



HAL
open science

Analyse de l'influence des ouvrages hydroélectriques et des facteurs biotiques et abiotiques sur les déplacements de la forme résidente de la truite commune aux stades précoces

Juliette Alemany

► To cite this version:

Juliette Alemany. Analyse de l'influence des ouvrages hydroélectriques et des facteurs biotiques et abiotiques sur les déplacements de la forme résidente de la truite commune aux stades précoces. Sciences agricoles. 2014. dumas-01101466

HAL Id: dumas-01101466

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01101466>

Submitted on 8 Jan 2015

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

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



AGROCAMPUS OUEST
CFR Rennes
65, Rue de Saint Briec
35000 Rennes



EDF R&D
6 Quai Watier
BP 49
78401 Chatou

Mémoire de fin d'Études

**Diplôme d'Ingénieur de l'Institut des Sciences Agronomiques,
Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage**

Année universitaire : **2013-2014**
Spécialisation : **Halieutique** – Option : **Ressources et écosystèmes aquatiques**

**Analyse de l'influence des ouvrages hydroélectriques et des facteurs
biotiques et abiotiques sur les déplacements de la forme résidente de la
truite commune aux stades précoces**

Par : Juliette ALEMANY



Volet à renseigner par l'enseignant responsable
de l'option/spécialisation ou son représentant

Bon pour dépôt (version définitive)

Date :/..../.... Signature :

Autorisation de diffusion : Oui Non

Soutenu à Rennes le 11 Septembre 2014

Devant le jury composé de :

Président : Etienne RIVOT, Agrocampus Ouest Rennes

Maître de stage : Laurence TISSOT, EDF R&D Chatou

Enseignant référent : Etienne RIVOT, Agrocampus Ouest Rennes

Autres membres du jury : Dominique OMBREDANE, Agrocampus Ouest Rennes et Marie NEVOUX, INRA Rennes

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Avant-propos

Ce mémoire constitue l'aboutissement d'un stage de fin d'études qui s'est déroulé de début mars à fin août 2014 au sein du Laboratoire National d'Hydraulique et d'Environnement EDF R&D.

Ce stage a été motivé par les directives européennes sur la continuité écologique, l'enjeu pour EDF étant d'identifier les cours d'eau où la migration joue un rôle important, et dans une plus large mesure de mieux comprendre les phénomènes migratoires de la truite.

Les analyses statistiques ont été menées à partir d'un jeu de données fourni, qui a cependant été complété par des données sur les ouvrages hydroélectriques.

Remerciements

Je souhaite avant tout remercier ma maître de stage Laurence TISSOT pour sa disponibilité et ses conseils, ainsi que mon enseignant référent à Agrocampus Ouest, Etienne RIVOT, pour l'aide apportée au cours de ce stage, et pour son enseignement pédagogique.

Je souhaite ensuite exprimer ma gratitude à Victor BRET pour avoir toujours pris le temps de répondre à mes nombreuses questions, même lors de déplacements.

Enfin je voudrais remercier le CIH (Centre d'Ingénierie Hydraulique) à EDF pour les données fournies sur les ouvrages hydroélectriques, ainsi que toute l'équipe du pôle Recherche et Développement du groupe EDF et les autres stagiaires pour leur enthousiasme et leur bonne humeur, qui ont rendu ce stage agréable.

Table des matières

Avant-propos	I
Remerciements	I
Table des matières	II
Glossaire	IV
Liste des abréviations	IV
Liste des illustrations	V
Liste des annexes	V
Introduction	1
I – Biologie et phénomènes de déplacement de la truite commune en rivière	2
A. La truite commune <i>Salmo trutta</i> L.....	2
1. Description et intérêt de l'espèce	2
2. Distribution géographique et habitat	2
3. Biologie de la truite fario	3
B. Les déplacements de la truite commune à différents stades de vie.....	5
1. La dispersion des alevins (0+).....	5
2. Les mouvements des juvéniles (1+)	6
3. La mobilité des adultes (>1+).....	7
4. L'influence des barrages sur les déplacements	8
II – Matériel et méthodes	10
A. Présentation du site d'étude et des données brutes	10
1. Site d'étude.....	10
2. Données brutes	10
B. Préparation des données et formulation d'hypothèses	11
1. Calcul d'indices et traitements appliqués aux variables.....	11
2. Hypothèses	11
3. Jeu de données.....	13
C. Méthodes statistiques d'analyse exploratoire de données	14
1. Analyse des années, massifs et cours d'eau à fortes survies	14
2. Etude des corrélations entre les variables	15
3. Etude des relations entre survie et variables explicatives	16
D. Méthodes statistiques de modélisation	16
1. Modèle explicatif.....	16
2. Choix de modèles prédictifs avec le critère d'Akaike.....	16
3. Validation des modèles	17

III – Résultats	18
A. Analyses préliminaires sur la survie apparente pour les trois jeux de données... 18	
1. Années de fortes survies.....	18
2. Particularité du massif de Bretagne/Normandie.....	19
3. Cours d'eau à forts taux de survie.....	19
B. Analyse de l'effet des facteurs sur la survie apparente et les déplacements..... 20	
1. Corrélations entre variables explicatives et premier tri des variables.....	20
2. La dévalaison des stades précoces.....	21
3. Effet des variables de l'environnement : débit et température.....	22
4. Influence des facteurs anthropiques : les ouvrages hydroélectriques.....	23
5. Etude d'une variable biotique : la densité de 0+.....	23
C. Construction et comparaison de modèles..... 24	
1. Variables sélectionnées.....	24
2. Modèle explicatif.....	24
3. Modèles linéaires généralisés prédictifs.....	24
4. Choix et validation des modèles.....	25
IV – Discussion	26
A. Interprétation des liens entre les variables et les surplus de survie..... 26	
1. Effet des caractéristiques de l'habitat et sens de déplacement.....	26
2. Effet des variables de l'environnement.....	27
3. Effet des ouvrages hydroélectriques.....	27
4. Effet de la densité-dépendance.....	27
B. Limites des modèles..... 28	
1. Choix des variables.....	28
2. Précision et capacités prédictives des modèles.....	29
C. Perspectives..... 30	
Conclusion.....	31
Bibliographie.....	32
Annexes	36

Glossaire

Abiotique : En écologie, les facteurs abiotiques représentent l'ensemble des facteurs physico-chimiques d'un écosystème influençant sur une biocénose donnée. C'est l'action du non-vivant sur le vivant (wikipedia.org).

Abondance : En écologie, l'abondance d'un organisme est le nombre total de cet organisme ou le nombre d'organismes par unité d'espace. La seconde définition réfère à la densité de la population de l'organisme (wikipedia.org).

Biotique : En écologie, les facteurs biotiques représentent l'ensemble des interactions du vivant sur le vivant dans un écosystème (wikipedia.org).

Dévalaison : La dévalaison consiste, chez un poisson, à l'action de descendre un cours d'eau, d'aller d'amont en aval (aquaportail.com).

Frayère : Lieu où les poissons frayent, c'est-à-dire où la femelle dépose ses œufs qui sont ensuite fécondés par le mâle. Ne s'applique qu'aux pondeurs sur substrat (aquaportail.com).

Migration : Déplacement en groupe et généralement périodique de certaines espèces animales (cnrtl.fr/lexicographie).

Nage statique : Activité de nage qui maintient le poisson immobile en pleine eau contre le courant (Héland, 1978).

Plat courant : Pente douce, écoulement uniforme, vaguelettes à la surface de l'eau liées à la présence du substrat à proximité de la surface libre. Rugosité relative $H/S50 \sim 3$ à 4 avec H la hauteur d'eau et $S50$ le petit axe du diamètre médian du substrat (Malavoi & Souchon, 2002).

Profond : Hauteur d'eau supérieure à 60 cm : chenaux lotiques, chenaux lenticques, mouilles de concavité, fosses de dissipation (Malavoi & Souchon, 2002).

Radier : Pente forte, rupture de pente nette avec les faciès limitrophes. Turbulence plus forte liée à l'affleurement du substrat au ras de la surface libre. Rugosité relative $H/S50 \sim 2$ à 3 (Malavoi & Souchon, 2002).

Rapide : Pente très forte, forte turbulence matérialisée par de l'écume blanche. $H/S50 \sim 1,2$ à 2 (Malavoi & Souchon, 2002).

Liste des abréviations

ACP : Analyses en composantes principales

AIC : Critère d'Akaike

NAT : Tronçon naturel

TEM : Tronçon impacté faiblement

TCC : Tronçon court-circuité par un ouvrage hydroélectrique

Liste des illustrations

Figure 1 : Localisation des stations de pêche électrique	10
Figure 2 : Etapes de construction des jeux de données.....	14
Figure 3 : Variation interannuelle de la survie de 0+ à 1+ sur le jeu de données C.....	18
Figure 4 : Boxplot de la survie par cours d'eau pour les différents massifs à partir du jeu de données B.....	19
Figure 5 : Graphique des variables et des individus de l'ACP sur le jeu de données C (en noir : stations des Alpes, en vert : stations du Massif Central et en bleu : stations des Pyrénées).....	20
Figure 6 : Régression par quantile de la survie selon le quantile 90 de débit au printemps (en noir : droite de régression linéaire simple).....	22
Figure 7 : Régression par quantile de la survie selon le quantile 10 de température annuelle (en noir : droite de régression linéaire simple).....	23
Tableau 1 : Préférences d'habitat des truites à différents stades de vie	3
Tableau 2 : Récapitulatif des caractéristiques des déplacements de la truite aux stades alevin (a : dérive passive, b : dévalaison active), juvénile et adulte (a : migration de reproduction, b : déplacements entre habitat de refuge et d'alimentation).....	9
Tableau 3 : Synthèse du nombre de stations échantillonnées et des valeurs de survie.....	14
Tableau 4 : Variables incluses dans l'analyse en composantes principales.....	15
Tableau 5 : Comparaison des modèles M3 et M4.....	26

Liste des annexes

Annexe I : Effet du type de tronçon
Annexe II : Effet de la densité sur la survie
Annexe III : Modèle linéaire M2
Annexe IV : Modèle linéaire prédictif M3
Annexe V : Modèle prédictif Gamma M4 lien inverse
Annexe VI : Validation du modèle M3
Annexe VII : Validation du modèle M4

Introduction

EDF possède de nombreux aménagements hydroélectriques sur les cours d'eau français, la majorité se situant en zone salmonicole, où la truite commune domine le peuplement de poissons. L'exploitation de ces ouvrages est soumise à différentes réglementations pour la protection du milieu aquatique depuis la loi pêche de 1984. Parmi elles, la Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques (LEMA) de 2006 impose la restauration de la continuité écologique dans le cadre des classements des cours d'eau. La continuité écologique concerne l'ensemble du peuplement de poissons en place, qui dans le cadre des cours d'eau de montagne d'altitude, est dominé par la truite commune.

L'influence des facteurs biotiques* et abiotiques* sur la dynamique des populations de poissons est une question clé en écologie, indispensable à la mise en place de mesures de gestion efficaces. Il est souvent délicat de déterminer précisément le rôle de chacun des facteurs sur la dynamique d'une population, c'est pourquoi la confrontation de résultats de plusieurs suivis de terrain est souvent riche d'enseignements. Depuis les années 90, EDF mène ainsi des suivis du milieu physique et de la population de poissons en place dans différents tronçons à proximité d'ouvrages hydroélectriques. L'espèce sur laquelle sera centrée l'étude est la truite commune (*Salmo trutta fario* L.), plus précisément la forme « résidente » qui reste en cours d'eau tout au long de son cycle de vie, sans phase lacustre ou marine.

Cette étude a pour objectif de déterminer les facteurs influençant les déplacements suspectés de la forme résidente de la truite commune *Salmo trutta fario* L., en distinguant la survie de l'arrivée de nouveaux individus. L'étude s'intègre comme élément complémentaire d'une thèse visant à modéliser à large échelle l'évolution spatio-temporelle des populations de poissons au voisinage des ouvrages hydroélectriques. La première partie du mémoire synthétisera les informations de la littérature sur la biologie et l'écologie de la truite commune, en se focalisant sur les déplacements effectués par l'espèce sur l'ensemble de son cycle de vie. La suite du rapport traitera des analyses de données réalisées, qui ne porteront que sur le taux de survie entre jeunes de l'année et individus d'un an l'année suivante. La deuxième partie présentera le jeu de données de pêches électriques de plusieurs cours d'eau des Pyrénées, des Alpes, du Massif Central et de la région de Bretagne et de Normandie et la méthode d'analyse statistique adoptée. Le choix des descripteurs environnementaux s'appuiera sur la synthèse bibliographique précédente. La troisième partie présentera les résultats des analyses portant sur l'influence des facteurs biotiques et abiotiques du milieu et des ouvrages hydroélectriques sur la survie apparente entre les stades 0+ et 1+ pour chacun des cours d'eau. Il sera ainsi possible de caractériser chaque cours d'eau en fonction de l'importance des phénomènes de déplacement observés, pour ensuite intégrer ces phénomènes dans un modèle expliquant les variations de survie apparente en fonction de différents paramètres. Enfin, la dernière partie consistera en une discussion des résultats obtenus, et une comparaison avec les résultats de la littérature.

* Défini dans le glossaire

I – Biologie et phénomènes de déplacement de la truite commune en rivière

Le but de cette partie bibliographique est de rappeler quelques éléments sur la biologie et l'écologie de la truite commune, puis de synthétiser plus particulièrement les informations disponibles dans la littérature sur les déplacements de cette espèce (stades, milieux et périodes de l'année concernés, facteurs déclenchant).

A. La truite commune *Salmo trutta* L.

1. Description et intérêt de l'espèce

Il existe trois formes écologiques de la truite commune : résidente, migratrice marine et migratrice lacustre (Baglinière & Maisse, 2002). Aucune différenciation génétique n'a été décelée entre individus migrateurs et sédentaires. Le caractère migratoire est partiellement héritable, mais chacune des deux formes peut produire des juvéniles de l'autre forme (Ombredane *et al.*, 1996). La présente étude se concentre sur la forme résidente de la truite commune, qui effectue des migrations* uniquement en eau douce. La truite de rivière mesure généralement entre 25 et 50 cm, et pèse entre 300 et 500 g. Dans la majorité des rivières, sa durée de vie n'excède pas 6 ans (Keith *et al.*, 2011 ; Bruslé & Quignard, 2001).

La truite de rivière est très étudiée, tant du point de vue génétique qu'écologique. Il s'agit par ailleurs d'une espèce sentinelle qui rend compte de la qualité des eaux grâce à sa sensibilité à la teneur en oxygène et à plusieurs facteurs physiques et chimiques du milieu. Elle présente également un intérêt en halieutique, la pêche de la truite étant très appréciée. Enfin, du point de vue économique, la truite est largement pêchée, élevée en aquaculture et commercialisée en Europe (Bruslé & Quignard, 2001).

2. Distribution géographique et habitat

La répartition originelle de la truite commune correspond aux continents eurasiatique et nord-africain. Elle s'étend de la façade atlantique de la Scandinavie et de l'Islande jusqu'à l'Algérie et le Maroc. La truite commune s'adapte facilement à différents milieux et possède une forte tolérance vis-à-vis des changements d'habitats, à condition que ses exigences écologiques primaires soient respectées. C'est ce qui explique sa présence importante en dehors de son aire de répartition originelle (Baglinière & Maisse, 2002 ; Bruslé & Quignard, 2001). Elle a été introduite dans au moins 24 pays en dehors de l'Europe et c'est aujourd'hui une espèce qui a colonisé le monde entier (Klemetsen *et al.*, 2003). En France, on trouve la truite commune à la fois dans les rivières de montagne et dans les cours d'eau de plaine, surtout en Bretagne et en Normandie (Bruslé & Quignard, 2001).

En règle générale, la truite commune se répartit le long d'un cours d'eau selon ses préférences d'habitat (**Tableau 1**), qui diffèrent selon son stade de vie : alevin (individu de moins d'un an, 0+), juvénile (truite ayant entre 1 et 2 ans, 1+) et adulte (truite d'au moins 2 ans, >1+).

Tableau 1 : Préférences d’habitat des truites à différents stades de vie

Stade	Habitat
Alevin (0+)	Dans les rivières, les alevins de truite sont mieux représentés en amont qu’en aval et se retrouvent plus fréquemment dans les affluents que dans la rivière principale, en particulier dans les cours d’eau de plaine (Baglinière & Maise, 1991 ; Baglinière & Maise, 2002, Maise & Baglinière, 1990 ; Bembo <i>et al.</i> , 1993). Au cours de leur première année, ils se situent dans des habitats peu profonds (<30 cm), souvent situés le long du bord de la rivière, avec une vitesse de courant modérée (0,2 à 0,5 m.s ⁻¹) et un substrat de graviers et de galets (Eklöv <i>et al.</i> , 1999 ; Roussel & Bardonnnet, 1999 ; Bruslé & Quignard, 2001).
Juvenile (1+)	Les juvéniles se répartissent préférentiellement sur les radiers* et les rapides*, avec une vitesse de courant supérieure à 40 cm.s ⁻¹ , une hauteur d’eau de 10 à 40 cm et une granulométrie grossière (Bagliniere & Maise, 2002).
Adulte (>1+)	Les truites adultes recherchent une hauteur d’eau d’environ 50 cm, des températures comprises entre 7°C et 19°C (gamme de température optimale), des vitesses de courant moyennes (<30 cm.s ⁻¹) permettant une bonne oxygénation de l’eau (besoins en oxygène >5,5 mg.L ⁻¹), une eau non polluée avec un pH proche de la neutralité et la possibilité d’atteindre des zones de frayère* (Baglinière & Maise, 1991 ; Bagliniere & Maise, 2002 ; Bruslé & Quignard, 2001). Elles préfèrent les substrats de pierres où il est possible de se cacher, mais on les trouve aussi sur des substrats de granulométrie plus fine de type gravier, sable, limon et boue (Heggenes <i>et al.</i> , 1999).

3. Biologie de la truite fario

Stade alevin

L’éclosion a lieu entre 350 et 420 degrés-jours après la ponte, et l’alevin (0+) a alors une taille de 15 à 25 mm (Bruslé & Quignard, 2001). Il se nourrit plusieurs semaines sur le vitellus qu’il porte sous son ventre, puis il émerge du gravier à une taille d’environ 20mm, 400 degrés jour après l’éclosion (Keith *et al.*, 2011 ; Kottelat & Freihof, 2007). Le taux de survie depuis l’œuf fertilisé jusqu’à l’alevin émergent varie de 1,3 % à 14,7 % selon Baglinière & Maise (2002). En milieu semi-naturel, et dans le cas d’une compétition directe, les alevins issus d’œufs de plus grande taille possèdent un avantage en termes de croissance et de survie (Einum & Fleming, 1999). La période de post-émergence constitue une phase critique au cours de laquelle le nombre d’alevins chute fortement. Cette mortalité est renforcée par des conditions environnementales défavorables (Cattanéo *et al.*, 2002).

La survie entre les stades alevin et juvénile est essentiellement déterminée par la quantité d’habitat favorable aux alevins (Lobon-Cervia & Rincon, 2004 ; Lobon-Cervia, 2007 ; 2009). C’est pourquoi les petits cours d’eau, qui répondent en général aux préférences d’habitats des stades précoces de truites, sont d’une importance cruciale pour le recrutement de jeunes de l’année. Ils constituent une source d’individus pour les sections aval de la rivière

(Schager *et al.*, 2007). Parmi les facteurs abiotiques ayant un effet sur la survie des alevins, la température, le débit et la concentration en oxygène sont souvent cités. Des concentrations élevées en oxygène (moyenne de 8,6 mg.L⁻¹) permettent un bon développement et une plus grande survie des alevins (Eklöv *et al.*, 1999), de même qu'une température comprise entre 12°C et 18,5°C (Bovee, 1978). De nombreux auteurs ont montré que les pics de débits réduisent la densité de jeunes de l'année (Allen, 1951 ; Nehring & Anderson, 1993 ; Latterell *et al.*, 1998 ; Liebig *et al.*, 1999 ; Lagarrigue *et al.*, 2002), en particulier les forts débits survenant au cours des périodes d'incubation et d'émergence au printemps (Cattanéo *et al.*, 2002 ; Hayes *et al.*, 2010).

