study demonstrated that Atlantic salmon use the Pau River and to a lesser extent the Ouzom River as spawning areas. This was consistent with the fact that the Ouzom River is a tributary of the Pau River with limited accessibility for Atlantic salmon spawners. Most of hatchery-produced adults originating from the Pau and Ouzom Rivers were sampled in the marine zone of the Adour estuary, making patterns of homing or straying impossible to investigate. Such information would be of value as other studies have shown that the levels of straying, i.e. the return of adults back to non-natal usually neighboring rivers, to breed, are generally higher with hatchery-reared fish (Brenner et al. 2012, Cram et al. 2012, Horreo et al. 2011).

There is a growing need to identify specific natal sources in order to monitor recovery efforts that occur on the scale of individual rivers. This study demonstrated the usefulness of trace elements and Sr isotopes as natural tags for distinguishing the natal origins of endangered Atlantic salmon. More importantly, otolith geochemical signatures provided accurate classification of adult fish, back to their natal rivers. The current study focused on

collections made in the Adour basin, the unidentified origins of certain individuals remain to be determined. Although, our integrated approach was localized in the Adour basin, this work has the potential for application along the French and Spanish Atlantic coasts. There are, however, limits to the discriminatory power of geochemical signatures. Overlap amongst site signatures may occur as the number of sample sites increases (Kennedy et al. 2000). The spatial limitations of this method depend on the contrasting geology among freshwater habitats to generate unique geochemical signatures within fish otoliths. It appears likely that the use of geochemical signatures as population markers on a wide geographical scale may be valuable in conjunction with other marking techniques (genetic or physical). The combined use of otolith geochemistry and genetic analyses should provide knowledge on the introgression processes at work in wild populations stocked with hatchery fish (Perrier et al. 2011). It could be helpful for studying colonization or recolonization processes in depopulated rivers.

Acknowledgements: Research was funded by the regional administration (Conseil Général 64) and the regional water agency (Agence de l'eau Adour-Garonne). Juvenile samples were kindly provided by MIGRADOUR and ONEMA. We thank AAPPMA d'Oloron, les Fédérations de Pêche (64, 65), Barthouil smoked salmon industry (40300 Peyrehorade), J.M. Casteigt and P. Vangerdinge for collection of adult fish.

7. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

Le saumon Atlantique est un élément fort du bassin de l'Adour et des rivières pyrénéennes en particulier. Ce patrimoine écologique, économique et culturel est riche mais fragile. Les outils de suivi mis en place dans ce bassin ne permettent pas de comprendre totalement les processus de fonctionnement des populations de saumon. Ainsi l'origine natale des géniteurs, le taux de retour des individus d'origine piscicole, le taux de homing sur chaque sous-bassin ou encore le soutien par des géniteurs extérieurs au bassin de l'Adour sont des thématiques qui ne sont pas abordées dans le cadre de la gestion actuelle des grands salmonidés. Nos travaux apportent un regard complémentaire sur la dynamique des stocks de saumon, ainsi que l'évaluation de l'efficacité des alevinages dans le département 64. Les résultats obtenus dans cette thèse montrent que la géochimie des otolithes a un réel potentiel pour amener des informations précieuses concernant l'origine des géniteurs de retour dans le bassin de l'Adour; en particulier leur origine natale (naissance en rivière ou en pisciculture) et leur rivière de développement au stade juvénile.

L'application principale ayant guidé la plupart des développements réalisés sur la microchimie des otolithes, concerne la discrimination des stocks pour des espèces dulçaquicoles ou marines (Thresher 1999). Tous ces travaux sont non seulement conditionnés par l'existence de milieux de vie (habitats, rivières de développement) ayant des compositions chimiques différentes, mais aussi par l'enregistrement fidèle de ces différences dans l'otolithe (Walther et al. 2010). Caractériser la façon dont les otolithes de saumon intègrent la signature géochimique des rivières en fonction des paramètres environnementaux était l'étape nécessaire pour appliquer cet outil à la reconstitution de l'origine natale des saumons adultes dans le bassin de l'Adour.

Dans un premier temps, nos travaux démontrent que la variation géographique de la composition chimique de l'eau dans 12 rivières colonisées par le saumon, associée à un enregistrement dans l'otolithe proportionnel à la signature géochimique du milieu de vie, permettent de déterminer l'origine géographique des individus. Si toute notre attention a été portée sur la variabilité des ratios élémentaires et isotopiques à l'échelle géographique, la stabilité temporelle des signatures a également été démontrée. Bien que nous observons des différences interannuelles dans la composition élémentaire des otolithes chez les juvéniles, cette variabilité reste mineure en comparaison à la variabilité géographique des signatures. Sur le long terme (période couvrant les cohortes adultes, antérieures aux prélèvements de juvéniles) nous démontrons indirectement, grâce à la conductivité électrique de l'eau, que les rapports Sr:Ca et Ba:Ca dans l'otolithe ont probablement peu variés. Les rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$

restent stables sur le long terme, puisqu'ils sont essentiellement liés à la composition et à l'âge des formations rocheuses dans le bassin versant.

Le développement des techniques analytiques permettant la mesure des rapports $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ dans l'eau et l'otolithe a été déterminant dans la discrimination des origines natales. La valeur ajoutée de cette thèse procède de cette avancée technique. La combinaison des signatures élémentaires (principalement Sr:Ca et Ba:Ca) et surtout l'isotopie du Sr (temporellement plus stable et sans fractionnement biologique) dans les otolithes a amélioré la précision du classement à l'échelle de la rivière de développement. Néanmoins, les résultats concernant les variations spatiales des signatures géochimiques chez les juvéniles montrent que le fait de rajouter le bassin des Nives conduit à un chevauchement des signatures entre certaines rivières et donc à un pouvoir discriminatoire moins puissant entre ces dernières; les juvéniles provenant du gave d'Oloron, du Laurhibar, du Saison et des Verts, ayant des signatures géochimiques relativement proches.

Si les signatures juvéniles contenues dans l'otolithe ont permis de déterminer rétrospectivement la rivière de développement des saumons adultes d'origine inconnue, il restait à évaluer si les individus nés en milieu naturel ou à la pisciculture de Cauterets pouvaient être discriminés. En se basant sur la transmission de signatures géochimiques (élémentaires et isotopiques) transgénérationnelles entre la femelle reproductrice et les otolithes des embryons produits par cette dernière, nous avons discriminé avec succès les individus nés en rivière de ceux nés en pisciculture.

Le classement des géniteurs (180 individus) selon leurs origines natales (origine naturelle ou piscicole et rivière de développement au stade juvénile) a confirmé que le sous bassin du gave d'Oloron reste le lieu qui produit le plus de saumon de retour. L'origine de 18 adultes n'a pas été identifiée puisque leurs signatures géochimiques s'écartaient nettement de celles répertoriées dans la base des juvéniles. L'hypothèse selon laquelle ces individus proviendraient de bassins versants extérieurs au bassin de l'Adour reste à vérifier dans la mesure où l'on ne dispose pas des signatures géochimiques des bassins versants voisins. Nos résultats montrent que le gave d'Ossau produit le plus de saumon de retour, suivi par le Saison et le gave de Pau. Ces résultats coïncident avec l'abondance estimée en juvéniles 0⁺ entre 2005 et 2008 dans ces 3 rivières. Le « bois du Bager », dans le gave d'Ossau, réunit les conditions optimales pour la reproduction du saumon en termes de qualité d'eau, de température et d'habitats. De façon non négligeable, le gave de Pau contribue lui aussi au renouvellement de la population. Bien que son accessibilité soit toujours limitée dans le secteur amont, le gave de Pau produit des saumons adultes de retour dans le bassin de l'Adour

pour pondre (10 d'origine piscicole et 6 d'origine naturelle). Ces résultats, concernant les cohortes 2005 à 2008, semblent en adéquation avec l'augmentation du recrutement en juvéniles 0⁺ d'origine sauvage dans le gave de Pau, conjuguée à l'augmentation du nombre de juvéniles d'origine piscicole déversés dans cette rivière depuis 2005. Le gave d'Aspe, le gave d'Oloron, Arnéguy, Béhérobie et l'Ouzom produisent individuellement moins de 8% des saumons de retour. Ces rivières produisent moins de juvéniles 0⁺ que les 3 rivières précédentes. La grande Nive, le Lourdios, le Vert et le Laurhibar produisent moins de 2% des 180 adultes analysés ce qui correspond aux plus bas niveaux de recrutement calculés entre 2005 et 2008 par rapport aux autres rivières.

18 saumons sur 180 sont issus de l'alevinage (soit 10%). 16 individus sur 18 d'origine piscicole ont été identifiés comme s'étant développés dans le sous-bassin du gave de Pau: Ouzom ($n = 6$) et gave de Pau ($n = 10$). Les 2 autres proviennent du sous-bassin du gave d'Oloron: 1 du gave d'Aspe et 1 du Lourdios. Ces chiffres sont en accord avec les proportions de juvéniles déversés dans chaque sous-bassin (Pau versus Oloron). En effet, entre 2005 et 2008, 80% des individus ont été alevinés dans le sous-bassin du gave de Pau (principalement dans le gave de Pau) contre 20% dans le gave d'Oloron (principalement dans le gave d'Aspe et le Lourdios).

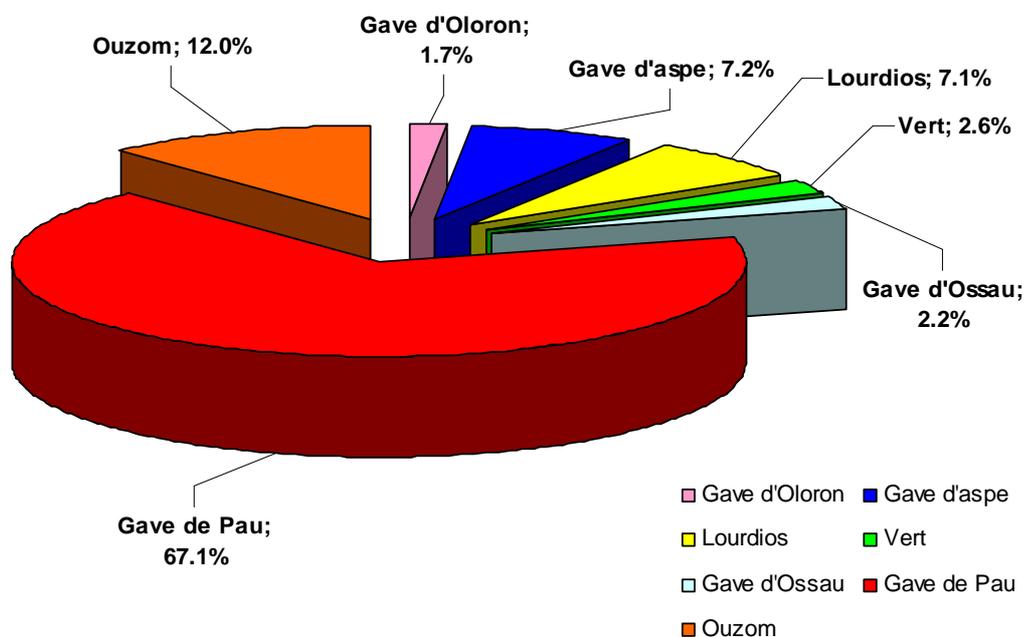


Figure 7-1 : Répartition de l'alevinage moyen par rivière entre 2005 et 2008

Evaluer le succès d'un programme d'alevinage dans n'importe quel bassin versant est essentiel pour les gestionnaires puisque le pourcentage de retour d'individus alevinés justifie le coût engendré par une telle pratique. Dans la région des Asturies (rivières Sella et Cares au Nord de l'Espagne) une étude récente démontre, par identification génétique (microsatellites), que la proportion des individus alevinés par rapport au total des géniteurs de retour varie entre 6 et 11% (Horreo et al. 2012). Ces taux de retour sont comparables à nos estimations, puisque dans les Asturies, environ 600 000 alevins sont déversés annuellement dans les 2 rivières mentionnées précédemment. En règle générale, les taux de retour estimés des individus alevinés (par rapport à l'ensemble des adultes de retour chaque année) est de l'ordre de $\pm 10\%$ quelle que soit la région considérée (Aprahamian et al. 2003, Lacroix and Stokesbury 2004, Verspoor and Garcia De Leaniz 1997).