Des mécanismes densité-dépendants (compétition territoriale, limitation en disponibilité alimentaire) régulent également la population en augmentant la mortalité (Elliott, 1990 ; Elliott, 1994 ; Milner *et al.*, 2003). Alonso *et al.* (2011) et Richard *et al.* (2013a) ont observé une mortalité densité-dépendante des alevins de truite uniquement lors de faibles débits. Certains auteurs montrent que les variations de densité des populations de salmonidés sont principalement dues à des facteurs de mortalité densité-dépendante en cas d'habitat favorable et de fortes densités de populations, et à des facteurs de mortalité densité-indépendante autrement (Alonso-González *et al.*, 2008 ; Nicola *et al.*, 2008).

Stade juvénile

Passé leur première année, les juvéniles de truite (1+) se déplacent vers des habitats de type radier et plat courant* le jour afin de s'alimenter, et des habitats de type profond* la nuit, qui constituent des postes de repos (Roussel & Bardonnnet, 2002). Ils s'alimentent principalement en journée (Baglinière & Maisse, 2002 ; Roussel *et al.*, 1999) de larves d'insectes mais avec des proies plus grandes qu'au stade alevin (Rincon & Lobon-Cervia, 1999). Le taux de croissance annuel des 1+ est estimé à 27,5% sur l'Oir et à 29,5% sur La Roche (cours d'eau bretons) (Gouraud *et al.*, 1998). Les variations du taux de croissance des truites 1+ sont principalement liées aux variations de température de l'eau et à la disponibilité en nourriture. Ce taux augmente à partir de la fin de l'hiver et passe par un maximum à la fin du printemps pour ensuite diminuer jusqu'à atteindre un minimum à la fin de l'été. En automne, le taux de croissance augmente à nouveau (Baglinière & Maisse, 1991).

Les valeurs de survie mentionnées dans la littérature sur des cours d'eau de 0,5 à 3 m de large varient entre 17% et 45% (Egglshaw & Shackley, 1977 ; Mortensen, 1977 ; Baglinière & Maisse, 1991 ; Elliott, 1994). Dieterman & Hoxmeier (2011) estiment une survie de 46% entre les individus 0+ de l'automne 2007 et les individus 1+ du printemps 2008 sur des cours d'eau du Minnesota. Des taux de survie annuels ont pu être estimés sur la population de truite des ruisseaux de Kernec et de Talascorn : le taux de survie des 1+ est variable mais pour l'ensemble du bassin, il est probablement supérieur à 50 % (Baglinière & Maisse, 2002). Cette valeur de 50% est également utilisée par Daufresne & Renault (2006) pour la construction d'un modèle de dynamique de population.

Stade adulte

Une fois adultes, les truites préfèrent les secteurs plus profonds (Heggnes, 2002). La plupart des truites sont matures à l'âge de 2 ans, pour une taille d'environ 20 cm (Baglinière & Maise, 1991). Sur la Neste d'Oueil, un sous affluent de la Garonne dans les Pyrénées, Gouraud (1999) estime les taux de survie des 2+, 3+ et 4+ à respectivement 57%, 28% et 39%. L'adéquation de l'habitat avec les besoins de la truite est un facteur important pour la survie de la truite. En particulier, la présence d'abris (roches ou végétation) a un effet positif sur la survie et la croissance des truites (Bruslé & Quignard, 2001).

La reproduction de la truite se déroule en rivière à partir de la fin de l'automne ou du début de l'hiver (Baglinière *et al.*, 1989 ; Roussel & Bardonnnet, 2002 ; Bruslé & Quignard, 2001). La ponte a lieu sur des frayères, zones de graviers ou petits galets présentant les caractéristiques suivantes : une température de 5 à 10°C, une bonne oxygénation du substrat (Bruslé & Quignard, 2001), une granulométrie comprise entre 8 et 128 mm (Ottaway & Clarke, 1981), une vitesse de courant de 15 à 75 cm.s⁻¹ et une hauteur d'eau comprise entre 6 et 82 cm (Shirvell & Dungey, 1983).

B. La migration de la truite commune à différents stades de vie

Bien que la truite commune *Salmo trutta fario* ait fréquemment été décrite comme une espèce territoriale effectuant des migrations limitées (Gerking, 1959), des suivis en télémétrie ont mis en évidence l'importance des déplacements de cette espèce (Gowan *et al.*, 1994).

1. La dispersion des alevins (0+)

A l'émergence, certains alevins se laissent entraîner par le courant vers l'aval, sur des distances plus ou moins importantes (Heland, 1980). Sur la rivière Bellbekken en Norvège, Vollestad *et al.* (2012) observent par exemple une dévalaison* des 0+ sur une distance moyenne de 200 mètres. Par la suite, les alevins développent une aptitude à la nage statique* leur permettant de devenir sédentaires, et une hiérarchisation de l'habitat par compétition se met en place. Les alevins qui émergent tardivement et trouvent l'espace occupé ainsi que certains alevins qui ne réussissent pas à établir leur territoire sont alors contraints de dévaler (Heland, 1980 ; Cuinat, 1971). Les alevins effectuent principalement des mouvements de dévalaison, la montaison restant exceptionnelle et ne concernant qu'une fraction des alevins sédentaires (Heland, 1980, Lucas & Baras, 2001). Au début du printemps, les 0+ se dispersent depuis les zones amont et les sous-affluents fortement peuplés vers l'aval ou vers le cours d'eau principal (Baglinière *et al.*, 1989). La dévalaison des alevins prend place en mars, avril ou mai et concerne entre 1% et 20% des individus selon l'année (Cuinat & Heland, 1979). Un phénomène de dévalaison est également observé en automne, bien que de moindre importance que la dévalaison printanière (Baglinière & Maise, 2002). En plus de ces phénomènes de dévalaison, des déplacements nycthémeraux et latéraux entre le chenal et les berges ont lieu (Roussel & Bardonnnet, 2002).

Cuinat et Héland (1979) ne trouvent pas d'effet des facteurs abiotiques sur la dévalaison des alevins dans le Lissuraga, à l'exception du rythme nyctéméral ; les mouvements de dévalaison en post-émergence ayant exclusivement lieu durant la nuit (Héland, 1980 ; Roussel & Bardonnnet, 2002). Crisp & Hurley (1991) ont cependant montré que des modifications de vitesse de courant (diminution de 25 cm.s^{-1} à $7,5 \text{ cm.s}^{-1}$ ou augmentation au-delà de 25 cm.s^{-1}) étaient associées à un taux de déplacement plus élevé que dans des conditions de vitesse constante. Ce type de dévalaison est lié à la capacité de nage des alevins. Ainsi, Heggenes & Traaen (1988) montrent que deux semaines après l'émergence, les vitesses critiques à atteindre pour provoquer le déplacement des alevins sont assez basses (jusqu'à $0,27 \text{ m.s}^{-1}$) et atteignent $0,5 \text{ m.s}^{-1}$ après huit semaines. Par ailleurs, il existe également des déplacements liés à la disponibilité en nourriture et à la capacité d'accueil du milieu. Un tel phénomène de dévalaison densité-dépendant est pris en compte dans le modèle de dynamique de population développé par Gouraud (1999).

2. Les mouvements des juvéniles (1+)

Les juvéniles (1+) effectuent des déplacements vers l'aval des cours d'eau, vers des habitats de type radier, généralement au printemps (Baglinière *et al.*, 1989). Ils peuvent parcourir plusieurs centaines de mètres voire même plusieurs dizaines de kilomètres (Gowan *et al.*, 1994 ; Ovidio *et al.*, 1998). Il est important de garder à l'esprit que les âges de maturité sexuelle diffèrent selon les individus et la localisation géographique (Gouraud *et al.*, 1999). Ainsi, il est possible que des individus 2+ non matures effectuent des mouvements de dévalaison propre aux juvéniles de truites, tout comme des individus 1+ matures pourraient entamer leur migration de reproduction.

La dévalaison des juvéniles n'a pas lieu sur tous les cours d'eau. Baglinière *et al.* (1989) étudient la dynamique de population de la truite dans deux cours d'eau en Bretagne, le Kernec et le Talascorn et ne détectent de la dévalaison chez les alevins et les juvéniles que sur le Kernec. Les juvéniles représentent 90% des individus des stades précoces (0+ et 1+) ayant effectué des déplacements sur ce cours d'eau. Les individus des zones amont du cours d'eau dévalent généralement en automne ou en hiver, tandis que la dévalaison des juvéniles des zones centre et aval du cours d'eau a lieu principalement au printemps. Une corrélation positive significative est observée entre le nombre d'individus 0+ présents sur un des sites d'études et le nombre d'individus 1+ effectuant une dévalaison. Dieterman & Hoxmeier (2011) ont obtenu des taux d'arrivée des individus 1+ variant entre 0 et 77% lors d'une étude sur des cours d'eau du sud-est du Minnesota. Le taux d'arrivée était plus important pour les cours d'eau connectés à des affluents que pour les cours d'eau isolés, sans relation avec la saison. Sur le Lignon du Forez, Gouraud *et al.* (2008) constatent l'arrivée d'individus 1+ lorsque le débit journalier dépasse $10 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$.

Bembo *et al.* (1993) ont mené une étude sur la rivière Usk, au sud du pays de Galle, qui révèle une différence de distribution de classes d'âge entre le cours d'eau principal et les affluents. Les résultats de piégeage et les distributions de classes d'âge ont montré que l'environnement des affluents joue un rôle de nurserie pour les jeunes truites. Les alevins et les 1+ sont numériquement dominants dans les affluents, tandis que les plus gros individus se

trouvent dans le cours d'eau principal. Le Grwyne, affluent de la rivière Usk, se caractérise par un déplacement vers l'aval des juvéniles de truite au cours de la période de piège au printemps, d'Avril à Juin. Enfin, les déplacements ont lieu la nuit d'après les résultats d'un suivi sur 48h (Bembo *et al.*, 1993). Ce phénomène de déplacement vers le cours d'eau principal est en accord avec d'autres études (Kelly-Quinn & Bracken, 1988 ; Maisse & Baglinière, 1990).

Le métabolisme a un effet sur le mouvement : les juvéniles à croissance forte ont un métabolisme élevé, et le milieu n'est plus apte à satisfaire leurs besoins, ce qui provoque des déplacements (Forseth *et al.*, 1999 ; Cucherousset *et al.*, 2005 ; Cucherousset *et al.*, 2006). Acolas *et al.* (2012) étudient la dévalaison des juvéniles de truite, sur le cours d'eau de La Roche, un affluent de la rivière Oir en Normandie. Les résultats montrent que la croissance agit directement sur la probabilité de déplacement des juvéniles (1+), tandis que la taille du corps agit plus fortement sur la survie. Le modèle multi états de marquage/recapture utilisé montre que la croissance individuelle des 1+ en automne est un bon indicateur de la probabilité pour les juvéniles de quitter leur aire de naissance.

3. La mobilité des adultes (>1+)

Pour les individus adultes, les patrons de mobilité et les stratégies d'occupation de l'espace sont très variables au cours du cycle annuel (Ovidio, 1999). Les patrons de déplacements sont dictés par des besoins biologiques (nutrition, reproduction...) et influencés par des fluctuations environnementales (température, débit...).

La migration de reproduction

Les truites sont relativement mobiles toute l'année, mais les mouvements de grande amplitude sont peu fréquents en dehors de la période de reproduction. Les mouvements migratoires en période de reproduction peuvent être continus ou discontinus, et peuvent s'étaler sur plus de 40 jours (Rustadbakken *et al.*, 2004). Ces déplacements ont lieu principalement la nuit (Ovidio, 1999), mais peuvent être diurnes lors de périodes d'augmentation du débit (Rustadbakken *et al.*, 2004). En France, la migration de montaison vers les frayères a lieu pendant l'automne (Ovidio *et al.*, 1999). Les migrations de reproduction sont de différentes distances, certaines truites pouvant parcourir de 5 à 28 km à une vitesse moyenne de 0,7 à 1,5 km/jour (Ovidio *et al.*, 1998 ; Arnekleiv & Rønning, 2004), tandis que d'autres utilisent des sites de reproduction à proximité de leur habitat estival, sur le cours d'eau principal ou dans de petits affluents (Ovidio, 1999 ; Arnekleiv & Rønning, 2004). Les femelles entament une migration vers l'aval peu après la ponte, tandis que les mâles demeurent plus longtemps sur place afin de s'accoupler avec d'autres femelles (Klemetsen *et al.*, 2003). La migration de dévalaison post-reproductive a lieu de novembre à janvier. Elle est très rapide (jusqu'à 9 km/jour) et l'existence d'un homing post-reproducteur très précis a été démontré (Ovidio, 1999 ; Meyers *et al.*, 1992 ; Kyle, 2000).

Les migrations de reproduction peuvent être stimulées par des augmentations de débit (Allan, 1978 ; Baglinière *et al.*, 1987), des variations de température (Clapp *et al.*, 1990) ou par la combinaison des deux facteurs au sein d'une fenêtre thermique de 10 à 14°C (Ovidio *et*

al., 1998 ; Ovidio *et al.*, 1999). Saraniemi *et al.* (2008) ont trouvé que la distance journalière minimale couverte par la truite commune était positivement corrélée au débit journalier, à la température de l'air, et à la température de l'eau. Baglinière *et al.* (1987) observent des distances de migration maximales de 700m sur le Scorff en Bretagne. Les migrations sont déclenchées par les crues, et n'ont pas lieu si les températures sont en dessous de 6°C en conditions hydrologiques normales.

Les déplacements liés à l'alimentation

Au cours de 12 mois d'étude, Bridcut & Giller (1993) observent des mouvements de truites entre différents habitats au sein d'un site. Ils émettent l'hypothèse que ces truites se déplacent de leur habitat de refuge (faible courant) vers leur habitat d'alimentation (plus fort courant). Cette hypothèse est en accord avec les résultats de Wysujack *et al.* (2009) et Olsson *et al.* (2006) qui montrent qu'une faible disponibilité en nourriture a tendance à augmenter les déplacements.

Le métabolisme semble également être un élément déclencheur de ce type de déplacement. Forseth *et al.* (1999) ont travaillé sur les allocations d'énergie de la truite commune à différentes tailles aux âges 2+ et 3+ avec une méthode de traceur ¹³³Cs pour mesurer la consommation en nourriture. Ils trouvent que les individus à croissance rapide quittent leur habitat juvénile plus tôt. Ils supposent alors que les truites à croissance rapide, avec un métabolisme plus élevé, sont plus limitées par les ressources de nourriture que les truites à moins forte croissance, et qu'elles doivent donc partir en quête d'un nouvel habitat plus tôt pour des raisons énergétiques. Ce résultat est cohérent avec ceux présentés plus haut sur le stade juvénile (Acolas *et al.*, 2012). La densité locale, au-delà d'un certain seuil, est aussi un facteur entraînant l'augmentation des mouvements chez les truites adultes (Hesthagen, 1988 ; Jenkins, 1969).

4. L'influence des barrages sur les déplacements

La migration de reproduction peut être impactée par la fragmentation des cours d'eau. En effet, la présence de barrages limite la migration vers les zones amont (Gosset *et al.*, 2006), et le débit est un facteur important pour permettre aux truites de les franchir (Ovidio *et al.*, 1996). Le franchissement des barrages lors de la dévalaison pour les stades précoces ou pour les adultes pose également problème. Des mortalités peuvent être causées par le passage des truites par les turbines hydrauliques, les déversoirs ou les évacuateurs de crues, etc. Elles peuvent être directes (blessures, chocs, variations brutales de vitesse et de pression) ou indirectes par une augmentation de la vulnérabilité à la prédation suite à la désorientation des individus (Larinier & Travade, 1999).

Ces impacts des barrages sur la migration des poissons justifient l'installation de dispositifs de franchissement. Lors de la montaison, les individus nagent activement contre le courant, le plus souvent sur le fond du lit du cours d'eau. Ce phénomène est utilisé pour inciter les individus à passer en amont d'un ouvrage grâce à l'ouverture d'une voie d'eau par un système de piège qui transfère les individus en amont de l'ouvrage. Ces dispositifs, appelés « passes à poissons », peuvent être des ouvrages de génie civil (succession de bassins reliés

par des déversoirs ou des orifices), ou des aménagements semi naturels (rampes rugueuses ou cours d'eau de contournement) (Hefti, 2012).

Les dispositifs de dévalaison ont pour but de limiter le passage des poissons dans les prises d'eau en permettant de contourner l'aménagement et d'atteindre l'aval en subissant un impact minimum (Hefti, 2012). La mise en place d'une grille devant la prise d'eau bloquant physiquement le passage des individus, associée à un exutoire de dévalaison, est une solution couramment utilisée pour permettre aux salmonidés de dévaler (Larinier & Travade, 1999). Lorsqu'un barrage est souvent sujet à des phénomènes de surverse, la dévalaison est facilitée et peut même être permanente (Hefti, 2012).

Le **tableau 2** synthétise les informations recueillies sur les phénomènes de déplacement de la truite de rivière.

Tableau 2 : Récapitulatif des caractéristiques des déplacements de la truite aux stades alevin (a : dérive passive, b : dévalaison active), juvénile et adulte (a : migration de reproduction, b : déplacements entre habitat de refuge et d'alimentation)

Stade	Alevin (0+)	Juvénile (1+)	Adulte (>1+)
Période	Printemps et parfois automne.	Automne/hiver (zones amont), printemps (zones médianes et aval).	a) Montaison de Juin à Novembre puis dévalaison de Novembre à Janvier.
Fonction associée	a) Dérive passive. b) Dévalaison active.	Recherche de nourriture et d'habitat approprié.	a) Migration de reproduction. b) Déplacements entre habitats de refuge et d'alimentation.
Distance de déplacement	200m pour 1 référence (Vollestad <i>et al.</i> , 2012).	Centaines de mètres à dizaines de kilomètres.	a) De 700 m à 28 km vitesse moyenne de 0,7 à 1,5 km/jour.
Part de la classe d'âge concernée	Entre 1% et 20%.	Entre 0 et 77%.	a) 43%.
Sens de déplacement	De l'amont et des affluents vers l'aval. Des zones à fortes densités vers les zones à faibles densités.	Principalement vers l'aval. Dévalaison ne prenant pas place sur tous les cours d'eau.	a) Montaison puis dévalaison. b) D'un habitat de refuge (faible courant) vers un habitat d'alimentation (plus fort courant).
Facteurs impliqués	La densité de 0+ en été. Moins grande densité dépendance en cas de forts débits. Modification de vitesse de courant.	Croissance forte et métabolisme élevé. Densité de 0+. Connectivité du cours d'eau. Débit.	a) Présence de crues. Effet combiné du débit et de la température de l'eau. b) Faible disponibilité en nourriture. Métabolisme élevé et croissance rapide. Effet seuil de la densité locale.