Les individus récupérés dans le bassin versant ont permis d'estimer les taux de homing et de dispersion à l'échelle de la rivière de développement. Les géniteurs récupérés dans le gave d'Ossau ($n = 26$) peuvent être répartis entre ceux qui reviennent dans leur rivière natale pour pondre ($n = 14$) et ceux qui n'y sont pas nés ($n = 12$). Non seulement le gave d'Ossau produit le plus grand nombre de saumon de retour (46 sur 180 soit 26%), mais il attire des géniteurs nés ailleurs, dans les affluents adjacents (Oloron, Saison, et Aspe). Sur 10 individus récupérés dans le Saison, 8 sont nés dans cette rivière, les 2 restants n'ont pas une rivière d'origine clairement identifiée. Les 2 individus prélevés dans le Vert ne sont pas nés dans cette rivière. Les 2 individus récupérés dans le gave de Pau et l'Ouzom sont respectivement revenus pondre dans leur rivière natale. Les adultes capturés dans le gave d'Oloron, par les pêcheurs amateurs, n'ont pas permis d'établir un schéma de homing, puisque ces individus n'avaient sans doute pas achevé leur ascension pour pondre dans le bassin versant amont. A l'échelle des sous-bassins versants, l'instinct de homing reste fort. Mais, à l'intérieur d'un sous-bassin, le homing n'est pas de 100% et les reproducteurs se dispersent dans les rivières voisines de leur lieu de naissance. Il semblerait que ces « errances » sont fréquentes dans les régions situées au sud de l'aire de répartition du saumon Atlantique (Horreo et al. 2011). Le choix définitif de la rivière de ponte ne dépendrait pas seulement d'un homing précis mais serait aussi déterminé par des facteurs locaux (température, qualité de l'habitat) fluctuant d'une année sur l'autre et conduisant à un meilleur succès reproducteur dans telle ou telle rivière (Hamann and Kennedy 2012). Toutefois, nous restons prudents sur les patrons de dispersion et de homing dans le bassin de l'Adour, étant donné le faible nombre d'individus récupérés en amont du bassin versant.

L'intérêt de notre étude ne réside pas seulement dans l'application de l'outil microchimique à la discrimination de l'origine natale des saumons adultes. En effet, nous avons mis à jour l'existence de périodes au cours de la vie des juvéniles durant lesquelles l'enregistrement des signatures élémentaires dans l'otolithe (Barium notamment) n'est pas en relation avec la chimie de l'eau. La présence de signaux qui ne sont pas en relation avec le milieu de vie est susceptible de perturber l'évaluation de la signature représentative de la rivière natale des saumons.

L'originalité de notre approche est d'avoir étudié l'influence des facteurs endogènes et environnementaux chez des poissons ayant vécu dans le milieu naturel ou ayant séjourné en milieu naturel contrôlé. De possibles effets synergiques (voire antagonistes) entre éléments en relation avec la composition chimique complexe du milieu de vie n'étaient alors pas occultés (de Vries et al. 2005), comme c'est souvent le cas lors d'expériences en laboratoires. Le suivi régulier des variations des paramètres physico-chimiques (T°C et chimie de l'eau) dans les différents milieux de vie, conjugué à l'examen de juvéniles dont l'histoire de vie était connue précisément, a permis de mettre en évidence que la valeur du rapport Sr:Ca enregistrée dans l'otolithe correspond au rapport Sr:Ca mesuré dans l'eau en période de bas débit. Nous supposons que la croissance somatique et donc celle de l'otolithe se ferait préférentiellement en période de bas débit lorsque la température de l'eau augmente après la fonte des neiges. Nos résultats confirment également l'existence de corrélations positives entre les rapports Sr:Ca et Ba:Ca dans l'otolithe et ceux mesurés dans l'eau du milieu de vie. Néanmoins, l'examen des profils continus du rapport Ba:Ca des différentes juvéniles étudiées montre l'existence d'un ou plusieurs pics qui ne sont pas en relation directe avec une augmentation de ce même rapport dans l'eau. Un premier pic, situé au moment de la marque de résorption du sac vitellin, est observé pour toutes les juvéniles, qu'elles soient élevées en milieu contrôlé ou dans le milieu naturel. Un autre pic significatif est présent plus tardivement au cours du développement des juvéniles élevées à Cauterets, puis relâchées dans le milieu naturel. Ce pic maximum de Ba:Ca coïncide exactement avec le moment où le poisson est transféré dans la rivière. Ces 2 « anomalies » du rapport Ba:Ca dans l'otolithe pourraient être attribués à un choc physiologique lors de changements de milieu (sac vitellin—milieu extérieur et pisciculture—rivière). Enfin, l'expérience menée dans le chenal de Lapitxuri a montré un délai d'incorporation de l'ordre de 20j entre le changement du rapport Ba:Ca dans l'eau et celui mesuré dans l'otolithe; la valeur du pic de Ba:Ca dans l'otolithe étant en relation avec la moyenne du Ba:Ca mesurée dans l'eau pendant 25j après la crue. Une meilleure compréhension des processus qui déterminent la composition chimique de l'otolithe a permis

d'établir les limites d'utilisation et de fiabilité des empreintes géochimiques pour discriminer l'origine natale des individus. Au-delà de ces résultats singuliers sur le saumon Atlantique, notre étude met l'accent sur la complexité de l'intégration du rapport Ba:Ca dans l'otolithe et donc son utilisation en tant que traceur de l'histoire de vie des poissons migrateurs.

Un certain nombre de points devront être approfondis afin de confirmer ces résultats préliminaires. L'amélioration de l'outil microchimique porterait sur l'**extension des prélèvements d'eau et de juvéniles à d'autres affluents** (sous-bassin des Nives notamment) ou sous-bassins adjacents (Nivelle et Bidassoa) pour affiner la base de données. La caractérisation plus fine de l'ensemble du bassin de l'Adour et des bassins adjacents permettrait peut être de déterminer l'origine des saumons « inconnus » montrant aujourd'hui des signatures sans aucune comparaison avec les rivières étudiées. Par ailleurs, l'analyse génétique de ces individus (via les écailles) constituerait une approche complémentaire à la microchimie des otolithes.

Nos expériences, en milieu naturel contrôlé, restent encore partielles. Si nous révélons clairement certains processus physiologiques perturbant le rapport Ba:Ca dans l'otolithe, l'influence du taux de croissance, tout comme l'effet de la température, restent à déterminer. Cette démarche est essentielle pour une meilleure compréhension du déterminisme endogène et environnemental des variations microchimiques observées au sein des otolithes: migrations entre milieux et/ou effets ontogéniques (Walther and Limburg 2012).

Un échantillonnage plus large de saumons adultes dans le but d'affiner la tendance préliminaire obtenue dans ce rapport pourrait être envisagé. Par-là même, nous pourrions capturer de façon plus représentative les castillons (1HM) afin de corriger le biais d'échantillonnage rencontré dans notre travail (**sur-représentativité des saumons de plusieurs hivers de mer !**). En effet, la proportion de castillons participant à la reproduction est régulièrement supérieure à celle des saumons de printemps (PHM) sur le sous-bassin du gave d'Oloron (Cf figure 7-2), mais aussi celui du gave de Pau et des Nives.

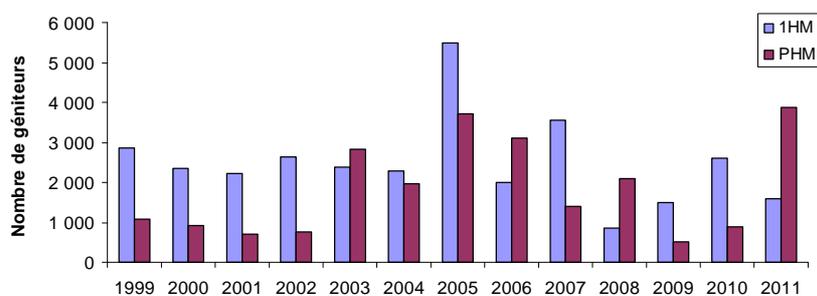


Figure 7-2 : Ages (en nombre d'hivers passés en mer) des généiteurs sur les stations de contrôles du Gave d'Oloron, entre 1999 et 2011.

Certaines études montrent que les individus issus de l'alevinage, ont tendance à plus se disperser dans un sous-bassin voisin que ceux nés dans le milieu naturel (Brenner et al. 2012, Cram et al. 2012, Horreo et al. 2011). Nous posons donc la question suivante: les individus alevinés principalement dans le gave Pau depuis 2005 colonisent-ils, en tant que géniteurs de retour, les rivières voisines (sous-bassin du gave d'Oloron et Nives) ? Nous n'avons répondu à cette question que de façon très incomplète. 18 saumons sur 180 sont issus de l'alevinage mais seulement 3 ont été récupérés dans les rivières du bassin versant de l'Adour: 1 capturé dans le Vert a été aleviné dans le gave d'Aspe, 1 capturé dans l'Ouzom a été aleviné dans cette même rivière et 1 capturé dans la Nive a été aleviné dans l'Ouzom. Tous les autres ont été capturés dans l'estuaire aval de l'Adour, sans possibilité de savoir dans quelle rivière spécifique ces saumons d'origine piscicole seraient remontés.