II – Matériel et méthodes

Suite à cette première partie bibliographique, une analyse de données va être réalisée sur 56 stations suivies en zone salmonicole. Les analyses porteront uniquement sur les survies entre les deux premières classes d'âge. En effet, ces taux de survie, incohérents d'un point de vue biologique car supérieurs à 100%, sont régulièrement observés dans les suivis étudiés (moyenne à 129%, avec un minimum à 0% et un maximum à 1716%). Zorn (2007) observe également des taux de survie « aberrants », supérieurs à 150% entre les deux premières classes d'âge de la truite. Il suspecte une arrivée de nouveaux individus, mais fait le choix de retirer ces valeurs de l'analyse. De façon générale, la suppression des valeurs élevées de survie est la méthode privilégiée dans la plupart des études rencontrant cette incohérence. L'objectif est ici d'expliquer les surplus de survie observés, et de caractériser les effets de différents facteurs sur ces surplus. Le but final est la construction d'un modèle prédictif de déplacement, afin de tenir compte de ces surplus au lieu de les retirer des analyses.

A. Présentation du site d'étude et des données brutes

1. Site d'étude

Au total, 56 stations sont suivies et se répartissent sur 24 cours d'eau situés au sein de quatre zones (**Figure 1**) : massif de Bretagne/Normandie, Massif Central, Alpes et Pyrénées. Trois types de tronçons se distinguent : les TCC (tronçons court-circuités) dont le débit est diminué car court-circuité pour la production au niveau d'une usine hydroélectrique en aval, les TEM (tronçons témoins) dont les débits ne sont quasiment pas impactés, mais qui se situent sur des cours d'eau équipés, et les NAT (tronçons naturels) qui ne subissent aucune modification de débit.

2. Données brutes

Les données annuelles d'abondance* de truites sont issues de pêches électriques complètes à deux passages financées par l'Onema (pêches pouvant avoir lieu entre juillet et septembre) ou par EDF (pêches entre août et septembre essentiellement). Chaque station en TCC est associée à une station TEM ou NAT en amont. La médiane des dates de pêche est le 12 septembre, et les premières données datent de 1989. Par ailleurs, les caractéristiques physiques des stations sont connues (coordonnées géographiques, distance à la source, altitude, indice de Strahler, pente, largeur et longueur) et des moyennes journalières de température de l'eau et de débit sont disponibles pour l'essentiel des stations, bien que les données de débits soient disponibles sur un nombre plus restreint d'années et de stations que les données de température. Enfin, pour plusieurs ouvrages hydroélectriques, le débit maximum turbiné, le module et la hauteur du barrage sont connus.

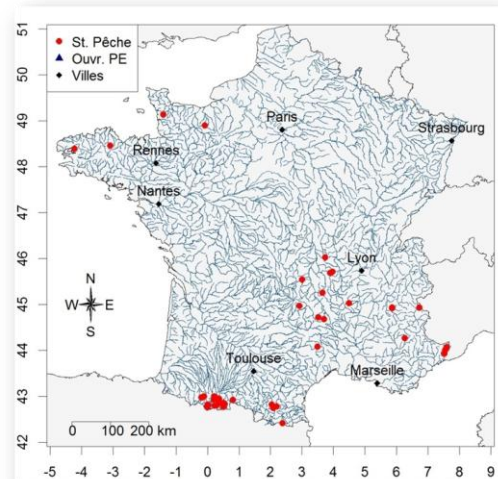


Figure 1 : Localisation des stations de pêche électrique

B. Préparation des données et formulation d'hypothèses

1. Calcul d'indices et traitements appliqués aux variables

Les abondances de 0+, 1+ et >1+ sur un linéaire de 100 mètres ont été estimées chaque année par la méthode de Carle & Strub (1978). La surface des stations de pêche est calculée en multipliant la longueur par la largeur moyenne puis est employée pour calculer les densités des individus 0+ et 1+ en individus par hectare. A partir des densités estimées chaque année, les taux de survie « apparents » entre le stade 0+ (année N-1) et le stade 1+ (année N) ont été calculés.

Pour les stations où les données de température de l'eau ne sont pas disponibles, une estimation a été effectuée par une méthode de prédiction de Victor Bret utilisant les températures de l'air obtenues par Météo France pondérées des trois derniers jours. Ces données de survie apparente, de densité et de température ont été fournies au début du stage.

Par la suite, tous les traitements de données et les analyses statistiques sont menés avec le logiciel R (Ihaka & Gentleman, 1996). Des descripteurs de débit et de température sont calculés : moyenne, médiane, valeur minimale, valeur maximale, quantiles 10, 50 et 90. Les calculs sont réalisés sur plusieurs périodes :

- Année : 12/09/(N-1) au 11/09/(N)
- Automne : 12/09/(N-1) au 20/12/(N-1)
- Hiver : 21/12/(N-1) au 20/03/(N)
- Printemps : 21/03/(N) au 20/06/(N)
- Eté : 21/06/(N) au 11/09/(N)

Ces descripteurs sont ensuite mis en relation avec la survie entre les 0+ (année N-1) et les 1+ (année N).

Pour les stations en aval d'un ouvrage hydroélectrique, un indice de surverse au dessus du barrage est obtenu par le rapport du débit maximum turbiné de l'ouvrage sur le module du cours d'eau à la prise d'eau (débit moyen interannuel). Plus cet indice est élevé, plus le phénomène de surverse est important.

2. Hypothèses

Une hypothèse forte est prise au départ des analyses : la survie naturelle entre les individus aux stades 0+ (année N-1) et 1+ (année N) est considérée identique pour tous les sites et toutes les années, fixée à 50%. Deux raisons sont à l'origine de ce choix : d'une part les valeurs de survie naturelle retrouvées dans la littérature, d'autre part l'absence de données de marquage/recapture qui auraient permis d'identifier les individus. Cette hypothèse permet de ne considérer que les surplus de survie, sans chercher à expliquer les variations de survie naturelle qui n'entrent pas dans la problématique de l'étude. On cherche donc à expliquer les surplus de survie apparente observés, avec plusieurs hypothèses explicatives :

1/ Une arrivée de 0+ et 1+ sur les stations entre les pêches électriques de l'année N-1 et celles de l'année N. Ces jeunes individus viendraient des affluents et des parties amont des cours d'eau, qui ne sont pas échantillonnés.

2/ Une mauvaise estimation des âges qui sont, pour la plupart des stations, issus de la lecture des histogrammes de taille.

3/ Des erreurs d'estimation de l'abondance des 0+ liées à une moindre efficacité de la pêche électrique sur cette classe d'âge (Gerdeaux, 1987).

4/ Des erreurs d'estimation des abondances avec la méthode de Carle & Strub (1978) pour laquelle les incertitudes sont plus élevées si la probabilité de capture est faible.

5/ De l'alevinage de 0+ introduits au printemps afin d'éviter les fortes mortalités rencontrées entre la période d'incubation et la période post-émergence. La taille de ces 0+ lors des pêches électriques en septembre serait comparable à celle des 1+ issus de la reproduction naturelle à cause de leur taille et croissance supérieure à celle des truites sauvages (Caudron & Champigneulle, 2002 ; Plasseraud, 2007).

Plusieurs arguments amènent à privilégier l'hypothèse d'une arrivée d'individus 0+ et 1+ provenant de zones en amont des stations. Premièrement, les surplus sont observables sur tous les cours d'eau, et il est peu probable que des surplus aussi importants soient uniquement dus à des erreurs de lecture d'histogramme, de moindre efficacité de pêche électrique ou d'estimation d'abondance. De plus, les poissons provenant de pisciculture représentent en général une part faible de la population en place (Plasseraud, 2007) et l'alevinage, d'impact faible, est une pratique de moins en moins suivie en France (Cachera & Champigneulle, 2009 ; Caudron & Champigneulle, 2002). Il n'y a en particulier plus d'alevinage en œufs, alevins ou juvéniles dans l'Adour, le gave d'Arrens et le gave de Gavarnie. Depuis une dizaine d'années dans le département des Hautes-Pyrénées, les alevinages de 0+ de printemps ont nettement diminué. L'empoissonnement s'est redirigé vers l'introduction d'individus plus âgés qui se retrouvent très peu dans les inventaires car les poissons sont rapidement capturés par les pêcheurs (Fédération de pêche 65, communications personnelles).

Les pêches électriques ont lieu au cours de l'été, or l'émergence des alevins qui correspond à une période de forte mortalité a lieu au printemps. Les taux de survie calculés ne prennent donc pas en compte ces fortes mortalités qui ont eu lieu avant la pêche. Ce sont les phénomènes de dévalaison des 0+ à l'automne et des 1+ au printemps qui devraient être détectables dans les données, ainsi il est probable que parmi les descripteurs testés, ceux correspondant à ces deux saisons soient les plus significatifs.

La synthèse bibliographique précédente permet de s'intéresser préférentiellement à trois facteurs déclenchant ou favorisant les dévalaisons de 1+ :

- Le débit devrait jouer un rôle dans les processus de déplacement des individus 1+ au printemps, avec une arrivée de nouveaux individus plus importante en cas de forts débits.

- La température pourrait également avoir un effet indirect. En effet, les taux de croissance aux stades précoces varient selon la température de l'eau (Baglinière & Maisse, 2002) et des températures plus élevées permettant une meilleure croissance, cela pourrait

favoriser la dévalaison des plus gros individus dont les besoins nutritifs ne seraient plus satisfaits par le milieu.

- Enfin, de fortes densités sur une station auraient pour conséquence le départ d'individus vers des stations plus en aval, car les meilleurs postes d'alimentation seraient rapidement occupés et le milieu pourrait ne plus être en mesure de pourvoir aux besoins des juvéniles.

3. Jeu de données

Le jeu de données entier est composé de 627 échantillonnages de poissons, chaque information correspondant à l'échantillonnage d'une station, une année donnée. Ce jeu de données n'est pas complet pour tous les paramètres, en particulier pour les débits et l'indice de surverse. Chaque année, le nombre de stations échantillonnées varie. L'année 2006 est celle où on comptabilise le plus grand nombre de stations échantillonnées à la fois (51), tandis que très peu de stations sont échantillonnées entre 1989 et 1994 (entre 1 et 8). Les données correspondant aux années antérieures à 1995 sont donc retirées du jeu de données. Ceci permet d'éviter un biais dans les résultats. Le jeu de données de base (A) est donc constitué de 606 échantillonnages de 1995 à 2013, avec un nombre de stations compris entre 16 et 51 selon l'année. La survie moyenne entre 0+ et 1+ sur le jeu de données A est de 129,5 % avec une variance de 252% et une valeur minimale et maximale de respectivement 0 % et 1716 %.

Afin de mener une analyse ciblée sur le surplus de survie, les données pour lesquelles la survie entre 0+ et 1+ est supérieure à 50% sont sélectionnées parmi le jeu de données A. Ce surplus de survie est supposé être dû à l'arrivée de jeunes individus par dévalaison, qui ne serait pas compensée par des départs, sur les stations considérées. Par ailleurs, des données de survie (année N) extrêmement élevées sont parfois observées et correspondent à des années où les estimations d'abondance de 0+ (année N-1) sont faibles. Il est alors probable que les analyses statistiques soient tirées par ces valeurs extrêmes de survie. De plus, ces données présentent une source d'incertitude supplémentaire. Le risque d'erreur dans l'estimation des abondances est en effet plus élevé lorsque la différence du nombre d'individus capturés entre les deux passages de pêche électrique est faible et quand le nombre d'individus pêchés est inférieur à 30, ce qui est souvent le cas pour les faibles estimations d'abondances de 0+. Les échantillonnages où l'abondance de 0+ est inférieure à 12 sont donc supprimés. Ce nombre est choisi arbitrairement car il permet la suppression des données où la survie est supérieure à 600%. Le nouveau jeu de données (B) est constitué de 422 échantillonnages, avec une survie moyenne de 121,9 % et une variance de 56%.

Enfin, un troisième jeu de données (C) de 387 échantillonnages est constitué à partir du jeu de données B en excluant les données du massif Bretagne/Normandie. La raison de cette exclusion est la trop grande disparité des données entre ce massif et les autres (voir partie « Résultats »). La **figure 2** récapitule les étapes de construction des trois jeux de données sur lesquels seront menées les analyses. Le nombre de stations échantillonnées ainsi que la moyenne, la variance et les valeurs extrêmes de survie de chaque jeu de données sont répertoriés dans le **tableau 3**. Bien que les analyses soient testées sur les trois jeux de

données, seuls les résultats du jeu de données C seront en général intégrés dans le corps du rapport ou en annexe dans un souci de gain de place.

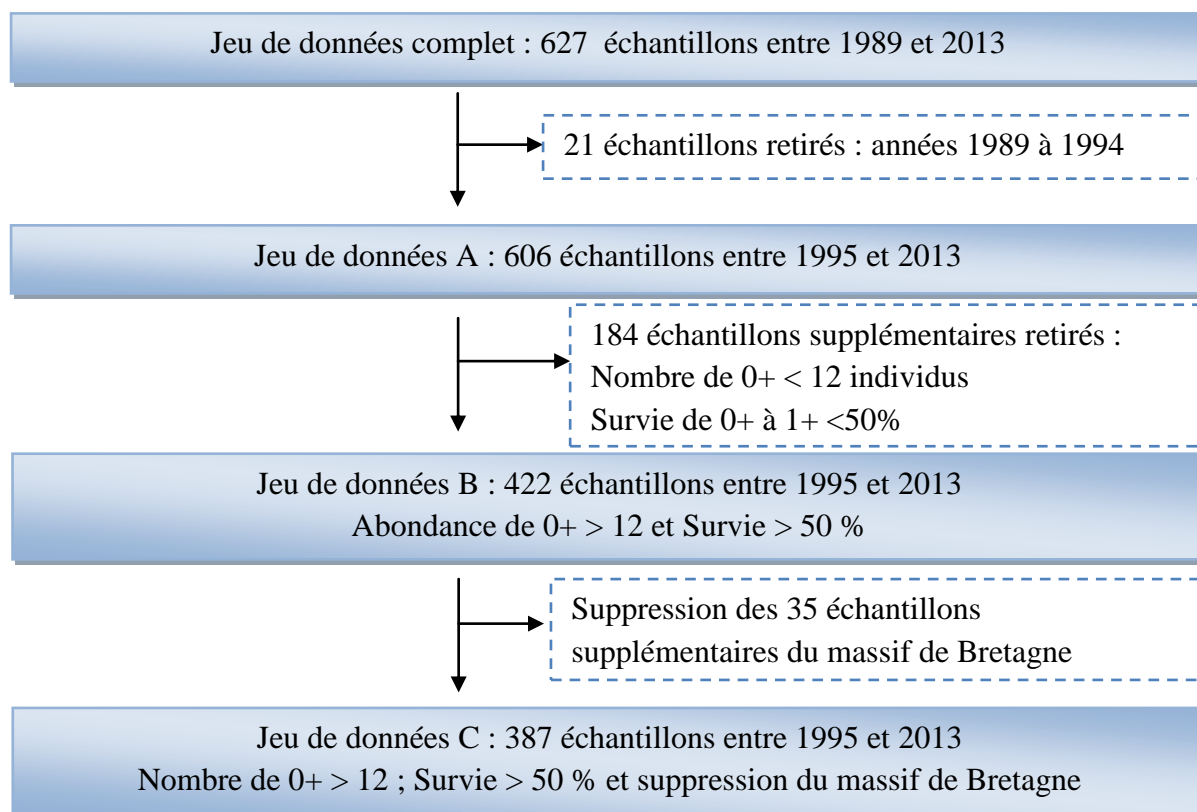


Figure 2 : Etapes de construction des jeux de données

Tableau 3 : Synthèse du nombre de stations échantillonnées et des valeurs de survie

Jeu de données	Nombre de données de survie	Nombre de stations échantillonnées	Survie moyenne	Min-Max (%)	Variance
A	606	56	129,5%	0 - 1716	2,52
B	422	55	121,9 %	50,5 -584,8	0,566
C	387	52	116,2 %	50,5 -584,8	0,484

C. Méthodes statistiques d'analyse exploratoire de données

1. Analyse des années, massifs et cours d'eau à fortes survies

La synthèse bibliographique a mis en évidence des disparités selon les études quant à la dévalaison des juvéniles de truite. Dans un premier temps, des analyses exploratoires des différences de survies entre années, massifs et cours d'eau sont donc réalisées afin de mieux cerner les jeux de données. Les années, massifs et cours d'eau présentant les plus forts taux de survie entre 0+ et 1+ sont déterminés et caractérisés. Le seuil de significativité choisi pour la probabilité critique est de 0,05.

2. Etude des corrélations entre les variables

Suite à une exploration préalable des données, les variables montrant une corrélation avec la survie sont présélectionnées, et une analyse en composantes principales (ACP) est réalisée sur le jeu de données C afin de caractériser les corrélations entre ces variables et d'en éliminer certaines. Les variables incluses sont celles regroupées dans le **tableau 4**.

Tableau 4 : Variables incluses dans l'analyse en composantes principales

Variable	Nom complet	Nombre de stations
S_01	Survie entre les stades 0+ et 1+	50
Alt	Altitude	50
Dsource	Distance à la source	50
Pente	Pente	50
Largeur	Largeur du cours d'eau au niveau de la station	49
Hbar	Hauteur du barrage en amont de la station	26
Surverse	Indice de surverse	15
Nha.0	Densité de 0+ à l'année N-1	50
Qmean_A	Moyenne de débit annuel	49
Q90_prin	Quantile 90 du débit au printemps	49
T10_A	Quantile 10 de la température annuelle	50
Tsd_prin	Ecart-type de la température de printemps	50
Massif	Massif	50

La variable qualitative du massif est introduite en tant que variable supplémentaire, afin d'identifier par des couleurs l'appartenance des stations aux massifs. L'altitude, la distance à la source, la pente et la largeur sont des variables caractérisant les stations de manière spécifique. La hauteur de barrage et l'indice de surverse constituent une information sur la fragmentation du milieu liée aux ouvrages lorsque la station est en TCC. Le débit et la température sont des facteurs pouvant déclencher ou favoriser les déplacements d'après les données de la littérature. Bien que selon la bibliographie, la température ne soit un facteur que pour les migrations de reproduction, elle a été testée sur la migration des stades précoces car elle joue un rôle sur la croissance et pourrait donc avoir un effet indirect sur les déplacements. Le choix des descripteurs de température et de débit s'appuie d'une part sur la bibliographie indiquant que la dévalaison a principalement lieu au printemps, d'autre part sur les tests préalablement effectués qui ont permis de déterminer les descripteurs corrélés à la survie.

L'interprétation se base sur les variables dont le \cos^2 est supérieur à 0,5. Les valeurs de \cos^2 représentent la répartition des variables sur les différents axes factoriels. Plus ces valeurs sont élevées, mieux les variables sont représentées et donc interprétables. Un outil de mesure similaire est la contribution des variables. Les valeurs des coordonnées indiquent si les variables contribuent positivement ou négativement aux axes, et permettent d'appréhender les corrélations entre variables.

3. Etude des relations entre survie et variables explicatives

Pour étudier les relations entre les variables explicatives continues et la survie, des régressions linéaires sont ensuite réalisées. Les données de survie sont préalablement log-transformées afin de se rapprocher de la normalité. Les résidus sont analysés graphiquement afin de vérifier le respect de la normalité et de l'homogénéité. Si tel n'est pas le cas, un test de corrélation des rangs de Spearman est employé sur les données non transformées.

Les régressions linéaires sont complétées par une régression par quantile permettant d'étudier l'impact d'un facteur sur l'ensemble de la distribution de la variable de survie en visualisant l'homogénéité de la régression et les éventuels changements de pentes. Les facteurs limitant peuvent ainsi être identifiés. Un autre intérêt des régressions par quantile est leur faible sensibilité aux grandes valeurs contrairement à la moyenne qui y est très sensible. Les jeux de données étudiés présentant une assez forte dispersion des données, ce genre d'analyse y est donc adapté. Sur les figures, seules les pentes de régression dont les estimations des coefficients directeurs sont significatives sont représentées.