À l'issue de cette thèse, nous restons dans l'impossibilité de savoir si un saumon aleviné va errer ou revenir se reproduire dans sa rivière d'origine. Le bassin du Gave de Pau se distingue des autres rivières par le fait qu'il n'est pas en mesure d'assurer son renouvellement de manière autonome. Est-ce que cela signifie que les retours dans cette rivière sont composés d'individus issus du repeuplement ? Nous ne sommes pas en mesure de répondre à cette interrogation, étant donné le faible nombre de saumon récupérés dans cette rivière ($n = 2$). La difficulté d'échantillonnage dans le gave de Pau, de par la rareté des géniteurs remontant pour pondre, risque d'être un frein dans l'étude de ce sous-bassin si particulier.

Nous avons observé une différence significative du rapport Sr:Ca dans la zone centrale des otolithes d'alevins nés en rivière (Sr:Ca >1.2) par rapport à ceux nés dans la pisciculture de Caoterets (Sr:Ca <1.2), permettant d'identifier sans ambiguïté l'origine des individus. Cependant, bien que systématiquement >1.2 , les valeurs de Sr:Ca rencontrées pour les juvéniles nés en rivière sont relativement variables ($1.2 < \text{Sr:Ca} < 4$). La composition chimique du vitellus dépend à la fois de la chimie de l'eau du milieu de vie de la femelle (via la respiration) et de la composition chimique des réserves mobilisées par cette dernière. Les ratios Sr:Ca et $^{87}\text{Sr}:^{86}\text{Sr}$ mesurés avant la marque de résorption du sac vitellin dans les otolithes de juvéniles de salmonidés sont le reflet indirect du temps de résidence de la mère en eau douce avant la ponte (Arai et al. 2007, Bacon et al. 2004, Miller and Kent 2009). Si cette hypothèse est correcte, cela signifie que la valeur du Sr:Ca dans la zone centrale de l'otolithe pourrait nous renseigner sur le type de génitrice: grands saumons dits « d'hiver » qui effectuent leur remontée du mois d'octobre au mois de mars; saumons dits « de printemps » dont la montée s'effectue de mars à mai; ou « castillons » remontant tardivement entre juin et

septembre. **Nos travaux nécessitent d'être complétés puisqu'ils n'ont pas prouvé clairement le lien entre le temps de résidence de la femelle en eau douce et la valeur du rapport Sr:Ca dans le primordium.**

En conclusion, nos travaux démontrent l'utilité des éléments traces et des isotopes du Sr comme « tag naturel » pour distinguer l'origine natale des saumons Atlantique. La désignation des rivières natales ainsi que l'origine naturelle ou piscicole des reproducteurs permettent aux gestionnaires d'évaluer l'efficacité de l'alevinage à l'échelle du bassin versant, mais aussi de comprendre la dynamique du saumon dans les rivières pyrénéennes, afin d'établir des plans de gestions appropriés.

8. BIBLIOGRAPHIE

- Aberg, G. 1995. The use of natural strontium isotopes as tracers in environmental studies. *Water, Air, and Soil Pollution* **79**(1-4): 309-322.
- Allègre, C.J., Louvat, P., Gaillardet, J., Meynadier, L., Rad, S., and Capmas, F. 2010. The fundamental role of island arc weathering in the oceanic Sr isotope budget. *Earth and Planetary Science Letters* **292**(1-2): 51-56.
- Aprahamian, M.W., Martin Smith, K., McGinnity, P., McKelvey, S., and Taylor, J. 2003. Restocking of salmonids - Opportunities and limitations. *Fisheries Research* **62**(2): 211-227.
- Arai, N., Sakamoto, W., and Maeda, K. 1996. Correlation between Ambient Seawater Temperature and Strontium-calcium Concentration Ratios in Otoliths of Red Sea Bream *Pagrus major*. *Fisheries Science* **62**(4): 652-653.
- Arai, T., Hirata, T., and Takagi, Y. 2007. Application of laser ablation ICPMS to trace the environmental history of chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Marine Environmental Research* **63**(1): 55-66.
- Arai, T., Limbong, D., and Tsukamoto, K. 2000. Validation of otolith daily increments in the tropical eel *Anguilla celebesensis*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **78**(6): 1078-1084.
- Arai, T., Otake, T., and Tsukamoto, K. 1997. Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology-Progress Series* **161**: 17-22.
- Arneri, E., Colella, S., and Giannetti, G. 2001. Age determination and growth of turbot and brill in the Adriatic Sea: Reversal of the seasonal pattern of otolith zone formation. *Journal of Applied Ichthyology* **17**(6): 256-261.
- Bacon, C.R., Weber, P.K., Larsen, K.A., Reisenbichler, R., Fitzpatrick, J.A., and Wooden, J.L. 2004. Migration and rearing histories of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) determined by ion microprobe Sr isotope and Sr/Ca transects of otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**(12): 2425-2439.
- Bacon, P.J., Gurney, W.S.C., Jones, W., McLaren, I.S., and Youngson, A.F. 2005. Seasonal growth patterns of wild juvenile fish: Partitioning variation among explanatory variables, based on individual growth trajectories of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Journal of Animal Ecology* **74**(1): 1-11.
- Bacon, P.J., Palmer, S.C.F., MacLean, J.C., Smith, G.W., Whyte, B.D.M., Gurney, W.S.C., and Youngson, A.F. 2009. Empirical analyses of the length, weight, and condition of adult Atlantic salmon on return to the Scottish coast between 1963 and 2006. *ICES Journal of Marine Science* **66**(5): 844-859.
- Baglinière, J. 1994. Caractéristiques des stocks de reproducteurs et comportement lors de la migration génésique. "Le saumon atlantique : Biologie et gestion de la ressource", j. C. Gueguen et p. Prouzet (eds), ifremer, brest, pp. 101-122.
- Baglinière, J.L. 1976. Les populations de saumon atlantique *Salmo salar* L. 1766, en Bretagne, Basse-Normandie. Caractéristiques des smolts de la rivière Ellé. *Annales d'hydrobiologie* **7**, 141-158.
- Baglinière, J.L. 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale: utilisation pratique et difficultés de la méthode. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **298**: 69-105.

- Bagliniere, J.L., and Arribe-Moutounet, D. 1985. Microrepartition des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) de juvenile de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et des autres especes presentes dans la partie haute du Scorff (Bretagne). *Hydrobiologia* **120**(3): 229-239.
- Bagliniere, J.L., and Maisse, G. 1985. Precocious maturation and smoltification in wild atlantic salmon in the armorican massif, france. . *Aquaculture* **45**, 249-263.
- Baglinière, J.L., Thibault, M., and Dumas, J. 1990. Réintroductions et soutiens d'effectifs des populations animales en france : Le cas du saumon atlantique. . *Revue d'écologie, terre et vie, suppl.*, **5**, 255-279.
- Balcaen, L., De Schrijver, I., Moens, L., and Vanhaecke, F. 2005. Determination of the $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotope ratio in USGS silicate reference materials by multi-collector ICP-mass spectrometry. *International Journal of Mass Spectrometry* **242**(2-3): 251-255.
- Banner, J.L. 2004. Radiogenic isotopes: Systematics and applications to earth surface processes and chemical stratigraphy. *Earth-Science Reviews* **65**(3-4): 141-194.
- Barats, A., Pecheyran, C., Amouroux, D., Dubascoux, S., Chauvaud, L., and Donard, O.F.X. 2007. Matrix-matched quantitative analysis of trace-elements in calcium carbonate shells by laser-ablation ICP-MS: Application to the determination of daily scale profiles in scallop shell (*Pecten maximus*). *Analytical and Bioanalytical Chemistry* **387**(3): 1131-1140.
- Barnett-Johnson, R., Pearson, T.E., Ramos, F.C., Grimes, C.B., and Bruce MacFarlane, R. 2008. Tracking natal origins of salmon using isotopes, otoliths, and landscape geology. *Limnology and Oceanography* **53**(4): 1633-1642.
- Barnett-Johnson, R., Teel, D.J., and Casillas, E. 2010. Genetic and otolith isotopic markers identify salmon populations in the Columbia River at broad and fine geographic scales. *Environmental Biology of Fishes* **89**(3): 533-546.
- Bath, G.E., Thorrold, S.R., Jones, C.M., Campana, S.E., McLaren, J.W., and Lam, J.W.H. 2000. Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **64**(10): 1705-1714.
- Beard, B.L., and Johnson, C.M. 2000. Strontium isotope composition of skeletal material can determine the birth place and geographic mobility of humans and animals. *Journal of Forensic Sciences* **45**(5): 1049-1061.
- Berg. 1962. Freshwater fishes of the U.R.S.S and adjacent countries. *Acad. Sci. URRS, Zool. Inst., Guide to the Fauna of the URRS, N° 27, 1 : 1-504 ; 2 : 1-496 ; 3 : 1-510. Transl. From Russian, Israel progr. Sci. Transl. Jerusalem.*
- Bergenius, M.A.J., Mapstone, B.D., Begg, G.A., and Murchie, C.D. 2005. The use of otolith chemistry to determine stock structure of three epinepheline serranid coral reef fishes on the Great Barrier Reef, Australia. *Fisheries Research* **72**(2-3): 253-270.
- Blanco, G., Ramos, M.D., Vazquez, E., and Sanchez, J.A. 2005. Assessing temporal and spatial variation in wild populations of Atlantic salmon with particular reference to Asturias (Northern Spain) rivers. *Journal of Fish Biology* **67**(SUPP. 1): 169-184.
- Blum, J.D., Taliaferro, E.H., Weisse, M.T., and Holmes, R.T. 2000. Changes in Sr/Ca, Ba/Ca and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios between trophic levels in two forest ecosystems in the northeastern U.S.A. *Biogeochemistry* **49**(1): 87-101.
- Boeuf, G. 1994. La phase de préadaptation à la vie en mer: la smoltification. Le saumon atlantique. Plouzané: IFREMER, pp. 47-63.
- Bonner, S.J., and Schwarz, C.J. 2011. Smoothing population size estimates for time-stratified mark-recapture experiments using Bayesian P-splines. *Biometrics* **67**(4): 1498-1507.
- Bonny, S.M., and Jones, B. 2007. Diatom-mediated barite precipitation in microbial mats calcifying at Stinking Springs, a warm sulphur spring system in Northwestern Utah, USA. *Sedimentary Geology* **194**(3-4): 223-244.