Afin d'étudier les variables qualitatives, des analyses de variance sont menées avec les facteurs année, cours d'eau, indice de Strahler et type de tronçon. Si l'homogénéité et la normalité des résidus ne sont pas respectées, un test de Kruskal-Wallis pour les facteurs à plus de deux modalités est réalisé, suivi d'un test de Tuckey afin de déterminer plus précisément les paires de modalités significativement différentes.

D. Méthodes statistiques de modélisation

Grâce aux analyses préalables effectuées sur les variables, seuls les facteurs jouant un rôle sur la survie sont sélectionnés pour la construction de modèles.

1. Modèle explicatif

Un premier objectif est d'obtenir un modèle simple et biologiquement interprétable en partant d'un modèle global log-linéaire auquel sont ôtées des variables et interactions. La fonction `lm` est employée dans le logiciel R et plusieurs modèles sont testés à partir du jeu de données C d'après les premières conclusions tirées des analyses statistiques préalables. Les modèles sont analysés d'après la significativité de l'effet des variables en employant un test de Fisher de « modèle emboîté », et la qualité de l'ajustement est évaluée d'après le coefficient de détermination R^2 ajusté qui tient compte de l'augmentation du nombre de variables explicatives. Si certaines variables ou interactions s'avèrent ne pas être significatives, elles sont retirées afin d'obtenir un modèle plus parcimonieux. Enfin, la normalité et l'homogénéité des résidus sont vérifiées.

2. Choix de modèles prédictifs avec le critère d'Akaike

Un deuxième objectif est de construire un modèle pouvant être utilisé dans un but de prédiction. Il ne doit donc pas utiliser les variables cours d'eau et année, afin de pouvoir estimer des surplus de survie sur des sites uniquement à partir de paramètres mesurables ou estimables. Des modèles linéaires ainsi que des modèles linéaires généralisés (GLM) sont

testés. L'emploi de GLM suppose le choix d'une famille de loi pour la distribution de l'erreur. Le choix se porte sur une loi Gamma, qui implique une évolution de la variance deux fois supérieure à l'évolution de la moyenne. Cette loi est adaptée aux distributions fortement asymétriques avec une décroissance rapide en queue de distribution. Dans un premier temps, elle est testée avec comme lien la fonction inverse. Puis l'opération est réitérée avec la fonction de lien log.

Akaike (1973) a trouvé une relation simple entre la distance de Kullback-Leibler et la fonction de maximisation de log-vraisemblance de Fisher. Cette relation mène à une méthodologie très générale, simple et efficace pour la sélection d'un modèle parcimonieux pour l'analyse de données empiriques. Le critère d'Akaike (AIC pour Akaike's information criterion) a pour formule $AIC = -2\log(L(\theta/y)) + 2K$, où K est le terme de correction de biais qui correspond au nombre de paramètres estimables et $\log(L(\theta/y))$ est la valeur numérique de la fonction de log-vraisemblance en son point maximum. L'AIC ne peut être utilisé que pour comparer des modèles ajustés à un même jeu de données, avec le même nombre d'observations. Tous les modèles testés doivent avoir la même variable réponse, sous la même forme (Burnham & Anderson, 2002).

Le choix des modèles s'effectue par la procédure stepAIC basée sur la minimisation du critère d'Akaike. Au préalable, le rapport entre le nombre d'observations et le terme de correction de biais K est calculé, car s'il est inférieur à 40, l'AICc sera préféré à l'AIC. La procédure stepAIC consiste en partant du modèle nul constitué uniquement de la constante à chercher le meilleur modèle au sens du critère d'Akaike parmi la gamme de modèles entre le modèle nul et le modèle saturé. Le logiciel R procède par ajouts et retraits successifs de variables et par sélection des variables permettant de minimiser l'AIC.

3. Validation des modèles

Une première étape de validation du modèle consiste à vérifier l'homogénéité et la normalité des résidus du modèle. En observant le diagramme des distances de Cook, il est également possible d'éliminer les valeurs à trop forte influence afin d'améliorer le modèle.

Une deuxième étape est la vérification de la stabilité des estimations des paramètres par une méthode de validation croisée, complétée par une analyse de sensibilité au seuil de survie naturelle. Pour la validation croisée, une station est supprimée du jeu de données C, puis le modèle choisi est appliqué aux données restantes. Les nouvelles estimations de paramètres obtenues sont comparées aux estimations du modèle initial M0 (appliqué à l'ensemble des données) et un indice τ est calculé :

$$\tau = \text{valeur absolue} [(nouvelles estimations - estimations de M0) / estimations de M0]$$

L'opération est réitérée 52 fois afin d'obtenir des valeurs d'estimations des paramètres, de significativité de l'effet des variables et de τ pour 52 jeux de données différents, chacun contenant 51 stations de pêches. Afin de synthétiser les résultats, la moyenne et l'écart-type de l'ensemble des estimations sont calculées, ainsi que la moyenne, la médiane et les quantiles 25 et 75 des valeurs de τ obtenues. Le pourcentage d'itérations où l'effet des variables s'est avéré significatif est également calculé. Il est ainsi possible

d'observer la sensibilité des estimations à la suppression des données de certaines stations. Afin de vérifier la sensibilité des estimations de manière plus robuste, la même méthode est employée, cette fois en supprimant une à une chacune des combinaisons possibles de deux stations.

Pour analyser la sensibilité des estimations au seuil de survie naturelle fixé à 50% lors de l'étude, le modèle est testé pour des seuils de survie naturelle de 45%, 55% et 60%. Les nouvelles estimations de paramètres obtenues sont comparées aux estimations du modèle initial M_50 (appliqué à la sélection de données où la survie est supérieure à 50%). Un indice θ est calculé :

$$\theta = \text{valeur absolue} [(nouvelles estimations - estimations de M_{50}) / estimations de M_{50}]$$

Enfin, l'applicabilité du modèle sur des stations n'ayant pas servi à son ajustement est testée. A chaque itération, le modèle est appliqué à la station préalablement supprimée, avec les estimations obtenues à partir des autres stations. Il est ainsi possible de vérifier les capacités prédictives du modèle.

III – Résultats

A. Analyses préliminaires sur la survie apparente pour les trois jeux de données

1. Années de fortes survies

La **figure 3** présente la variation interannuelle de survie entre 0+ et 1+ sur le jeu de données C.

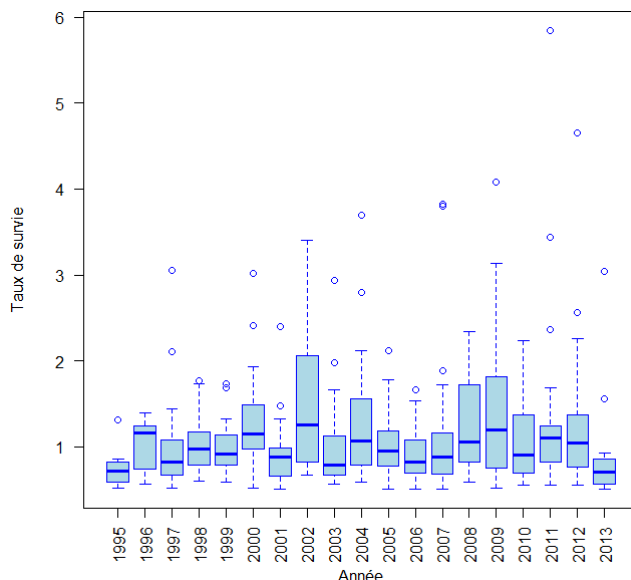


Figure 3 : Variation interannuelle de la survie de 0+ à 1+ sur le jeu de données C

Globalement, une forte variabilité interannuelle des taux de survie est observée (**Figure 3**), avec une même évolution des médianes pour les trois jeux de données. Cependant la dispersion autour des médianes est moins grande pour le jeu de données C que pour les jeux de données A et B. D'après une analyse de variance à un facteur, l'effet année est significatif pour le jeu de données C et les années de plus fortes survies sont les années 2000 (pvalue= 0.01769), 2002 (pvalue= 0.00139), 2004 (pvalue= 0.01704), 2008 (pvalue= 0.01800), 2009 (pvalue= 0.00444), 2011 (pvalue= 0.02107) et 2012 (pvalue= 0.02134). Cet effet année est

probablement dû à des variations de facteurs environnementaux (débit, température) impactant uniformément plusieurs stations d'une année à l'autre.

2. Particularité du massif de Bretagne/Normandie

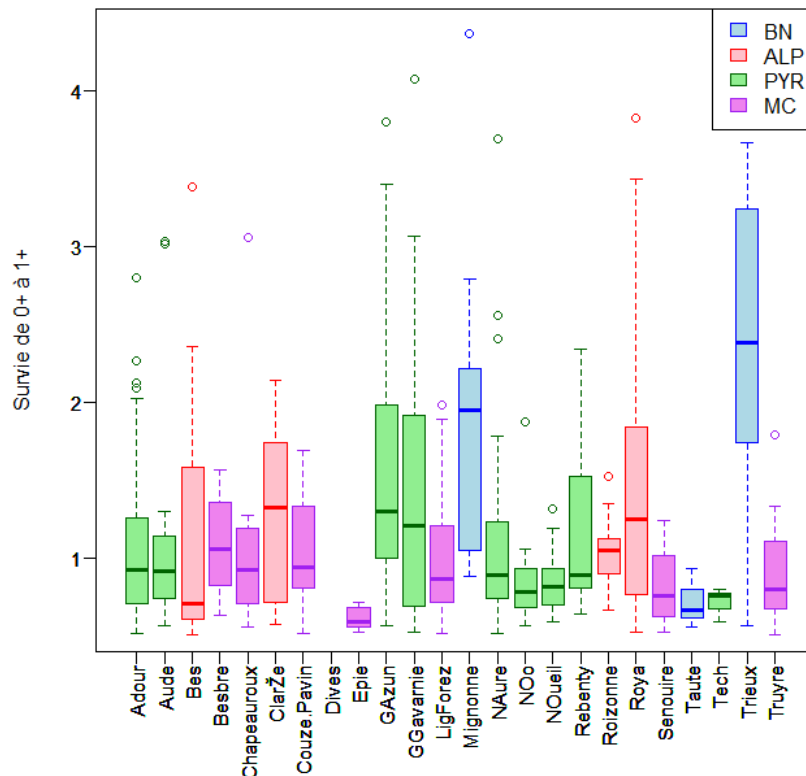


Figure 4 : Boxplot de la survie par cours d'eau pour les différents massifs à partir du jeu de données B

Le massif de Bretagne/Normandie se démarque des autres par une survie plus importante (**Figure 4**). Une analyse de variance confirme cette observation (estimation de 0.58404 pour le massif de Bretagne et $pvalue= 6.09e-06$). Par ailleurs, ce massif présente des caractéristiques spécifiques et distinctes des stations suivies dans les autres massifs : un rang de Strahler 3, de faibles altitudes et des densités de 0+ faibles. Comme supposé, les données de ce massif tendent à tirer les analyses statistiques, ce qui conforte la sélection du jeu de données C où elles ont été retirées.

3. Cours d'eau à forts taux de survie

L'effet cours d'eau est également significatif pour les trois jeux de données. Les cours d'eau présentant de forts taux de survie dans le jeu de données C sont par ordre d'importance le Gave d'Azun ($pvalue= 9.35e-05$), la Roya ($pvalue= 0.02328$) et le Gave de Gavarnie ($pvalue= 0.04680$) d'après une analyse de variance. L'Epie présente en revanche des taux de survie plus faibles que les autres cours d'eau ($pvalue= 0.00333$). De même que pour l'effet année, l'origine d'un effet cours d'eau pourrait être l'existence d'une évolution similaire de facteurs environnementaux au sein d'un même cours d'eau, ou encore la présence de mêmes caractéristiques d'habitats.

B. Analyse de l'effet des facteurs sur la survie apparente et la migration

1. Corrélations entre variables explicatives et premier tri des variables

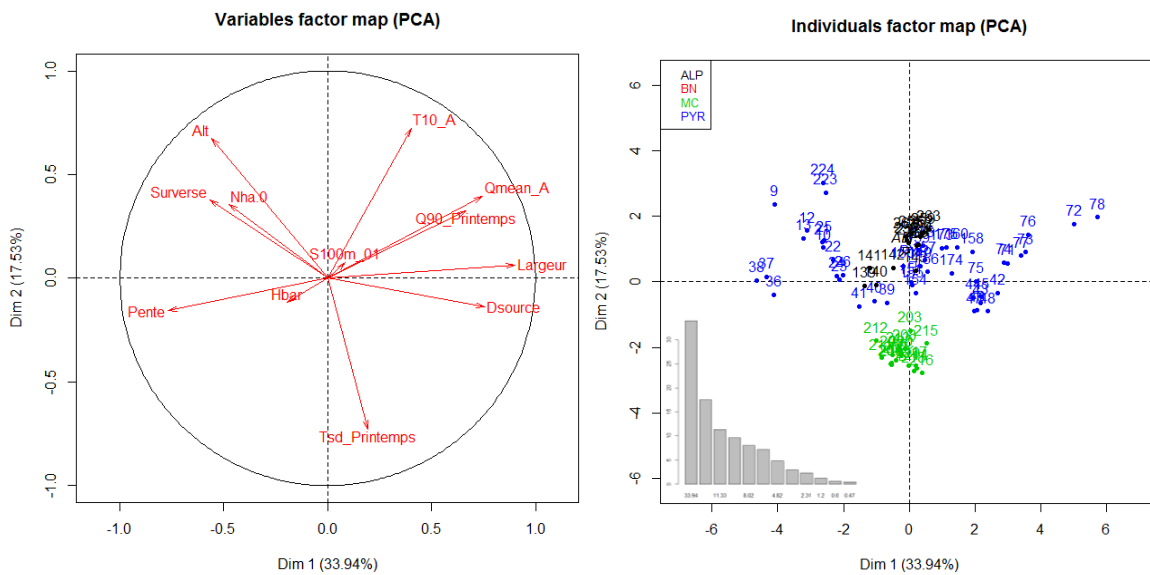


Figure 5 : Graphique des variables et des individus de l'ACP sur le jeu de données C (en noir : stations des Alpes, en vert : stations du Massif Central et en bleu : stations des Pyrénées)

La représentation graphique des valeurs propres de l'analyse en composantes principales (**Figure 5**) sur le jeu de données C montre une forme coudée à partir de la deuxième valeur propre, signifiant qu'il est judicieux de représenter les résultats de l'ACP sur deux axes factoriels. Les deux premiers axes expliquent 51,47% de l'inertie du nuage de points. L'axe principal d'inertie (axe 1) explique 33,94% de l'inertie, et il est lié aux caractéristiques de l'habitat : la pente, la largeur et la distance à la source ainsi qu'à la moyenne des débits journaliers sur une année. Il s'agit de la variable composite qui différencie le mieux les stations de pêche. L'axe 2 explique 17,53% de l'inertie résiduelle, et il est lié à la température (variation de la température au printemps et quantile 10 des températures journalières moyennes sur une année) ainsi qu'à l'altitude dans une moindre mesure.

La moyenne annuelle de débit, la largeur de la station et la distance à la source sont trois variables positivement corrélées entre elles d'après les valeurs de coordonnées des variables. Le test de Spearman permet de confirmer la significativité de ces corrélations. Ainsi, comme attendu, plus les stations sont éloignées de la source, plus elles sont larges et présentent un débit élevé. Pour la construction de modèles, seul un des deux descripteurs de débit sera choisi. D'après les conclusions de la partie bibliographique, la dévalaison des 1+ a principalement lieu au printemps, ainsi le quantile 90 de débit de printemps semble un choix logique. La pente est négativement corrélée aux trois variables débit, largeur et distance à la source, ainsi plus la pente est forte, plus les stations échantillonnées sont étroites, proches de la source et à faible débit.

Suite à un test des corrélations sur les jeux de données A , B et C sans prise en compte des variables hauteur de barrage et surverse qui supposent une suppression de données, il s'avère que les variables « Largeur » et « Pente » sont corrélées à la survie uniquement pour le jeu de données A. La variable « Distance à la source » est en revanche corrélée à la survie pour les jeux de données B et C qui permettent de ne considérer que les valeurs de survie supérieures à 50%, et sera donc la variable préférée à la largeur et à la pente pour la construction de modèles.

La deuxième composante principale montre une corrélation négative entre les deux descripteurs de température. De même que pour les descripteurs de débit, d'après la bibliographie, il semble logique de choisir un descripteur de température propre au printemps. Cependant, des analyses préalables indiquent que la variation de température au printemps présente une corrélation avec la survie moins forte que le quantile 10 de température annuelle. Ces deux descripteurs sont donc conservés et le choix se fera lors de l'analyse des corrélations entre la survie et les variables explicatives.

Le graphique des individus montre que les Alpes et le Massif Central ont des stations de pêche aux caractéristiques proches, contrairement aux Pyrénées dont les stations présentent une assez grande diversité de caractéristiques d'habitat et de facteurs physiques. Ainsi, certaines stations des Pyrénées sont larges et se démarquent par des débits élevés, tandis que d'autres présentent les caractéristiques inverses. Les stations du Massif Central se caractérisent par des températures plus basses et une plus grande variation de température au printemps.

2. La dévalaison des stades précoces

La densité de 0+ est négativement corrélée à la largeur et à la distance à la source, et elle est positivement corrélée à l'altitude (probabilités critiques inférieures à 0,05). Les plus fortes densités de 0+ se retrouvent donc dans les cours d'eau de faible largeur, près de la source et à haute altitude, ce qui pourrait s'expliquer par une meilleure productivité des zones amont, ou encore par un taux de survie à l'émergence plus élevé. Une autre explication serait une abondance de zones de frayère supérieure en amont qu'en aval.

La survie entre les stades alevin et juvénile est négativement corrélée à l'altitude, tandis qu'elle est positivement corrélée à la distance à la source. La survie est également plus importante dans les cours d'eau de rang de Strahler plus élevé (pvalue= 4.352e-05 pour le jeu de données C). Ces résultats semblent logiques et en accord avec une hypothèse de dévalaison des stades précoces de l'amont vers l'aval et des affluents vers de plus larges cours d'eau, vers des stations aux altitudes plus basses et plus éloignées de la source. Le problème posé par la variable qualitative du rang de Strahler est que certains cours d'eau peuvent être de taille importante, sans pour autant être caractérisés par un rang de Strahler élevé si le linéaire n'est pas ponctué d'affluents. Par ailleurs, deux analyses de variance montrent que plus le rang de Strahler est élevé, plus les stations sont éloignées de la source et à basse altitude (pvalue< 2.2e-16 pour les deux analyses de variance). Ainsi, en conservant les variables de l'altitude et de la distance à la source, il est préférable de supprimer celle du rang de Strahler.

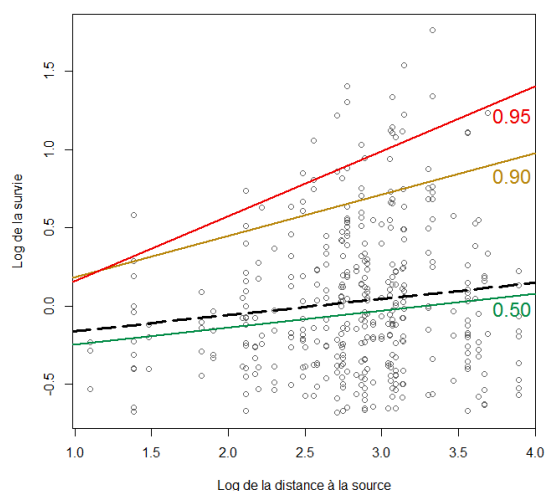


Figure 6 : Régression par quantile de la survie selon la distance à la source (en noir : droite de régression linéaire simple)

La pente de la régression par quantile de la survie en fonction de la distance à la source (**Figure 6**) augmente pour les quantiles plus grands, en particulier pour le quantile 95. Cette limite haute (valeur de survie pour laquelle 95% des observations sont inférieures à cette valeur) présente une tendance significativement positive avec la distance à la source. La distance à la source semble donc constituer un facteur limitant, le surplus de survie ne pouvant pas atteindre une valeur très élevée si la distance à la source est faible. Ce résultat semble logique puisque que les stations trop proches de la source ne peuvent pas être alimentées de manière importante en individus 0+ ou 1+ provenant de l'amont.