- Bravard, J.P., and Petts, G.E. 1993. Interférences avec les interventions humaines. Hydrosystèmes fluviaux, Paris: Masson, pp. 233-253.
- Brenner, R.E., Moffitt, S.D., and Grant, W.S. 2012. Straying of hatchery salmon in Prince William Sound, Alaska. *Environmental Biology of Fishes* **94**(1): 179-195.
- Brown, R.J., and Severin, K.P. 2009. Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**(10): 1790-1808.
- Buoro, M., Prévost, E., and Gimenez, O. 2010. Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*): Incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution* **64**(9): 2629-2642.
- Campana, S. E., Neilson, and J, D. 1985. Microstructure of fish otoliths. National Research Council of Canada, Ottawa, ON, Canada.
- Campana, S.E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology-Progress Series* **188**: 263-297.
- Campana, S.E., Chouinard, G.A., Hanson, J.M., Frechet, A., and Brattey, J. 2000. Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fisheries Research* **46**(1-3): 343-357.
- Campana, S.E., Fowler, A.J., and Jones, C.M. 1994. Otolith elemental fingerprinting for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser ablation ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**(9): 1942-1950.
- Campana, S.E., and Thorrold, S.R. 2001. Otoliths, increments, and elements: Keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**(1): 30-38.
- Caudron, A., and Champigneulle, A. 2009. Multiple marking of otoliths of brown trout, *Salmo trutta* L., with alizarin redS to compare efficiency of stocking of three early life stages. *Fisheries Management and Ecology* **16**(3): 219-224.
- Chanseau, M., and Guerri, O. 2007. Bilan des connaissances sur la grande alose et le saumon atlantique sur le bassin de la Dordogne. Rapport MIGADO-EPIDOR.
- Chen, H.L., Shen, K.N., Chang, C.W., Iizuka, Y., and Tzeng, W.N. 2008. Effects of water temperature, salinity and feeding regimes on metamorphosis, growth and otolith Sr:Ca ratios of *Megalops cyprinoides leptcephali*. *Aquatic Biology* **3**(1): 41-50.
- Chesney, E.J., McKee, B.M., Blanchard, T., and Chan, L.H. 1998. Chemistry of otoliths from juvenile menhaden *Brevoortia patronus*: Evaluating strontium, strontium:calcium and strontium isotope ratios as environmental indicators. *Marine Ecology Progress Series* **171**: 261-273.
- Clarke, L.M., and Friedland, K.D. 2004. Influence of growth and temperature on strontium deposition in the otoliths of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **65**(3): 744-759.
- Claverie, F., Fernández, B., Pácheyan, C., Alexis, J., and Donard, O.F.X. 2009. Elemental fractionation effects in high repetition rate IR femtosecond laser ablation ICP-MS analysis of glasses. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* **24**(7): 891-902.
- Clews, E., Durance, I., Vaughan, I.P., and Ormerod, S.J. 2010. Juvenile salmonid populations in a temperate river system track synoptic trends in climate. *Global Change Biology* **16**(12): 3271-3283.
- COGEPOMI. 2008. PLAN DE GESTION DES POISSONS MIGRATEURS Adour et cours d'eau côtiers (2008/2012).
- COGEPOMI. 2008-2012. Pan de gestion des poissons migrateurs Adour et cours d'eau côtiers. Préfecture de la Région Aquitaine, France.

- Collingsworth, P.D., van Tassell, J.J., Olesik, J.W., and Marschall, E.A. 2010. Effects of temperature and elemental concentration on the chemical composition of juvenile yellow perch (*Perca flavescens*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**(7): 1187-1196.
- Correia, A.T., Barros, F., and Sial, A.N. 2011. Stock discrimination of European conger eel (*Conger conger* L.) using otolith stable isotope ratios. *Fisheries Research* **108**(1): 88-94.
- Cram, J.M., Torgersen, C.E., Klett, R.S., Pess, G.R., May, D., Pearsons, T.N., and Dittman, A.H. 2012. Tradeoffs between homing and habitat quality for spawning site selection by hatchery-origin Chinook salmon. *Environmental Biology of Fishes*: 1-14.
- Crook, D.A., Macdonald, J.I., O'Connor, J.P., and Barry, B. 2006. Use of otolith chemistry to examine patterns of diadromy in the threatened Australian grayling *Prototroctes maraena*. *Journal of Fish Biology* **69**(5): 1330-1344.
- Croze, O. 2008. Impact des seuils et barrages sur la migration anadrome du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) : caractérisation et modélisation des processus de franchissement. DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE.
- Dalai, T.K., Krishnaswami, S., and Sarin, M.M. 2002. Barium in the Yamuna River System in the Himalaya: Sources, fluxes, and its behavior during weathering and transport. *Geochem. Geophys. Geosyst.* **3**(12): 1076.
- Davaine, P., and Prouzet, P. 1994. La vie marine du saumon atlantique dans son aire géographique. « le saumon atlantique », j.C. Gueguen and prouzet p., eds ifremer: 64-85.
- De Casamajor, M.-N., Lecomte Finiger, R., and Prouzet, P. 2001. Passé larvaire des civelles, *Anguilla anguilla* (Linne, 1758) en migration en zones côtière et estuarienne (Adour, golfe de Gascogne) à partir de l'examen des otolithes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **324**(11): 1011-1019.
- De Pontual, H., and Geffen, A. 2002. Microchimie de l'otolithe. Manuel de sclérochronologie des poissons (eds J. Panfili, H. De Pontual, H. Troadec & P.J. Wright), pp. 243-303.
- De Pontual, H., Lagardère, F., Amara, R., Bohn, M., and Ogor, A. 2003. Influence of ontogenetic and environmental changes in the otolith microchemistry of juvenile sole (*Solea solea*). *Journal of Sea Research* **50**(2-3): 199-210.
- de Vries, M.C., Gillanders, B.M., and Elsdon, T.S. 2005. Facilitation of barium uptake into fish otoliths: Influence of strontium concentration and salinity. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **69**(16): 4061-4072.
- Dias, P.C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* **11**(8): 326-330.
- Dionne, M., Caron, F., Dodson, J.J., and Bernatchez, L. 2008. Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: The interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology* **17**(10): 2382-2396.
- Dittman, A.H., and Quinn, T.P. 1996. Homing in Pacific salmon: Mechanisms and ecological basis. *Journal of Experimental Biology* **199**(1): 83-91.
- Dittman, A.H., Quinn, T.P., and Nevitt, G.A. 1996. Timing of imprinting to natural and artificial odors by coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**(2): 434-442.
- Dong, D., Li, Y., Zhang, J., and Hua, X. 2003. Comparison of the adsorption of lead, cadmium, copper, zinc and barium to freshwater surface coatings. *Chemosphere* **51**(5): 369-373.
- Donohoe, C.J., Adams, P.B., and Royer, C.F. 2008. Influence of water chemistry and migratory distance on ability to distinguish progeny of sympatric resident and

- anadromous rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **65**(6): 1060-1075.
- Dorval, E., Jones, C.M., Hannigan, R., and Van Montfrans, J. 2007. Relating otolith chemistry to surface water chemistry in a coastal plain estuary. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **64**(3): 411-424.
- Eggins, S.M., Kinsley, L.P.J., and Shelley, J.M.G. 1998. Deposition and element fractionation processes during atmospheric pressure laser sampling for analysis by ICP-MS. Applied Surface Science **127-129**: 278-286.
- Eldridge, W.H., Myers, J.M., and Naish, K.A. 2009. Long-term changes in the fine-scale population structure of coho salmon populations (*Oncorhynchus kisutch*) subject to extensive supportive breeding. Heredity **103**(4): 299-309.
- Elliott, J.M., and Elliott, J.A. 2010. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: Predicting the effects of climate change. Journal of Fish Biology **77**(8): 1793-1817.
- Ellis, J.S., Sumner, K.J., Griffiths, A.M., Bright, D.I., and Stevens, J.R. 2011. Population genetic structure of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Tamar, southwest England. Fisheries Management and Ecology **18**(3): 233-245.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2002. Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **59**(11): 1796-1808.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2003. Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. Reviews in Fish Biology and Fisheries **13**(3): 219-235.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2004. Fish otolith chemistry influenced by exposure to multiple environmental variables. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **313**(2): 269-284.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2005a. Alternative life-history patterns of estuarine fish: barium in otoliths elucidates freshwater residency. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**(5): 1143-1152.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2005b. Consistency of patterns between laboratory experiments and field collected fish in otolith chemistry: An example and applications for salinity reconstructions. Marine and Freshwater Research **56**(5): 609-617.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2005c. Strontium incorporation into calcified structures: Separating the effects of ambient water concentration and exposure time. Marine Ecology Progress Series **285**: 233-243.
- Elsdon, T.S., and Gillanders, B.M. 2006. Temporal variability in strontium, calcium, barium, and manganese in estuaries: Implications for reconstructing environmental histories of fish from chemicals in calcified structures. Estuarine, Coastal and Shelf Science **66**(1-2): 147-156.
- Elsdon, T.S., Wells, B.K., Campana, S.E., Gillanders, B.M., Jones, C.M., Limburg, K.E., Secor, D.E., Thorrold, S.R., and Walther, B.D. 2008. Otolith chemistry to describe movements and life-history measurements of fishes: hypotheses, assumptions, limitations, and inferences using five methods. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review **46**: 297-330.
- Erkinaro, J., Dempson, J.B., Julkunen, M., and Niemelä, E. 1997. Importance of ontogenetic habitat shifts to juvenile output and life history of Atlantic salmon in a large subarctic river: An approach based on analysis of scale characteristics. Journal of Fish Biology **51**(6): 1174-1185.
- 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? *Environmental Health Perspectives* **107**(5): 349-357.
- Farrell, J., and Campana, S.E. 1996. Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Physiology* **115**(2): 103-109.
- Feyrer, F., Hobbs, J., Baerwald, M., Sommer, T., Yin, Q.Z., Clark, K., May, B., and Bennett, W. 2007. Otolith microchemistry provides information complementary to microsatellite DNA for a migratory fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**(2): 469-476.
- Fleming, I.A. 1998. Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**(SUPPL.1): 59-76.
- Fowler, A. J., Campana, S. E., Jones, C. M., Thorrold, and S. R. 1995. Experimental assessment of the effect of temperature and salinity on elemental composition of otoliths using solution-based ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**(7): 1421-1430.
- Fraser, D.J. 2008. How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids. *Evolutionary Applications* **1**: 535-586.
- Fraser, D.J., Houde, A.L.S., Debes, P.V., O'Reilly, P., Eddington, J.D., and Hutchings, J.A. 2010. Consequences of farmed-wild hybridization across divergent wild populations and multiple traits in salmon. *Ecological Applications* **20**(4): 935-953.
- Friedland, K.D., Hansen, L.P., and Dunkley, D.A. 1998a. Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon. *Salmo salar* L., in the North Sea area. *Fisheries Oceanography* **7**, 22-34.
- Friedland, K.D., Hansen, L.P., Dunkley, D.A., and 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 Journal of Marine Science* **57**, 419-429.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G., and Castonguay, M. 2003. Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science* **60**(2): 343-355.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G., Shimizu, N., Haas, R.E., and Youngson, A.F. 1998b. Strontium: Calcium ratios in Atlantic salmon (*Salmo salar*) otoliths and observations on growth and maturation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**(5): 1158-1168.
- Friedrich, L.A., and Halden, N.M. 2011. Determining exposure history of northern pike and walleye to tailings effluence using trace metal uptake in otoliths. *Environmental Science and Technology* **44**(5): 1551-1558.
- Gallahar, N.K., and Kingsford, M.J. 1996. Factors influencing Sr/Ca ratios in otoliths of *Girella elevata*: An experimental investigation. *Journal of Fish Biology* **48**(2): 174-186.
- Garcia, C.C., Lindner, H., and Niemax, K. 2007. Transport efficiency in femtosecond laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry applying ablation cells with short and long washout times. *Spectrochimica Acta - Part B Atomic Spectroscopy* **62**(1): 13-19.
- Gauldie, R.W., and Nelson, D.G.A. 1990. Otolith growth in fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Physiology* **97**(2): 119-135.
- Gibson-Reinemer, D.K., Johnson, B.M., Martinez, P.J., Winkelman, D.L., Koenig, A.E., and Woodhead, J.D. 2009. Elemental signatures in otoliths of hatchery rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Distinctiveness and utility for detecting origins and movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**(4): 513-524.

- Gillanders, B.M. 2002. Temporal and spatial variability in elemental composition of otoliths: Implications for determining stock identity and connectivity of populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**(4): 669-679.
- Gillanders, B.M. 2005a. Otolith chemistry to determine movements of diadromous and freshwater fish. *Aquatic Living Resources* **18**: 291-300.
- Gillanders, B.M. 2005b. Using elemental chemistry of fish otoliths to determine connectivity between estuarine and coastal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **64**(1): 47-57.
- Gillanders, B.M., and Kingsford, M.J. 1996. Elements in otoliths may elucidate the contribution of estuarine recruitment to sustaining coastal reef populations of a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series* **141**(1-3): 13-20.
- Gillanders, B.M., and Kingsford, M.J. 2000. Elemental fingerprints of otoliths of fish may distinguish estuarine 'nursery' habitats. *Marine Ecology Progress Series* **201**: 273-286.
- Gonzalez, J., Liu, C., Mao, X., and Russo, R.E. 2004. UV-femtosecond laser ablation-ICP-MS for analysis of alloy samples. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* **19**(9): 1165-1168.
- Grandjean, F., Verne, S., Cherbonnel, C., and Richard, A. 2009. Fine-scale genetic structure of Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellite markers: effects of restocking and natural recolonization. *Freshwater Biology* **54**(2): 417-433.
- Gretchen Bath, M., and Mark, J.W. 2006. Effect of temperature and salinity on otolith element incorporation in juvenile gray snapper *Lutjanus griseus*. *Marine Ecology Progress Series* **324**: 229-239.
- Griffiths, A.M., Ellis, J.S., Clifton-Dey, D., Machado-Schiaffino, G., Bright, D., Garcia-Vazquez, E., and Stevens, J.R. 2011. Restoration versus recolonisation: The origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) currently in the River Thames. *Biological Conservation* **144**(11): 2733-2738.
- Guillong, M., Horn, I., and Gunther, D. 2003. A comparison of 266 nm, 213 nm and 193 nm produced from a single solid state Nd:YAG laser for laser ablation ICP-MS. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* **18**(10): 1224-1230.
- Gunther, D., Jackson, S.E., and Longerich, H.P. 1999. Laser ablation and arc/spark solid sample introduction into inductively coupled plasma mass spectrometers. *Spectrochimica acta, Part B: Atomic spectroscopy* **54**(3): 381-409.
- Guyomard, R. 1994. La diversité génétique des populations de saumon atlantique. « Le saumon atlantique :biologie, et gestion de la ressource », GUEGUEN J.C. & PROUZET P. (Eds), IFREMER, Brest, p. 101-122.
- Halden, N.M., and Friedrich, L.A. 2008. Trace-element distributions in fish otoliths: Natural markers of life histories, environmental conditions and exposure to tailings effluence. *Mineralogical Magazine* **72**(2): 593-605.
- Hale, R., and Swearer, S.E. 2008. Otolith microstructural and microchemical changes associated with settlement in the diadromous fish *Galaxias maculatus*. *Marine Ecology Progress Series* **354**: 229-234.
- Hamann, E.J., and Kennedy, B.P. 2012. Juvenile dispersal affects straying behaviors of adults in a migratory population. *Ecology* **93**(4): 733-740.
- Hamer, P.A., Jenkins, G.P., and Gillanders, B.M. 2003. Otolith chemistry of juvenile snapper *Pagrus auratus* in Victorian waters: Natural chemical tags and their temporal variation. *Marine Ecology Progress Series* **263**: 261-273.
- Hamer, P.A., Kemp, J., Robertson, S., and Hindell, J.S. 2012. Multiple otolith techniques aid stock discrimination of a broadly distributed deepwater fishery species, blue grenadier, *Macruronus novaezelandiae*. *Fisheries Research* **113**(1): 21-34.

- Hansen, L.P., and Jacobsen, J.A. 2003. Origin and migration of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in oceanic areas north of the Faroe Islands. *ICES Journal of Marine Science* **60**(1): 110-119.
- Hansen, L.P., and Jonsson, B. 1994. Homing of Atlantic salmon: Effects of juvenile learning on transplanted post-spawners. *Animal Behaviour* **47**(1): 220-222.
- Hansen, L.P., and Quinn, T.P. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**(SUPPL.1): 104-118.
- Hasler, A.D., Scholz, A.T., and Horrall, R.M. 1978. Olfactory imprinting and homing in salmon. *American Scientist* **66**, 347-355.
- Heggberget, T.G., Okland, F., and Ugedal, O. 1993. Distribution and migratory behaviour of adult wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) during return migration. *Aquaculture* **118**(1-2): 73-83.
- Heggenes, J., Baglinière, J.L., and Cunjak, R. 1995. Note de synthèse sur la sélection de niche spatiale et la compétition chez le jeune saumon atlantique (*Salmo salar*) et la truite commune (*Salmo trutta*) en milieu lotique. . *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 337-339, 231-239.
- Heland, M., and Dumas, J. 1994. Ecologie et comportement des juvéniles. « Le Saumon Atlantique », J.C. Gueguen and Prouzet P., Eds IFREMER:, 29-46.
- Hendry, A.P., Castaic, V., Kinnison, M.T., and Quinn, T.P. 2004. The evolution of philopatry and dispersal: homing versus straying in salmonids. *In* *Evolution illuminated: salmon and their relatives*. Edited by A.P. Hendry and S.C. Stearns. Oxford, New York. pp. 52-91.
- Hendry, K., Cragg-Hine, D., O'Grady, M., Sambrook, H., and Stephen, A. 2003. Management of habitat for rehabilitation and enhancement of salmonid stocks. *Fisheries Research* **62**(2): 171-192.
- Hobbs, J.A., Yin, Q.Z., Burton, J., and Bennett, W.A. 2005. Retrospective determination of natal habitats for an estuarine fish with otolith strontium isotope ratios. *Marine and Freshwater Research* **56**(5): 655-660.
- Hoff, G.R., and Fuiman, L.A. 1993. Morphometry and composition of red drum otoliths: Changes associated with temperature, somatic growth rate, and age. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Physiology* **106**(2): 209-219.
- Hoff, G.R., and Fuiman, L.A. 1995. Environmentally induced variation in elemental composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) otoliths. *Bulletin of Marine Science* **56**(2): 578-591.
- Holm, M., Holst, J.C., and Hansen, L.P. 2000. Spatial and temporal distribution of post-smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Norwegian Sea and adjacent areas. *ICES Journal of Marine Science* **57**(4): 955-964.
- Horreo, J.L., de la Hoz, J., Pola, I.G., Machado-Schiaffino, G., and Garcia-Vazquez, E. 2012. Ecological and economic costs of supportive breeding: Atlantic salmon (*Salmo salar*) as a case study. *Aquaculture* **356-357**: 1-6.
- Horreo, J.L., Machado-Schiaffino, G., Ayllon, F., Griffiths, A.M., Bright, D., Stevens, J.R., and Garcia-Vazquez, E. 2011. Impact of climate change and human-mediated introgression on southern European Atlantic salmon populations. *Global Change Biology* **17**(5): 1778-1787.
- Huntington, C., Nehlsen, W., and Bowers, J. 1996. A survey of healthy native stocks of anadromous salmonids in the Pacific Northwest and California. *Fisheries* **21**(3): 6-14.
- ICES. 2012. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), Copenhagen, Denmark ICES CM 2012/ACOM:09.

- Ingram, B.L., and Weber, P.K. 1999. Salmon origin in California's Sacramento-San Joaquin river system as determined by otolith strontium isotopic composition. *Geology* **27**(9): 851-854.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 2004. Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**(12): 2369-2383.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Hansen, L.P. 2003. Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* **62**(3): 641-657.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Hansen, L.P. 1991. Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology* **39**(5): 739-744.
- Juanes, F., Gephard, S., and Beland, K.F. 2004. Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**(12): 2392-2400.
- Juanes, F., Perez, J., and Garcia-Vazquez, E. 2007. Reproductive strategies in small populations: Using Atlantic salmon as a case study. *Ecology of Freshwater Fish* **16**(4): 468-475.
- Kalish, J.M. 1989. Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **132**(3): 151-178.
- Kalish, J.M. 1990. Use of Otolith Microchemistry to Distinguish the Progeny of Sympatric Anadromous and Non-Anadromous Salmonids. *Fishery Bulletin* **88**(4): 657-666.
- Kalish, J.M. 1993. Fish otolith chemistry [7]. *Science* **260**(5106): 279.
- Kendall, N.W., and Quinn, T.P. 2009. Effects of population-specific variation in age and length on fishery selection and exploitation rates of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**(6): 896-908.
- Kennedy, B.P., Blum, J.D., Folt, C.L., and Nislow, K.H. 2000. Using natural strontium isotopic signatures as fish markers: Methodology and application. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**(11): 2280-2292.
- Kennedy, B.P., Chamberlain, C.P., Blum, J.D., Nislow, K.H., and Folt, C.L. 2005. Comparing naturally occurring stable isotopes of nitrogen, carbon, and strontium as markers for the rearing locations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(1): 48-57.
- Kennedy, B.P., Folt, C.L., Blum, J.D., and Chamberlain, C.P. 1997. Natural isotope markers in salmon [5]. *Nature* **387**(6635): 766-767.
- Kennedy, B.P., Klaue, A., Blum, J.D., Folt, C.L., and Nislow, K.H. 2002. Reconstructing the lives of fish using Sr isotopes in otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**(6): 925-929.
- Kerr, L.A., Secor, D.H., and Kraus, R.T. 2007. Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) and Sr/Ca composition of otoliths as proxies for environmental salinity experienced by an estuarine fish. *Marine Ecology Progress Series* **349**: 245-253.
- King, T.L., Kalinowski, S.T., Schill, W.B., Spidle, A.P., and Lubinski, B.A. 2001. Population structure of atlantic salmon (*Salmo salar* l.): A range-wide perspective from microsatellite DNA variation. *Molecular Ecology* **10**(4): 807-821.
- 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. *Ecology of Freshwater Fish* **12**(1): 1-59.
- Koch, J., Walle, M., Schlamp, S., Rosgen, T., and Gunther, D. 2008. Expansion phenomena of aerosols generated by laser ablation under helium and argon atmosphere. *Spectrochimica Acta - Part B Atomic Spectroscopy* **63**(1): 37-41.