Pour l'altitude, seuls les coefficients directeurs des droites de régressions des quantiles 25 et 50 sont significatifs, et ne diffèrent pas beaucoup du coefficient de régression linéaire. Il semble que la distribution des données soit relativement homogène, ce qui laisse penser que l'altitude ne constitue pas un facteur limitant.

3. Effet des variables de l'environnement : débit et température

Une corrélation positive (≈ 0.058 , $pvalue = 0,0166$) est observée entre la survie et le quantile 90 de débit de printemps, uniquement pour le jeu de données C. Ainsi il est probable que les plus forts surplus de survie surviennent plus souvent lors des années de fort quantile 90 de débit. D'après l'analyse des régressions par quantile, seules les estimations des quantiles 50 et 75 sont significatives, et les coefficients directeurs sont légèrement supérieurs à celui de la droite de régression simple. Cependant cette tendance reste faible, il semble donc que les données soient relativement homogènes, ne présentant pas d'importante augmentation de pente pour les données de forte survie.

L'écart type de température au printemps est négativement corrélé à la survie pour les jeux de données A et B, cependant la corrélation n'est pas significative pour le jeu de données C ($pvalue = 0.05249$). Cette variable ne sera donc pas retenue pour la construction de modèles.

Le quantile 10 de température annuelle est positivement corrélé à la survie pour les trois jeux de données, ainsi les faibles températures pourraient limiter l'arrivée d'individus aux stades précoces sur les stations échantillonnées. La **figure 7** présente la régression par quantile de la survie en fonction du quantile 10 de température annuelle.

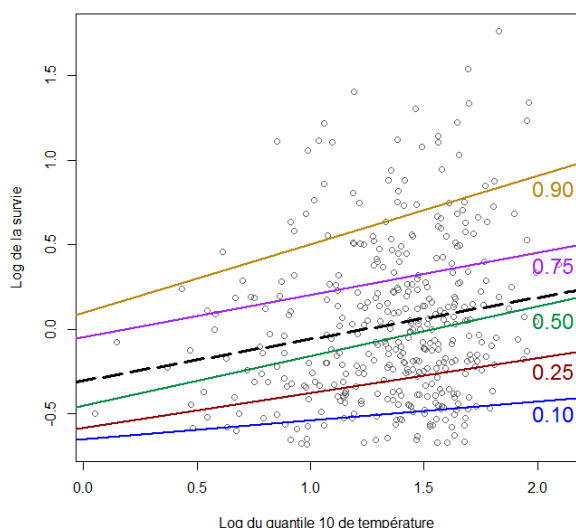


Figure 7 : Régression par quantile de la survie selon le quantile 10 de température annuelle (en noir : droite de régression linéaire simple)

Les coefficients directeurs des droites de régression des quantiles 10, 25, 50, 75 et 90 sont tous significativement supérieurs à 0. Le coefficient pour la régression sur quantile 90 est de 0,4, ce qui est supérieur aux coefficients compris entre 0,11 et 0,29 des autres régressions sur quantile (**Figure 7**). Ainsi l'effet du quantile 10 de la température annuelle est plus important lorsque les données de survie élevées sont considérées, ce qui pourrait suggérer un effet limitant de la température.

4. Influence des facteurs anthropiques : les ouvrages hydroélectriques

La survie entre les stades 0+ et 1+ est significativement plus forte sur les stations des tronçons naturels que sur les tronçons court-circuités (**Annexe I**). Au sein des tronçons non naturels (TCC et TEM), la survie est négativement corrélée à la hauteur de barrage (ρ de Spearman = -0.2412039 et p value = 2.772e-06) et positivement corrélée à l'indice de surverse (ρ de Spearman = 0.2055572 et p value = 0.004768), et ces deux dernières variables sont négativement corrélées entre elles (ρ de Spearman = -0.2231192 et p value = 0.001266). Ainsi, la construction d'ouvrages hydroélectriques et la modification du débit naturel des cours d'eau semblent interagir avec les phénomènes de dévalaison des individus aux stades précoces. La hauteur de barrage en amont des stations échantillonnées semble constituer un facteur limitant la dévalaison, cependant les événements de surverse importants pourraient permettre d'atténuer l'effet de ces obstacles à la dévalaison. Au sein des tronçons non naturels, les taux de survie observés en cas d'indice de surverse élevé sont proches de ceux des stations en tronçons naturels.

5. Etude d'une variable biotique : la densité de 0+

Une régression linéaire simple montre une corrélation négative entre la survie et la densité de 0+ pour les trois jeux de données (**Annexe II**).

La régression par quantile montre des coefficients directeurs significativement non nuls pour les pentes de tous les quantiles testés. Il apparaît clairement que la distribution des données de survie varie en fonction de ce paramètre. Plus les densités de 0+ sont fortes et moins les valeurs de surplus de survie sont élevées. Les différences de pente observées impliquent l'intervention d'autres facteurs. L'intégration à la fois de la densité de 0+ et de caractéristiques de l'habitat dans un modèle permettra de déterminer les poids respectifs de chaque variable dans l'explication de la variabilité de la survie.

C. Construction et comparaison de modèles

1. Variables sélectionnées

Les variables retenues dans un premier temps pour la construction de modèles à partir du jeu de données C sont les suivantes : cours d'eau (CE), année (Year.N), altitude (Alt), distance à la source (Dsource), densité de 0+ à l'année N-1 (Nha.0), quantile 10 de la température annuelle (T10_A), quantile 90 de débit au printemps (Q90_prin), type de tronçon (Inf.), hauteur de barrage (Hbar) et indice de surverse (Surverse). Suite à des tests de modèles préalables, les variables Surverse et Hbar - qui ne sont disponibles que pour des stations en aval d'un ouvrage hydroélectrique - s'avèrent n'avoir qu'un faible poids dans les modèles testés et ne seront donc pas conservées.

2. Modèle explicatif

Le modèle log-linéaire global de départ intègre toutes les variables et interactions de premier ordre :

$$\log(S_{01}) \sim CE + Year.N + Alt + Dsource + Nha.0 + T10_A + Q90_prin + Inf. + interactions \quad (\mathbf{M1})$$

Après suppressions des variables non significatives, le modèle obtenu est le suivant :

$$\log(S_{01}) \sim CE + Nha.0 + T10_A + Inf. + CE:Inf. + CE:Nha.0 \quad (\mathbf{M2})$$

En supprimant les trois outliers visibles sur le diagramme des distances de Cook, le R^2 ajusté de M2 est de 37,8 % (**Annexe III**). L'analyse de variance montre que les effets cours d'eau et densité de 0+ sont prépondérants par rapport aux autres facteurs. Viennent ensuite par ordre d'importance l'interaction cours d'eau/densité de 0+, puis l'interaction cours d'eau/type de tronçon. La variable du quantile 10 de température n'a qu'un faible poids dans le modèle, ce qui semble cohérent car la variable cours d'eau intègre déjà l'effet de la température. Les signes des coefficients de la densité de 0+ et du quantile 10 de température sont respectivement négatif et positif, ce qui confirme les corrélations préalablement observées entre la survie et ces variables. Les stations caractérisées par de fortes densités de 0+ et des températures basses présentent des surplus de survie faibles. Il semble donc que le phénomène d'arrivée de nouveaux individus aux stades précoces soit moins marqué en cas de températures basses et de densité de 0+ élevée.

3. Modèles linéaires généralisés prédictifs

Dans un deuxième temps, on cherche à obtenir un modèle expliquant une grande part de la variabilité des données, sans prendre en compte l'effet cours d'eau ou année. L'intérêt est que les variables se substituant aux effets cours d'eau et année pourront ainsi être employées dans une optique de prédiction. Le but est donc de construire un modèle de prédiction de surplus de survie. La sélection se fera cette fois sur le critère d'Akaike. Le modèle linéaire global de départ est le modèle M1 sans la variable cours d'eau. Suite à l'emploi de la procédure stepAIC, le modèle obtenu est le suivant :

$$\log(S_{01}) \sim Nha.0 + T10_A + Inf. + Dsource + Nha.0:Dsource + Inf.:Dsource + T10_A:Inf. \quad (\mathbf{M3})$$

Les variables ayant le plus fort poids dans le modèle sont la densité de 0+, puis le quantile 10 de température, le type de tronçon et l'interaction entre la densité de 0+ et la distance à la source (**Annexe IV**). Contrairement au modèle M2, la modèle M3 intègre la variable de la distance à la source. Cette variable est en interaction avec la densité de 0+ puisque l'effet de la densité de 0+ varie selon les valeurs prises par la variable de la distance à la source.

La procédure stepAIC est ensuite employée sur un modèle de type gamma, avec les mêmes paramètres de départ que le modèle M1 sauf la variable cours d'eau. Etant donné que (n/K) prend la valeur de 48, l'emploi de l'AIC_c n'est pas nécessaire. Le modèle M4 obtenu est le suivant :

$$S_{01} \sim N_{ha.0} + T10_A + Inf. + Dsource + N_{ha.0}:Dsource + Inf.:Dsource + T10_A:Inf. \quad (\mathbf{M4})$$

L'emploi de la fonction de lien inverse pour le modèle M4 permet d'obtenir un AIC inférieur à celui d'un modèle gamma avec la fonction de lien log. De nouveau, la densité de 0+ est la variable de plus fort poids car elle permet d'expliquer le plus de déviance du modèle (**Annexe V**). Les variables type de tronçon et quantile 10 de température suivent dans l'ordre d'importance. Le modèle avec la fonction de lien inverse s'écrit :

$$1/\mu_i = \beta_0 + \beta_1 * x_{1i} + \beta_2 * x_{2i} + \dots + \beta_7 * x_{7i} + \varepsilon_i$$

Avec μ_i l'estimation de la survie moyenne de la donnée i , β_j les estimations des paramètres j , x_{ji} les paramètres et ε_i la valeur des résidus. L'interprétation des estimations des paramètres doit donc se faire en tenant compte de l'écriture de modèle : une valeur d'estimation positive implique que l'augmentation du paramètre concerné tend à diminuer l'estimation de la survie. Il est donc logique que les estimations de densité de 0+, de quantile 10 de température et de distance à la source soient respectivement positive, négative et négative.

4. Choix et validation des modèles

Les résidus des modèles M3 et M4 respectent la normalité (**Annexes VI et VII**), cependant les résidus ne semblent pas très homogènes. Les résultats de la validation croisée montrent que les pourcentages d'itérations où les effets des variables sont significatifs oscillent entre 96 et 100% pour le modèle M3 (**Annexe VI**), ce qui montre que la suppression d'une station ne modifie que très peu la significativité de l'effet des variables du modèle. D'après les valeurs de τ moyen du modèle M3, les estimations des coefficients de densité de 0+ et de quantile 10 de température sont peu sensibles à la suppression d'une station (τ moyen de respectivement 4,5% et 5,1%). En revanche les variables type de tronçon et distance à la source y sont plus sensibles (τ moyen supérieur à 14%). La suppression de deux stations entraîne des valeurs de τ plus élevées, qui restent cependant inférieures à 10% pour la densité de 0+ et le quantile 10 de température (τ moyen de respectivement 7,4% et 9,6%).

L'analyse de sensibilité au seuil de survie naturelle pour le modèle M3 (**Annexe VI**) montre que les signes des estimations des paramètres restent inchangés pour les différents seuils de survie naturelle choisis. Les valeurs de θ montrent que les variables du quantile 10 de température et de la distance à la source sont sensibles à la modification du seuil de survie naturelle (θ compris entre 15,3% et 147%), en particulier pour les seuils de survie naturelle de

45% et 60%. En revanche la variable de la densité de 0+ est moins sensible (θ inférieur à 10%). Globalement, les valeurs de θ les plus faibles sont obtenues pour un seuil de survie naturelle de 55%, ainsi la sensibilité des estimations des paramètres du modèle reste faible pour un seuil de survie compris entre 50% et 55%.

Pour la validation croisée du modèle M4 (**Annexe VII**), les conclusions sont assez similaires à celles du modèle M3, avec des valeurs de τ faibles pour la densité de 0+, le quantile 10 de température, l'interaction entre la densité de 0+ et la distance à la source, indiquant une faible sensibilité de l'estimation de ces paramètres à la suppression d'une ou de deux stations. En revanche l'analyse de sensibilité au seuil de survie naturelle (**Annexe VII**) montre que les signes des estimations changent selon le seuil de survie naturelle.

Modèle	n/K	AIC	w_i
M3	48	385.4677	0,485
M4	48	410.2	0,515

Tableau 5 : Comparaison des modèles M3 et M4

Les deux modèles M3 et M4 considérés sont proches, la procédure stepAIC ayant conduit à la sélection des mêmes variables. Les variables les moins sensibles à la suppression de stations sont les mêmes pour les deux modèles, et l'interprétation des estimations amène aux mêmes conclusions. Le

modèle M3 présente cependant une valeur d'AIC plus faible que celle du modèle M4 (**Tableau 5**), bien que la différence soit faible. En revanche l'analyse de sensibilité au seuil de survie naturelle montre que les estimations des paramètres du modèle M4 changent de signe selon le seuil choisi. De plus la comparaison des valeurs prédites et des valeurs observées montre que le modèle M3 est un meilleur modèle prédictif que le modèle M4. Ces arguments tendent à prouver que le modèle M3 est un meilleur choix que le modèle M4.

IV – Discussion

A. Interprétation des liens entre les variables et les surplus de survie

Un des principaux obstacles à l'interprétation des données reste la difficulté à différencier les phénomènes de mortalité des phénomènes de déplacement. L'étude des jeux de données B et C permet de ne prendre en compte que les données où la survie est supérieure à 50%, ainsi seuls les surplus de survie sont analysés, en considérant une survie naturelle fixe de 50%.

Les quatre variables explicatives du surplus entre 0+ (N-1) et 1+ (N) retenues dans le modèle explicatif sont le cours d'eau, la densité de 0+ à l'année N-1, le quantile 10 de la température annuelle et le type de tronçon (TEM, NAT ou TCC).

1. Effet des caractéristiques de l'habitat et sens de migration

Les plus fortes densités de 0+ se trouvent dans les cours d'eau de faible largeur, près de la source et à haute altitude. Les surplus de survie sont plus élevés sur les stations éloignées de la source et à basse altitude, ce qui implique un sens de déplacement des individus aux stades précoces de l'amont vers l'aval. Ces résultats concordent avec les conclusions de Heland (1980), Baglinière *et al.* (1989) et Lucas & Baras (2001) qui observent

une dispersion des 0+ depuis les zones amont et les sous-affluents fortement peuplés vers l'aval ou vers le cours d'eau principal.

2. Effet des variables de l'environnement

L'analyse de données montre une corrélation positive entre le surplus de survie et le quantile 90 de débit de printemps, indiquant un possible effet du débit sur la migration des stades précoces. Sabaton *et al.* (2008) et Gouraud *et al.* (2008) considèrent que sur un TCC du Lignon-du-Forez, l'augmentation de débit au-delà d'un seuil de $10\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ rend possible la surverse et permet donc aux juvéniles dévalants de franchir le barrage. L'hydrologie serait donc un facteur limitant, mais en lien avec la présence d'un barrage.

Les données de la littérature n'ont pas permis d'identifier la température comme facteur influençant les phénomènes migratoires des stades précoces. Cependant le métabolisme et la croissance semblent jouer un rôle d'après la bibliographie, ainsi il est possible que l'effet du quantile 10 de la température détecté lors de l'analyse de données soit en réalité un effet indirect. Les plus fortes températures pourraient favoriser la croissance et donc l'arrivée d'individus sur les stations.

Les données de températures étant issue d'un modèle, cette source reste critiquable puisqu'elle présente déjà une certaine incertitude. Cependant le modèle, élaboré par Victor BRET, est assez fiable puisque la comparaison des valeurs prédites avec les valeurs observées montre une bonne correspondance pour la plupart des stations. Les données brutes ont donc été conservées.

3. Effet des ouvrages hydroélectriques

Les résultats montrent que la survie est plus forte sur les stations des tronçons naturels que sur les tronçons court-circuités. Cependant il est difficile de savoir uniquement avec cette variable si la présence de barrage constitue un frein au déplacement des individus, ou s'il s'agit davantage d'un effet du débit qui est diminué en TCC.

Sur les stations en aval d'un ouvrage hydroélectrique, l'analyse des données met en évidence une corrélation positive entre le surplus de survie et le taux de surverse et une corrélation négative entre le surplus de survie et la hauteur du barrage. Les variables de surverse et de hauteur de barrage sont en outre négativement corrélées entre elles. Ces résultats ont également été soulignés par Fahrner (2010) sur un jeu de données très proche. Ils sont cohérents avec les hypothèses de Sabaton *et al.* (2008) sur le Lignon-du-Forez et avec les conclusions de Hefti (2012) qui observe une dévalaison facilitée lorsqu'un barrage est souvent sujet à des phénomènes de surverse.

4. Effet de la densité-dépendance

L'hypothèse de survie densité-indépendante reste une hypothèse forte ne prenant pas en compte la théorie d'une survie densité-dépendante entre les 0+ et les 1+. En cas d'importante arrivée d'individus sur une station, des phénomènes de compensation densité-dépendants entrent vraisemblablement en jeu, entraînant une forte mortalité au sein de la

station. L'arrivée des nouveaux individus risque alors de se retrouver masquée par la mortalité densité-dépendante.

Lors d'une étude de petits cours d'eau au Nord-Ouest de l'Angleterre, Le Cren (1973) observe qu'en cas de surpeuplement, la population de truite est réduite à la fois par la dispersion et la mortalité. Selon Le Cren (1973), la mortalité est corrélée à la densité initiale de la population. Cattaneo *et al.* (2002) mettent en évidence une relation de densité-dépendance intra-cohorte suite à la période critique de l'émergence. Mortensen (1977) trouve une mortalité densité dépendante uniquement au cours des mois suivant l'émergence. Par la suite, il observe une mortalité constante et indépendante de la densité. Selon Einum *et al.* (2006), la mortalité densité-dépendante est observable pendant la période de post-émergence, mais par la suite cette densité-dépendance s'exprime par des déplacements et des taux de croissance plus faibles.

L'analyse des données a montré une corrélation négative entre le surplus de survie de l'année N et la densité de 0+ de l'année précédente, interprétée comme une augmentation des arrivées de 1+ en cas de faibles densités de 0+, et des arrivées moins importantes lorsque la densité de 0+ augmente. Il est possible que les 0+ et 1+ dévalant les cours d'eau aient tendance à s'arrêter de manière privilégiée dans les lieux de faible densité de 0+. Une explication possible serait que la capacité biotique de ces lieux n'étant pas atteinte, les individus pourraient profiter des postes d'alimentation sans avoir à subir de trop forte compétition.

Baglinière *et al.* (1989) mettent en évidence une corrélation positive entre le nombre d'individus 0+ présents sur un site et le nombre d'individus 1+ quittant le site. Ce processus de dévalaison densité-dépendant pourrait permettre une bonne répartition des individus le long des cours d'eau, et donc une optimisation des habitats disponibles. Mais la densité dépendance du déplacement est à étudier et interpréter avec précaution. Une autre possibilité serait que la corrélation négative entre la densité de 0+ et la survie soit seulement due à la localisation géographique : les densités de 0+ sont plus fortes en amont près de la source, dans les affluents de faibles largeurs, tandis que les taux de survie entre les stades 0+ et 1+ sont plus forts en aval qu'en amont de par la dévalaison (voir partie III.B.2.).