- Kraus, R.T., and Secor, D.H. 2004. Incorporation of strontium into otoliths of an estuarine fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **302**(1): 85-106.
- Lacroix, G.L., and Stokesbury, M.J.W. 2004. Adult return of farmed Atlantic salmon escaped as juveniles into freshwater. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**(2): 484-490.
- Lage, C., and Kornfield, I. 2006. Reduced genetic diversity and effective population size in an endangered Atlantic salmon (*Salmo Salar*) population from Maine, USA. *Conservation Genetics* **7**(1): 91-104.
- Land, M., Ingri, J., Andersson, P.S., and Åhländer, B. 2000. Ba/Sr, Ca/Sr and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios in soil water and groundwater: Implications for relative contributions to stream water discharge. *Applied Geochemistry* **15**(3): 311-325.
- Lassalle, G., Crouzet, P., and Rochard, E. 2009. Modelling the current distribution of European diadromous fishes: An approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwater Biology* **54**(3): 587-606.
- Le Harzic, R., Huot, N., Audouard, E., Jonin, C., Laporte, P., Valette, S., Fraczkiewicz, A., and Fortunier, R. 2002. Comparison of heat-affected zones due to nanosecond and femtosecond laser pulses using transmission electronic microscopy. *Applied Physics Letters* **80**(21): 3886-3888.
- Letcher, B.H., and King, T.L. 2001. Parentage and grandparentage assignment with known and unknown matings: Application to Connecticut River Atlantic salmon restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**(9): 1812-1821.
- Levin, P.S., and Tolimieri, N. 2001. Differences in the impacts of dams on the dynamics of salmon populations. *Animal Conservation* **4**(4): 291-299.
- Limburg, K.E. 1996. Growth and migration of 0-year American shad (*Alosa sapidissima*) in the Hudson River estuary: Otolith microstructural analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**(1): 220-238.
- Limburg, K.E., Lochet, A., Driscoll, D., Dale, D.S., and Huang, R. 2011. Selenium detected in fish otoliths: A novel tracer for a polluted lake? *Environmental Biology of Fishes* **89**(3): 433-440.
- Lochet, A., Jatteau, P., and Gessner, J. 2011. Detection of chemical marks for stocking purposes in sturgeon species. *Journal of Applied Ichthyology* **27**(2): 444-449.
- Locke, A. 1998. Modeling the effects of poststocking survival rates on the success of stocking hatchery Atlantic salmon in a New Brunswick River. *North American Journal of Fisheries Management* **18**(3): 547-560.
- Lowe, M.R., de Vries, D.R., Wright, R.A., Ludsin, S.A., and Fryer, B.J. 2009. Coastal largemouth bass (*Micropterus salmoides*) movement in response to changing salinity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**(12): 2174-2188.
- Maccrimmon, H.R. 1979. World distribution of Atlantic salmon, *salmo-salar*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **36**, 422-457.
- Macdonald, J.I., and Crook, D.A. 2010. Variability in Sr:Ca and Ba:Ca ratios in water and fish otoliths across an estuarine salinity gradient. *Marine Ecology Progress Series* **413**: 147-161.
- Marklevitz, S.A.C., Fryer, B.J., Gonder, D., Yang, Z., Johnson, J., Moerke, A., and Morbey, Y.E. 2011. Use of otolith chemistry to discriminate juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from different wild populations and hatcheries in Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research* **37**(4): 698-706.
- Marohn, L., Prigge, E., Zumholz, K., Klügel, A., Anders, H., and Hanel, R. 2009. Dietary effects on multi-element composition of European eel (*Anguilla anguilla*) otoliths. *Marine Biology*: 1-7.

- Martin, G.B., and Thorrold, S.R. 2005. Temperature and salinity effects on magnesium, manganese, and barium incorporation in otoliths of larval and early juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Marine Ecology Progress Series* **293**: 223-232.
- Martin, G.B., and Wuenschel, M.J. 2006. Effect of temperature and salinity on otolith element incorporation in juvenile gray snapper *Lutjanus griseus*. *Marine Ecology Progress Series* **324**: 229-239.
- Martin, J., Bareille, G., Bérail, S., Pécheyrat, C., Daverat, F., Bru, N., Tabouret, H., and Donard, O. in press. Spatial and temporal variations in otolith chemistry and relationships with water chemistry: a useful tool to distinguish Atlantic salmon parr from different natal streams. *Journal of Fish Biology*.
- Marty, A., and Bousquet, B. 2000. Situation des poissons migrateurs amphihalins sur le bassin de l'Adour. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 357/358, 345-356.
- Marty, A., and Bousquet, B. 2001. Situation of amphyaline migratory fishes in adour river. *Situation des poissons migrateurs amphihalins sur le bassin de l'adour*(357-360): 345-356.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., and Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**(SUPPL.1): 77-92.
- McCulloch, M., Cappo, M., Aumend, J., and Mållner, W. 2005. Tracing the life history of individual barramundi using laser ablation MC-ICP-MS Sr-isotopic and Sr/Ba ratios in otoliths. *Marine and Freshwater Research* **56**(5): 637-644.
- McDowall, R.M. 2001. Anadromy and homing: two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? *Fish and Fisheries* **2**: 78-85.
- McGarigal, K., S. Cushman, and S. Stafford. 2000. *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer, New York.
- McGinnity, P., Jennings, E., DeEyto, E., Allott, N., Samuelsson, P., Rogan, G., Whelan, K., and Cross, T. 2009. Impact of naturally spawning captive-bred Atlantic salmon on wild populations: Depressed recruitment and increased risk of climate-mediated extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**(1673): 3601-3610.
- McLennan, S.M., Fryer, B.J., and Young, G.M. 1979. Geochemistry of the carbonate-rich espanola formation (Huronian) with emphasis on the rare earth elements. *Can J Earth Sci* **16**(2): 230-239.
- Meekan, M.G., Dodson, J.J., Good, S.P., and Ryan, D.A.J. 1998. Otolith and fish size relationships, measurement error, and size-selective mortality during the early life of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**(7): 1663-1673.
- Melancon, S., Fryer, B.J., and Markham, J.L. 2009. Chemical analysis of endolymph and the growing otolith: Fractionation of metals in freshwater fish species. *Environmental Toxicology and Chemistry* **28**(6): 1279-1287.
- Metcalf, N.B. 1998. The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in Atlantic salmon (*Salmo salar*). National Research Council of Canada, Ottawa, ON, CANADA.
- Metcalf, N.B., and Thorpe, J.E. 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward- migrating salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **59**(1): 135-145.
- Miller, J.A. 2009. The effects of temperature and water concentration on the otolith incorporation of barium and manganese in black rockfish *Sebastes melanops*. *Journal of Fish Biology* **75**(1): 39-60.

- Miller, J.A. 2011. Effects of water temperature and barium concentration on otolith composition along a salinity gradient: Implications for migratory reconstructions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **405**(1-2): 42-52.
- Miller, J.A., and Kent, A.J.R. 2009. The determination of maternal run time in juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) based on Sr/Ca and $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ within otolith cores. *Fisheries Research* **95**(2-3): 373-378.
- Mills, D. 1971. Salmon and trout: A resource, its ecology, conservation and management. Edinburgh: Oliver and boyd.
- Mills, D. 1989a. Conservation and management of brown trout, *Salmo trutta* in Scotland: an historical review and the future. *Freshwater Biology* **21**(1): 87-98.
- Mills, D. 1989b. Ecology and management of Atlantic salmon. London: Chapman & Hall, 351 pp.
- Mills, D.H. 1986. Threats to the Atlantic salmon (*salmo salar*) at various stages of its life-history. *Environmental Conservation* **13**(3): 257-260.
- Milton, D.A., and Chenery, S.R. 2001. Sources and uptake of trace metals in otoliths of juvenile barramundi (*Lates calcarifer*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **264**(1): 47-65.
- Milton, D.A., and Chenery, S.R. 2003. Movement patterns of the tropical shad hilsa (*Tenualosa ilisha*) inferred from transects of $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ isotope ratios in their otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**(11): 1376-1385.
- Morales-Nin, B., and Panfili, J. 2005. Seasonality in the deep sea and tropics revisited: What can otoliths tell us? *Marine and Freshwater Research* **56**(5): 585-598.
- Moran, P., Perez, J., Dumas, J., Beall, E., and Garcia-Vazquez, E. 2005a. Stocking-related patterns of genetic variation at enzymatic loci in south European Atlantic salmon populations. *Journal of Fish Biology* **67**(SUPP. 1): 185-199.
- Moran, P., Pérez, J., and Garcia-Vazquez, E. 2005b. Genetic variation at enzyme loci in the southernmost European populations of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **67**(SUPP. 1): 206-212.
- Morris, D.W. 1991. On the evolutionary stability of dispersal to sink habitats. *American Naturalist* **137**: 907-911.
- Mugiya, Y., and Uchimura, T. 1989. Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Fish Biology* **35**(6): 813-818.
- Munro, A.R., Gillanders, B.M., Thurstan, S., Crook, D.A., and Sanger, A.C. 2009. Transgenerational marking of freshwater fishes with enriched stable isotopes: A tool for fisheries management and research. *Journal of Fish Biology* **75**(3): 668-684.
- Munro, A.R., McMahan, T.E., and Ruzycki, J.R. 2005. Natural chemical markers identify source and date of introduction of an exotic species: Lake trout (*Salvelinus namaycush*) in Yellowstone Lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(1): 79-87.
- Nevitt, G. A., Dittman, A. H., Quinn, T. P., Moody, and W, J. 1994. EVIDENCE FOR A PERIPHERAL OLFACTORY MEMORY IN IMPRINTED SALMON. National Academy of Sciences, Washington, DC, ETATS-UNIS.
- Niemela, E., Erkinaro, J., Julkunen, M., Hassinen, E., Lãnsman, M., and Brãrs, S. 2006a. Temporal variation in abundance, return rate and life histories of previously spawned Atlantic salmon in a large subarctic river. *Journal of Fish Biology* **68**(4): 1222-1240.
- Niemela, E., Erkinaro, J., Julkunen, M., Hassinen, E., Lansman, M., and Brors, S. 2006b. Temporal variation in abundance, return rate and life histories of previously spawned Atlantic salmon in a large subarctic river. *Journal of Fish Biology* **68**(4): 1222-1240.
- Niva, T. 1995. Retention of visible implant tags by juvenile brown trout. *Journal of Fish Biology* **46**(6): 997-1002.

- O'Farrell, M.R., and Larson, R.J. 2005. Year-class formation in Pacific herring (*Clupea pallasii*) estimated from spawning-date distributions of juveniles in San Francisco Bay, California. *Fishery Bulletin* **103**(1): 130-141.
- Olley, R., Young, R.G., Closs, G.P., Kristensen, E.A., Bickel, T.O., Deans, N.A., Davey, L.N., and Eggins, S.M. 2011. Recruitment sources of brown trout identified by otolith trace element signatures. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **45**(3): 395-411.
- ONEMA. 2009. Protection, restauration et amélioration de l'habitat du saumon: rapport d'étude. Office National de l'eau et des milieux aquatiques, France.
- Orell, P., Erkinaro, J., Svenning, M.A., Davidsen, J.G., and Niemelä, E. 2007. Synchrony in the downstream migration of smolts and upstream migration of adult Atlantic salmon in the subarctic River Utsjoki. *Journal of Fish Biology* **71**(6): 1735-1750.
- Outridge, P.M., Chenery, S.R., Babaluk, J.A., and Reist, J.D. 2002. Analysis of geological Sr isotope markers in fish otoliths with subannual resolution using laser ablation-multicollector-ICP-mass spectrometry. *Environmental Geology* **42**(8): 891-899.
- Palmer, M.R., and Edmond, J.M. 1992. Controls over the strontium isotope composition of river water. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **56**(5): 2099-2111.
- Panfili, J. 1993. Estimation de l'âge individuel des poissons : Méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. . 456 p. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II.
- Parrish, D. L., Behnke, R. J., Gephard, S. R., McCormick, S. D., Reeves, and G. H. 1998a. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? National Research Council of Canada, Ottawa, ON, CANADA.
- Parrish, D.L., Behnke, R.J., Gephard, S.R., McCormick, S.D., and Reeves, G.H. 1998b. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**(SUPPL.1): 281-287.
- Patterson, H.M., Kingsford, M.J., and McCulloch, M.T. 2004. The influence of oceanic and lagoonal plume waters on otolith chemistry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**(6): 898-904.
- Patterson, H.M., Kingsford, M.J., and McCulloch, M.T. 2005. Resolution of the early life history of a reef fish using otolith chemistry. *Coral Reefs* **24**(2): 222-229.
- Patterson, H.M., Thorrold, S.R., and Shenker, J.M. 1999. Analysis of otolith chemistry in Nassau grouper (*Epinephelus striatus*) from the Bahamas and Belize using solution-based ICP-MS. *Coral Reefs* **18**(2): 171-178.
- Payan, P., Borelli, G., Priouzeau, F., De Pontual, H., Boeuf, G., and Mayer-Gostan, N. 2002. Otolith growth in trout *Oncorhynchus mykiss*: Supply of Ca²⁺ and Sr²⁺ to the saccular endolymph. *Journal of Experimental Biology* **205**(17): 2687-2695.
- Payan, P., De Pontual, H., Boeuf, G., and Mayer-Gostan, N. 2004. Endolymph chemistry and otolith growth in fish. *Comptes Rendus - Palevol* **3**(6-7 SPEC.ISS.): 535-547.
- Pedersen, S., Rasmussen, G., Nielsen, E.E., Karlsson, L., and Nyberg, P. 2007. Straying of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from delayed and coastal releases in the Baltic Sea, with special focus on the Swedish west coast. *Fisheries Management and Ecology* **14**(1): 21-32.
- Perrier, C., Daverat, F., Evanno, G., Pécheyran, C., Bagliniere, J.L., and Roussel, J.M. 2011. Coupling genetic and otolith trace element analyses to identify river-born fish with hatchery pedigrees in stocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**(6): 977-987.
- Perrier, C., Evanno, G., Belliard, J., Guyomard, R., and Baglinière, J.-L. 2010. Natural recolonization of the Seine River by Atlantic salmon (*Salmo salar*) of multiple origins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**(1): 1-4.

- Popper, A.N., Ramcharitar, J., and Campana, S.E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and Freshwater Research* **56**(5): 497-504.
- Porcher J.P., B.J.L. 2001. Le saumon Atlantique. "Atlas des poissons d'eau douce de France", Keith P. et J. Allardi (coords.). Patrimoines Naturels, 47, 240-243.
- Prevost, E., and Bomassi, P. 1994. Eléments de biologie et d'écologie du saumon atlantique sur l'Allier. Rapport C.S.P. délégation régionale Auvergne - Limousin, INRA Laboratoire d'écologie aquatique de Rennes, Agence de l'eau Loire - Bretagne, 29p.
- Prohaska, T., Latkoczy, C., Schultheis, G., Teschler-Nicola, M., and Stingeder, G. 2002. Investigation of Sr isotope ratios in prehistoric human bones and teeth using laser ablation ICP-MS and ICP-MS after Rb/Sr separation. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* **17**(8): 887-891.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* **132**(5): 652-661.
- Quinn, T.P. 1993. A review of homing and straying of wild and hatchery-produced salmon. *Fisheries Research* **18**(1-2): 29-44.
- Radtke, R.L. 1989. Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology* **92**(2): 189-193.
- Radtke, R.L., Townsend, D.W., Folsom, S.D., and Morrison, M.A. 1990. Strontium:calcium concentration ratios in otoliths of herring larvae as indicators of environmental histories. *Environmental Biology of Fishes* **27**(1): 51-61.
- Ranaldi, M.M., and Gagnon, M.M. 2008. Zinc incorporation in the otoliths of juvenile pink snapper (*Pagrus auratus* Forster): The influence of dietary versus waterborne sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **360**(1): 56-62.
- Rieman, B.E., Myers, D.L., and Nielsen, R.L. 1994. Use of Otolith Microchemistry to Discriminate *Oncorhynchus-Nerka* of Resident and Anadromous Origin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**(1): 68-77.
- Rikardsen, A.H., Hansen, L.P., Jensen, A.J., Vollen, T., and Finstad, B. 2008. Do Norwegian Atlantic salmon feed in the northern Barents Sea? Tag recoveries from 70 to 78° N. *Journal of Fish Biology* **72**(7): 1792-1798.
- Rivot, E., Perrier, C., and Jouanin, C. 2009. Climate change may have affected growth and life history in atlantic salmon juveniles over the past 30 years. Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment (eds. Haro A, Smith KL, Rulifson RA, et al.), pp. 855-857.
- Roche, P. 1994. Habitat availability and carrying capacity in the French part of the Rhine for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Water Science and Technology* **29**(3): 257-265.
- Rooker, J.R., Secor, D.H., De Metrio, G., Schloesser, R., Block, B.A., and Neilson, J.D. 2008. Natal homing and connectivity in Atlantic bluefin tuna populations. *Science* **322**(5902): 742-744.
- Rooker, J.R., Secor, D.H., Zdanowicz, V.S., De Metrio, G., and Relini, L.O. 2003. Identification of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) stocks from putative nurseries using otolith chemistry. *Fisheries Oceanography* **12**(2): 75-84.
- Rooker, J.R., Secor, D.H., Zdanowicz, V.S., and Itoh, T. 2001. Discrimination of northern bluefin tuna from nursery areas in the Pacific Ocean using otolith chemistry. *Marine Ecology Progress Series* **218**: 275-282.
- Ruzzante, D.E., Hansen, M.M., Meldrup, D., and Ebert, K.M. 2004. Stocking impact and migration pattern in an anadromous brown trout (*Salmo trutta*) complex: Where have all the stocked spawning sea trout gone? *Molecular Ecology* **13**(6): 1433-1445.

- Sadovy, Y., and Severin, K.P. 1994. Elemental patterns in red hind (*Epinephelus guttatus*) otoliths from Bermuda and Puerto Rico reflect growth rate, not temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**(1): 133-141.
- Salminen, R., Batista, M.J., Bidovec, M., Demetriades, A., De Vivo, B., De Vos, W., Duris, M., Gilucis, A., Gregorauskiene, V., Halamic, J., Heitzmann, P., Lima, A., Jordan, G., Klaver, G., Klein, P., Lis, J., Locutura, J., Marsina, K., Mazreku, A., O'Connor, P.J., Olsson, S.A., Ottesen, R., Petersell, V., Plant, J.A., Reeder, S., Salpeteur, I., Sandström, H., Siewers, U., Steinfeld, A., and Tarvainen, T. 2005. *Geochemical Atlas of Europe, Part I: background information, methodology and maps.*
- Saunders, R.L., Henderson, E.B., and Glebe, B.D. 1982. Precocious sexual maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **28**(1-2): 211-229.
- Saunders, R.L., Henderson, E.B., and Harmon, P.R. 1985. Effects of photoperiod on juvenile growth and smolting of Atlantic salmon and subsequent survival and growth in sea cages. *Aquaculture* **45**(1-4): 55-66.
- Schneider, J. 2011. Review of reintroduction of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in tributaries of the Rhine River in the German Federal States of Rhineland-Palatinate and Hesse. *Journal of Applied Ichthyology* **27**(SUPPL. 3): 24-32.
- Secor, D.H., Henderson-Arzapalo, A., and Piccoli, P.M. 1995. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **192**(1): 15-33.
- Semhi, K., Clauer, N., and Probst, J.L. 2000. Strontium isotope compositions of river waters as records of lithology-dependent mass transfers: The Garonne river and its tributaries (SW France). *Chemical Geology* **168**(3-4): 173-193.
- Shea, K., and Mangel, M. 2001. Detection of population trends in threatened coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**(2): 375-385.
- Shiller, A.M. 1997. Dissolved trace elements in the Mississippi River: Seasonal, interannual, and decadal variability. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **61**(20): 4321-4330.
- Silva, D.M., Santos, P., and Correia, A.T. 2011. Discrimination of *Trisopterus luscus* stocks in northern Portugal using otolith elemental fingerprints. *Aquatic Living Resources* **24**(1): 85-91.
- Spares, A.D., Reader, J.M., Stokesbury, M.J.W., McDermott, T., Zikovsky, L., Avery, T.S., and Dadswell, M.J. 2007. Inferring marine distribution of Canadian and Irish Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Atlantic from tissue concentrations of bio-accumulated Caesium 137. *ICES Journal of Marine Science* **64**(2): 394-404.
- Spidle, A.P., King, T.L., and Letcher, B.H. 2004. Comparison of genetic diversity in the recently founded Connecticut River Atlantic salmon population to that of its primary donor stock, Maine's Penobscot River. *Aquaculture* **236**(1-4): 253-265.
- Stabell, O.B. 1984. Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biological Reviews* **59**(3): 333-388.
- Stahl, G. 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. *Population Genetics and Fishery Management*, p. 121-140. Ed. by N. Ryman, and F. Utter. University of Washington Press, Seattle. 420 p.
- Standish, J.D., White, J.W., and Warner, R.R. 2011. Spatial pattern of natal signatures in the otoliths of juvenile kelp rockfish along the Californian coast. *Marine Ecology Progress Series* **437**: 279-290.
- Stefansson, S.O., Bjornsson, B.T., Sundell, K., Nyhammer, G., and McCormick, S.D. 2003a. Physiological characteristics of wild Atlantic salmon post-smolts during estuarine and coastal migration. *Journal of Fish Biology* **63**(4): 942-955.