B. Limites des modèles

1. Choix des variables

Le choix de ne pas intégrer les données de surverse et de hauteur de barrage ne s'est fait qu'après avoir vérifié que ces variables n'avaient qu'un faible impact sur le surplus de survie. Ces données n'étaient disponibles que pour certaines stations en TCC ou TEM où un barrage hydroélectrique était présent en amont. Afin de pouvoir intégrer l'information d'une absence d'ouvrage, des classes ont été construites pour l'indice de surverse, allant de « absente » et « faible » à « forte » et « totale », cette dernière classe qualifiant les stations en cours d'eau naturel. De même pour la variable de hauteur de barrage, les stations en cours d'eau naturel se sont vues attribuer la valeur 0. Malgré ces modifications, les variables restaient peu significatives.

Il est probable que le calcul de l'indice de surverse soit critiquable. En effet, il ne donne qu'une indication de la présence ou non d'une surverse au cours de l'année, sans précisions sur la date, la durée et surtout la fréquence de l'événement. Le faible impact de la variable de hauteur de barrage est peut-être dû à la distance parfois assez importante entre la station considérée et le barrage en amont de celle-ci. Par ailleurs, cette variable caractérise l'aménagement mais n'est pas forcément représentative de l'influence du barrage sur le milieu. La variable d'indice de surverse apporte finalement une information plus représentative du degré de difficulté à franchir les barrages, qui constituent un obstacle à la dévalaison.

Lors de la sélection de variables, la largeur n'a pas été retenue. Or elle est négativement corrélée à la densité de 0+, résultat que retrouve également Fahrner (2010), pour tous les stades de vie, en tronçon régulé ou non. Une hypothèse possible serait que des plus grandes surfaces de pêche entraîneraient des densités de 0+ estimées plus faibles à cause d'un artefact dans le calcul qui serait alors biaisé. Afin de parer à ce problème, il serait possible de mettre la surface en offset dans le modèle, car ainsi la surface de pêche serait prise en compte, sans pour autant intervenir dans la relation mathématique puisque son paramètre serait alors fixé à 1. Cependant le choix de ne pas intégrer d'offset a été retenu, d'une part pour ne pas compliquer le modèle, d'autre part parce que deux autres hypothèses sont privilégiées et supposées de plus fort poids dans l'explication du lien entre largeur et densité d'alevins.

La première serait un effet attractif des berges qui constitueraient des zones plus productives, phénomène pouvant s'expliquer par des apports exogènes, notamment d'invertébrés dont se nourrissent les truites (Romaniszyn *et al.*, 2007), ainsi que par un rapport de la ripisylve sur la largeur se trouvant être plus élevé dans les cours d'eau étroits (Fahrner, 2010).

La deuxième hypothèse serait un impact de l'hydrologie. En effet, les cours d'eau plus grands subissent les débits de crues les plus élevés, entraînant de fortes mortalités au sein des 0+. Une corrélation positive entre la largeur du cours d'eau et le quantile 50 du débit est constatée par Fahrner (2010), et l'ACP effectuée sur les données montrait également une corrélation positive entre la largeur du cours d'eau et le débit moyen annuel. Cette même corrélation a été observée par Lanka *et al.* (1987) sur les populations de truites de 91 cours d'eau de montagnes rocheuses.

2. Précision et capacités prédictives des modèles

La comparaison des valeurs prédites avec les valeurs de survie observées montre que le modèle ne permet une bonne prédiction que sur un nombre réduit de stations. La précision des modèles de prédiction est avant tout limitée par les données qui ne permettent pas de suivre les poissons individuellement. L'analyse porte uniquement sur des suivis annuels : les données de survie intègrent donc à la fois la survie naturelle, les mortalités liées à des événements structurant, et les déplacements. En ne sélectionnant que les survies supérieures à 50%, l'analyse tente déjà d'expliquer les niveaux de survie exceptionnels observés.

Au vue du pas de temps d'étude, de l'incertitude des mesures et du nombre de phénomènes impliqués, il s'avère très délicat de tout prendre en compte. Comme toujours en écologie, de nombreux facteurs jouent un rôle dans les phénomènes de déplacement, et ces facteurs sont souvent inter corrélés. Ainsi les modèles proposés restent des possibilités d'explication d'un phénomène, sans prétention de décrire la réalité de manière exhaustive.

C. Perspectives

Suite à ces travaux de recherche bibliographique et d'analyse des données, plusieurs questions restent à résoudre. Un effet de la température a été identifié, cependant il faudrait le préciser en évaluant dans quelle mesure il influence la migration via la croissance. Il faudrait également pouvoir évaluer les distances de déplacement et la provenance des individus. Pour cela, des expériences de marquage/recapture individuelles seraient nécessaires, en utilisant par exemple des PIT tag et en marquant des individus au niveau des stations, ainsi que dans les affluents. Cependant l'utilisation de PIT tag restant problématique pour les individus de trop petite taille (Richard *et al.*, 2013b), des techniques de marquage colorimétriques seraient éventuellement à envisager pour les individus dans leur première année (Richard *et al.*, 2014). L'idéal serait de procéder à plus d'une pêche électrique par an, ce qui permettrait un suivi plus précis et éviterait la décoloration du marquage. La dévalaison des juvéniles ayant principalement lieu au printemps, c'est la période qu'il faudrait étudier en priorité.

Vollestad *et al.* (2012) montrent que chez les alevins et juvéniles, une corrélation positive est observée entre les distances génétiques et géographiques par le test de Mantel (Mantel, 1967). Il serait donc intéressant d'étudier les liens génétiques entre différents groupes d'individus migrant sur des distances plus ou moins grandes. Pour cela, il faudrait lors des expériences de marquage/recapture faire des analyses génétiques afin de déterminer l'influence de la différenciation génétique sur les déplacements.

Il semble que les nouveaux individus proviennent non seulement de l'amont des cours d'eau, mais aussi des affluents, ainsi il serait nécessaire d'intégrer les distances entre barrage et stations, ainsi que les densités d'affluents. Ceci a été testé grâce à des données fournies par Hervé Pella (IRSTEA) mais n'a pas apporté de résultats concluants. Cependant ces données n'ayant pu être obtenues que tardivement, leur analyse n'a été que succincte et mériterait d'être approfondie.

La modification de vitesse semblant jouer un rôle dans la dévalaison (Crisp & Hurley, 1991), il serait également judicieux de récolter des données journalières de vitesse de courant, en reliant le débit à la morphologie de la station, pour avoir des images des conditions hydrauliques (hauteur, largeur et vitesses moyennes). Cette approche est adoptée par Victor BRET qui effectue actuellement sa thèse au Laboratoire National d'Hydraulique et d'Environnement EDF R&D.

Enfin, il serait intéressant de déterminer les différentes contributions de la migration aux densités de 1+ au sein d'un modèle complet de dynamique de population. Il faudrait pour cela analyser à la fois la mortalité entre les stades 0+ et 1+ et l'immigration. Victor BRET cherche à construire un modèle de dynamique de population sur la truite en utilisant les

statistiques Bayésiennes. Le lien entre les densités de 0+ et de 1+ est pour l'instant uniquement régulé par des phénomènes de mortalité, sans intégration de ces phénomènes de déplacement, ou alors comme des paramètres stationnels fixes. Il sera donc intéressant de tester le modèle en y intégrant les résultats de ce rapport afin de voir si le modèle est amélioré par une vision plus dynamique de ces arrivées de 0+.

Conclusion

Cette étude a permis de synthétiser les informations disponibles dans la littérature sur la truite de rivière et ses déplacements, qui ont été confrontées aux résultats des analyses statistiques. Le but des analyses était d'expliquer les surplus de survie observés sur la plupart des stations, en posant une hypothèse de survie naturelle fixe entre 0+ et 1+ de 50%.

Les densités de 0+ s'avèrent être plus fortes dans les cours d'eau de faible largeur, sur les stations proches de la source et à haute altitude. Le déplacement des individus aux stades précoces se fait de l'amont vers l'aval, des affluents vers le cours d'eau principal.

Les taux de surplus de survie sont plus élevés en tronçons naturels qu'en tronçons court-circuités. Au sein des tronçons court-circuités, l'indice de surverse a un effet positif sur l'arrivée de nouveaux individus, permettant vraisemblablement à ces derniers de franchir les obstacles.

Le débit a une influence sur la dévalaison, les forts débits semblant favoriser l'arrivée d'individus aux stades précoces sur les stations. Le descripteur retenu pour l'étude est le quantile 90 du débit de printemps. Cependant lorsqu'il est intégré dans un modèle, il n'a qu'un faible poids et n'est donc pas retenu.

La température, bien que n'ayant pas été identifiée comme facteur influençant la dévalaison des stades précoces dans la partie bibliographique, semble bien jouer un rôle dans les déplacements sur les stations d'étude. Cet effet pourrait être la conséquence d'une corrélation entre la température et la croissance des individus. Les individus à plus forte croissance montrent en effet d'après la littérature une tendance accrue à la dévalaison.

Les densités de 0+ de l'année N-1 et les surplus de survie de l'année N sont corrélés négativement. La prudence est de mise dans l'interprétation de cette corrélation, cependant une explication plausible serait une plus grande arrivée d'individus sur les stations de faibles densités de 0+, et ce pour des raisons de capacité biotique du milieu non encore atteinte.

Deux modèles prédictifs ont été construits, à partir d'une sélection de variables basée sur la bibliographie, mais aussi sur l'analyse de l'effet de chaque variable et des corrélations entre variables. La construction s'appuie ensuite sur les valeurs de critère d'Akaike. Une méthode de validation croisée montre que le modèle de régression linéaire produit des estimations de paramètres plus fiables que le modèle gamma.

Bibliographie

- Acolas M. L., Labonne J., Baglinière J. L., Roussel J. M. (2012). The role of body size versus growth on the decision to migrate: a case study with *Salmo trutta*. *Naturwissenschaften*, 99, pp.11-21.
- Akaike H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. pp.267-281 in B. N. Petrov, F. Csaki, Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest.
- Allan J. D. (1978). Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnology and Oceanography*, 23, pp.1231-1237.
- Allen K. R. (1951). The Horokiwi stream : a study of a trout population. Fisheries bulletin no.10 (New Zealand. Marine Dept.), Wellington, N.Z., 231 p.
- Alonso C., García de Jalón D., Álvarez J., Gortázar J. (2011). A large-scale approach can help detect general processes driving the dynamics of brown trout populations in extensive areas. *Ecology of Freshwater Fish*, 20, pp.449-460.
- Alonso-González C., Gortázar J., Baeza Sanz D., García de Jalón D. (2008). Dam function rules based on brown trout flow requirements: design of environmental flow regimes in regulated stream. *Hydrobiologia*, 609(1), pp.253-262.
- Arnekleiv J. V., Rønning L. (2004). Migratory patterns and return to the catch site of adult brown trout (*Salmo trutta* L.) in a regulated river. *River Research and Applications*, 20(8), pp.929-942.
- Baglinière J. L., Maise G. (1991). La truite – biologie et écologie. INRA ed., Paris, 303 p.
- Baglinière J. L., Maise G. (2002). La biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la rivière Scorff, Bretagne : une synthèse des études de 1972 à 1997. *Productions animales*, 15(5), pp.319-331.
- Baglinière J. L., Maise G., Lebail P. Y., Nihouarn A. (1989). Population dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a tributary in Brittany (France) : spawning and juveniles. *Journal of fish biology*, 34(1), pp.97-110.
- Bagliniere J. L., Maise G., Lebail P. Y., Prévost E. (1987). Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (france): les géniteurs migrants. *Acta oecologica/oecologica applicata*, 8(3), pp.201-215.
- Bembo D. G., Beverton R. J. H., Weightman A. J., Cresswell R. C. (1993). Distribution, growth and movement of river usk brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of fish biology*, 43, pp.45-52.
- Bovee K. D. (1978). Probability of Use Criteria for the family Salmonidae. Information Paper #4 FWS/OBS-78/07. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior, Washington D.C., 53 p
- Bridcut E., Giller P. S. (1993). Diet Variability in Relation to Season and Habitat Utilisation in Brown Trout, *Salmo Trutta*, in a Southern Irish Stream. *Canadian Special Publications In Fisheries and Aquatic*, 118, pp.17-24.
- Bruslé J., Quignard J. P. (2001). Biologie des poissons d'eau douce européens. Lavoisier Tec et Doc ed., Paris, 625 p.
- Burnham, K. P., Anderson D. R. (2002). Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. 2nd ed., Springer, Berlin, 488 p.
- Cachera S., Champigneulle A. Evaluation de l'efficacité de l'alevinage en truites fario sur l'Hyères (vallée de Couz) à partir de souche autochtone. Hyères : Cisalb & INRA, 2009. 15 p.
- Carle F. L., Strub M. R. (1978). A New Method for Estimating Population Size from Removal Data. *Biometrics*, 34, pp.621-630.
- Cattanéo F., Lamouroux N., Breil P., Capra H. (2002). The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 59, pp.12-22.
- Caudron A., Champigneulle A. (2002). Évolution spatio-temporelle de la contribution du repeuplement en truite (*Salmo trutta* L.) réalisé à des stades précoces dans le bassin amont du Fier (74). *Bull. Fr. pêche Piscic.*, 365/366, pp.455-469.
- Clapp D. F., Clark R. D. J., Diana J. S. (1990). Range, Activity, and Habitat of Large, Free-Ranging Brown Trout in a Michigan Stream. *Transaction of the American Fisheries Society*, 119, pp.1022-1034.
- Crisp D. T., Hurley M. A. (1991). Stream channel experiments on downstream movement of recently emerged trout, *Salmo trutta* L., and salmon, *S. salar* L. - II. Effects of constant and changing velocities and of day and night upon displacement rate. *Journal of Fish Biology*, 39, pp.363-370.
- Cucherousset J., Ombredane D., Bagliniere J. (2006). Linking juvenile growth and migration behaviour of brown trout (*Salmo trutta*) using individual PIT-tagging. *Cahiers de biologie marine*, 47(1), pp.73-78.
- Cucherousset J., Ombredane D., Charles K., Marchand F., Baglinière J. L. (2005). A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 62, pp.1600-1610.
- Cuinat R. (1971). Ecologie et repeuplement des cours d'eau à truites. *Bull. Fr. P. Pisc.*, 240/242/243, pp.1-87.

- Cuinat R., Héland M. (1979). Observation sur la dévalaison d'alevins de truite commune (*Salmo trutta* F.) dans le Lissugara. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 274, pp.1-17.
- Daufresne M., Renault O. (2006). Population fluctuations, regulation and limitation in stream-living brown trout. *Oikos*, 113(3), pp.459-468.
- Dieterman D. J., Hoxmeier R. J. H. (2011). Demography of Juvenile and Adult Brown Trout in Streams of Southeastern Minnesota. *Transactions of the American Fisheries Society*, 140(6), pp.1642-1656.
- Egglishaw H. J., Shackley P. E. (1977). Growth, survival and production of juvenile salmon and trout in a scottish stream, 1966-75. *Journal of fish biology*, 11, pp.647-672.
- Einum S., Sundt-Hansen L., Nislow K. H. (2006). The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos*, 113, pp.489-496.
- Einum S., Fleming I. A. (1999). Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings - Royal Society of London. Biological Sciences*, 266(1433), pp.2095-2100.
- Elliott J. M. (1990). Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *The Journal of Animal Ecology*, 59, pp.803-818.
- Elliott J. M. (1994). Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford, 298 p.
- Fahrner G. (2010). Typologie des impacts potentiels des ouvrages hydroélectriques sur les populations de truite situées en aval. Doctorat Paris Tech, Spécialité : sciences de l'environnement, Paris, 161 p.
- Forseth T., Nesje T. F., Jonsson B., Harsaker K. (1999). Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state. *Journal of Animal Ecology*, 68(4), pp.783-793.
- Gerdeaux D. (1987). Revue des méthodes d'estimation de l'effectif d'une population par pêche successive avec retrait programmé d'estimation d'effectif par la méthode de Carle et Strub. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 304, pp.13-21.
- Gerking S. D. (1959). The restricted movement of fish populations. *Biological Reviews*, 34, pp.221-242.
- Gosset C., Rives J., Labonne J. (2006). Effect of habitat fragmentation on spawning migration of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 15, pp. 247-254.
- Gouraud V. (1999). Etude de la dynamique de populations de truite commune (*Salmo trutta*) à l'aide d'un modèle déterministe - Application sur un bassin Bas-Normand et sur un bassin Pyrénéen. Thèse de 3ème cycle Sciences de l'Eau, ENGREF, Paris, 254 p.
- Gouraud V., Baglinière J. L., Sabaton C., Ombredane D. (1998). Application d'un modèle de dynamique de population de truite commune (*salmo trutta*) sur un bassin de Basse-Normandie : premières simulations. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 350/351, pp.675-691.
- Gouraud V., Baran P., Lim P., Sabaton C. (1999). Dynamics of a Population of Brown Trout (*Salmo trutta*) and Fluctuations in Physical Habitat Conditions - Experiments on a Stream in the Pyrenees; First Results. In: Management and Ecology of River Fisheries. Cowx I. G. ed., John Wiley & Sons, Oxford, pp.126-142.
- Gouraud V., Capra H., Sabaton C., Tissot L., Lim P., Vandewalle F., Fahrner G., Souchon Y. (2008). Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations—analysis of the impact of different hydrological scenarios. *River Res. Applic.*, 24, pp.1185-1205.
- Gowan C., Young M. K., Fausch K. D., Riley S. C. (1994). Restricted movement in resident stream salmonids: A paradigm lost? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, pp.2626-2637.
- Hayes J. W., Olsen D. A., Hay J. (2010). The influence of natural variation in discharge on juvenile brown trout population dynamics in a nursery tributary of the Motueka River, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 44(4), pp.247-269.
- Hefti D. Migration du poisson vers l'amont et vers l'aval à la hauteur des ouvrages hydroélectriques. Check-list Best practice. Berne : Office fédéral de l'environnement, 2012. 79 p. Rapport Connaissance de l'environnement no 1210.
- Heggenes J. (2002). Flexible summer habitat selection by wild, allopatric brown trout in lotic environments. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131, pp.287-298.
- Heggenes J., Baglinière J. L., Cunjak R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 8, pp.1-21.
- Heggenes J., Traaen T. (1988). Downstream migration and critical water velocities in stream channels for fry of four salmonid species. *Journal of Fish Biology*, 32, pp.717-727.
- Heland M. (1980). La dévalaison des alevins de truite commune, *Salmo trutta* L. II. Activité des alevins 'dévalants' comparés aux sédentaires. *Annales de Limnologie*, 16, pp.247-254.
- Hesthagen T. (1988). Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a coastal stream in northern Norway. *Journal of fish biology*, 32, pp.639-653.
- Ihaka R., Gentleman R. (1996). R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5, pp.299-314.