- Stefansson, S.O., McGinnity, P., Bjornsson, B.T., Schreck, C.B., and McCormick, S.D. 2003b. The importance of smolt development to salmon conservation, culture, and management: Perspectives from the 6th International Workshop on Salmonid Smoltification. *Aquaculture* **222**(1-4): 1-14.
- Steinbach, P. 2001. Situation and restoration of amphihaline migratory fishes in the Loire basin. *Situation et restauration des populations de poissons migrateurs amphihalins dans le bassin de la Loire*(357-360): 263-276.
- Sturrock, A.M., Trueman, C.N., Darnaude, A.M., and Hunter, E. 2012. Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? *Journal of Fish Biology* **81**(2): 766-795.
- Swansburg, E., Chaput, G., Moore, D., Caissie, D., and El-Jabi, N. 2002. Size variability of juvenile Atlantic salmon: links to environmental conditions. *Journal of Fish Biology* **61**(3): 661-683.
- Tabouret, H., Bareille, G., Claverie, F., Pécheyran, C., Prouzet, P., and Donard, O.F.X. 2010. Simultaneous use of strontium:calcium and barium:calcium ratios in otoliths as markers of habitat: Application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Marine Environmental Research* **70**(1): 35-45.
- Taillebois, L., Maeda, K., Vigne, S., and Keith, P. 2012. Pelagic larval duration of three amphidromous Sicydiinae gobies (Teleostei: Gobioidae) including widespread and endemic species. *Ecology of Freshwater Fish* **21**(4): 552-559.
- Tanner, S.E., Reis-Santos, P., Vasconcelos, R.P., Franca, S., Thorrold, S.R., and Cabral, H.N. 2012. Otolith geochemistry discriminates among estuarine nursery areas of *Solea solea* and *S. senegalensis* over time. *Marine Ecology Progress Series* **452**: 193-203.
- Thibault, M. 1994a. Aperçu historique sur l'évolution des captures et des stocks. In *Le saumon atlantique*. Edited by J.C. Gueguen et P. Prouzet. IFREMER. Plouzané: p. 175-184.
- Thibault, M.I. 1994b. Aperçu historique sur l'évolution des captures et des stocks. J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 175-183.
- Thorisson, K., Jónsdóttir, I.G., Marteinsdóttir, G., and Campana, S.E. 2011. The use of otolith chemistry to determine the juvenile source of spawning cod in Icelandic waters. *ICES Journal of Marine Science* **68**(1): 98-106.
- Thorrold, S.R., Jones, C.M., Campana, S.E., McLaren, J.W., and Lam, J.W.H. 1998. Trace element signatures in otoliths record natal river of juvenile American shad (*Alosa sapidissima*). *Limnology and Oceanography* **43**(8): 1826-1835.
- Thorrold, S.R., Latkoczy, C., Swart, P.K., and Jones, C.M. 2001. Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science* **291**(5502): 297-299.
- Thorrold, S.R., and Shuttleworth, S. 2000. In situ analysis of trace elements and isotope ratios in fish otoliths using laser ablation sector field inductively coupled plasma mass spectrometry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**(6): 1232-1242.
- Thorstad, E.B., Ånkland, F., Aarestrup, K., and Heggberget, T.G. 2008. Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**(4): 345-371.
- Thresher, R.E. 1999. Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research* **43**(1-3): 165-204.
- Todd, C.D., Hughes, S.L., Marshall, C.T., MacLean, J.C., Lonergan, M.E., and Biuw, E.M. 2008. Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Global Change Biology* **14**(5): 958-970.
- Tonteri, A., Veselov, A.J., Zubchenko, A.V., Lumme, J., and Primmer, C.R. 2009. Microsatellites reveal clear genetic boundaries among Atlantic salmon (*Salmo salar*)

- populations from the Barents and White seas, northwest Russia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**(5): 717-735.
- Townsend, D.W. 1992. Strontium:calcium ratios in juvenile Atlantic herring *Clupea harengus* L. otoliths as a function of water temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **160**(1): 131-140.
- Townsend, D.W., Radtke, R.L., Malone, D.P., and Wallinga, J.P. 1995. Use of otolith strontium:calcium ratios for hindcasting larval cod *Gadus morhua* distributions relative to water masses on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* **119**(1-3): 37-44.
- Tsunagawa, T., and Arai, T. 2011. Migratory history of the freshwater goby *Rhinogobius* sp. CB in Japan. *Ecology of Freshwater Fish* **20**(1): 33-41.
- Valiente, A.G., Beall, E., and Garcia-Vazquez, E. 2010. Population genetics of south European Atlantic salmon under global change. *Global Change Biology* **16**(1): 36-47.
- Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Tanner, S., Fonseca, V., Latkoczy, C., GÃ¼nther, D., Costa, M.J., and Cabral, H. 2007. Discriminating estuarine nurseries for five fish species through otolith elemental fingerprints. *Marine Ecology Progress Series* **350**: 117-126.
- Vasemagi, A., Gross, R., Paaver, T., Kangur, M., Nilsson, J., and Eriksson, L.O. 2001. Identification of the origin of an Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population in a recently recolonized river in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* **10**(12): 2877-2882.
- Veinott, G., and Porter, R. 2005. Using otolith microchemistry to distinguish Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from different natal streams. *Fisheries Research* **71**(3): 349-355.
- Verspoor, E., Beardmore, J.A., Consuegra, S., Garcia De Leaniz, C., Hindar, K., Jordan, W.C., Koljonen, M.L., Mahkrov, A.A., Paaver, T., SÃ¡nchez, J.A., Skaala, Ã., Titov, S., and Cross, T.F. 2005. Population structure in the Atlantic salmon: Insights from 40 years of research into genetic protein variation. *Journal of Fish Biology* **67**(SUPP. 1): 3-54.
- Verspoor, E., and Garcia De Leaniz, C. 1997. Stocking success of Scottish atlantic salmon in two Spanish rivers. *Journal of Fish Biology* **51**(6): 1265-1269.
- Vion, F. 2005. Analyse des projets d'introduction, d'extension, de rÃ©introduction et de restauration du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) dans le monde. MÃ©moire de DESS, Conseil SupÃ©rieur de la PÃªche.
- Volk, E.C., Blakley, A., Schroder, S.L., and Kuehner, S.M. 2000. Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: Using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters. *Fisheries Research* **46**(1-3): 251-266.
- Walther, B.D., Kingsford, M.J., O'Callaghan, M.D., and McCulloch, M.T. 2010. Interactive effects of ontogeny, food ration and temperature on elemental incorporation in otoliths of a coral reef fish. *Environmental Biology of Fishes* **89**(3): 441-451.
- Walther, B.D., and Limburg, K.E. 2012. The use of otolith chemistry to characterize diadromous migrations. *Journal of Fish Biology* **81**(2): 796-825.
- Walther, B.D., and Thorrold, S.R. 2006. Water, not food, contributes the majority of strontium and barium deposited in the otoliths of a marine fish. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 125-130.
- Walther, B.D., and Thorrold, S.R. 2008. Continental-scale variation in otolith geochemistry of juvenile American shad (*Alosa sapidissima*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**(12): 2623-2635.
- Walther, B.D., and Thorrold, S.R. 2009. Inter-annual variability in isotope and elemental ratios recorded in otoliths of an anadromous fish. *Journal of Geochemical Exploration* **102**(3): 181-186.

- Walther, B.D., Thorrold, S.R., and Olney, J.E. 2008. Geochemical signatures in otoliths record natal origins of American shad. *Transactions of the American Fisheries Society* **137**(1): 57-69.
- Webster, M.S., Marra, P.P., Haig, S.M., Bensch, S., and Holmes, R.T. 2002. Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* **17**(2): 76-83.
- Wedepohl, K.H. 1972. *Handbook of geochemistry*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg
- Wells, B.K., Rieman, B.E., Clayton, J.L., Horan, D.L., and Jones, C.M. 2003. Relationships between water, otolith, and scale chemistries of westslope cutthroat trout from the Coeur d'Alene River, Idaho: The potential application of hard-part chemistry to describe movements in freshwater. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**(3): 409-424.
- Woodcock, S.H., Gillanders, B.M., Munro, A.R., McGovern, F., Crook, D.A., and Sanger, A.C. 2011. Using enriched stable isotopes of barium and magnesium to batch mark otoliths of larval golden perch (*Macquaria ambigua*, Richardson). *Ecology of Freshwater Fish* **20**(1): 157-165.
- Woodcock, S.H., Munro, A.R., Crook, D.A., and Gillanders, B.M. 2012. Incorporation of magnesium into fish otoliths: Determining contribution from water and diet. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **94**: 12-21.
- Wright, P.J., Fallon-Cousins, P., and Armstrong, J.D. 2001. The relationship between otolith accretion and resting metabolic rate in juvenile Atlantic salmon during a change in temperature. *Journal of Fish Biology* **59**(3): 657-666.
- Wright, P.J., Panfili, J., Morales-Nin, B., and Geffen, A.J. 2002. Différents types de pièce calcifiée. A/ les otolithes In *Manuel de sclérochronologie des poissons* (eds J. Panfili, H.d. Pontual, H. Troadec & P.J. Wright), pp. 31-57. Coédition Ifremer-IRD.
- Wright, P.J., Rowe, D., and Thorpe, J.E. 1991. Daily growth increments in the otoliths of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., and the influence of environmental factors on their periodicity. *Journal of Fish Biology* **39**(1): 103-113.
- Wurster, C.M., Patterson, W.P., Stewart, D.J., Bowlby, J.N., and Stewart, T.J. 2005. Thermal histories, stress, and metabolic rates of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Lake Ontario: Evidence from intra-otolith stable isotope analyses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(3): 700-713.
- WWF. 2001. *The status of wild Atlantic salmon : A river by river assessment*.
- Yokouchi, K., Fukuda, N., Shirai, K., Aoyama, J., Daverat, F., and Tsukamoto, K. 2011. Time lag of the response on the otolith strontium/calcium ratios of the Japanese eel, *Anguilla japonica* to changes in strontium/calcium ratios of ambient water. *Environmental Biology of Fishes* **92**(4): 469-478.
- Zimmerman, C.E. 2005. Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: Experimental validation for juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(1): 88-97.