- Jenkins T. M. (1969). Social structure, position choice and microdistribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams. *Anim. Behav. Monogr.*, 2, pp.55-123.
- Keith P., Persat H., Fenteun E., Allardi J. (2011). Les poissons d'eau douce de France. Biotope ed., Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (collection inventaires et biodiversité), 552 p
- Kelly-Quinn M., Bracken J. J. (1988). Brown trout, *Salmo trutta* L., production in an Irish coastal stream. *Aquaculture and Fisheries Management*, 19, pp.69-95.
- Klemetsen A., Amundsen P. A., Dempson J. B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M. F., 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, pp.1-59.
- Kottelat M., Freyhof J. (2007). Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Berlin, 646 p
- Kyle H. B., Isely J. J., Bunnell D. B. Jr., Van Lear D. H., Dolloff C. A. (2000). Seasonal Movement of Brown Trout in a Southern Appalachian River, *Transactions of the American Fisheries Society*, 129(6), pp.1373-1379,
- Lagarigue T., Céréghino R., Lim P., Reyes-Marchant P., Chappaz R., Lavandier P., Belaud A. (2002). Diel and seasonal variations in brown trout (*Salmo trutta*) feeding patterns and relationship with invertebrate drift under natural and hydropeaking conditions in a mountain stream. *Aquatic Living Resources*, 15, pp.129-137.
- Lanka R.P., Hubert W.A., Wesche T.A. (1987). Relations of Geomorphology to Stream Habitat and Trout Standing Stock in Small Rocky Mountain Streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116, pp.21-28.
- Larinier M., Travade F. (1999). La dévalaison des migrateurs : problèmes et dispositifs. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 353/354, pp.181-210.
- Latterell J. J., Fausch K. D., Gowan C., Riley S. C. (1998). Relationship of trout recruitment to snowmelt runoff flows and adult trout abundance in six Colorado Mountain streams. *Rivers*, 6, pp.240-250.
- Le Cren, E. D. (1973). The population dynamics of young trout (*Salmo trutta*) in relation to density and territorial behaviour. *Rep. P-V Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 164, pp.241-246.
- Liebig H., Cereghino R., Lim P., Belaud A., Lek S. (1999). Impact of hydropeaking on the abundance of juvenile brown trout in a Pyrenean stream. *Archiv Für Hydrobiologie*, 144, pp.439-454.
- Lobon-Cervia J. (2007). Numerical changes in stream resident brown trout (*Salmo trutta*): uncovering the roles of density-dependent and density-independent factors across space and time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, pp.1429-1447.
- Lobon-Cervia J. (2009). Recruitment as a driver of production dynamics in stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology*, 54(8), pp.1692-1704.
- Lobon-Cervia J., Rincon P. A. (2004). Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *Oikos*, 105(3), pp.641-646.
- Lucas M. C., Baras E. (2001). Migration of freshwater fishes. Blackwell science, Oxford, 420 p
- Maisse G., Bagliniere J. L. (1990). The biology of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Scorff, Brittany: a synthesis of studies from 1973 to 1984. *Aquaculture Research*, 21(1), pp.95-106.
- Malavoi J.R., Souchon Y. (2002). Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observable en rivière. Note technique. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, 365/366, pp.357-372.
- Mantel N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, pp.209-220.
- Meyers L. S., Thuemler T. F., Kornely G. W. (1992). Seasonal movements of brown trout in northeast Wisconsin. *North American Journal of Fisheries Management*, 12, pp.433-441.
- Milner N. J., Elliott J. M., Armstrong J. D., Gardiner R., Welton J. S., Ladle M. (2003). The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research*, 62(2), pp.111-125.
- Mortensen E. (1977). The population dynamics of young trout (*Salmo trutta* L.) in a Danish brook. *Journal of fish biology*, 10, pp.23-33.
- Nicola G. G., Almodovar A., Jonsson B. *et al.* (2008). Recruitment variability of resident brown trout in peripheral populations from southern Europe. *Freshw. Biol.*, 53, pp.2364-2374.
- Olsson I. C., Greenberg L. A., Bergman E., Wysujack K. (2006). Environmentally induced migration: the importance of food. *Ecology Letters*, 9, pp.645-651.
- Ombredane D., Siegler L., Bagliniere J. L., Prunet P. (1996). Migration et smoltification des juvéniles de truite (*Salmo trutta*) dans deux cours d'eau de Basse-Normandie. *Cybium*, 20(3), pp.27-42.
- Ottaway E. M., Clarke A. (1981). A preliminary investigation into the vulnerability of young trout (*Salmo trutta* L.) and atlantic salmon (*S. salar* L.) to downstream displacement by high water velocities. *Journal of fish biology*, 19, pp.135-145.
- Ovidio M. (1999). Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte: étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 72(352), pp.1-18.

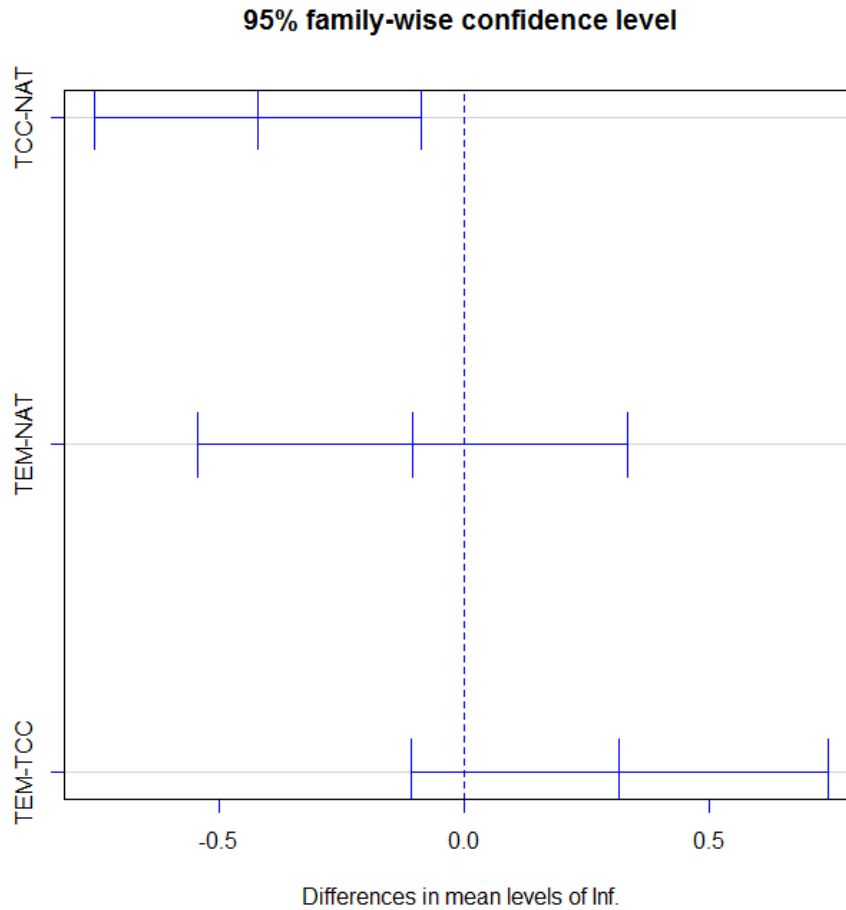
- Ovidio M., Baras E., Goffaux D., Birtles C., Philippart J. C. (1998). Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, 371/372, pp.263-274.
- Ovidio M., Birtles C., Baras E., Philippart J. C. (1996). A preliminary telemetry investigation on the obstacles to anadromous salmonids migration in spawning streams of the belgian Ardennes (river Meuse bassin). In : Second IAHR symposium on habitat hydraulics, ecohydraulics 2000, Québec, pp.83-88.
- Plasseraud, O. Etude de la population de truite commune sur le cours de la Garonne. FDAAPPMA 31, 2007. 30 p.
- Richard A., Cattaneo F., Rubin J.-F. (2013a). Biotic and abiotic regulation of a low-density stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta* L.) population: effects on juvenile survival and growth. *Ecology of Freshwater Fish*, pp.1-14.
- Richard A., O'Rourke J., Caudron A., Cattaneo F. (2013b). Effects of passive integrated transponder tagging methods on survival, tag retention and growth of age-0 brown trout. *Fisheries Research*, 145, pp.37-42.
- Richard A., O'Rourke J., Rubin J. F. (2014). External fluorescence retention of calcein-marked juvenile brown trout *Salmo trutta* raised in natural and artificial environments. *Journal of Fish Biology*, 84, pp.73-84.
- Rincon P. A., Lobon-Cervia J. (1999). Prey-size selection by brown trout (*Salmo trutta* L.) in a stream in northern Spain. *Canadian Journal of Zoology*, 77, pp.755-765.
- Romaniszyn E. D., Hutchens J. J., Wallace J. B. (2007). Aquatic and terrestrial invertebrate drift in southern Appalachian mountain streams: implications for trout food resources. *Freshwater Biology*, 52, pp.1-11.
- Roussel J. M., Bardonnet A. (1999). Ontogeny of diel pattern of stream-margin habitat use by emerging brown trout, *Salmo trutta*, in experimental channels: influence of food and predator presence. *Environmental Biology of Fishes*, 56, pp.253-262.
- Roussel J. M., Bardonnet A. (2002). Habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) pendant la période juvénile en ruisseau : préférences, mouvements, variations journalières et saisonnières. *Bull. Fr. pêche Piscic.*, 365/366, pp.435-454.
- Roussel J. M., Bardonnet A., Claude A., (1999). Microhabitats of brown trout when feeding on drift and when resting in a lowland salmonid brook: effects on Weighted Usable Area. *Arch. Hydrobiol.*, 146, pp.413-429.
- Rustadbakken A., L'Abée-Lund J. H., Arnekleiv J. V., Kraabøl M. (2004). Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. *Journal of Fish Biology*, 64, pp.2-15.
- Sabaton C., Souchon Y., Capra H., Gouraud V., Lascaux J. M., Tissot L. (2008). Long-term brown trout population responses to flow manipulation. *River Research and Applications*, 24, pp.476-505.
- Saraniemi M., Huusko A., Tahkola H. (2008). Spawning migration and habitat use of adfluvial brown trout, *Salmo trutta*, in a strongly seasonal boreal river. *Boreal environment research*, 13, pp.121-132.
- Schager E., Peter A., Burkhardt-Holm, P. (2007). Status of young-of-the-year brown trout (*Salmo trutta fario*) in Swiss streams: factors influencing YOY trout recruitment. *Aquatic Sciences - Research across Boundaries*, 69, pp.41-50.
- Shirvell C. S., Dungey R. G. (1983). Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112, pp.355-367.
- Vollestad L. A., Serbezov B., Bass A., Bernatchez L., Olsen E. M., Taugbøl A. (2012). Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 69(9), pp.1513-1524.
- Wysujack K., Greenberg L. A., Bergman E., Olsson I. C. (2009). The role of the environment in partial migration: food availability affects the adoption of a migratory tactic in brown trout *Salmo trutta*. *Ecology of Freshwater Fish*, 18, pp.52-59.

Sites internet

- Wikipedia. Abiotique. <http://fr.wikipedia.org/wiki/Abiotique> (consulté le 03/07/2014)
- Wikipedia. Abondance. <http://fr.wikipedia.org/wiki/Abondance> (consulté le 03/07/2014)
- Wikipedia. Facteur biotique. http://fr.wikipedia.org/wiki/Facteur_biotique (consulté le 03/07/2014)
- Aquaportail. Définition de dévalaison. <http://www.aquaportail.com/definition-3708-devalaison.html> (consulté le 08/07/2014)
- Aquaportail. Définition de frayère. <http://www.aquaportail.com/definition-865-frayere.html> (consulté le 08/07/2014)
- CNRTL. Migration. <http://www.cnrtl.fr/lexicographie/migration> (consulté le 03/07/2014)

Annexes

Annexe I : Effet du type de tronçon



Tukey multiple comparisons of means
95% family-wise confidence level
factor levels have been ordered

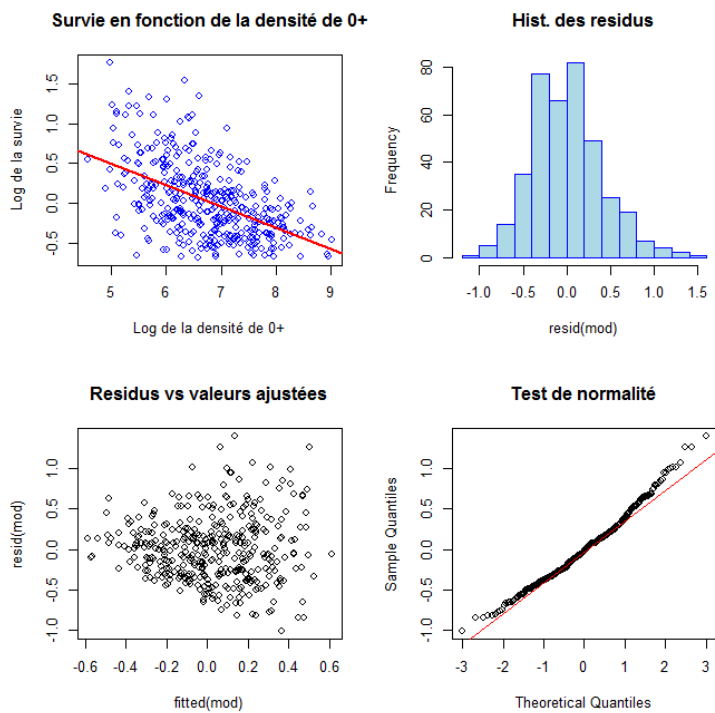
Fit: aov(formula = S_01 ~ Inf., data = TOT)

\$Inf.

	diff	lwr	upr	p adj
TEM-TCC	0.3157216	-0.10911778	0.7405610	0.1890324
NAT-TCC	0.4203644	0.08725828	0.7534705	0.0088219
NAT-TEM	0.1046428	-0.33379395	0.5430795	0.8409661

Annexe II: Effet de la densité sur la survie

Jeu C



Call:

```
lm(formula = log(BRE$$_01) ~ log(BRE$Nha.0))
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.02109	-0.29593	-0.03377	0.22060	1.40242

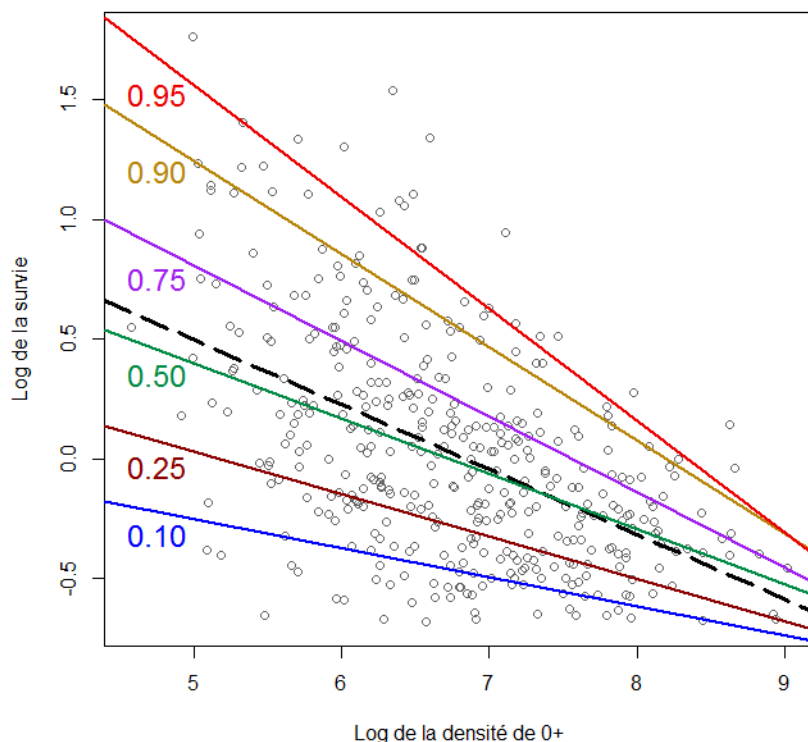
Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.85455	0.15988	11.60	<2e-16 ***
log(BRE\$Nha.0)	-0.27102	0.02349	-11.54	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.4035 on 385 degrees of freedom
 Multiple R-squared: 0.2569, Adjusted R-squared: 0.2549
 F-statistic: 133.1 on 1 and 385 DF, p-value: < 2.2e-16

Régression par quantile de la survie selon la densité de 0+



		Coefficients	Limite inférieure	Limite supérieure
Tau = 0,1	Intercept	0.35682	-0.07548	0.63989
	Log(Nha.0)	-0.12145	-0.16099	-0.06678
Tau = 0,25	Intercept	0.92337	0.78298	1.34177
	Log(Nha.0)	-0.17836	-0.23687	-0.15190
Tau = 0,5	Intercept	1.56001	1.40582	1.71970
	Log(Nha.0)	-0.23188	-0.25467	-0.21161
Tau = 0,75	Intercept	2.39198	2.22941	2.77361
	Log(Nha.0)	-0.31622	-0.36371	-0.29339
Tau = 0,9	Intercept	3.19370	2.96976	3.63320
	Log(Nha.0)	-0.38941	-0.45334	-0.35487
Tau = 0,95	Intercept	3.89534	3.11187	4.39620
	Log(Nha.0)	-0.46682	-0.53929	-0.35341

Annexe III : Modèle linéaire M2

Analysis of Variance Table

Response: log(S_01)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
CE	19	12.148	0.6393	4.6977	1.217e-09 ***
Nha.0	1	11.849	11.8493	87.0647	< 2.2e-16 ***
T10_A	1	0.963	0.9633	7.0777	0.0081815 **
Inf.	1	2.584	2.5837	18.9843	1.756e-05 ***
CE:Inf.	7	4.153	0.5933	4.3591	0.0001215 ***
CE:Nha.0	19	6.480	0.3411	2.5059	0.0005599 ***
Residuals	334	45.457	0.1361		

Call:

lm(formula = log(S_01) ~ CE + Nha.0 + T10_A + Inf. + CE:Inf. + CE:Nha.0, data = tot1)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.92772	-0.23374	-0.00191	0.20274	1.10135

Coefficients: (32 not defined because of singularities)

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-3.423e-01	1.877e-01	-1.824	0.069033 .
Nha.0	-1.482e-04	3.021e-05	-4.905	1.46e-06 ***
T10_A	7.709e-02	2.576e-02	2.993	0.002967 **

Residual standard error: 0.3689 on 334 degrees of freedom

(1 observation deleted due to missingness)

Multiple R-squared: 0.4565, Adjusted R-squared: 0.3784

F-statistic: 5.844 on 48 and 334 DF, p-value: < 2.2e-16

Annexe IV: Modèle linéaire prédictif M3

Analysis of Variance Table

Response: log(S_01)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Nha.0	1	13.654	13.6537	88.8129	< 2.2e-16 ***
T10_A	1	2.594	2.5943	16.8748	4.906e-05 ***
Inf.	2	2.590	1.2952	8.4248	0.0002636 ***
Dsource	1	1.635	1.6350	10.6349	0.0012113 **
Nha.0:Dsource	1	2.435	2.4352	15.8399	8.277e-05 ***
Inf.:Dsource	2	2.027	1.0137	6.5935	0.0015335 **
T10_A:Inf.	2	1.323	0.6613	4.3016	0.0142213 *
Residuals	375	57.651	0.1537		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Call:

lm(formula = log(S_01) ~ Nha.0 + T10_A + Inf. + Dsource +
Nha.0:Dsource + Inf.:Dsource + T10_A:Inf., data = tot.T)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.88854	-0.29123	-0.04163	0.25223	1.23515

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-5.619e-02	1.704e-01	-0.330	0.741702
Nha.0	-6.930e-05	3.271e-05	-2.118	0.034795 *
T10_A	3.681e-02	2.882e-02	1.277	0.202386
Inf.TCC	-1.443e-01	1.892e-01	-0.762	0.446291
Inf.TEM	-1.056e-01	2.398e-01	-0.441	0.659779
Dsource	4.665e-03	6.951e-03	0.671	0.502550
Nha.0:Dsource	-7.844e-06	2.020e-06	-3.883	0.000122 ***
Inf.TCC:Dsource	-1.266e-02	6.606e-03	-1.916	0.056098 .
Inf.TEM:Dsource	1.298e-02	8.183e-03	1.586	0.113493
T10_A:Inf.TCC	1.162e-01	4.111e-02	2.827	0.004943 **
T10_A:Inf.TEM	2.529e-02	4.919e-02	0.514	0.607423

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.3921 on 375 degrees of freedom

(1 observation deleted due to missingness)

Multiple R-squared: 0.3129, Adjusted R-squared: 0.2946

F-statistic: 17.08 on 10 and 375 DF, p-value: < 2.2e-16

> AIC(mod)

[1] 385.4677

Annexe V: Modèle prédictif Gamma M4 lien inverse

Analysis of Deviance Table

Model: Gamma, link: inverse

Response: S_01

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL	385	95.701			
Nha.0	1	23.3294	384	72.371	< 2.2e-16 ***
T10_A	1	3.5603	383	68.811	5.193e-06 ***
Inf.	2	3.5756	381	65.236	2.962e-05 ***
Dsource	1	1.4800	380	63.756	0.0033031 **
Nha.0:Dsource	1	2.4177	379	61.338	0.0001733 ***
Inf.:Dsource	2	2.6660	377	58.672	0.0004203 ***
T10_A:Inf.	2	1.8613	375	56.811	0.0043924 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Call:

```
glm(formula = S_01 ~ Nha.0 + T10_A + Inf. + Dsource + Nha.0:Dsource +
     Inf.:Dsource + T10_A:Inf., family = Gamma, data = tot.T)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.98216	-0.33441	-0.09578	0.18360	1.36087

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	9.195e-01	1.782e-01	5.160	4.01e-07 ***
Nha.0	1.169e-04	4.546e-05	2.571	0.010527 *
T10_A	-2.422e-02	2.889e-02	-0.838	0.402477
Inf.TCC	7.110e-02	1.911e-01	0.372	0.710056
Inf.TEM	1.955e-02	2.061e-01	0.095	0.924483
Dsource	-7.003e-03	7.182e-03	-0.975	0.330138
Nha.0:Dsource	9.071e-06	2.719e-06	3.336	0.000934 ***
Inf.TCC:Dsource	1.658e-02	6.994e-03	2.371	0.018229 *
Inf.TEM:Dsource	-6.782e-03	7.595e-03	-0.893	0.372448
T10_A:Inf.TCC	-1.133e-01	3.825e-02	-2.963	0.003245 **
T10_A:Inf.TEM	-2.181e-02	3.823e-02	-0.571	0.568662

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 0.1714553)

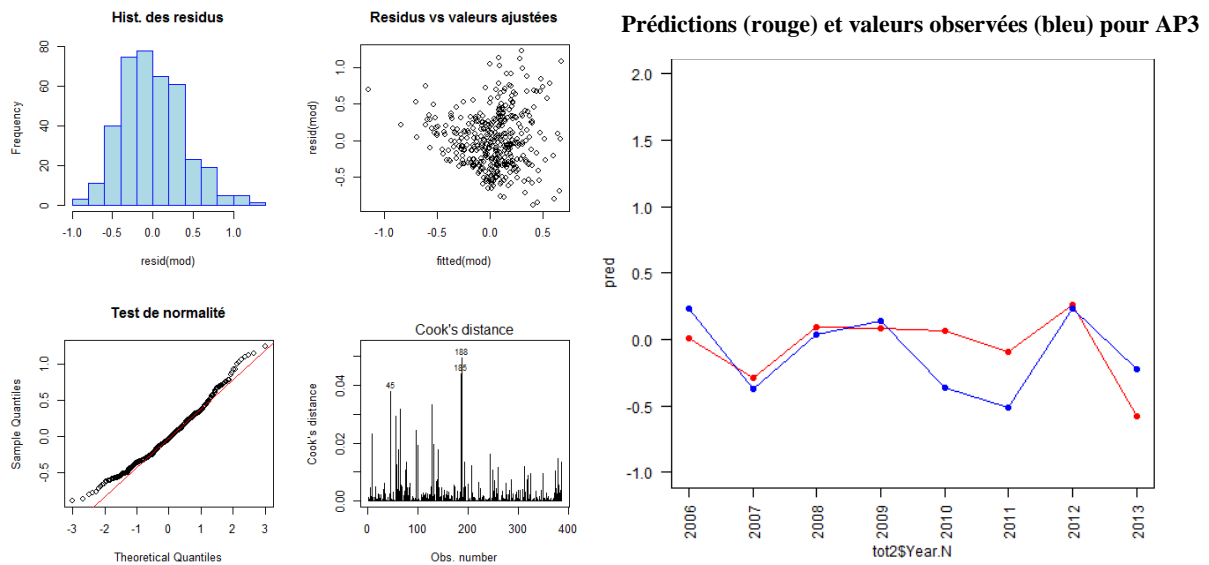
Null deviance: 95.701 on 385 degrees of freedom

Residual deviance: 56.811 on 375 degrees of freedom

AIC: 410.2

Number of Fisher Scoring iterations: 5

Annexe VI : Validation du modèle M3



Validation croisée : stations retirées une à une

	Nombre d'itérations où l'effet de la variable est significatif (pourcentage sur l'ensemble des stations)
Nha.0	52 (100%)
T10_A	52 (100%)
Inf.	52 (100%)
Dsource	51 (98%)
Nha.0:Dsource	52 (100%)
Inf.:Dsource	52 (100%)
T10_A:Inf.	50 (96%)

	Moyenne	Variance	Ecart-type	τ moyen
(Intercept)	-0,05932039	0,00108571	0,03295011	0,29567787
Nha.0	-6,92E-05	2,32E-11	4,82E-06	0,04526269
T10_A	0,03698581	2,03E-05	0,00450118	0,05133532
Inf.TCC	-0,14111796	0,00140689	0,03750857	0,15079587
Inf.TEM	-0,10168841	0,00452613	0,06727655	0,3270876
Dsource	0,00480441	1,54E-06	0,00124113	0,14332745
Nha.0:Dsource	-7,85E-06	8,35E-14	2,89E-07	0,02603071
Inf.TCC:Dsource	-0,01277324	1,75E-06	0,00132314	0,05616031
Inf.TEM:Dsource	0,01276276	4,03E-06	0,00200682	0,08626916
T10_A:Inf.TCC	0,11598014	5,07E-05	0,00711704	0,04037878
T10_A:Inf.TEM	0,02525225	0,00016095	0,01268679	0,24737364

Validation croisée : combinaisons de 2 stations retirées une à une

	Moyenne	Ecart-type	τ moyen	Q25 τ	Q50 τ	Q75 τ
(Intercept)	-0,05994	0,04829	0,52161	0,11096	0,28791	0,66732
Nha.0	-0,00007	0,00001	0,07394	0,02160	0,05051	0,11076
T10_A	0,03739	0,00648	0,09550	0,00826	0,02773	0,13104
Inf.TCC	-0,14011	0,05406	0,24875	0,06749	0,17452	0,32649
Inf.TEM	-0,10004	0,09598	0,56718	0,10205	0,27603	0,70784
Dsource	0,00477	0,00196	0,26931	0,05656	0,14278	0,33903
Nha.0:Dsource	-0,00001	0,00000	0,04053	0,01361	0,03174	0,06008
Inf.TCC:Dsource	-0,01274	0,00201	0,10240	0,01877	0,06187	0,13059
Inf.TEM:Dsource	0,01272	0,00334	0,15753	0,03031	0,08858	0,22749
T10_A:Inf.TCC	0,11556	0,01005	0,06433	0,01856	0,04785	0,09850
T10_A:Inf.TEM	0,02497	0,01861	0,43447	0,05931	0,19453	0,56057

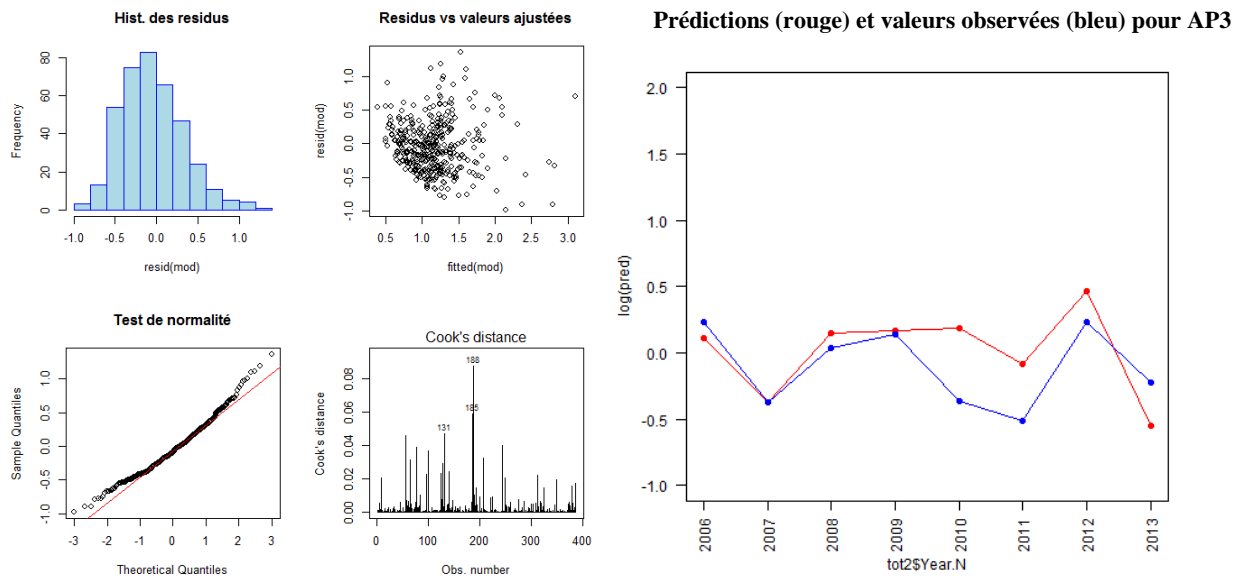
Estimations des paramètres pour des jeux de données à différents seuils de survie

	Survie>45%	Survie>50%	Survie>55%	Survie>60%
(Intercept)	0,05299878	-0,05619407	-0,00677925	0,07575678
Nha.0	-0,00013063	-6,93E-05	-6,94E-05	-6,97E-05
T10_A	0,09097178	0,03680692	0,02704117	0,00838164
Inf.TCC	-0,17457013	-0,14427781	-0,16315881	-0,18991619
Inf.TEM	-0,28127742	-0,10563488	-0,15491443	-0,22397424
Dsource	0,00139059	0,00466493	0,00537845	0,00740965
Nha.0:Dsource	-8,21E-06	-7,84E-06	-7,86E-06	-7,41E-06
Inf.TCC:Dsource	-0,01237801	-0,01265901	-0,01319967	-0,01422836
Inf.TEM:Dsource	0,02042365	0,01298094	0,01228698	0,00939212
T10_A:Inf.TCC	0,09210305	0,11624608	0,12175078	0,12674475
T10_A:Inf.TEM	-0,00742156	0,02529055	0,03501541	0,05431386

Valeurs de θ , comparaison entre le jeu de données C et différents seuils de survie

	Survie>45%	Survie>55%	Survie>60%
(Intercept)	1,9431383	0,87935999	2,34812768
Nha.0	0,88495371	0,00131603	0,00603732
T10_A	1,47159427	0,26532396	0,77228097
Inf.TCC	0,20995826	0,13086557	0,31632294
Inf.TEM	1,66273229	0,46650825	1,12026775
Dsource	0,70190607	0,15295239	0,58837279
Nha.0:Dsource	0,04725975	0,00183123	0,05511178
Inf.TCC:Dsource	0,02219812	0,04270882	0,12397041
Inf.TEM:Dsource	0,57335677	0,05345982	0,27646844
T10_A:Inf.TCC	0,20768902	0,04735383	0,0903142
T10_A:Inf.TEM	1,29345181	0,38452567	1,14759513

Annexe VII : Validation du modèle M4



Validation croisée : stations retirées une à une

	Nombre d'itérations où l'effet de la variable est significatif (pourcentage sur l'ensemble des stations)
Nha.0	52 (100%)
T10_A	52 (100%)
Inf.	52 (100%)
Dsource	51 (98%)
Nha.0:Dsource	52 (100%)
Inf.:Dsource	52 (100%)
T10_A:Inf.	52 (100%)

	Moyenne	Variance	Ecart-type	τ moyen
(Intercept)	0,92123326	0,00116281	0,03410005	0,01870019
Nha.0	0,00011719	5,04E-11	7,10E-06	0,03860784
T10_A	-0,02452586	2,29E-05	0,00478368	0,08332398
Inf.TCC	0,06921513	0,00165627	0,04069735	0,33825079
Inf.TEM	0,01493916	0,00245821	0,04958035	1,46379302
Dsource	-0,0070387	1,81E-06	0,00134563	0,10416713
Nha.0:Dsource	9,06E-06	1,49E-13	3,86E-07	0,02914825
Inf.TCC:Dsource	0,01662767	2,06E-06	0,00143666	0,04759085
Inf.TEM:Dsource	-0,00660461	3,58E-06	0,00189287	0,16129475
T10_A:Inf.TCC	-0,11304123	5,12E-05	0,00715339	0,04127009
T10_A:Inf.TEM	-0,02148051	8,12E-05	0,00901215	0,20623981

Validation croisée : combinaisons de 2 stations retirées une à une


	Moyenne	Ecart-type	τ moyen	Q25 τ	Q50 τ	Q75 τ
(Intercept)	0,92269	0,06731	0,03417	0,00948	0,01933	0,03207
Nha.0	0,00012	0,00001	0,07880	0,02814	0,06196	0,10497
T10_A	-0,02487	0,00662	0,11651	0,02008	0,04900	0,09672
Inf.TCC	0,06449	0,05513	0,43906	0,14985	0,31393	0,55240
Inf.TEM	0,00640	0,06830	2,23398	0,74371	1,30979	3,58803
Dsource	-0,00720	0,00188	0,16763	0,05474	0,13142	0,20685
Nha.0:Dsource	0,00001	0,00000	0,07214	0,02233	0,04924	0,10365
Inf.TCC:Dsource	0,01660	0,00218	0,07992	0,01572	0,06130	0,09977
Inf.TEM:Dsource	-0,00632	0,00270	0,25972	0,06016	0,14159	0,33733
T10_A:Inf.TCC	-0,11141	0,01209	0,07788	0,02118	0,04639	0,12383
T10_A:Inf.TEM	-0,02063	0,01271	0,32663	0,07007	0,16426	0,34986

Estimations des paramètres pour des jeux de données à différents seuils de survie

	Survie>45%	Survie>50%	Survie>55%	Survie>60%
(Intercept)	0,24509283	-0,05619407	0,87015438	0,8030135
Nha.0	0,0002918	-6,93E-05	0,00011977	0,00011526
T10_A	-0,00110596	0,03680692	-0,01554313	-0,00050138
Inf.TCC	0,56025117	-0,14427781	0,09270387	0,12645944
Inf.TEM	0,55073819	-0,10563488	0,06926149	0,1379411
Dsource	0,00561598	0,00466493	-0,00686092	-0,00788112
Nha.0:Dsource	9,06E-06	-7,84E-06	8,68E-06	8,05E-06
Inf.TCC:Dsource	0,00935846	-0,01265901	0,01623857	0,01623469
Inf.TEM:Dsource	-0,01715713	0,01298094	-0,00667069	-0,00512631
T10_A:Inf.TCC	-0,16570705	0,11624608	-0,11628282	-0,11933877
T10_A:Inf.TEM	-0,05605238	0,02529055	-0,03104637	-0,04698371

Valeurs de θ , comparaison entre le jeu de données C et différents seuils de survie

	Survie>45%	Survie>55%	Survie>60%
(Intercept)	0,73344803	0,05365913	0,12667854
Nha.0	1,49684894	0,02486885	0,0137136
T10_A	0,95432966	0,35815134	0,97929576
Inf.TCC	6,87955221	0,30381695	0,77856614
Inf.TEM	27,1757225	2,5434122	6,05705583
Dsource	1,80194299	0,02028436	0,12539652
Nha.0:Dsource	0,00103999	0,04338558	0,11270964
Inf.TCC:Dsource	0,43570603	0,02085142	0,02108545
Inf.TEM:Dsource	1,52961876	0,01648485	0,2441854
T10_A:Inf.TCC	0,46232396	0,02616722	0,05313528
T10_A:Inf.TEM	1,57021524	0,42359433	1,15438234

	Diplôme : Diplôme d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences Agronomiques, Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage Spécialité : Halieutique Spécialisation / option : Ressources et écosystèmes aquatiques Enseignant référent : Etienne RIVOT	
Auteur(s) : Juliette ALEMANY Date de naissance : 13/07/1991	Organisme d'accueil : EDF Adresse : 6 quai Watier, BP 49	
Nb pages : 35 Annexe(s) : 7	78401 Chatou	
Année de soutenance : 2014	Maître de stage : Laurence Tissot	
<u>Titre français</u> : Analyse de l'influence des ouvrages hydroélectriques et des facteurs biotiques et abiotiques sur les déplacements de la forme résidente de la truite commune aux stades précoces.		
<u>Titre anglais</u> : Analysis of the effect of hydroelectric schemes and biotic and abiotic factors on the movement of resident brown trout at early life stages.		
Résumé (1600 caractères maximum) :		
<p>La Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques de 2006 impose la restauration de la continuité écologique dans le cadre des classements des cours d'eau. EDF possède de nombreux aménagements hydroélectriques sur les cours d'eau français, la majorité se situant en zone salmonicole, où la truite commune domine le peuplement de poissons. Bien que la dévalaison des alevins soit déjà bien étudiée, les déplacements de la truite au stade juvénile restent un phénomène moins connu. La survie réelle entre les stades 0+ et 1+ et les arrivées de juvéniles sont souvent deux phénomènes confondus et regroupés sous une valeur de « survie apparente ». Cette étude s'intéresse précisément aux surplus de survie entre 0+ et 1+, qui apportent des informations sur les déplacements des individus aux stades précoces. Les résultats des analyses montrent que les forts taux de survie sont observés pour des distances à la source élevées. L'arrivée de nouveaux individus est moins importante sur les stations en aval de barrages, sauf en cas de fort indice de surverse. La densité de 0+ et le quantile 10 de température s'avèrent être deux facteurs déterminants dans les valeurs de surplus de survie observés, tous types de tronçons confondus. Deux modèles prédictifs intégrant ces variables ainsi que le type de tronçon et la distance à la source sont construits au cours de cette étude. Des expériences de marquage/recapture seraient nécessaires afin de confirmer les conclusions de l'étude et d'affiner les résultats.</p>		
Abstract (1600 caractères maximum) :		
<p>The 2006 law on water and aquatic environments imposes the restoration of the ecological continuity of French streams and rivers according to the River Classification System. EDF operates many hydroelectric dams on French streams, the majority being located in salmon regions, where the common trout dominates the fish population. Although fry downstream-migration is already well studied, trout movement at the juvenile stage remains relatively less known. The true survival between the stages 0 + and 1 + and the movement of juveniles are often two merged processes grouped together as "apparent survival". This study mainly focuses on determining the excess survival between the stages 0 + and 1 +, which can bring more information about the trout movements at their early life stages. Our results show that great rates of survival are correlated with great distances from the source. Trout excess survival is lower on the stations located downstream to dams, except in case of dam overflow. The density of 0 + and the 0.10th quantile of temperature are the main factors influencing the observed excess survival, in all studied sites. Two predictive models including those variables as well as the section type and the distance from the source were developed in this study. Further experiments of marking/recapture would be necessary to support our conclusions and obtain more precise results.</p>		
Mots-clés : Truite commune, <i>Salmo trutta</i> , dévalaison, déplacement, juvéniles, facteurs environnementaux, barrage, survie, modélisation		
Key Words: River trout, <i>Salmo trutta</i> , downstream-migration, movement, fry, environmental factors, dam, survival, modeling		